

Федеральное государственное бюджетное образовательное учреждение высшего
профессионального образования
«Пермский государственный национальный исследовательский университет»

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)

Диссертация на соискание учёной степени кандидата биологических наук

Научный руководитель:

доктор биологических наук, доцент

Есюнин Сергей Леонидович

Пермь – 2021

ОГЛАВЛЕНИЕ

Введение.....	4
Глава 1. Хищные птицы тундры.....	10
1.1 Видовой состав хищных птиц ямальской тундры.....	10
1.2 Трофические связи.....	11
1.3 Избирательность питания.....	13
1.4 Функциональный и численный ответ.....	14
Глава 2. Характеристика района исследований.....	16
2.1 Место расположения района исследования.....	16
2.2 Климат.....	17
2.3 Геология и геоморфология.....	19
2.4 Гидрография.....	20
2.5 Флора и фауна.....	21
2.6 Хозяйственная освоенность региона.....	23
Глава 3. Материалы и методы.....	26
3.1 Объект исследования - мохноногий канюк.....	26
3.2 Период выполнения работ.....	28
3.3 Материалы и методы оценки плотности гнездования зимняка.....	29
3.4 Материалы и методы оценки успеха размножения.....	31
3.5 Материалы и методы изучения питания зимняка.....	33
3.6 Методы оценки обилия мышевидных грызунов.....	36
3.7 Методы обработки данных.....	40
Глава 4. Гнездование и питание зимняка на стационаре «Еркута».....	44
4.1 Плотность гнездования зимняка.....	44
4.2 Успех размножения зимняка.....	46
4.3 Питание зимняка на Южном Ямале.....	48
Глава 5. Видовой состав и динамика численности грызунов, формирующих основу кормовой базы канюка на Ямале.....	53
5.1 Мышевидные грызуны на стационаре «Еркута».....	53
5.2 Численность мышевидных грызунов.....	60

Глава 6. Динамика плотности гнездования и успеха размножения зимняка в зависимости от изменения численности основных кормовых объектов	67
6.1 Избирательность питания мохноногого канюка.....	67
6.2 Плотность гнездования в зависимости от численности грызунов	70
6.3 Зависимость успеха размножения от основного кормового объекта.....	74
Заключение	79
Выводы	86
Список литературы	87
Приложения	101
Приложение А. Справка о внедрении результатов диссертационного исследования.....	102
Приложение Б. Результаты разбора погадок.....	103
Приложение В. Расчисление зависимости успеха гнездования мохноногого канюка от обилия мелких грызунов на основе альтернативной комбинации разных методов оценки численности грызунов	105
Приложение Г. Карты с расположением гнёзд мохноногого канюка (1999 – 2017 гг.)	110

ВВЕДЕНИЕ

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]. Смягчение климатических условий арктических регионов оказывает непосредственное влияние на живые организмы: сообщества кустарников расширяют ареал, отмечено увеличение площадей и высоты кустов [Myers-Smith et al., 2011]; бабочки семейства Пядениц *Geometridae* Leach, 1815 лучше выживают в северных регионах из-за более мягких зим [Jepsen et al., 2008]. Климат контролирует изменения в экосистемах, однако это влияние зачастую трудно определить, поскольку виды связаны в сложные сети различных взаимодействий и изменение в одном звене может иметь последствия для многих других [Schmidt et al., 2017; Koltz et al., 2018]. Косвенные последствия, обусловленные климатом, часто выражены в изменениях трофических взаимодействиях: сдвиг численности каких-либо видов может привести к изменениям силы взаимодействия и динамики пищевой сети [Martin, 2007; Mortensen et al., 2016]. В некоторых регионах Арктики за последние десятилетия характерная амплитуда колебаний численности леммингов (*Lemmus* и *Dicrostonyx* sp.) исчезла, что является частью изменения ключевого экосистемного процесса, связанного с ухудшением состояния снега из-за более тёплых и коротких зим [Kausrud et al., 2008; Gilg et al., 2009; Ims et al., 2011]. Исчезновение регулярных пиков численности леммингов имело катастрофические последствия в восточной Гренландии для хищников-специалистов, таких как белая сова *Bubo scandiacus* Linnaeus, 1758, которая гнездится только в годы пиков численности леммингов [Schmidt et al., 2012]. Такие изменения в составе сообщества хищников совместно с изменением их диеты могут повлиять на другие компоненты экосистемы, например, куликов, которые становятся альтернативными пищевыми ресурсами [Gilg, Yoccoz, 2010]. 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, находящиеся на вершине пищевой пирамиды и питающиеся мышевидными грызунами, наиболее чувствительны к климатическим изменениям в Арктике. Таких животных считают индикаторами состояния экосистемы, поскольку они очень чувствительны к колебаниям численности популяций основных кормовых видов. 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, 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 относительной 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 относительной 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. ЗадOCUMENTИРОВАННАЯ 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 публикаций, 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.

Личный вклад автора. Автор принимал непосредственное участие в данном исследовании с 2012 года: 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. Соковниной, 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. Vaubin, O.Gilg, B. Sabard.

Глава 1. ХИЩНЫЕ ПТИЦЫ ТУНДРЫ

1.1 Видовой состав хищных птиц ямальской тундры

На территории южных кустарниковых тундр полуострова Ямал отмечено 14 видов хищных птиц — это представители отрядов соколообразных (Falconiformes), совообразных (Strigiformes) и ржанкообразных (Charadriiformes). Среди них: белая сова, болотная сова *Asio flammeus* (Pontoppidan, 1763), полевой лунь *Circus cyaneus* (Linnaeus, 1766), степной лунь *Circus macrourus* (S. G. Gmelin, 1770), зимняк или мохноногий канюк, и средний поморник *Stercorarius pomarinus* (Temminck, 1815) являются облигатными миофагами; короткохвостый поморник *Stercorarius parasiticus* (Linnaeus, 1758), длиннохвостый поморник, восточная клуша *Larus heuglini* (Bree, 1876), бургомистр *Larus hyperboreus* Gunnerus, 1767 и орлан-белохвост *Haliaeetus albicilla* (Linnaeus, 1758) - факультативные миофаги; типичные орнитофаги - кречет *Falco rusticolus* Linnaeus, 1758, сапсан *Falco peregrinus* Tunstall, 1771, дербник *Falco columbarius* Linnaeus, 1758 (Соколов, 2002; Рябицев, 2008).

Ю. И. Чернов [1980] сообщает, что существенное значение в функционировании тундровых биоценозов имеют только шесть видов: белая сова, зимняк, сапсан и три вида поморников – длиннохвостый, короткохвостый и средний. Остальные либо характерны для более южных широт, такие как дербник, болотная сова, полевой и степной луни, либо, как орлан белохвост, кочует по тундрам на данной широте, но гнездится в 100 километрах от северной границы лесотундры [Осмоловская, 1948; Рябицев, 2008].

Белая сова обитает в более высоких широтах и гнездится в арктических тундрах [Рябицев, 2008]. Однако А. А. Соколов [2002] указывает, что в течение лета на территории района исследований в 2000 году отмечалось от 3 до 5 особей. Данное явление может объясняться депрессией леммингов на территории гнездового ареала белой совы. Ранее в южных кустарниковых тундрах такие явления также отмечались в период депрессии леммингов [Штро, 2000].

Из поморников для данной территории обычными являются длиннохвостый и короткохвостый, средний более редок [Соколов, 2002]. Данные виды хищников также могут быть рассмотрены как модельный объект, но на территории нашего стационара численность этих видов относительно стабильна и за период исследований значительной флуктуации плотности гнездования этих видов не регистрировалось.

Сапсан как вид космополит, расселившийся на всех континентах, кроме Антарктиды [Рябицев, 2008], на территории южных кустарниковых тундр весьма распространён. А. А. Соколов [2002] сообщает, что на исследуемой территории полевого стационара успешно гнездятся до 12 пар сапсанов. Данный вид хищника на территории исследования имеет стабильную кормовую базу и его плотность гнездования также не демонстрирует каких-либо серьёзных межгодовых изменений [Franke et al., 2019].

1.2 Трофические связи

Согласно Ю. Одуму [1975], трофическая связь – это форма связи между популяциями в биоценозе, проявляющаяся посредством взаимодействий потребителя и пищи. В совокупности трофические связи представляют собой пищевую цепь. Она реализует передачу энергии от первичных продуцентов до конечных консументов, которыми являются хищники. Множество пищевых цепей, включающих виды с одной территории, объединяются в пищевые сети, в которых виды распределены на трофические уровни. Как правило, на каждом хищнике сходится множество таких пищевых связей, что определяет спектр кормовых объектов.

В любых экологических условиях можно выделить наиболее важные животные корма, вокруг которых группируются их потребители. Связь потребителей с объектами их питания может быть различной. Как правило, имеется ряд животных, составляющий основную пищу хищника, и с ними трофическая связь будет наиболее сильной. Помимо основных видов добычи имеются виды, играющие дополнительную, замещающую роль, и при наличии

основной пищи хищника их связь будет значительно менее выражена. Помимо этих двух групп всегда имеется группа случайных кормов, связь с которыми будет наиболее слабой. 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 высокого разнообразия основных кормов, и наиболее важные пищевые объекты представлены двумя группами: мышевидными грызунами и птицами. Вокруг них группируются все хищники. Помимо зимняка в кустарниковых тундрах облигатными пернатыми миофагами также являются белая и болотная совы, полевой лушь, степной лушь и средний поморник. Все эти виды в годы, бедные мышевидными грызунами, являются трофическими конкурентами. Данная конкуренция может стать причиной как изменения численности определённого вида хищника, так и его перехода на замещающие корма. Зимняк и белая сова исключают своё участие в биоценозе путем миграции, а поморники переходят на питание замещающими кормами. В годы же высокой численности мышевидных грызунов сильные конкурентные взаимодействия могут быть несколько менее выражены, так как основного корма хватает для удовлетворения потребностей всех хищников [Осмоловская, 1948; Калякин, 1989].

Из вышесказанного следует, что облигатные миофаги, имеющие весьма узкий спектр основных кормов, зависят от своей первостепенной добычи. В результате чего при сокращении численности основного корма такие хищники как мохноногий канюк и белая сова не гнездятся и кочуют в более пригодные для проживания места. Такие взаимоотношения хищника и жертвы в долгосрочном понимании представляют собой пример коэволюции и получили отражение в системе «хищник – жертва».

В. М. Галушин [1966 б] выделяет два основных типа движения системы хищник–жертва: асинхронный (запаздывающий) и синхронный (совпадающий). Для первого характерно отставание на 1-2 года пика (или депрессии) численности хищника от соответствующего состояния популяций его основных кормовых

объектов. Второй тип характеризуется совпадением годовых максимумов и минимумов численности хищника и его важнейших жертв. Асинхронный тип взаимных колебаний свойствен, главным образом, хищным млекопитающим, синхронный – преимущественно хищным птицам. Механизм синхронизации во втором типе обеспечивается внутриареальными предгнездовыми перемещениями пернатых хищников в поисках территорий, обеспеченных запасами пищи, достаточными для успешного размножения. Если хорошо известная эмиграция хищных зверей из перенаселенных мест есть следствие локальных диспропорций баланса пищи и потребителей, то поисковые догнездовые кочевки хищных птиц направлены на предотвращение или смягчение такого дисбаланса. Регулярно возникающая в тундрах проблема – дефицит информации о предстоящих изменениях кормовой базы – едина для четвероногих и пернатых хищников, но решают они ее по-разному. Хищные млекопитающие – в соответствии с классической теорией - то есть через высокую потенциальную плодовитость, в полной мере реализуемую в наиболее кормные годы, тогда как хищные птицы пускаются в поиск сигнальной информации о пищевых возможностях той или иной территории в границах гнездового ареала [Галушин, 2005].

1.3 Избирательность питания

Под избирательностью подразумевается вылов хищником отдельных видов (или качественно специфичных особей) не в той пропорции, в которой они представлены в биоценозе (или в популяции). Синонимы избирательности – элективность, выборочность, избираемость, избирательная элиминация и др. Величины избирательности впервые (ещё в 30-е–40-е годы прошлого века) начали рассчитывать ихтиологи при анализе пищевых отношений рыб в природе и в эксперименте. Количественная её мера – индекс избирательной способности или индекс элективности – определяется отношением процентной доли особей (структурной или качественно специфичной группы) данного вида в добыче хищника к процентной доле этого же вида (группы) в биоценозе (популяции). Отсутствие избирательности свидетельствует о том, что данные виды (группы

особей) добываются хищником пропорционально их относительной численности в природе. Положительная избирательность указывает на предпочтение соответствующих видов (групп особей), обусловленное либо их большей доступностью, либо высокими пищевыми достоинствами для данного хищника. Отрицательная избирательность (избегание) говорит о том, что данные виды (группы особей) относительно менее доступны для хищника (лучше защищены, укрыты и т.д.) или представляют для него меньший интерес (по размерам, вкусовым качествам и т.п.) [Шорыгин, 1952; Ивлев, 1955; Галушин, 1982].

1.4 Функциональный и численный ответ

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

Функциональный ответ определяется как темп потребления жертвы хищниками в зависимости от плотности этой жертвы. Этот процесс является основополагающим, поскольку энергия для размножения и роста хищников берётся из потребляемой добычи. Функциональный ответ включает в себя весь спектр фуражирующего поведения и происходит в быстром масштабе времени. В качестве теоретической основы принято рассматривать три типа функционального ответа в системе «хищник–жертва»: 1-й тип представляет собой линейную зависимость между темпом потребления и плотностью жертвы; 2-й тип взаимодействия описывается вогнутой кривой; 3-й тип описывается кривой сигмовидной формы. Каждый из этих типов ответа описывает разную функцию и значимость хищника в системе [Holling, 1959; Murdoch, 1975; Oaten, 1975; Kuno 1987].

Численный ответ описывает зависимость демографических показателей от плотности жертв. Предполагается, что общий эффект хищничества можно установить путём совмещения функционального и численного ответов, однако P. Hellström [2014] и другие исследователи [Oksanen et al., 1992; Inchausti,

Ballesteros, 2008] отмечают несогласованность этих двух показателей, поскольку функциональный и численный ответы работают в разных временных масштабах. Функциональный ответ описывает хищничество в течении короткого периода времени; численный ответ работает с демографическими показателями, отражающими долгосрочные изменения в популяциях хищников и жертв. Зачастую функциональный ответ рассматривают в тех же масштабах, что и динамику численности хищника, сводя этот процесс к тому, как отдельные хищники или группы хищников реагируют на изменение плотности добычи в год.

Как уже отмечалось, хищники избирательны в выборе жертв и зачастую изымают некоторые виды непропорционально их численности. Такая избирательность может влиять на функциональные реакции в системе с несколькими жертвами, способствуя их динамике [Fryxell, Lundberg, 1998]. Данное суждение заставляет обращать внимание на каждый вид жертвы в отдельности, объясняя паттерны хищничества в зависимости от обилия каждого вида жертвы, а не только от сообщества в целом. Такие детальные связи отражены в классическом случае «позитивного переключения» в работе A. Oaten и W.W. Murdoch [1975], где говорится о том, что поведение хищника, при котором вид жертвы с большей численностью изымается в большей пропорции, будет иметь стабилизирующее влияние на сообщество в целом. Противоположная сторона этого явления «отрицательное переключение», при котором изымается редкий вид жертвы что приводит к её вымиранию [Chesson, 1984].

Главным условием установления различных оценок, функциональных или численных, является наличие динамики основного кормового объекта. Такая динамика в особенности характерна для арктических и бореальных сообществ, где у многих травоядных животных наблюдаются колебания численности популяции с амплитудой в пределах нескольких порядков [Krebs, Myers, 1974; Stenseth, Ims, 1993].

Глава 2. ХАРАКТЕРИСТИКА РАЙОНА ИССЛЕДОВАНИЙ

2.1 Место расположения района исследования

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 (Рисунок 2.1).

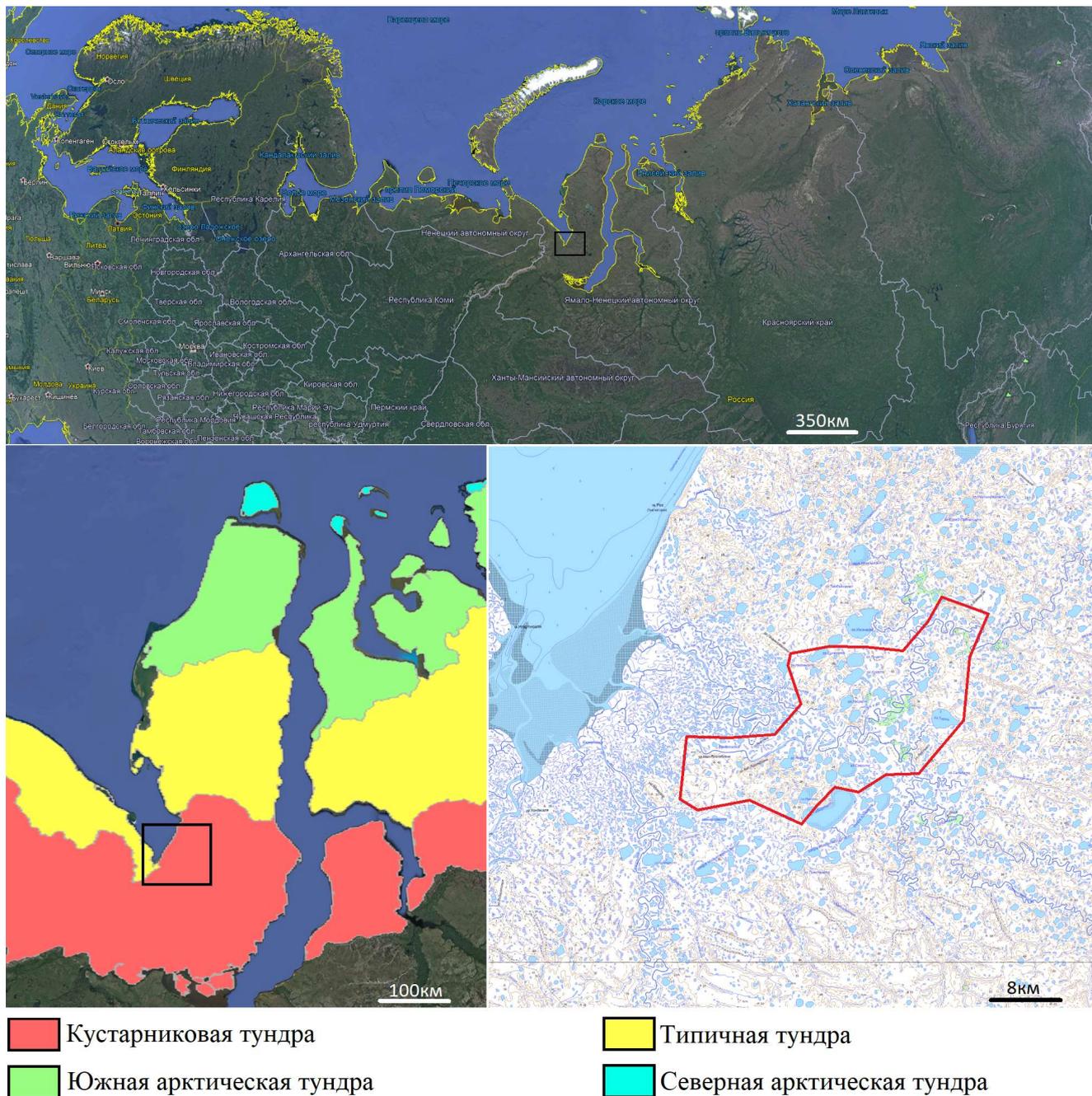


Рисунок 2.1 – Месторасположение района исследований. Расположение биоклиматических субзон согласно работе D.A. Walker et al. [2005]

Район исследования имеет рабочее название «стационар Еркута»; в различные годы площадь исследуемой территории варьирует от 100 до 250 км². Стационар расположен в районе слияния р. Еркутаяха и ее крупнейшего правого притока р. Паютаяха. Район исследований включает бассейны рек Еркутаяха и Паютаяха, далее Еркута и Паюта. Координаты района исследований: 68° 12.1' – 68° 19.2' с.ш.; 68° 46.3' – 69° 26' в.д.

2.2 Климат

Согласно климатическому районированию, южная кустарниковая тундра полуострова Ямал отнесена к северному району атлантической области [Прик, 1985]. В данном районе практически не ощутимо влияние Северо-Атлантического течения. Циклонические циркуляции выражены слабо и температуры воздуха ниже.

Снежный покров окончательно устанавливается к середине октября и сходит в последних числах мая, его толщина около 50 см [Брызгин, 1985].

Климат на Ямале мягче, чем в восточной части Сибири. В зимне-весенний период на поверхности снега часто образуются плотные ледяные корки и наст. Территория полуострова открыта для масс арктического морского и континентального воздуха. Лето короткое и холодное, зима ветреная и морозная (Таблица 2.1).

Таблица 2.1 – Климатическая характеристика территории исследований по Терешникову [1985]

Климатические показатели	За год	За июль	За январь
Суммарная радиация (ккал/см ²)	70	14-15	-
Радиационный баланс (ккал/см ²)	17	6	-2
Температура воздуха (°С)	-	[10: 12]	[-24: -22]
Влажность воздуха (%)	-	90	80-85
Сумма осадков (мм)	-	12-15	15
Количество дней с осадками	500	50	25-50

При высокой относительной влажности прибрежные районы отличаются высокой облачностью. Около 80—90 дней в году в районе Ямала, прилегающей акватории Карского моря и его заливов наблюдаются туманы, причем в течение 10 дней в году — особо опасные (видимость менее 100 м).

В настоящее время всё чаще слышны высказывания на тему глобального потепления. На территории исследований собственная метеостанция работает лишь с мая 2017 года, а ближайшая метеостанция, находящаяся примерно на той же широте (68° с.ш.), располагается в 170 км на восток в селе Новый Порт на берегу Обской губы. Архив погоды с данной метеостанции свободно доступен на сайте www.rp5.ru. На данном ресурсе ведутся архивные записи с 2005 года, что позволяет проследить динамику климатических изменений как минимум за десятилетие. Но объективно использовать мы можем лишь данные о температуре воздуха, поскольку они довольно точно отражают термический режим на территории исследований (Рисунок 2.2).

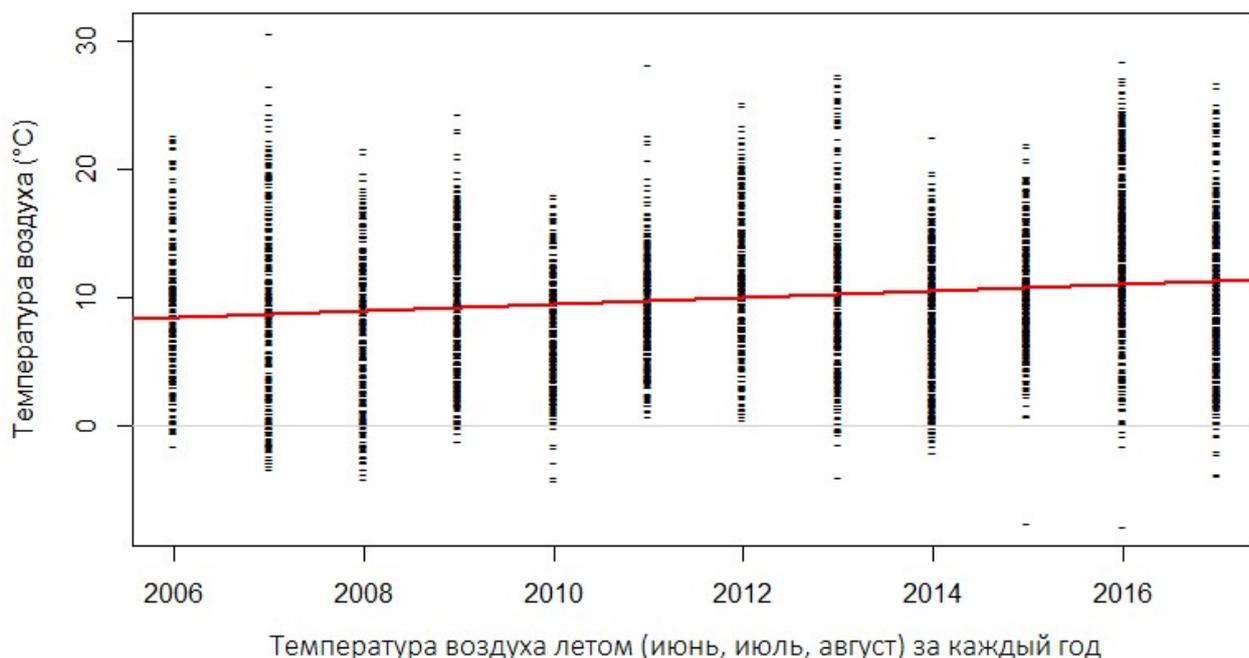


Рисунок 2.2 – Летняя температура (июнь, июль, август) с 2006 по 2017 года (по данным метеостанции п. Новый порт)

Остальные важные параметры, такие как влажность, осадки и количество дней с осадками, сильно отличаются от того, что наблюдалось на нашем

стационаре. Вероятнее всего, данные отличаются из-за большого удаления от стационара, и от того, что метеостанция регистрирует данные в прибрежной зоне.

В итоге, основываясь на данных из архивов Новопортовской метеостанции, мы можем сделать вывод, что средняя температура летом возрастает каждый год на 0.26 градуса при ДИ(95%) [0.21 : 0.30].

2.3 Геология и геоморфология

Большая часть полуострова занята относительно плоской, низменной, аккумулятивной Северо-Ямальской равниной. Абсолютная высота поверхности междуречий достигает 70 - 90 м на севере полуострова, 85 м в центральных районах и 90 - 100 м – в южной части. Наибольшие высоты характерны для осевой зоны Ямала, простирающейся в целом меридионально. В Приуральском районе максимальные абсолютные отметки достигают 120 м. В структурно-тектоническом отношении Ямал – часть Ямало-Гыданской синеклизы Ямало-Тазовской мегасинеклизы Западно-Сибирской плиты. Лишь крайний юг полуострова к югу и юго-востоку от Байдарацкой губы до низовий р. Оби, относится к Припайхойской моноклизе внешнего пояса плиты [Добринский, 1995].

Плоская поверхность Ямала сложена верхнечетвертичными морскими отложениями и расчленена неглубокими долинами небольших тундровых рек, берущими начало из озёр внутренних районов полуострова [Гвоздецкий, 1968].

Для юга Ямала наиболее характерны песчаные и суглинистые грунты. Рельеф южных районов полуострова, сложенный флювиогляциальными и моренными отложениями, холмистый и более пересечённый; отметки возвышенных участков в верховьях р. Юрибей достигают 150 м. Главная черта рельефа полуострова, как и всех равнин севера Евразии – ступенчатость и террасированность. Ступени рельефа (геоморфологические уровни, террасы) на Ямале сформированы в основном морской абразией и аккумуляцией в послейямальское время (поздний плейстоцен – голоцен) в процессе прерывистого, импульсного понижения уровня Арктического бассейна, покрывавшего ранее

своими водами обширные пространства северных равнин до высот более 100 м над современным уровнем моря. На юге полуострова широко распространен так называемый параллельно-грядовый рельеф (ПГР).

Почвы Ямала отличаются избыточной увлажненностью, чему способствуют незначительное испарение (20 - 25 % от поступления влаги с осадками) и наличие слоя многолетней мерзлоты, затрудняющей почвообразовательный процесс [Добринский, 1995].

2.4 Гидрография

Гидрографическая сеть Ямала хорошо развита. Недостаточная теплообеспеченность и избыточное увлажнение, затруднённый дренаж, равнинный рельеф с большим количеством впадин и западин способствуют развитию многочисленных озёр и болот. Характерной гидрологической особенностью является преобладание поверхностного стока [Львович, 1971].

Большинство рек Ямала имеют небольшую длину. Они вскрываются в начале июня и после раннелетнего половодья (в результате стока талых снеговых вод) сильно мелеют, а зимой промерзают до дна [Гвоздецкий, 1968]. Все реки Ямала принадлежат бассейну Карского моря и относятся к двум водосборам. Реки западной половины Ямала несут свои воды в Байдарацкую губу или непосредственно в Карское море, а восточной части полуострова – впадают в Обскую губу. Самые крупные реки – Юрибей (длина 450 км, площадь водосбора 9800 км²), Мордыяха (около 300 км, 7250 км²) и Харасавэй (300 км, 3510 км²). Основное питание реки получают в результате таяния снегов, чуть менее значимы дожди и ещё менее значимо питание подземными водами. Наиболее вероятные сроки появления льда на большинстве рек Ямала приходятся на вторую декаду октября, а на самых северных – на конец сентября - начало октября [Добринский, 1995].

Полуостров Ямал обладает большими ресурсами озёрных вод, пригодных для бытовых и промышленных целей. Здесь насчитывается более 50 тыс. озёр, но только 92 из них имеют площадь свыше 2 км². На Ямале существуют две большие

озерные группировки: в центральной части полуострова – группа Нейто – Ямбудо, южнее – группа озер Ярато. Они расположены в различных, но сходных по гидрографическим характеристикам ландшафтных подпровинциях. Основной источник питания озер, как и рек, – талые воды; за счет дождей питание осуществляется в меньшей степени. Роль грунтовых вод в питании озер незначительна, и для большинства из них подземное питание наблюдается только в теплый период года [Добринский, 1995].

Сразу после установления отрицательных температур, осенью, на озерах Ямала начинаются процессы льдообразования. Вскрытие и очищение озер от льда происходит в направлении с юга на север полуострова. Раньше всего освобождаются ото льда малые озера, затем – средние по размеру, а на больших водоемах после этого еще некоторое время сохраняются плавучие льды [Добринский, 1995].

2.5 Флора и фауна

На равнинах Ямала отчетливо выражены все подзоны тундры: арктическая, типичная и кустарниковая. Растительный покров тундровой зоны представляет собой сложное сочетание разных типов тундр, болот и фрагментов лугоподобной растительности. Растительность тундр формируется в очень суровых условиях, вегетационный период короток. Растения низкорослы, часто имеют стелющуюся или подушковидную форму, растут куртинками, пятнами. Значительна роль мхов и лишайников в сложении фитоценозов. Разнообразие форм микрорельефа обуславливает комплексность растительного покрова. Даже незначительные различия в толщине снежного покрова влекут за собой разницу в сроках прогревания почвы, глубине залегания мерзлоты, влажности. Чем больше амплитуда изменения этих факторов, тем сложнее структура растительного покрова [Добринский, 1995].

Большая часть Южного Ямала расположена в подзоне южных субарктических (кустарниковых) тундр и отличается большим разнообразием

растительного покрова; крайний юг полуострова занимает зона лесотундры [Пешкова, 1977; 1981; Пешкова, Троценко, 1981; Добринский, 1995].

В прибрежных участках и по долинам рек много травяных и гипново-травяных болот, а также заросли кустарников, преимущественно полярной ивы. На юге преобладают ерниковые тундры, чередующиеся с крупными массивами бугристых сфагновых и лишайниково-сфагновых болот [Гвоздецкий, 1968].

На территории полевого стационара по результатам исследований прошлых лет проведено геоботаническое описание от вершин водоразделов до поймы реки или приозёрной низины. Всего выделено 6 типичных растительных сообществ, приуроченных к определённым типам ландшафта: 1) выровненные и слабо выпуклые вершины водоразделов, покрытые травяно-кустарничково-лишайниково-моховыми пятнисто-бугорковатыми тундрами; 2) пологие склоны и вогнутые водоразделы, занятые ерnikово-кустарничково-лишайниково-моховыми пятнисто-полигональными тундрами; 3) на дренированных прирусловых гривах распространены ивняки травяно-моховые; 4) осоково-пушицево-(кустарничково)-моховые сырые тундры, приуроченные к плоским просевшим водоразделам, местами выражен полигональный рельеф; 5) на слабо дренируемых плоских участках распространены морошково-травяно-моховые полигональные и низинные травяные и травяно-моховые (однородные) болота; 6) плоскобугристые (комплексные) болота: кустарничково-морошково-моховые – на буграх; осоково-гипновые и осоково-сфагновые в мочажинах распространены на пологих склонах, где угол наклона не превышает 3° [Соколов, 2002].

Разнообразие мест обитания обуславливает различия в видовом составе и численности мелких млекопитающих, населяющих эти биотопы. Леса, поднимающиеся узкой полосой к северу почти до $66^\circ 50'$ с.ш. по долинам рек Южного Ямала, способствуют проникновению в зону тундры животных, связанных с таежным комплексом, таких как лось, бурый медведь, а также красная полевка, полевка-экономка и др. В общем, фауна Ямала характеризуется бедностью видового состава. Особенно мало здесь млекопитающих - всего 26 видов. Некоторые из них посещают территорию полуострова спорадически (рысь,

выдра), некоторые относятся к синантропным видам (серая крыса, домовая мышь), а некоторые (бурый медведь, лисица, дикий северный олень, россомаха, лось и белый медведь) встречаются в этом регионе весьма редко [Добринский, 1995]. Огромное значение для функционирования экосистем ямальской тундры имеют северный олень *Rangifer tarandus* (Linnaeus, 1758), два вида леммингов и песец *Vulpes lagopus* (Linnaeus, 1758).

На территории тундр Ямала отмечены 186 видов птиц, из которых регулярно гнездятся 103 вида, а 18 – нерегулярно, эпизодически. К числу залетных можно отнести 65 видов птиц. Характерная особенность орнитофауны полуострова – преобладание водоплавающих и околоводных птиц, а также сравнительная малочисленность представителей отряда воробьиных. Для основной массы птиц Ямала свойственно циркумполярное или палеарктическое распространение [Данилов, 1966; Данилов и др., 1984; Соколов и др., 2013; Соколов, 2006].

В водоемах полуострова обитают 32 вида рыб, из них 26 относятся к промысловым. Среди последних наибольшую численность имеют сиговые рыбы.

Беспозвоночные животные в тундрах Ямала отличаются гораздо большей биомассой и видовым разнообразием, чем позвоночные [Ольшванг, 1992].

2.6 Хозяйственная освоенность региона

Территории п-ва. Ямал активно используется в качестве пастбищ для домашних северных оленей. В Ямало-Ненецком автономном округе сохранилось наибольшее поголовье северных домашних оленей. Оленеводство - одна из гордостей ЯНАО и коренного населения (ненцев) - является самым развитым в циркумполярной Арктике и насчитывает самое большое поголовье северных домашних оленей (на 2017 год - 256,72 тысячи голов). Сейчас в сельскохозяйственных предприятиях и родовых общинах содержится 46% всей численности домашних оленей России [Национальный атлас Арктики, 2017]. В последние годы различные структуры и учёные говорят о перевыпасе и

истощении пастбищ на Ямале, чему пока не найдено твёрдых подтверждений [Деттер, 2017; Зуев, 2018; Лайшев, Южаков, 2017].

Высокий экономический уровень использования территории позволяет местному бюджету и крупным предприятиям выделять существенные средства на поддержку агропромышленного комплекса и развитие отраслей, предполагающих формирование сельского хозяйства интенсивного типа для обеспечения населения, в том числе работающего вахтовым методом, важными продуктами питания. Существенное значение для территории имеет рыболовство в малых и крупных реках, а также в морских прибрежных акваториях. Вылову подвержены ценные осетровые и сиговые рыбы, значительная доля частиковых. Для многих коренных народов в качестве традиционного природопользования выступает охота. Добывают боровую птицу, охотятся на пушного зверя [Национальный атлас Арктики, 2017].

В геологическом плане ЯНАО является северной, преимущественно газоносной частью единого гигантского Западно-Сибирского бассейна. Первое Тазовское месторождение в ЯНАО было открыто в 1962 году. В 1964 г. на Новопортовском поднятии в толще нижнемеловых отложений открыты газоконденсатные залежи. На 1990 г. в Ямальской НГО выявлено 21 месторождение углеводородов, из них 15 газовых и газоконденсатных, шесть нефтегазоконденсатных [Добринский, 1995].

В настоящее время происходит новая волна освоения Арктики. Сейчас Ямало-Ненецкий автономный округ является главным производителем углеводородов в российской Арктике. Начальные суммарные ресурсы региона оцениваются в 147 трлн м³ природного газа, около 19 млрд т нефти и почти 10 млрд т конденсата. В округе открыты свыше 230 месторождений углеводородного сырья. Здесь добывают около 80% всего российского газа и около 10% жидких углеводородов. Крупнейшие разрабатываемые месторождения природного газа и нефти в Ямало-Ненецком автономном округе: Уренгойское газовое, Ямбургское нефтеконденсатное, Заполярное нефтегазоконденсатное, а также Бованенковское, Харасавейское, Новопортовское, Ярудейское, Южно-Русское, Юрхаровское и

другие. На базе крупного Южно-Тамбейского газоконденсатного месторождения действует завод по производству сжиженного природного газа «Ямал СПГ» мощностью 16,5 млн т в год [Национальный атлас Арктики, 2017].

На полуострове Ямал на 2018 г. имеется два больших аэропорта, расположенных на ресурсных база крупнейших месторождениях газа - «Бованенковском» и «Южно-Тамбейском». На «Южно-Тамбейском» месторождении ОАО «Ямал СПГ» построило завод по производству сжиженного газа (СПГ) и порт в Обской губе для его отгрузки. Также в западной части полуострова Ямал уже более 10 лет действует железная дорога, протянувшаяся от посёлка Обская до Бованенковского месторождения (около 500 км с юга на север) [Логинов и др., 2017; Митрофанов и др., 2016; Петрова, 2015; Барсуков, 2018].

Глава 3. МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

3.1 Объект исследования - мохноногий канюк

Мохноногий канюк или зимняк – обычный для тундровой зоны представитель отряда Ястребообразных (Accipitriformes), входит в группу типичных гемиарктов, обладающих рядом морфологических и поведенческих адаптаций к жизни в суровых условиях Заполярья. Как и множество арктических видов, зимняк имеет циркумполярный ареал: он распространен на севере Европы, Азии и Северной Америки в зоне тундр и лесотундр. На всем протяжении ареала это перелетный вид; на пролете встречается в центральной Европе к югу до Пиренеев и Балкан, Крыма, Сев. Кавказа, Туркестана, Монголии [Дементьев, Гладков, 1951]. Предпочитает гнездиться в открытых ландшафтах тундры и лесотундры, хотя на Камчатке гнездится в лесу. Предположительно возможно гнездование в горных тундрах Уральского хребта на юг вплоть до севера Пермской области [Шепель и др. 2000]. Гнездится на островах Колгуев и Вайгач [Степанян, 1975]. На зимовках чаще встречается в степном и культурном ландшафте, сплошных лесов избегает [Куликова, 2009].

В гнездовых районах весной зимняки обычно появляются к началу снеготаяния. При обилии грызунов сразу занимают гнездовые территории и начинают токование и строительство гнёзд [Рябицев, 2008]. При низкой численности грызунов могут либо кочевать, либо держаться осёдло, строить гнёзда, даже начать откладывать яйца, но при недостатке пищи бросают и территорию, продолжая кочёвки. При обширной депрессии грызунов зимняки могут совсем не гнездиться и кочевать всё лето. В кустарниковой тундре гнёзда устраивают преимущественно на высоких обрывистых берегах рек и оврагов, на холмах, а то и просто на ровной поверхности тундры. Гнездовой материал – сучья и ветки, выстилка – из сухой травы и мха. В зависимости от кормовых условий откладывают от 1 до 7 яиц, чаще 3-4. Насиживание начинается с первого яйца и составляет 28-31 день для одного яйца. Сидит на гнезде преимущественно самка. Первый пуховой наряд птенцов – белый, чуть сероватый на спине. Птенцы сидят

в гнезде около 6 недель. В голодные годы зимняки нередко бросают кладки, также распространён внутривидовой каннибализм, старшие птенцы съедают младших, родители – своих птенцов. Основные объекты питания мохноногого канюка – лемминги и полёвки. В годы с низкой численностью мелких грызунов зимняки чаще добывают птиц, от мелких воробьиных до куропаток, уток, болотных сов и даже изредка – молодых гусей. Улетают на зимовку в сентябре-октябре [Рябицев, 2008].

Численность зимняка в тундре подвержена циклическим изменениям, связанным с изменениями численности грызунов [Осмоловская, 1948; Калякин 1980; Ims, Steen, 1990; Соколов, 2002, Мечникова, 2009, Tastetal., 2010]. В годы пика мышевидных грызунов зимняк является наиболее обычным и широко распространенным хищником, в годы депрессии, как правило, не гнездится [Штро, 2000]. Однако известно, что на острове Колгуев мышевидные грызуны отсутствуют, при этом мохноногий канюк успешно гнездится, демонстрируя более-менее постоянную плотность гнездования и питаясь преимущественно гусями и их выводками гусей [Кондратьев, 2008, Pokrovsky et al. 2015]. И.Г. Покровский [2012] сообщает, что на территории заповедника «Ненецкий» успешность гнездования зимняка в год депрессии мелких млекопитающих была несколько выше, чем в остальные годы. Он объясняет данное явление тем, что в год депрессии мелких млекопитающих на гнездовании могли присутствовать наиболее опытные особи. Данное высказывание подкрепляется тем, что у хищных птиц, как правило, молодые особи составляют резерв популяции, который участвует в размножении только в годы с высоким обилием корма [Формозов, 1934]. Для территории исследований А.А. Соколов [2002] приводит данные о том, что в год пика численности мелких млекопитающих плотность гнездования, среднее количество яиц в кладке и успех размножения зимняка в южной кустарниковой тундре выше, чем в год депрессии и подъёма.

С.А. Мечникова [2009] говорит о зимняке как о виде с неустойчивой кормовой базой и наибольшими межгодовыми колебаниями плотности населения. На фоне снижения амплитуды численности грызунов в Арктике [Henttonen,

Wallgren, 2001; Yoccoz et al., 2001; Callaghan et al., 2004 Hörnfeldt, 2004], И.Г. Покровский [2013] делает вывод, о том, что зимняк в годы с низкой численностью грызунов может менять пищевую стратегию и переходить на альтернативные корма.

3.2 Период выполнения работ

Работа охватывает 19 лет, с 1999 по 2017 гг. Сбор материала проходил в летний период с июня по август. Автор принимал личное участие в полевых работах с 2012 по 2017 годы, а также участвовал в разборе, определении и анализе первичного материала за период с 2007 по 2017 годы. Весь временной промежуток, за который был собран используемый материал, можно разделить на четыре периода. Первый период с 1999 по 2001 года: в это время материал собирался в рамках исследования для кандидатской диссертации А.А. Соколова по теме «ФУНКЦИОНАЛЬНЫЕ СВЯЗИ МОХНОНОГОГО КАНЮКА (*VUTEO LAGOPUS*) И МЕЛКИХ ГРЫЗУНОВ ЮЖНЫХ КУСТАРНИКОВЫХ ТУНДР ЯМАЛА». Второй период с 2002 по 2006 года: за это время сотрудниками стационара проводился аналогичный сбор материала, но без каких-либо жёстких протоколов и регламентов. Третий период характеризуется активным международным сотрудничеством. Благодаря проекту IPY «International Polar Year» (Международный Полярный Год) были приняты протоколы методик для стандартизации сбора материала, которые используются и в настоящее время. Четвёртый период начинается с 2012 года и характерен личным участием автора при сборе полевого материала.

На протяжении 19 лет в экспедициях на данной исследовательской площадке принимало участие множество различных учёных, так или иначе участвовавших в сборе материала, полный список всех имён приводится в благодарностях. Также исследования проводились в рамках проектов и грантов, список которых также приводится в благодарностях.

3.3 Материалы и методы оценки плотности гнездования зимняка

К настоящему времени разработано достаточно много различных методов учёта птиц. Для хищных птиц используют: учётный маршрут на фиксированной или не ограниченной полосе; точечный учёт; применение фонограмм во время учёта. В данной работе для оценки численности зимняка применялся абсолютный метод: количество найденных гнёзд на площадке не менее 100 км². Для оценки численности мохноногого канюка осуществляли поиск гнёзд на всей обследуемой территории в течение всего полевого сезона. На Рисунке 3.1 представлена карта всех маршрутов, пеших и водных.

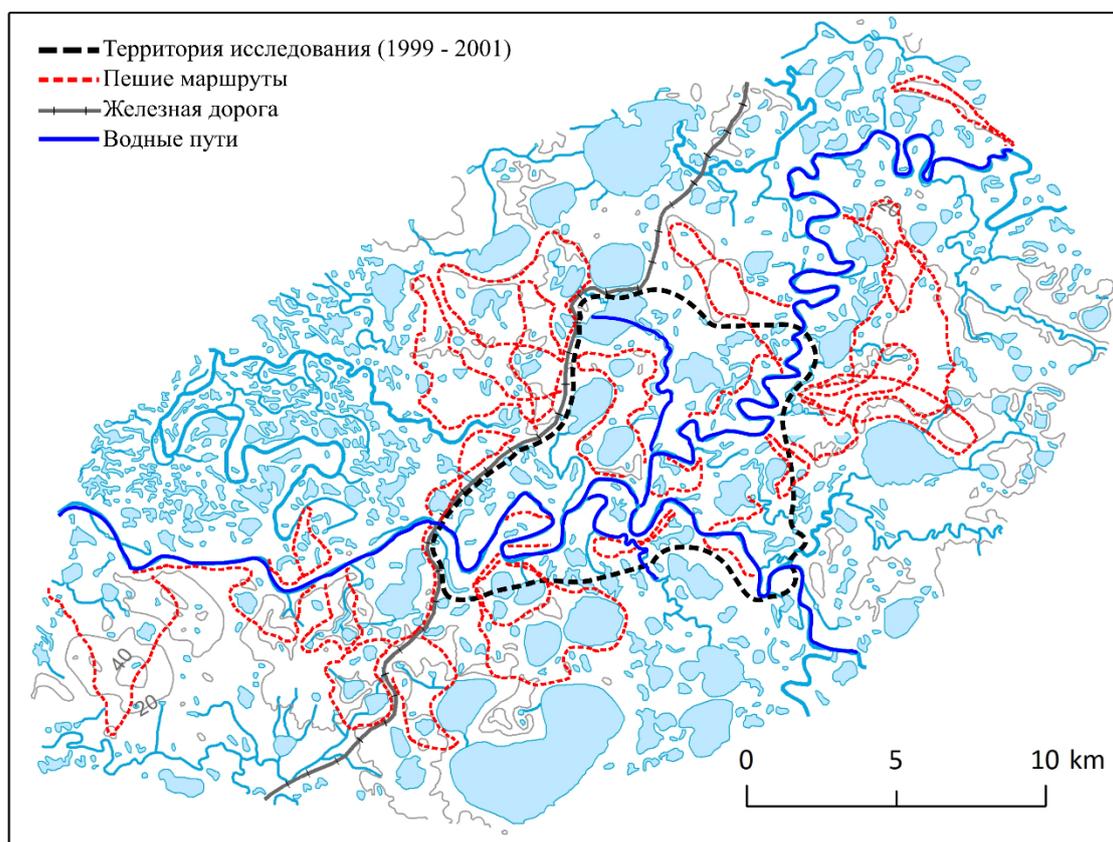


Рисунок 3.1 – Маршруты для определения плотности гнездования зимняка

Учитывая открытый ландшафт и поведение птицы, ширина маршрутного учёта составляла примерно 800 м. Стоит отметить, что немалое количество гнёзд было найдено при помощи водных маршрутов, в частности те, что располагались

в 100–500 метрах от берега. Всего за период с 1999 по 2017 гг., найдено 104 гнезда (Таблица 3.1). Все найденные гнезда фиксировались GPS-координатами, и отмечались на ГИС-картах с использованием ПО «BaseCamp» и ПО «Qgis 3.8.2».

Таблица 3.1 – Плотность гнездования зиняка

Год	Количество гнёзд	Площадь (км²)	Количество гнёзд на исходной площадке
1999	16	100	16
2000	2	100	2
2001	14	130	12
2002	8	100	8
2003	1	100	1
2004	7	110	5
2005	5	110	4
2006	-	-	-
2007	0	100	0
2008	1	150	0
2009	7	200	1
2010	9	200	2
2011	6	200	1
2012	4	250	0
2013	5	250	1
2014	6	250	0
2015	3	250	0
2016	6	250	1
2017	4	250	1
Сумма	104		55

3.4 Материалы и методы оценки успеха размножения

Данные о результатах гнездования зимняка с 1999 по 2017 гг. несколько различаются между годами (Таблица 3.2). С 1999 по 2001 гг. имеются полные данные, поскольку работы выполнялись в рамках конкретного исследования. Начиная с 2002 года, в силу тех или иных обстоятельств, данные не полны. В какие-то годы не было возможности проверить гнёзда с целью установления количества вылетевших птенцов, а в какие-то годы гнёзда были найдены уже после вылупления, поэтому информация о количестве яиц отсутствует.

Учитывая тот факт, что за большой период времени данные не полны, мы предполагаем, что более корректно будет добавить информацию о том, за сколькими гнёздами наблюдение вели в течение всего репродуктивного периода. Из 104 гнёзд 72 наблюдались вплоть до момента вылета птенцов из гнезда, что составляет 70% от найденных гнёзд.

Для оценки успеха размножения, в зависимости от цели исследования, применяют множество методов. Среди них наиболее достоверным и многоцелевым является показатель Мейфилда; И. Г. Покровский [2012] использует его модифицированный вариант. В данном исследовании такой метод не применим, так как в итоге придётся отказаться от большого временного промежутка, не имеющего соответствующих данных. Остальные показатели, такие как отношение количества слётков к количеству отложенных яиц, среднее количество вылетевших птенцов на гнездо или доля успешных гнёзд являются неполными при условии использования только одного из них и могут искажать действительность [Паевский, 1985]. Причиной этого является то, что итоговое значение успеха размножения для абсолютно разных сезонов может быть одинаковым. Например, в один год было найдено 10 гнёзд, из которых успешными стали 9, а из 40 отложенных яиц в итоге вылетело 30 слётков, а в другой год было найдено 3 гнезда и все 3 стали успешными, и из 12 отложенных яиц вылупилось и в итоге вылетело 12 птиц. Данный пример, хорошо демонстрирует то, как могут разные годы отличаться друг от друга. Ещё одной

проблемой является тот факт, что исследователь физически не может найти все гнёзда одновременно.

Таблица 3.2 – Результаты гнездования зимняка

Год	Количество яиц	Количество вылупившихся	Гнёзда Прослеженные до вылета	Количество слётков
1999	56	53	15	43
2000	4	1	2	1
2001	40	24	14	0
2002	24	12	4	1
2003	-	0	1	0
2004	29	-	2	0
2005	14	-	2	0
2006	-	-	-	-
2007	0	0	0	-
2008	1	1	1	1
2009	14	-	3	5
2010	20	18	3	0
2011	14	-	0	-
2012	11	6	3	4
2013	12	8	5	8
2014	14	8	4	0
2015	10	9	3	6
2016	13	0	6	0
2017	9	4	4	4
Сумма	285	144	72	73

В результате гнёзда, найденные на ранней стадии, могут уступать в успешности гнёздам, найденным позднее, поскольку нет гарантии, что в гнезде с двумя яйцами ещё сутки назад не было четырёх яиц. Подробно данная проблема

освещается в статье К. Steenhof и N. Kochert [1982], где на трёх видах хищных птиц доказано, что гнёзда, найденные на более поздней стадии развития, имеют больший успех размножения, нежели гнёзда, обнаруженные раньше.

3.5 Материалы и методы изучения питания зимняка

К основным методам изучения питания наземных позвоночных относят: 1) визуальные наблюдения в природе; 2) отбор и анализ корма, приносимого размножающимися особями молодым; 3) анализ экскрементов, погадок, остатков пищи возле нор, гнёзд, убежищ; 4) изучение содержимого пищеварительного тракта (желудка, зоба). Все они приемлемы для изучения питания птиц, но первые три метода более предпочтительны, так как являются прижизненными [Нумеров и др., 2010]. Данная работа основывается на использовании метода сбора и анализа содержимого погадок. Из всего многообразия хорошо известных методов изучения питания хищных птиц (различные модификации колпачков и лигатур на клюве и шее птенцов, гнездовой ящик или гнездовой конус), «погадочный» метод обладает рядом преимуществ [Галушин, 1966а; Маяков, Шепель, 1987; Потапов, 1989]. В первую очередь, это самый гуманный способ, который не наносит никакого вреда птице. Данный метод позволяет в короткие сроки собрать с обширной территории большое количество данных о жертвах птицы. Но стоит учесть, что и у этого метода есть ряд недостатков. Во-первых, при его использовании остаются неучтёнными более крупные жертвы, такие как куропатка, заяц и др. Во-вторых, он не может быть использован при оценке массы съеданной пищи [Покровский, 2012]. В связи с чем, в данной работе, оцениваются трофические связи с мелкими грызунами и не учитываются птицы и более крупные млекопитающие.

Говоря о современных методах, таких как генетический или метод анализа стабильных изотопов углерода и азота, то данные методы весьма трудозатратны, плохо сравнимаемы с другими исследованиями и не подходят для длительного мониторинга. Если же использовать современные методы в короткий период времени - два, три или даже четыре года - то результат всё равно не даст полной

картины, поскольку необходимый временной охват исследований должен покрывать хотя бы два теоретических цикла динамики численности мышевидных грызунов, примерно 10 лет.

Сбор погадок осуществлялся со всей исследуемой территории в течение всего полевого сезона (Таблица 3.3). Как правило, местами скопления погадок в первую очередь являются гнёзда и присады вокруг них, но, помимо этого, большое количество погадок находится на холмистых участках, обрывах, и бугорках, которые птицы используют в качестве присады во время охоты. Погадки канюка представляют собой небольшие, довольно плотные комочки, состоящие из шерсти и костей съеденных грызунов. Часто в них можно обнаружить перья птиц, веточки и мелкие травинки. Далее собранные погадки разбирали в лаборатории АНИС ИЭРиЖ УрО РАН. В результате очищенные от шерсти костные остатки служили для оценки количественного состава грызунов, добытых хищником. Подсчёт производился по черепам и его элементам, другие костные останки (осевой скелет, конечности и их пояса) во внимание не брались. Видовая принадлежность жертвы, определялась по форме дентинового поля и характеру буккальных и лингвальных углов щёчных зубов [Бородин, 2009]. Помимо грызунов, проводилось определение и других останков жертв. К ним относятся кости крупных и мелких птиц, шерсть зайца и песца, кости рыб и др. Но, как описывалось ранее, количество крупных видов жертв с помощью анализа погадок определить практически невозможно, так как перья или шерсть с одной крупной жертвы могут находиться в нескольких погадках, а также, если в погадке присутствуют перья или шерсть, мы не можем утверждать то, что хищник потребил их целиком. Исходя из этого, объективно использовать данные о крупных жертвах мы не можем.

Как уже упоминалось выше, анализируемый материал формально делится на три части: 1 – с 1999 по 2001 год, материал диссертационной работы А.А. Соколова [2002]; 2 – с 2002 по 2011 год, материалы из архивов АНИС ИЭРиЖ УрО РАН; 3 – с 2012 по 2017 год, личное участие автора в сборе полевого материала. Количество собранных погадок с 1999 по 2001 года неизвестно,

имеются данные только о количестве найденных останков различных жертв (n=1706). С 2002 по 2004 года погадки не собирались, работы были возобновлены только с 2005 года, в итоге с 2005 по 2017 года было собрано 2050 погадок, в которых было обнаружено 3689 жертвы.

Таблица 3.3 – Количество собранных погадок зимняка

Год	Количество погадок	Количество жертв
1999	-	1025
2000	-	401
2001	-	280
2005	80	198
2006	25	55
2007	209	395
2008	202	281
2009	206	328
2010	260	440
2011	278	557
2012	115	179
2013	360	566
2014	176	279
2015	88	182
2016	51	229
2017	0	0
Сумма		5395

Автором и другими участниками экспедиции было собрано 833 погадки за период с 2012 по 2016 года, в которых было найдено 1435 жертв, автор также разбирает погадки собранные с 2007 по 2011 года. В 2017 году на всей территории исследования погадок не было обнаружено. Полная информация о количестве и результатах разбора погадок представлена в приложении Б. Соотношение жертв в

погадках рассчитывали по отношению к общему количеству найденных в погадках жертв за год. Такой способ расчётов можно встретить в работах А.А. Соколова [2002] и И.Г. Покровского [2012]. Данные по разбору погадок с 1999 по 2001 год не полны и не содержат информации о точном количестве собранных погадок, но известно общее количество жертв за каждый год.

3.6 Методы оценки обилия мышевидных грызунов

Учёт млекопитающих обычно проводят путём отлова ловушками на учётных линиях. Метод принято называть «методом ловушко-ночей» или «методом ловушко-суток» в зависимости от срока выставления ловушек. В качестве ловушек, как правило, используют «мышеловки-давилки» или плашки (ловушка Геро) и реже – «мышеловки-живоловки». Также учёты мелких млекопитающих можно проводить «цилиндрами» и «канавками» [Нумеров и др., 2010].

В этом исследовании использованы данные отловов грызунов на стационарном участке «Еркута» с 1999 года. Данный материал можно разделить на два периода, с 1999 по 2006 годы и с 2007 по 2017 годы, поскольку сбор материала проводился двумя методами лова с помощью «трапиковых» ловушек Геро (Рисунок 3.2). Приманкой в обоих случаях послужил изюм и россыпь овсяных хлопьев. Использование изюма в качестве приманки вместо хлеба, смоченного подсолнечным маслом, более эффективно из-за повышенной влажности тундрового климата [Соколов, 2002].

Первый используемый метод (1999-2006 гг.) - стандартный метод ловушко-линий [Новиков, 1953]. Отловы проводились на линиях из 50 или 100 ловушек, размещенных с интервалами в 5 м в нескольких местообитаниях минимум на две ночи [Соколов, 2003]. Ловушко-линии были расположены в центре исследуемой области (Рисунок 3.3). Отловы проводились с июля по сентябрь 1999 года, в июле 2000 года и в июне – июле с 2001 по 2006 год. Число ловушко-суток в год варьировало от 200 до 2410 (Приложение В, Таблица В.1).

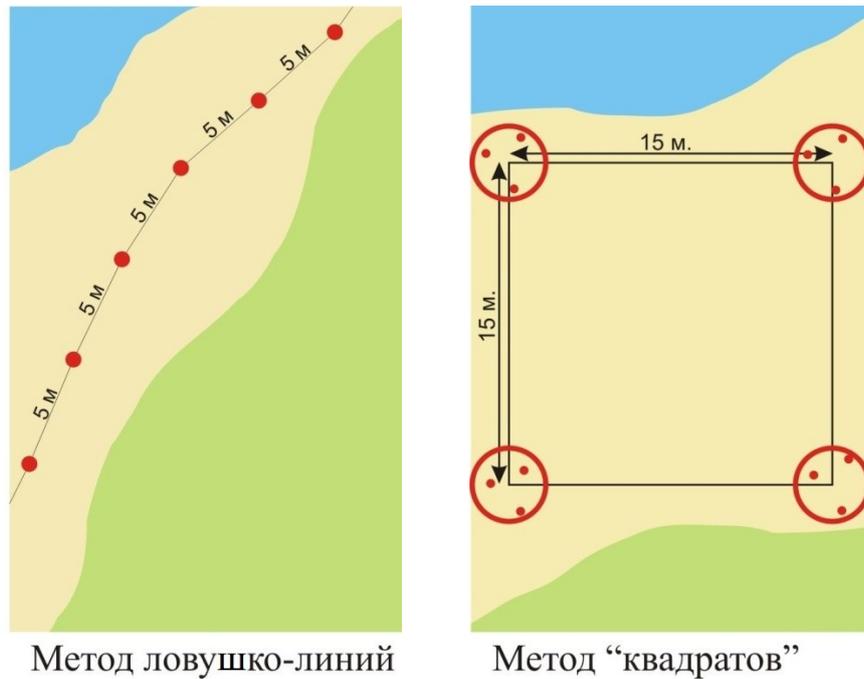


Рисунок 3.2 – Методы оценки относительной численности грызунов

Второй, так называемый метод квадратов, требует установки ловушек в углах выбранного в определённом биотопе квадрата. В каждом углу в круге диаметром 2 м устанавливают по три ловушки, которые стоят на протяжении двух ночей. Данный метод подробно описан в работе А. Муллымаки с соавторами [1971], в тундровых ландшафтах Канады [Krebs, 1964]. Среди работ отечественных учёных [Чернявский, Ткачев, 1982; Карасева, Телицина, 1996] встречается метод с похожим названием, однако эти методики отлова принципиально отличаются друг от друга. Но в целом суть обоих методов заключается в большей равномерности распределения орудий лова по территории.

Квадраты со сторонами 15 м закладываются в определённых биотопах. На территории исследования было выбрано три типа местообитаний: долинные луговины, влажная тундра с травянистыми кочками, тундра с кустарниковыми кочками [Sokolova et al, 2014].

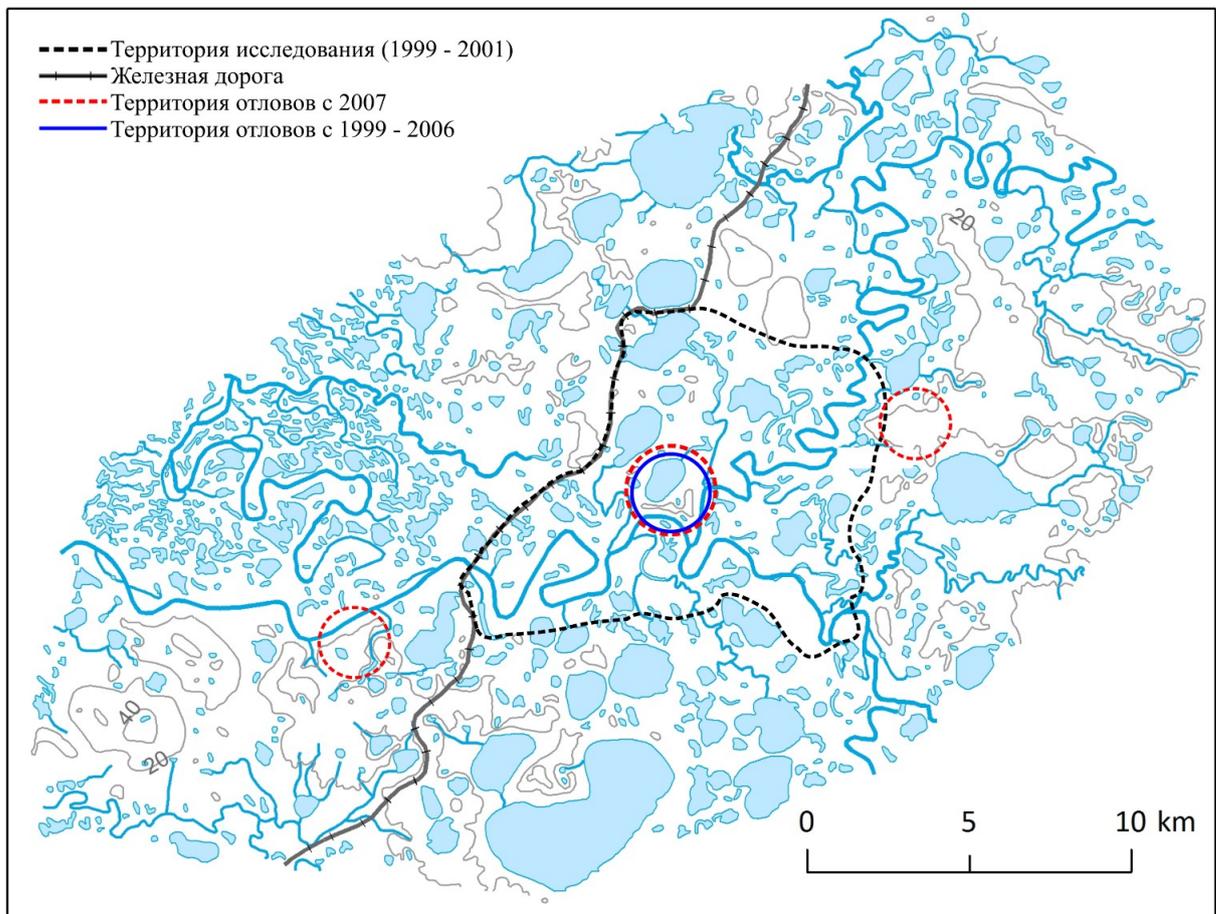


Рисунок 3.3 – Территории отлова грызунов в разные периоды исследования

С 2007 по 2011 год давилки на квадратах размещались двумя большими пространственными группами (площадками) по две ночи (2 площадки \times 3 биотопа \times 6 квадратов для каждого биотопа \times 12 ловушек на квадрат \times 2 ночи \times 2 сессии отловов = 1728 ловушко-суток в год). В 2012 году была заложена третья площадка, состоящая из квадратов в таких же биотопах (в результате чего в общей сложности 2592 ловушко-суток в год (Таблица 3.4). В 2007 и 2016 годах, по причинам логистики было проведено только по одной сессии отловов. Всего на стационаре «Еркута» встречается 2 вида леммингов, копытный *Dicrostonyx torquatus* (Pallas, 1778) и сибирский *Lemmus sibiricus* (Kerr, 1792); 2 вида серых полёвок, полёвка Миддендорфа *Microtus middendorffi* (Poljakov, 1881) и узкочерепная полёвка *Microtus gregalis* (Pallas, 1779); и красная полёвка *Myodes rutilus* (Pallas, 1779).

Используемый материал по разнообразию и относительной численности грызунов, собранный без личного участия, взят из архивов АНИС ИЭРиЖ УрО

РАН. Предоставленные данные охватывают период с 1999 по 2011 гг., и содержат информацию о 15000 отработанных ловушко-сутках. С 2012 г. автор принимал непосредственное участие в работах по отловам мышевидных грызунов.

Таблица 3.4 – Результаты отловов мелких грызунов на стационаре Еркута представленные в виде относительной численности. (1999 – 2017 гг.)

Год	Сибирский лемминг	Копытный лемминг	Милдендорфа Полёвка	Узкочерепная полёвка	Красная полёвка	Мелкие грызуны (общее)	Всего поймано (n)	Ловушко-сутки
1999	1.25	1.50	15.25	0.88	0	18.80	151	800
2000	0	0.15	5.11	0.46	0	5.73	37	646
2001	0	0.36	6.10	1.20	0.12	7.78	65	836
2002	0.30	0.22	1.33	1.19	0.07	3.11	42	1350
2003	0	0.50	0.25	0.50	0	1.24	30	2410
2004	0	2.86	2.57	0	0	5.43	19	350
2005	0.46	0	4.62	0.92	0	6.00	39	650
2006	0	0	0	0	0	0.00	0	200
2007	0	0.35	0.93	0.23	0	1.50	13	864
2008	0	0.23	0.12	0.12	0.06	0.52	9	1728
2009	0.06	0.23	1.27	1.74	0.06	3.36	58	1728
2010	0	0.29	1.39	3.36	0	5.03	87	1728
2011	0	0.23	1.33	1.04	0.12	2.72	47	1728
2012	0	0.31	0.46	1.23	0.19	2.20	57	2592
2013	0	0.04	0.81	2.85	0.66	4.36	113	2592
2014	0	0.04	0.50	0.89	0.15	1.58	41	2592
2015	0	0.04	0.39	1.08	0.04	1.54	40	2592
2016	0	0.15	0.15	0.69	0	1.00	13	1296
2017	0	0.12	0.58	1.89	0.15	2.74	71	2592

3.7 Методы обработки данных

Имеющиеся данные обрабатывались при помощи Microsoft Office Excel 2007. Статистическая обработка проводилась в ПО «R» v3.5.0 (R Core Team, 2018).

Динамика численности грызунов. Относительную численность мышевидных грызунов оценивали на основе автокорреляционной картины детрендированного временного ряда. Тренды общей относительной численности и относительной численности основных видов мелких грызунов оценивали как коэффициенты линейной регрессии относительной численности от времени. Амплитуду флуктуации общей относительной численности мелких грызунов оценивали по коэффициентам вариации, рассчитанным для пятилетнего интервала (использовалась линейная модель с автокорреляцией из пакета NLME в R). Индексы численности двух видов леммингов, были суммированы для большинства анализов, поскольку проанализировать сибирских леммингов отдельно, из-за их очень низкой численности, невозможно.

Плотность гнездования. Имеющиеся данные обрабатывались при помощи Microsoft Office Excel 2007. Статистическая обработка проводилась в ПО «R» v3.5.0 (R Core Team, 2018).

Численный ответ зимняков по отношению к относительной численности мелких грызунов анализировали с помощью обобщенных линейных моделей (GLM) с распределением Пуассона, в качестве зависимой переменной использовали количество гнезд в год. Площадь исследования для каждого года была включена в качестве переменной смещения.

Изменение числового ответа во времени может происходить постепенно или возникать в определенное время, как результат сдвига в режиме. Для того, что бы учесть это, мы, в дополнение к непрерывному времени, вводим в модель ещё один фактор с двумя уровнями, которые соответствуют двум отдельным временным периодам. Граница между двумя периодами определялась на основе всех данных модели и представляла из себя год, для которого остатки отклонений модели были наименьшими.

Таким образом, в качестве независимых переменных использованы: общий индекс численности мелких грызунов, индекс численности леммингов, год и период. Исходя из того, какая группа независимых переменных будет использоваться, формировалось 6 моделей: модель с общим индексом численности грызунов; модель с индексом численности леммингов; две модели с общим индексом численности грызунов, где год включается как аддитивный фактор и как мультипликативный фактор; две модели с общим индексом численности грызунов и с временным периодом как аддитивным и мультипликативным фактором. Далее эти шесть моделей-кандидатов сравнивались с использованием информационного критерия Акаике, скорректированным для небольшого размера выборки (AICc). Аналогичные модели с леммингами не использовали, поскольку в последние годы леммингов было поймано очень малое количество.

Подборка всех моделей осуществлялась графически. Поскольку теоретически численный ответ хищников является нелинейным, специально проверяли наличие признаков нелинейности или порогов отклика в диапазоне значений независимой переменной. Для проверки на избыточную дисперсию использовали функциональный тест дисперсии пакета AER [Kleiber & Zeileis, 2008]. Индексы мелких грызунов и леммингов были логарифмически трансформированы для достижения нормального распределения остатков. Из-за того, что в некоторые годы было поймано 0 леммингов, к их индексу численности добавлялось 0,017, что соответствует половине минимума, который мог быть пойман, данный способ описан в статье Fauteux et al. [2018].

Для наиболее значимых моделей в Приложении В приводятся оценки параметров и доверительные интервалы. Так же этот анализ был проведён для гнёзд, найденных на исходной территории исследования 1999 г. (100 км²), потому как увеличение площади исследования может вызвать изменения качества среды обитания, что в свою очередь может исказить результаты плотности гнездования.

Успех размножения. Усилия для размножения (размер кладки), успех вылупления и количество слётков на гнездо анализировались с использованием

аналогичного, описанного выше, подхода. При комбинации таких же независимых переменных составлялись такие же модели, как и для анализа плотности гнездования, но без площади территории, включённой как смещение.

Поскольку предыдущие исследования показали, что осадки влияют на эффективность выведения птенцов [Beardsell et al., 2016; Potapov, 1997], для всех моделей со слётками в качестве аддитивного эффекта включалось среднее количество осадков за июль (Таблица 3.5), пространственный климатический массив данных CRU TS 4.01 [Harris et al., 2014].

Таблица 3.5 – Среднее количество осадков за июль. Пространственный климатический массив данных CRU TS 4.01 [Harris et al., 2014]

Год	Осадки (мм)	Год	Осадки (мм)
1999	58.4	2009	37.1
2000	16.6	2010	39.8
2001	42.9	2011	38.2
2002	64.4	2012	58.7
2003	36.5	2013	13.5
2004	11.6	2014	45.4
2005	73.5	2015	60.1
2006	57.4	2016	12.7
2007	42.8	2017	3.5
2008	28.5	-	-

Для количества яиц в кладке использовали усечённое распределение Пуассона (функция `vglm` - векторная обобщённая модель, пакета VGAM в R; [Yee, 2015]), так как любая зарегистрированная попытка размножения по определению включает по крайней мере одно яйцо.

Успешность вылупления моделировали с использованием обобщённых линейных моделей (GLM) с биномиальным распределением; вылупление считалось успешным, если вылупилось хотя бы одно яйцо в гнезде.

Количество слётков на гнездо моделировали с распределением Пуассона, и в анализе учитывали только гнезда с успешным вылуплением. Проверку моделей осуществляли способом, указанным выше.

Избирательность питания. Данные по спектру питания были обобщены и представлены как доля каждого вида грызунов среди всех мелких грызунов, найденных и идентифицированных при разборе погадок. Селективность добычи определяли как долю потреблённой добычи относительно доли доступной добычи, данная оценка не предполагала активный отбор хищником.

Индекс избирательности рассчитывали для леммингов (обоих видов вместе), полёвок Миддендорфа и узкочерепных полёвок как пропорцию особей определённого вида из погадок за год, деленную на пропорцию этого вида из данных по отловам за год. Чтобы оценить возможное изменение предпочтений добычи во времени, мы рассчитали стандартизированный индекс избирательности (α) для каждого года по формуле (1) согласно работам P. Hellström et al. [2014] и V.F.J. Manly et al. [1972].

(1)

$$\alpha = r_i / n_i \times \frac{1}{\sum_{j=1}^m r_j / n_j}$$

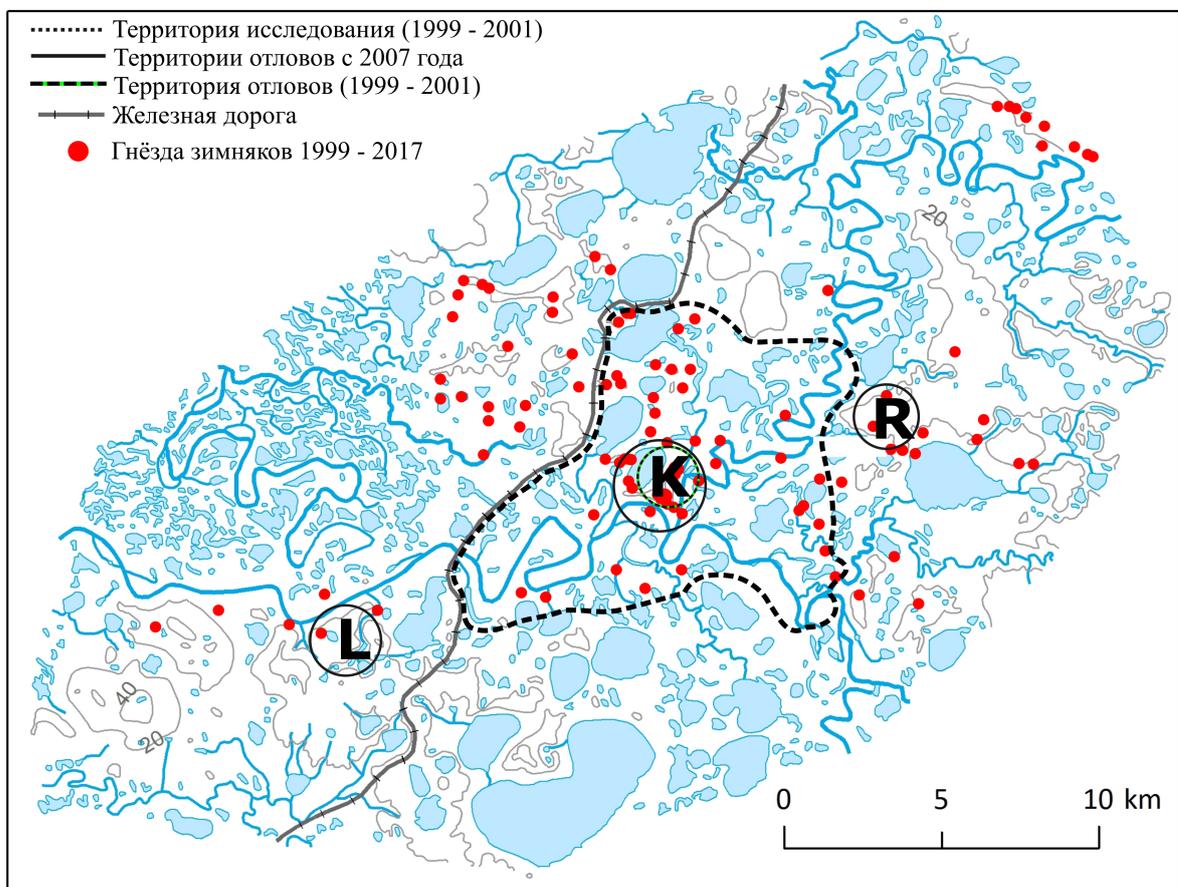
где (r_i) - это доля определённой добычи (i) в рационе, (n_i) - доля добычи (i) в окружающей среде и число видов жертв – (m).

Если определённый вид добычи используют пропорционально его доступности, то $\alpha = 1/m$. Более высокое значение α показывает предпочтение. Для проверки изменений коэффициентов отбора во времени использовали линейные регрессии.

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

4.1 Плотность гнездования зимняка

Расположение и распределение гнёзд в течение 19-ти лет на исследовательском участке сильно варьируют. На рисунке 4.1 представлено расположение всех найденных гнёзд ($n=104$), карты с расположением гнёзд отдельно за каждый год находятся в Приложении Г.



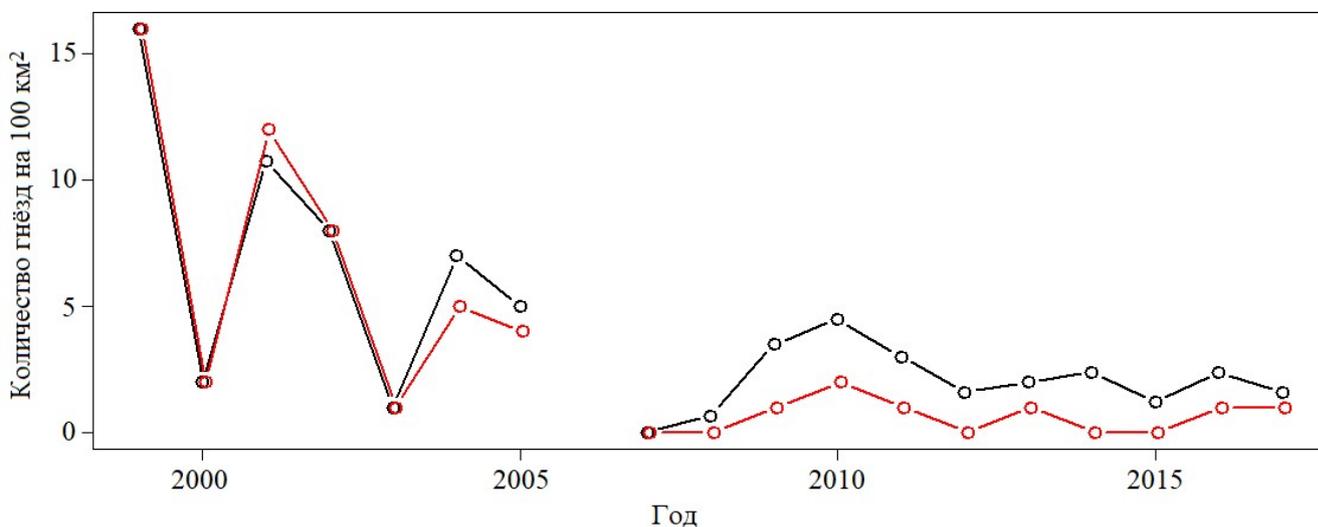
L, K, R – участки на которых проводится учёт численности мелких грызунов методом квадратов.

Рисунок 4.1 – Расположение гнёзд зимняка с 1999 по 2017 гг.

Анализируя расположения гнёзд с 1999 г., можно сказать, что в пределах территории, на которой когда-то гнездились 16 пар мохноногого канюка, сейчас сложно отыскать хотя бы пару гнёзд за сезон. Зимняки гнездятся

преимущественно на одних и тех же сопках, склонах или обрывах, за исключением некоторых лет с высокой плотностью гнездования, когда гнёзда находили на каждом пригодном холме или просто в ровной тундре. Иногда встречаются новые, не характерные для здешних птиц, гнёзда, расположенные на песчаных обрывах.

В разные годы плотность гнездования сильно варьирует (Таблица 3.1), и за последние 19 лет сильно сократилась с 16 пар на 100 км² до 2 (оценка = -0.43, ДИ (95%) = [-0.71; -0.16], $P_v = 0.007$). Из рисунка 4.2 мы видим, что с 2007 г. флуктуация менее выражена, и плотность гнездования стабильно ниже, чем раньше.



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

Рисунок 4.2 – Динамика плотности гнездования зимняка на территории стационара

В период с 1999 по 2005 гг. отмечено два года с низкой и три года с высокой плотностью гнездования. С 2007 г. таких выраженных случаев лишь два: полное отсутствие зимняка в 2007 г. и относительно высокая плотность в 2010 г. Если рассматривать плотность гнездования только на начальной территории исследования в 100 км² (рисунок 4.1), то снижение плотности ещё более выражено (оценка = -0.54, ДИ (95%) = [-0.82; -0.26], $P_v < 0.01$).

4.2 Успех размножения зимняка

Исходя из вышеперечисленного в разделе 3.3, в данном исследовании использовали и сравнивали три показателя оценки успеха размножения: по доле успешных гнёзд, по отношению слётков к количеству яиц и по среднему количеству слётков на гнездо. В ходе работы было решено, что данный подход позволит избежать многих недостатков применяемых методов.

Успех размножения, как и плотность гнездования, – важнейший из биологических параметров, складывающих экологию пернатых хищников. Если по количеству гнездящихся пар можно понять, какие условия предоставлены для птиц в начале, то по успеху гнездования можно судить о том, как условия изменились во времени, а также, насколько данная экосистема выгодна хищнику. Как было оговорено ранее, мы используем несколько методов для оценки успеха гнездования, чтобы по возможности нивелировать недостатки каждого. В первую очередь рассмотрим, как изменялось количество гнёзд со слётками во времени (рисунок 4.3).

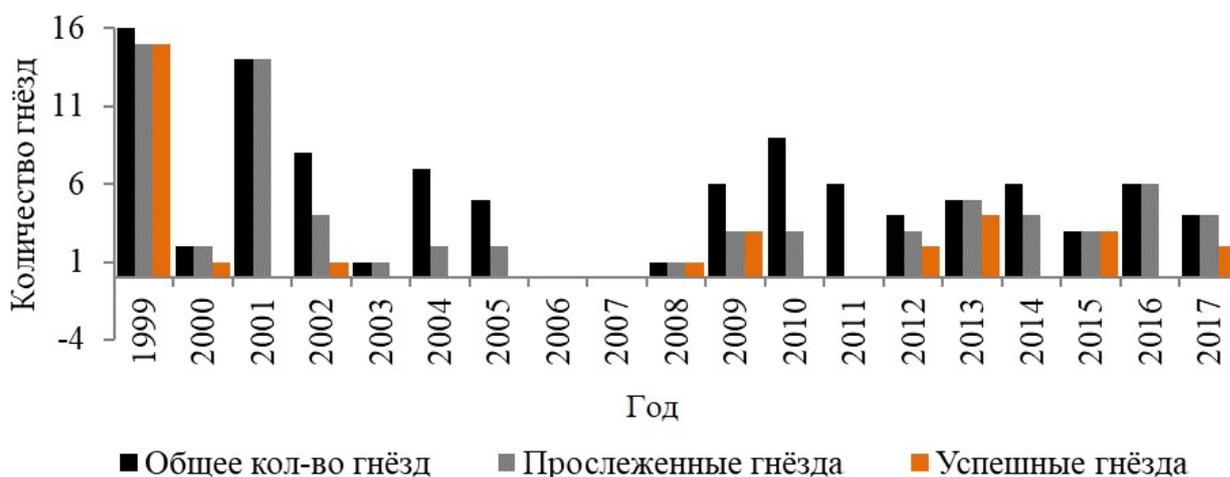


Рисунок 4.3 – Количество найденных, прослеженных и успешных гнёзд зимняка

Из 104 гнёзд мохноногого канюка до момента вылета птенцов было прослежено только 70%, что составляет 72 гнезда, судьбу которых мы знаем точно (рисунок 4.4). Следовательно, долю гнёзд со слётками мы будем рассматривать по отношению к прослеженным гнёздам. По результатам данного

метода мы не можем сделать каких-либо общих выводов относительно успеха размножения, но чётко видно, что с 2001 по 2007 гг. результаты гнездования весьма скромны. Необходимо также указать на то, что в некоторые годы плохая погода или хищники стали теми факторами, из-за которых гнездование прекращалось. Так в 2001 г. после сильного шторма на исследуемой территории погибли все гнёзда. В 2014 г. гнёзда были разорены орланом белохвостом и песком. В 2016 г., возможно из-за жаркого лета, ни одна кладка из шести найденных гнёзд не дожидая до момента вылупления.

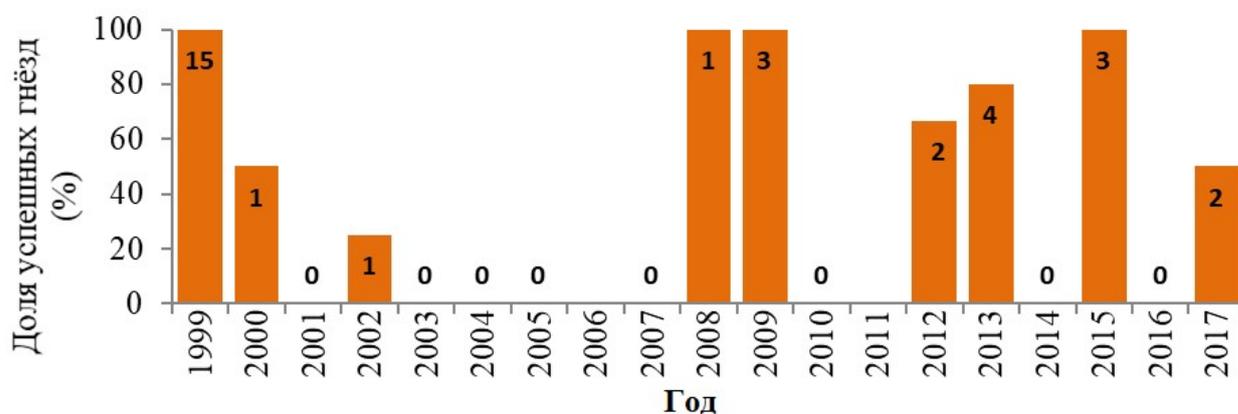
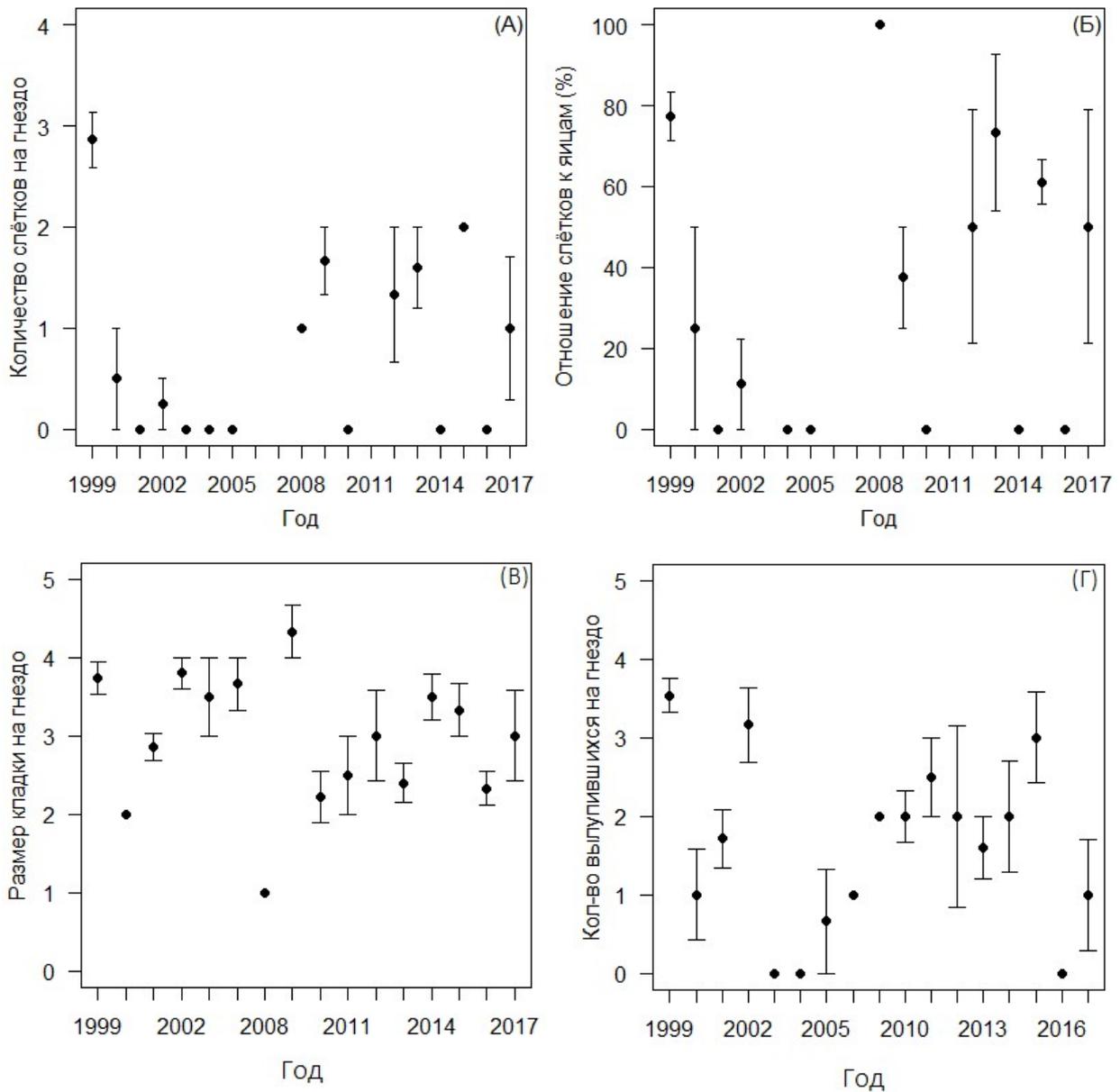


Рисунок 4.4 – Доля гнёзд зимняка со слётками по отношению к прослеженным гнёздам зимняка

Если говорить о других способах оценки успеха размножения, то в целом картина повторяется, но результаты более показательны. На рисунке 4.5 представлены два способа оценки – количество слётков на гнездо и доля слётков по отношению к количеству яиц в гнезде.

Проводя дисперсионный анализ для оценки значимости различий успеха размножения в разные годы мы можем утверждать, что метод, при котором высчитывается доля слётков к яйцам (рисунок 4.5 Б) не даёт значимых различий ($F = 0.83$, степень свободы = 66, $P_v = 0.37$). Противоположный результат наблюдается при расчёте количества слётков на гнездо (рисунок 4.5 А), ($F = 3.8$, степень свободы = 70, $P_v = 0.05$). Так же значимы количества яиц в гнезде ($F = 7.17$, степень свободы = 78, $P_v < 0.01$) и количества вылупившихся птенцов в гнезде ($F = 11.9$, степень свободы = 81, $P_v < 0.01$) в разные годы, рисунок 4.5.



(А) среднее количество вылетевших из гнезда птенцов в год; (Б) средняя доля слётков от количества яиц в кладке; (В) – среднее количество яиц в кладке на гнездо с ошибкой среднего; (Г) – среднее количество выплывших птенцов на гнездо с ошибкой среднего

Рисунок 4.5 – Показатели успеха размножения, размер кладки и успех выплывания зимняка

4.3 Питание зимняка на Южном Ямале

В данном исследовании изучение питания зимняка проводилось только на основе разбора погадок, поскольку это единственный метод, которым можно единообразно проанализировать накопленный материал за длительный период.

Как уже отмечалось ранее, метод погадок имеет ряд недостатков, и самый главный – это невозможность количественно оценить долю крупных жертв в питании, от которых в основном потребляется мясо [Francksen et al., 2016; Pokrovsky et al., 2014]. В Приложении Б приведён полный спектр питания мохноногого канюка по результатам изучения состава погадок [Фуфачев, Соколова, 2013].

Доля грызунов оценивается фактически по количеству потреблённых зверьков, которое устанавливается по челюстям. Доля птиц, других млекопитающих и рыб относительна и основана на частоте встречаемости их останков в погадке. То есть, одно перо или чешуйка в погадке – одна птица или рыба. Иногда в погадках встречались два клюва или две правые лапы, что давало основание судить о как минимум двух потреблённых птицах, но такие случаи в погадках зимняка редки. На рисунке 4.6 представлено, в каких пропорциях находились останки жертв, относящихся к таким группам, как грызуны, другие млекопитающие, птицы и рыбы.

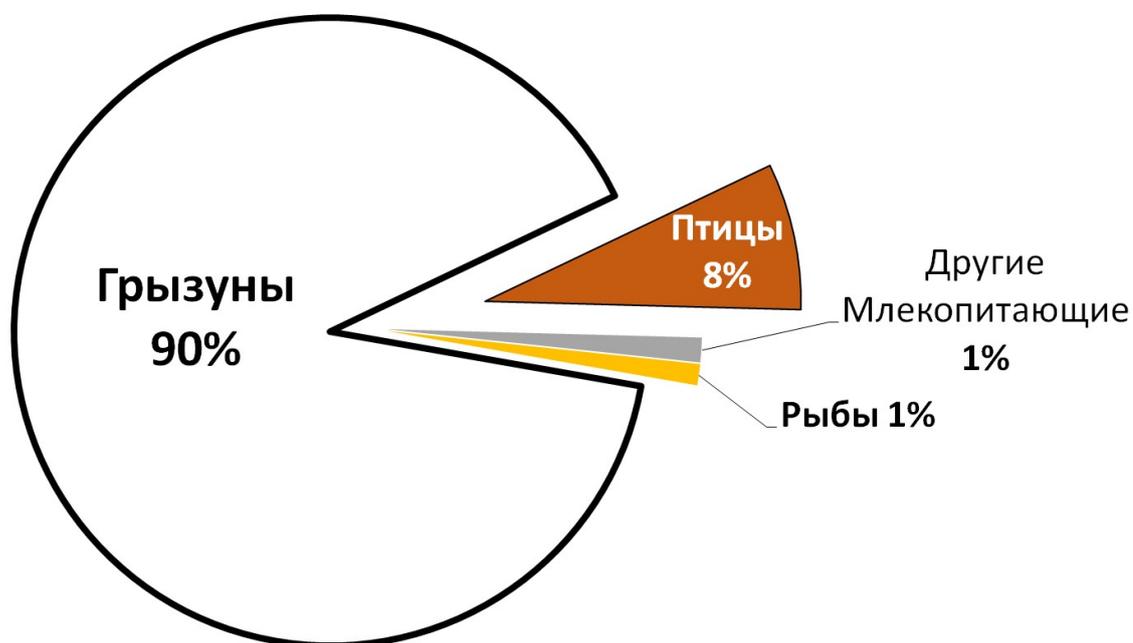


Рисунок 4.6 – Распределение найденных останков жертв из погадок зимняка по группам

Акцентируя внимание только на останках птиц в погадках зимняка, принимая в расчёт большую редкость нахождения останков сразу от двух птиц в

одной погадке, мы можем рассчитать долю погадок с останками птиц в год. К сожалению, за неимением полных данных за некоторые годы, рассчитать долю можно только с 2005 г. Анализируя полученный результат, можно заметить, что доля погадок с останками птиц с 2005 по 2014 гг., не считая 2006 г., в среднем составляет 16.7 ± 2.8 %, но к 2016 г. резко возрастает до 44% (рисунок 4.7).

Хотя данный результат достаточно существенен, всё-таки он основывается на трудно сопоставимых с действительностью данных, так как нельзя утверждать, что хищник стал больше есть птиц или в какой-либо степени зависеть от этого корма. Если рассматривать 2016 г. более детально, то необходимо уточнить, что из останков птиц в погадках только в этом году чаще всего встречались белые куропатки, которых в тот год было достаточно много. Как уже упоминалось в разделе 3.6, 2016 г. стал весьма драматичным, поскольку из 6 найденных гнёзд, ни одно не дожило до стадии вылупления. При этом взрослые птицы присутствовали на территории исследования, о чём свидетельствуют и визуальные наблюдения, и данные с GPS передатчиков. В итоге, обилие погадок с куропатками в 2016 г. можно объяснить тем, что погадки были оставлены взрослыми зимняками, прервавшими гнездование и скорее всего сменившими пищевую стратегию.

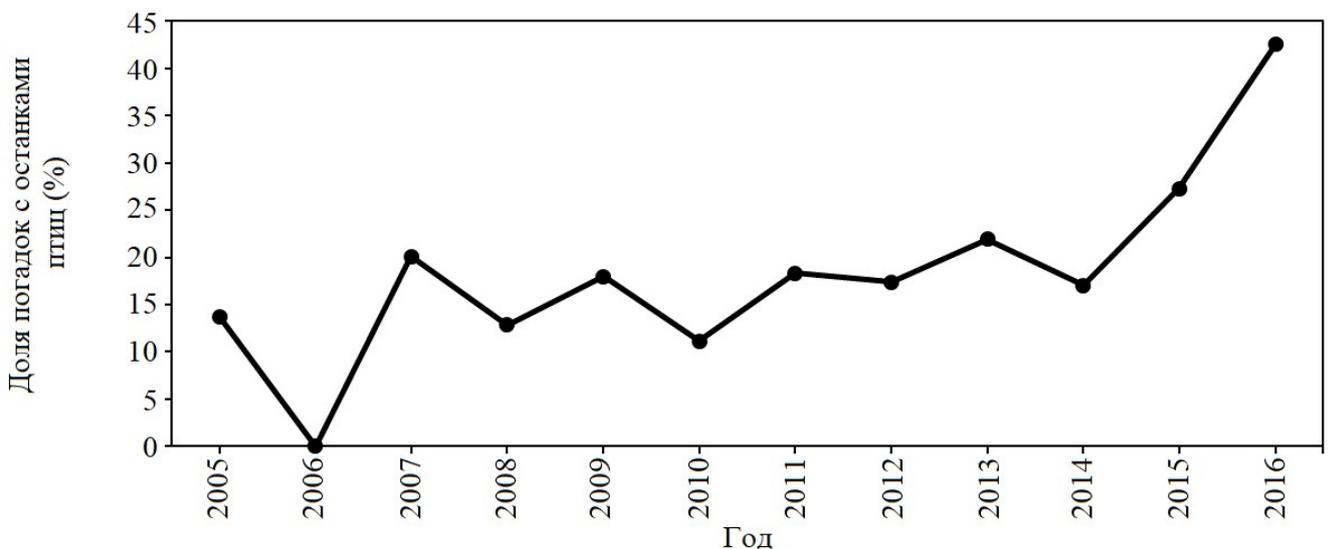
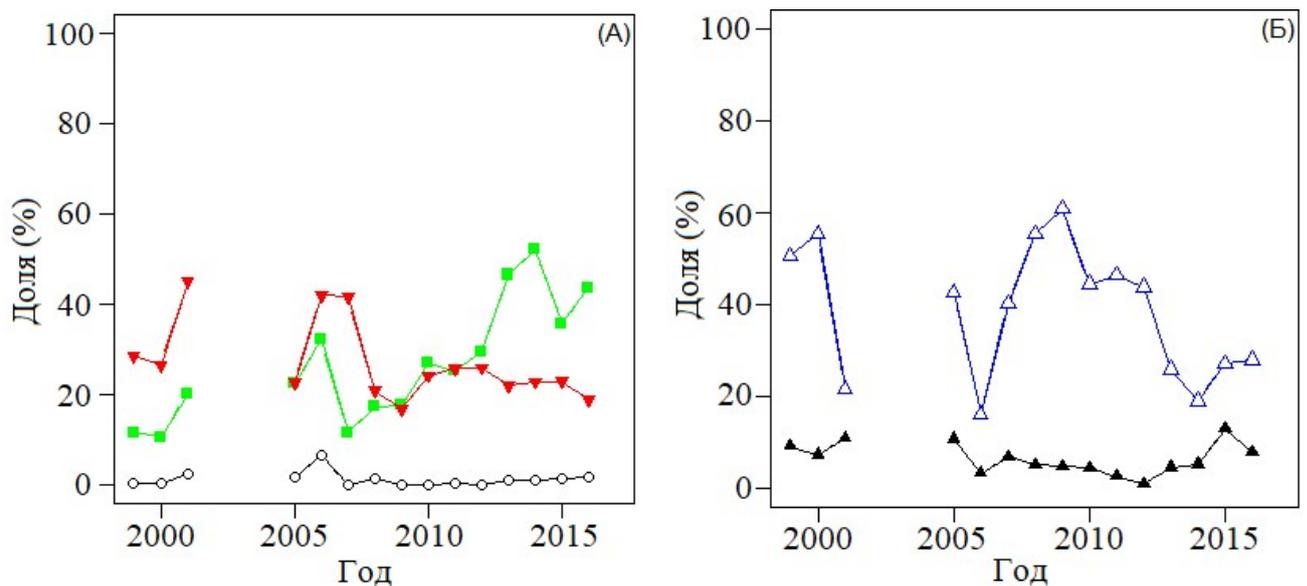


Рисунок 4.7 – Доля погадок зимняка с останками птиц (2005 – 2016 гг.)

Однако фактическое количество грызунов, найденное в погадках, перекрывает вероятность нахождения каких-либо других животных. Из всего

перечисленного мы делаем вывод, что объективно судить можно только лишь о потреблённых мелких грызунах.

Рассматривая данные о количестве отдельных видов мышевидных грузов в погадках зимняка, сразу можно отметить, что пернатый хищник добывает грызунов в разных пропорциях. 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. Из рисунка 4.8 видно, что в основном в питании зимняка присутствуют три вида мелких 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, что не удивительно, поскольку этот вид обитает в кустарниках и труднодоступен для пернатых хищников.



(А) Полёвки: зелёный – узкочерепная полёвка; красный – полёвка Миддендорфа; белые точки – красная полёвка. (Б) Лемминги: синий – копытный лемминг; чёрный – сибирский лемминг

Рисунок 4.8 – Доля отдельных видов грызунов, найденных в погадках зимняка, по отношению ко всем мелким грызунам из погадок с 1999 по 2017 гг.

Анализируя динамику питания отдельными видами мышевидных грызунов, видно, что с 1999 по 2016 гг. мохноногий канюк стал чаще потреблять

узкочерепную полёвку (оценка = 1.89, ДИ (95%) = [1.07: 2.7], $R^2=0.61$, $P_v < 0.01$). Для полёвки Миддендорфа визуально можно различить два периода: с 2009 года по 2016 гг. этот вид встречается в погадках с относительно одинаковой пропорцией ($\approx 22\%$), тогда как с 1999 по 2008 гг. доля этого вида в погадках варьировала от 20% до 45%. Похожее разделение на периоды можно отметить и для копытного лемминга. С 1999 по 2007 гг. присутствие этого вида в погадках очень разнообразно год от года и, как правило, снижается или поднимается на 20-30%. Примерно с 2008 по 2009 гг. наличие этого вида леммингов в погадках от года к году резко снижается с 60% до 20-25%.

Сибирский лемминг, несмотря на наибольшую теоретическую выгодность в качестве корма, встречается в погадках зимняка с относительно малой долей, не более 20%. Также можно отметить, что с относительно высокой долей этот грызун встречался в период с 1999 по 2001 гг., в 2005 г. и в 2015 г.

Несмотря на труднодоступность красной полёвки останки этих грызунов присутствуют в погадках (0.5% за все годы). Красная полёвка не встречается ежегодно в погадках и, как правило, количество найденных особей варьирует от 1 до 4, и лишь в 2001 г. было найдено 7 особей этого мышевидного грызуна.

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

5.1 Мышевидные грызуны на стационаре «Еркута»

Сибирский лемминг

Сибирский лемминг относится к высокоспециализированной форме мелких грызунов, приспособленных к жизни в условиях Арктики и Субарктики. Распространён в равнинных и горных тундрах Арктики и Субарктики Старого и Нового Света, включая ряд островов Полярного бассейна, от Сев. Скандинавии до берегов Гудзонова залива, а также на «гольцах» и среди болотистого лиственничного редколесья хребтов лесной зоны Восточной Сибири. Сибирский лемминг, в отличие от копытного, является массовым грызуном тундровой зоны и населяет также увлажнённые и заболоченные места. Достигает наибольшей численности в равнинной, кочкарной и полигональной тундре с развитым мохово-осоковым покровом. Биотопическая приуроченность сибирского лемминга обусловлена специфической связью болотных и тундровых ландшафтов в Субарктике, сопряженной эволюцией субарктических видов грызунов и ландшафтной структуры территорий. Расположенные, как правило, в депрессиях рельефа, где создаются оптимальные условия зимовки грызунов под снегом, эти местообитания являются, по-видимому, и оптимальными станциями переживания и размножения животных на протяжении сезонных и межгодовых колебаний численности [Ануфриев, 1994].

В удобных для поселения местах сибирский лемминг селится в норах, образуя большие колонии. Охотно занимает всевозможные естественные убежища. В зимнее время он прокладывает подснежные ходы и строит объёмные шарообразные наземные гнёзда, из которых в период снеготаяния переселяется в подземные убежища. В пище преобладают во все сезоны осоки и пушица, а также зелёные мхи. Поедает и тундровые кустарнички, но только как добавку к рациону. Сроки размножения, особенно в годы депрессии численности, могут быть

растянутыми, начинаясь сразу после снеготаяния (в благоприятные годы еще до схода снежного покрова). Пик размножения приходится на июнь, а к августу наблюдается резкий спад. К этому времени перезимовавшая часть популяции почти полностью вымирает. Известны кочёвки, связанные с сезонной сменой местообитаний, в том числе кормовой, и расселения из участков, в которых зверьки сохранились в период спада численности [Громов, Ербаева, 1995].

Сибирский лемминг распространён по всей территории Ямала. В годы низкой или умеренной численности он более многочисленен на севере полуострова [Дунаева, 1948; Бахмутов и др., 1985; Добринский, 1995]. Говоря об изменении численности этого лемминга, В.С. Балахонов с соавторами [1997] в годы высокой численности отмечали широкое расселение по всему Ямалу и прилежащим территориям. В такие годы сибирский лемминг занимает практически любые пригодные для жизни биотопы. А.А. Соколов [2002] отмечает, что на территории полевого стационара этот вид в последние годы встречается всё реже.

Копытный лемминг

И.М. Громов, М.А. Ербаева [1995] описывают этот тундровый палеарктический вид как высокоспециализированную форму мелких грызунов, приспособленных к жизни в условиях Арктики и Субарктики. Распространён в тундрах и лесотундрах Евразии (к востоку от р. Мезень и п-ова Канин) и Северной Америки (Северная Канада, Аляска, острова полярных морей). Весь ареал находится в пределах Субарктики [Шварц, 1963].

Населяет северные безлесые регионы евразийского материка и прилежащих островов, от южных частей арктической тундры до северной лесотундры.

Предпочитает дриадово-кустарничковую тундру, участки с хорошим дренажем, такие как берега рек и ручьев, где сплошные поселения могут тянуться на протяжении 5-8 км. Селится колониями, в которых простые защитные норы вдоль кормовых троп, непрерывная цепь камер для хранения запасов, а вне периода размножения и гнездовые камеры используются зверьками коллективно.

Вследствие развитой территориальности и явного предпочтения определённого рода мест обитания, для этих животных характерно агрегированное (мозаичное) расположение нор. Глубина нор зависит от толщины оттаивающего слоя почвы. На плакорах постоянные колонии со временем оказываются расположенными в блюдцеобразных понижениях, образующихся в результате «просадки» верхних слоёв грунта, занятых иной, чем окружающая, растительностью. В естественном комплексе зональных и интразональных элементов ландшафта демонстрирует наибольшую стенотопность и более того – проявляет наименьшую пластичность по отношению к трансформированным территориям. Численность вида понижается к югу, хотя на севере он является фоновым видом [Естафьев, 1994; Данилов, 2000].

Зверёк активен круглосуточно, но прерывисто. В пище, как и в запасах преобладает веточный корм, состоящий из побегов, коры и листьев ив, карликовой берёзы, голубики, морошки и дриады; последняя запасается вместе с корневыми частями.

Наиболее подробно динамика численности копытного лемминга на юге Ямала изучена А.Н. Даниловым с коллегами [Данилов, 1984; Балахонов и др., 1997; Данилов, 1988; 2000], которые отмечают, что во время депрессии численность леммингов в местах их постоянного обитания в течение всего ряда наблюдений была примерно равной и составляла 0.01-0.02 экз./га. Значительные подъёмы численности на Южном Ямале наблюдались в 1973, 1985 и 1988 гг. [Балахонов и др., 1997; Калякин, 1980]. В такие годы леммингов можно встретить не только на сухих участках тундры (вершины водоразделов, склоны плакоров), но и в низинах, в сырой заболоченной тундре [Соколов, 2002]. Из устных сообщений В.Г. Штро и В.К. Рябицева, а также из работ Т.Н. Дунаевой [1948] и В.С. Балахонова [1998] следует отметить, что при глубокой депрессии численности лемминга на Ямале неоднократно при отработке тысяч ловушко-суток не удавалось отловить ни одного зверька. А.А. Соколов [2002] сообщает, что на территории исследования в год депрессии им удалось отловить только одного зверька.

Узкочерепная полёвка

Для европейского Северо-Востока является типичным субарктическим видом. Населяет материковые тундры и лесотундры вплоть до побережья.

Ареал охватывает Восточную Европу и Северную Азию от Архангельской области, Верхнего Прикамья и Оренбургской области на западе до Анадыря и Среднего Амура на востоке. Заселяет, с одной стороны, степную и лесостепную зону (на юг до северного Приаралья и северной Монголии), с другой – лесотундровую и тундровую зоны. В лесную зону проникает лишь на отдельных участках ареала, поэтому на большом протяжении ареал вида разорван на два сплошных участка: северный (от Архангельска до Анадырского полуострова) и южный (от р. Камы до р. Амура). Соприкосновение этих участков возможно по р. Лене и ее притокам. Весь северный участок ареала входит в пределы Субарктики [Шварц, 1963].

В естественных комплексах элементов ландшафта различных подзон тундры и подзоны лесотундры узкочерепная полёвка проявляет биотопическую приуроченность к интразональным растительным сообществам – луговым группировкам, кустарникам и пойменным комплексам. В то же время она населяет некоторые специфичные биотопы, в частности, ивняковые тундры. В отличие от леммингов, полёвка избегает местообитаний с избыточным увлажнением – болот и заболоченных тундр [Естафьев, 1994].

Характерна мозаичность плотности населения узкочерепной полёвки. Живет в довольно сложных, но неглубоких норах, которые (особенно в периоды высокой численности) образуют поселения колониального типа. Активна круглогодично, преимущественно ночью. Размножение начинается еще под снегом.

Питается разнообразными надземными и подземными частями растений. Основными являются осоки, пушица, низкорослые полярные ивы. В общем комплексе мелких млекопитающих узкочерепная полёвка является фоновым, доминирующим видом тундровой зоны.

Среди субарктических грызунов полевка является наиболее пластичным видом по отношению к трансформированным территориям, где происходят процессы олуговения тундры [Естафьев, 1994].

На территории Южных Кустарниковых тундр Ямала узкочерепная полёвка является типичным представителем мелких млекопитающих. Из всех субарктических грызунов этой территории она наиболее требовательна к условиям норения. В результате чего в районах своего обитания занимает резко ограниченные участки тундры, придерживаясь в основном речных долин и не встречаясь в заболоченных местах, редко выходя на открытые участки тундры [Дунаева, 1948; Бахмутов и др., 1985; Балахонов и др., 1988]. Ряд авторов [Копеин, 1958; Соколов, 2002] считает, что такая приуроченность характерна для этой полёвки в годы её низкой численности. В периоды же высокой численности характер её местообитаний несколько меняется: на территории полевого стационара грызун встречается во всех сколько-нибудь пригодных для поселения полёвок местах (небольшие бугры и гряды, большие кочки) равнинной тундры и пологих увлажнённых склонов [Соколов, 2002]

Полёвка Миддендорфа

Полёвка Миддендорфа, - типичный представитель фауны Субарктики. Этот зверёк обладает специфическими чертами биологии, позволяющими ей осваивать довольно широкий диапазон биотопов тундры и лесотундры [Шварц, 1959]. Распространена в арктических и субарктических районах от Полярного Урала до Колымской низменности [Громов, Ембаева, 1995].

Является эндемичным представителем палеарктических тундр. Населяет низменные заболоченные тундры с низкорослым ивняком и лиственницей [Мейер и др., 1996], а также осоково-сфагновые болота, заболоченные берега озёр (особенно кочковатые). Антропогенного ландшафта избегает.

Норная деятельность сходна с таковой у полевки-экономки, которая в местах контакта поселений обоих видов придерживается менее заболоченных участков. Селится полёвка Миддендорфа колониями, неглубокие норы роет

только в более сухих местах. Летом в пище преобладают листья и стебли осок, зимой – их корневые части, из которых состоят запасы. Размножается с мая по август, в благоприятные годы – с марта по октябрь. Численность колеблется; наиболее отрицательно реагирует на суровые весны. Дожди и паводки вызывают у этого вида миграции в более сухую местность.

Биология этого вида на Южном Ямале наиболее подробно описана в работе С.С. Шварца и О.А. Пястоловой [1971]. Особое значение авторы придают морфофизиологической характеристике полёвки Миддендорфа как типичному представителю фауны Субарктики с высокой степенью приспособленности к условиям жизни в высоких широтах. Излюбленные места обитания этого зверька – участки осоково-пушицево-(кустарничково)-моховой сырой тундры. По наблюдениям А.А. Соколова [2002], полёвки особенно предпочитают увлажненные места с зарослями карликовой берёзки (*Betula nana* L.), которая, вероятно, обеспечивает дополнительную защиту от хищников, а также служит хорошей «арматурой» для создания системы нор, ходов и дорожек, как в толще мха, так и на поверхности земли. В некоторые годы численность полёвки в таких местах бывает очень высокой, в связи с чем формируются колонии полёвки [Дунаева, Кучерук, 1941; Шварц, Пястолова, 1971]. В.Е. Флинт [1977] относит такие поселения к инсулярному (мозаичному) типу пространственного распределения. На территории полевого стационара А.А. Соколов [2002] отмечает неоднократные встречи «островного» типа пространственного распределения полёвки. Это является приспособлением зверьков к высокой мозаичности биотопов тундры, когда участки оптимальных местообитаний заселяются зверьками с максимальной плотностью.

Красная полёвка

А.И. Аргируполо [1940] описывает полёвку, как наиболее многочисленный и широко распространённый вид Западной Сибири.

Распространена в лесостепи и лесной зоне Восточной Европы и Азии. Курильские острова, о-в Св. Лаврентия, Аляска, Северная Канада. На большей

части ареала заходит в лесотундру до северных ее пределов, где местами достигает высокой численности. В Евразии находки в типичной тундре единичны, например район Напалково на восточном побережье Обской губы. В Северной Америке (Аляска, Северо-Западные Территории Канады) обычна в тундре. В провинции Макензи (бассейн р. Перри-Ривер) тундровая популяция описана в качестве самостоятельного подвида [Шварц, 1963].

Массовый вид темнохвойных, лиственничных и хвойно-широколиственных лесов Сибири. В современную эпоху граница распространения совпадает с западной границей ареала сибирской пихты. В горах Сибири – до 1400 м н.у.м., то есть до пояса криволесья, кедрового стланика и лишайниковой тундры; на Урале – в каменных россыпях выше верхней границы лесного пояса; по пойменным лесам – до океанического побережья и южных частей арктической тундры (средний Ямал); на водоразделах – до северной границы лесотундры. Не терпит смену экосистем, в таком случае уступает красно-серой полевке [Громов, Ербаева, 1995].

По типу питания – типичный растительный полифаг с отчетливой сменой кормов: зеленые части растений преобладают весной и в первую половину лета, семена, ягоды и грибы – во вторую половину и осенью, зимой – лишайники и мхи. Примесь животной пищи во все сезоны года мала. Сроки размножения варьируют от 3 до 5.5 месяцев [Естафьев, 1994].

Характерна оседлая жизнь на постоянных индивидуальных участках площадью 300-900 м². Могут перемещаться на расстояния до 2 км. Избегает открытых местообитаний и трансформированных ландшафтов (вырубки, застроенные территории, агроценозы и т.д). По характеру убежищ – типичный «подземник», но не «норник». Свое жилище устраивает в естественных укрытиях, обычно хорошо защищенных снаружи, особенно часто в пустотах между корнями. Иногда её убежища располагаются не под корнями, а под моховым слоем.

На Ямале красная полёвка распространена до северной границы кустарниковых тундр [Балахонов и др., 1988]. В южных кустарниковых тундрах

полёвка наиболее многочисленна в зарослях кустов вдоль крупных рек. В отличие от более южных районов динамика численности этого грызуна в подзоне кустарниковых тундр изменяется синхронно с остальными тундровыми видами грызунов [Балахонов и др., 1997].

5.2 Численность мышевидных грызунов

Экстремальные климатические условия субарктической территории формируют неустойчивую тундровую экосистему. Малое число видов, задействованных в трофических цепях, наличие вечной мерзлоты, медленные биохимические процессы, короткий вегетационный период и, в целом, медленный биологический круговорот [Петров, Быховец, 2012]. В связи с этим, любой вид, живущий в тундре, играет важную роль, но растительноядные животные занимают особое место в экосистемах Крайнего Севера. Как отметил С.С. Шварц [1963], несмотря на то, что тундра – это страна песка и леммингов, важно не оставлять без внимания и других обитателей этой суровой территории, порой даже самых маленьких и многочисленных мышевидных грызунов.

Мелкие грызуны, за счёт своей массовости и относительной доступности, являются хорошей добычей для многих хищников тундры. От обилия этого ресурса может зависеть многое, зачастую знание динамики численности этой группы видов может ответить на многие вопросы.

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

Данные по отловам обобщались как годовые показатели относительной численности, состоящие из количества животных, пойманных в ловушку на 100 ловушко-суток. Для того, что бы собранный ряд данных был максимально репрезентативным, использованы результаты отловов ловушко-линиями, проводимые параллельно с отловами по методу квадратов в течение 6 лет (2010–2015 гг.). Сравнение этих данных, показало, что ловушко-линии давали большее количество пойманных животных. Систематические различия в получаемых

индексах, обусловленные конфигурацией схемы отловов, были исследованы в работе D. Fauteux et al. [2018]. Показано, что группа из трёх ловушек в квадрате примерно соответствует усилиям двух одиночных ловушек в ловушко-линиях. Поэтому, чтобы объединить ряды данных, полученных двумя разными методами лова, мы сократили усилия ловушек из линий с коррекцией в 0.67 раза. Также, для обеспечения более корректной статистической обработки временного ряда, количество грызунов в 2016 г. умножили на 2, поскольку отловы были проведены только в июне. Данная манипуляция основана на том, что к концу лета (в августе) относительная численность грызунов, как правило, возрастает в три раза, и чтобы неполные данные 2016 г. не искажали общую картину, мы усредняем данные.

Для того, чтобы оценить, насколько устойчив собранный ряд данных к изменению протокола отловов в 2007 г., был собран альтернативный временной ряд данных (Приложение В). Этот ряд включал в себя данные по отловам ловушко-линий за 1999–2006 гг. и 2010–2015 гг. и четыре года данных из квадратов 2007, 2009, 2016, 2017 гг. К данным из квадратов был применён поправочный коэффициент, но теперь усилия давилок из квадратов увеличивались в 1.5 раза. Все анализы, проводимые с участием данных об относительной численности мелких грызунов, основаны на обоих временных рядах, их результаты привели к одним и тем же выводам [Fufachev et al., 2019].

После корректировки результатов отлова мелких грызунов согласно работе D. Fauteux et al. [2018], индексы обилия стали варьировать от 0 в 2006 г. до 12.6 в 1999 г. Для примера, до корректировки в 1999 г. индекс обилия составлял 18.9 грызунов на 100 ловушко-суток (Рисунок 5.3). Общий индекс численности был выше 10 грызунов на 100 ловушко-суток только в 1999 г. После колебания имели более низкую амплитуду с небольшими пиками относительной численности каждые 3–5 лет. Согласно графику автокорреляции для детрендрованного временного ряда, каких-либо значимых автокорреляций, как для всех грызунов, так и для отдельных видов полёвок, выявлено не было.

На Рисунке 5.1 представлена общая динамика относительной численности мелких грызунов. В целом за 19 лет, наблюдалась отрицательная, но

статистически незначимая тенденция для общего индекса численности мелких грызунов (оценка = -0.20, стандартная ошибка = 0.11, $P_v = 0.08$).

Если рассматривать каждый вид в отдельности (Рисунок 5.2), то можно отметить, что до 2007 г. полевки Миддендорфа были наиболее многочисленным видом, начиная с 2009 г. стали преобладать узкочерепные полевки. Лемминги демонстрировали два пика с пятилетним интервалом в начале исследования, но после этого их относительная численность осталась на низком уровне.

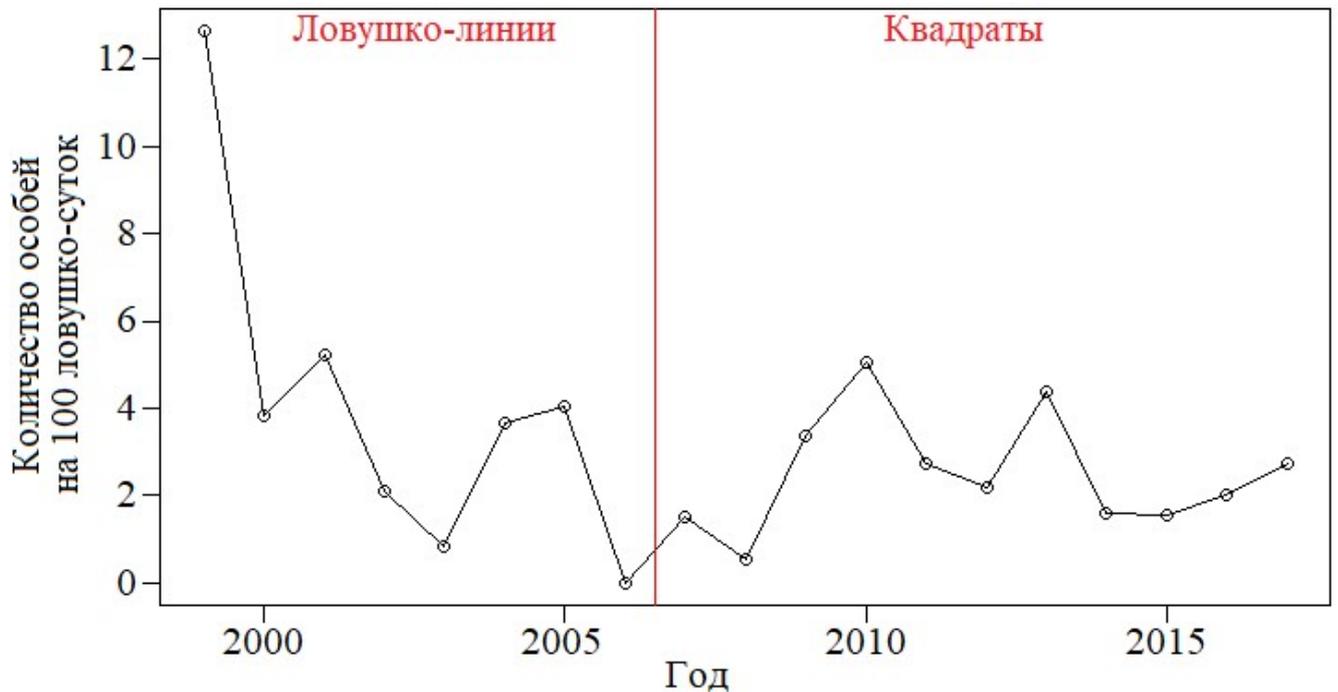


Рисунок 5.1 – Динамика относительной численности мелких грызунов на стационаре «Еркута» (1999 – 2017 гг.)

В итоге за 19 лет отмечено значимое снижение относительной численности двух видов леммингов вместе (оценка = -0.05, стандартная ошибка = 0.02, $P_v = 0.03$). Хотя эти животные были характерными, часто встречаемыми видами грызунов на южном Ямале и это положение не менялось вплоть до последнего десятилетия. Копытные лемминги были наиболее многочисленными в 1999 и 2004 гг., в настоящее время копытный лемминг изредка, но попадает в ловушки, в отличие от сибирского лемминга.

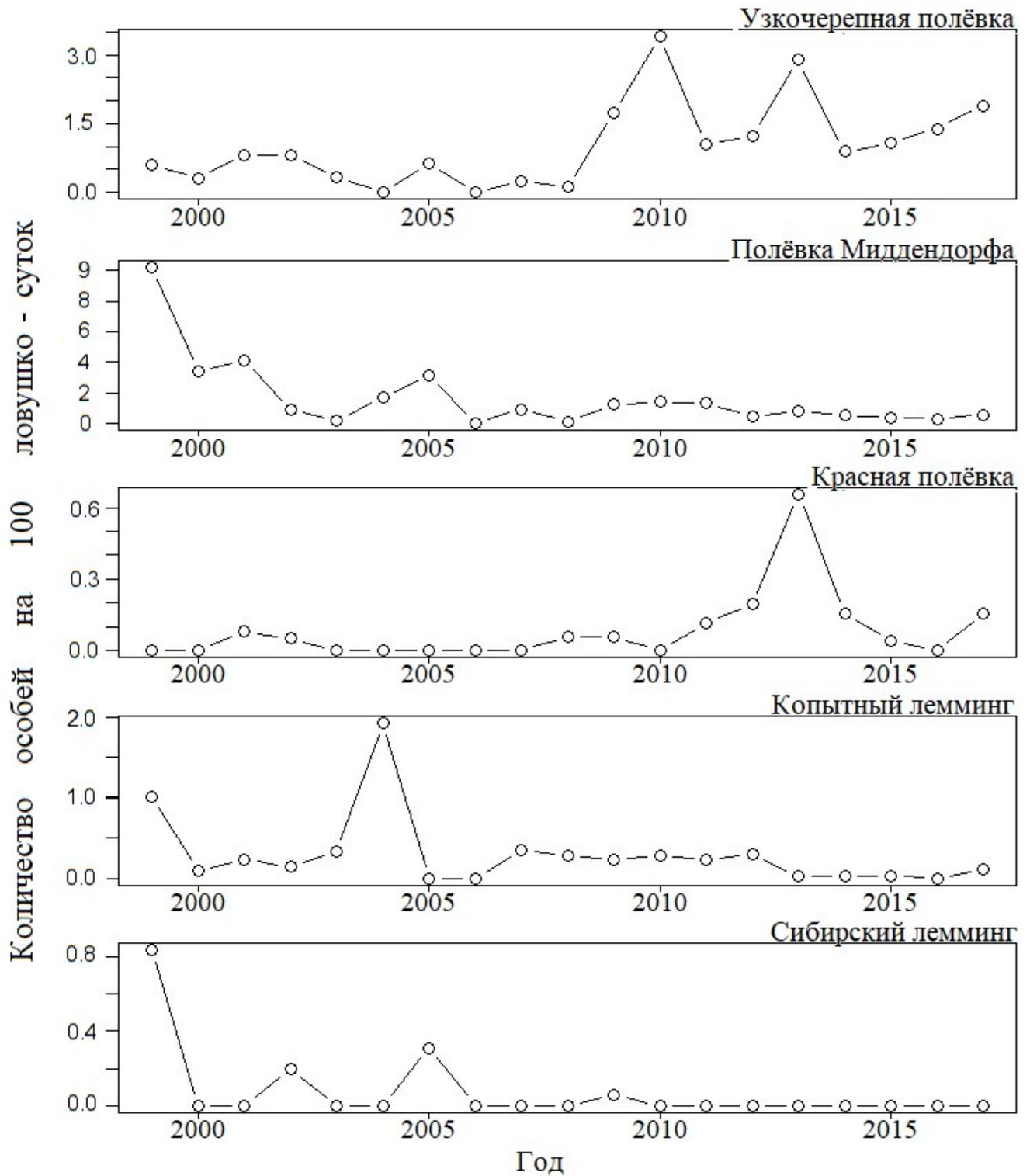


Рисунок 5.2 – Динамика относительной численности отдельных видов грызунов на стационаре «Еркута» (1999 – 2017 гг.)

Сибирский лемминг попадал в ловушки в 1999 и 2005 гг., но после 2009 г. ни одной особи в отловах не было. Численность этого вида внушает опасение, хотя есть предположение, что используемыми методами лова адекватно оценить

обилие сибирского лемминга сейчас не представляется возможным, поскольку она очень мала.

Полёвка Миддендорфа отслежена в данном исследовании с пика относительной численности в 1999 г. и, основываясь на этих данных, мы можем утверждать, что наблюдаем значимую тенденцию к снижению относительной численности этого вида (оценка = -0.26, стандартная ошибка = 0.08, $P_v = 0.01$). В настоящее время полёвка Миддендорфа более не проявляет высокой относительной численности, однако не является редко встречаемым видом и в уловах присутствует регулярно. Также характерно, что все эти три вида (полёвка Миддендорфа, копытный лемминг и сибирский лемминг) в большей степени встречены в открытых биотопах или стациях (Рисунок 5.3), и в большей массе отловлены в мокрой и сухой тундре, а не в кустарниках.

Противоположная картина получена при рассмотрении относительной численности узкочерепной полёвки и красной полёвки. Виды, которые в большей степени характерны для кустарниковых сообществ (Рисунок 5.3), за последнее десятилетие всё чаще встречены в отловах. Как отмечено ранее, узкочерепная полёвка стала более встречаемым видом (рис. 5.2). Относительная численность этого грызуна показывает значимую тенденцию к увеличению обилия за всё это время (оценка = 0.09, стандартная ошибка = 0.03, $P_v = 0.02$). Для узкочерепной полёвки стоит отметить одну особенность, описанную в статье Н.А. Соколовой [2014]. При относительных всплесках численности вида, узкочерепная полёвка в большом количестве отловлена и в открытых биотопах, что связано с расселением и поиском подходящих для норения условий.

Что касается красной полёвки, то вид достоин отдельного внимания в будущих работах, поскольку ранее на территории исследований этот вид встречался единично и не проявлял таких относительных подъёмов численности, как это было зарегистрировано в 2013 г. (Рисунок 5.2).

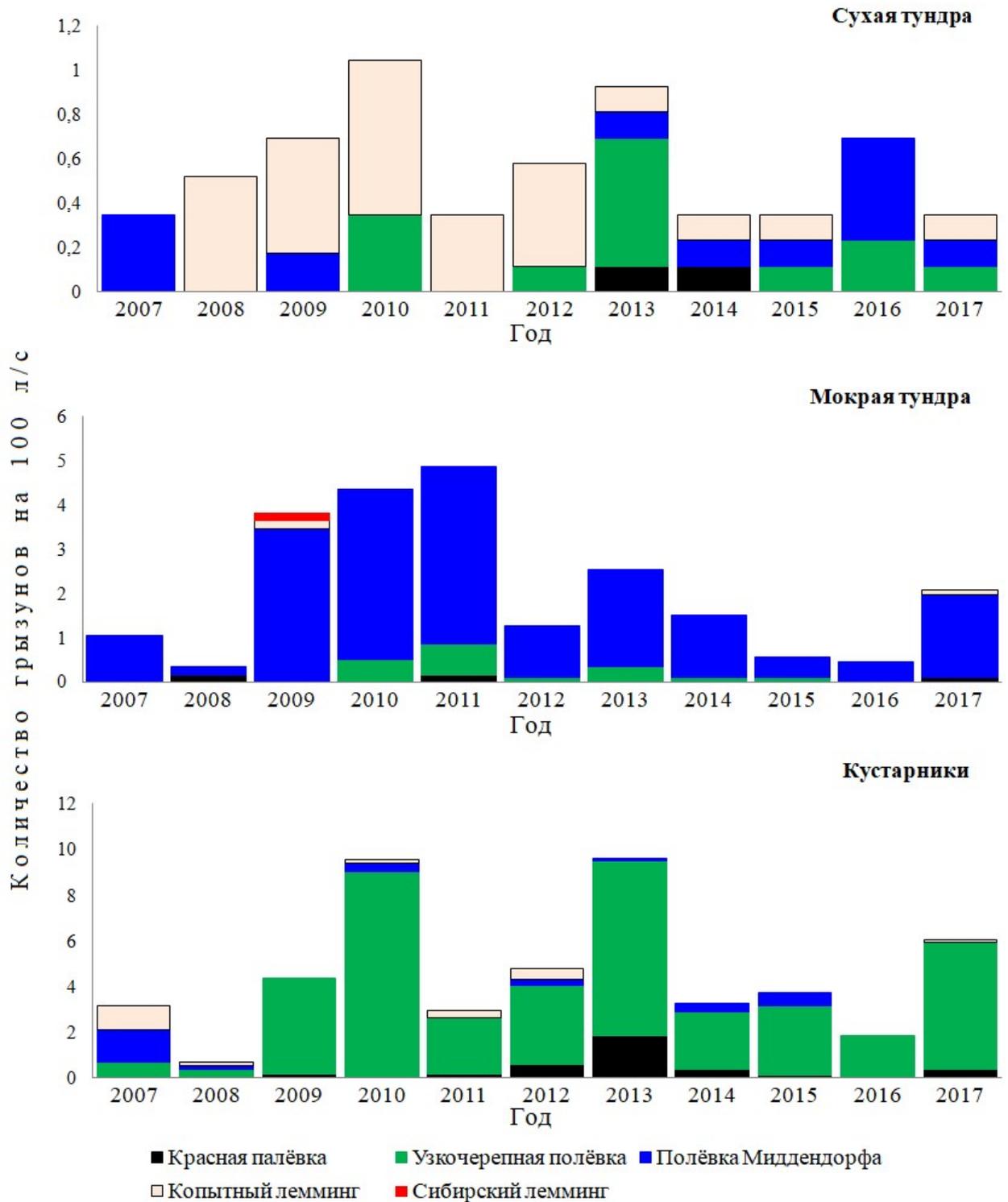


Рисунок 5.3 – Динамика относительной численности мелких грызунов на стационаре «Еркута» по трём станциям (2007 – 2012 гг.)

В результате, анализа всех данных, можно утверждать, что произошёл значительный сдвиг в составе сообщества мелких грызунов. Амплитуда

флуктуаций относительной численности, оценённая как коэффициент вариации, существенно не изменяется в течение периода исследования (оценка = -0.03 , стандартная ошибка = 0.02 , $Pv = 0.20$), но незначительный отрицательный тренд был совместим с исчезновением цикла мелких грызунов.

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

Одним из важных показателей при изучении экологии хищника является, зависимость его численности от обилия кормов [Helstrom et al., 2014]. В высокой Арктике хищникам присуща полифагия как результат приспособления к суровым условиям. Для того, чтобы выжить, животное потребляет наиболее выгодный для него корм, исходя из соотношения калорийности жертвы и затрат энергии на её поимку. В тундре таким наиболее выгодным кормом являются лемминги, и многие обитающие здесь хищники исторически выработали специализацию на использование этих зверьков в качестве основного корма. От обилия этого вида корма зачастую зависит, приступят ли к размножению хищники.

6.1 Избирательность питания мохноногого канюка

Сравнивая соотношение долей пяти видов грызунов, найденных в погадках и пойманных давилками (Рисунок 6.1), можно сделать несколько заключений.

Во-первых, останки обоих видов леммингов находятся в погадках каждый год, хотя сибирские лемминги реже, чем копытные, также, как и в данных по отловам из раздела 4.3 (Рисунок 4.8). Из-за низкой относительной численности сибирских леммингов для статистического анализа рациона оба вида леммингов были суммированы.

Во-вторых, заметно, что доля леммингов постепенно снижается как в питании, так и в отловах. Отловы давилками и потребление хищниками полёвок наоборот возрастает с каждым годом. Хотя последнее утверждение больше относится к узкочерепной полёвке, доля которой с 2007 г. постоянно растёт: с 13 до 45% к 2016 г. в погадках (раздел 4.3) и с 15 до 70% в отловах (Рисунок 6.1).

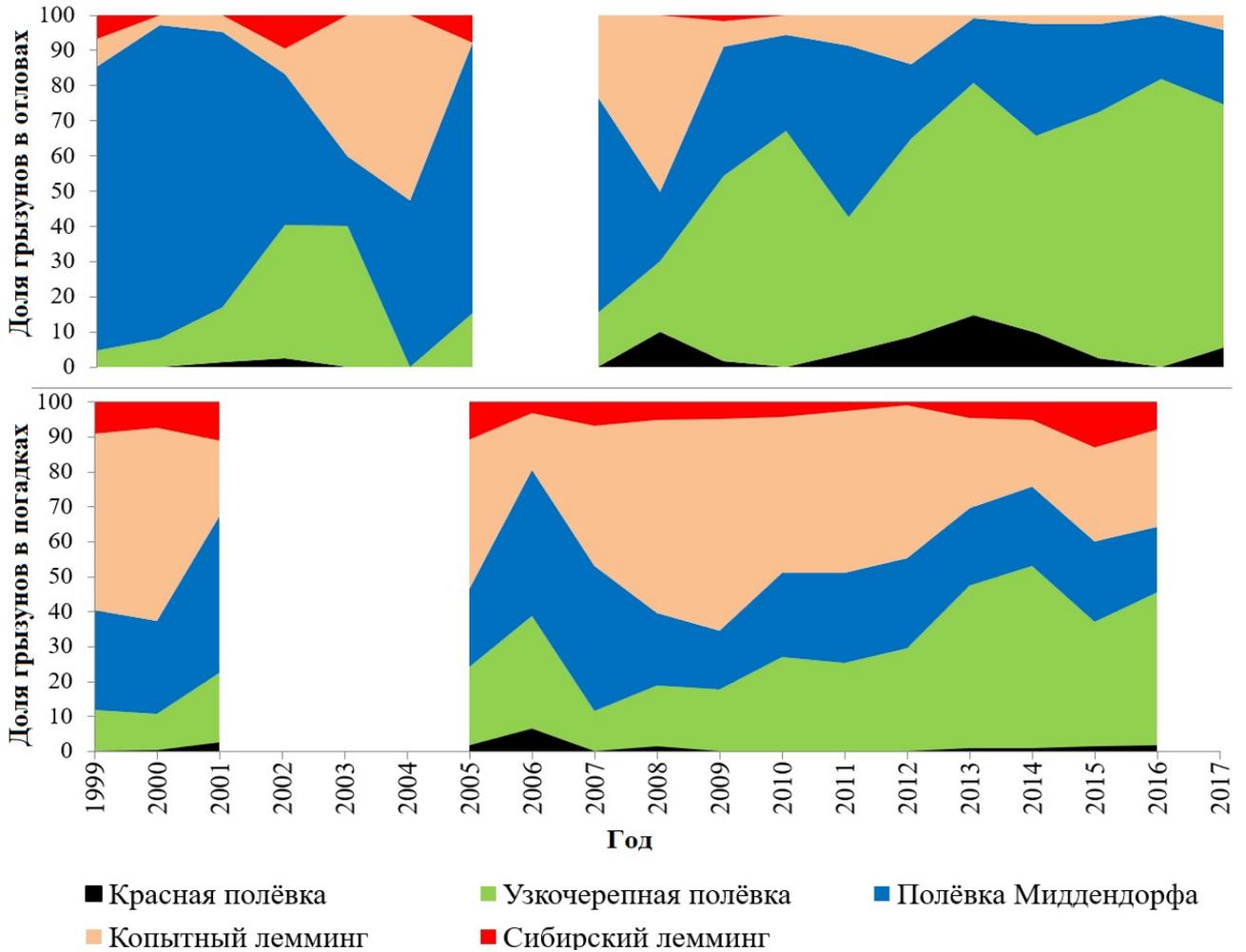


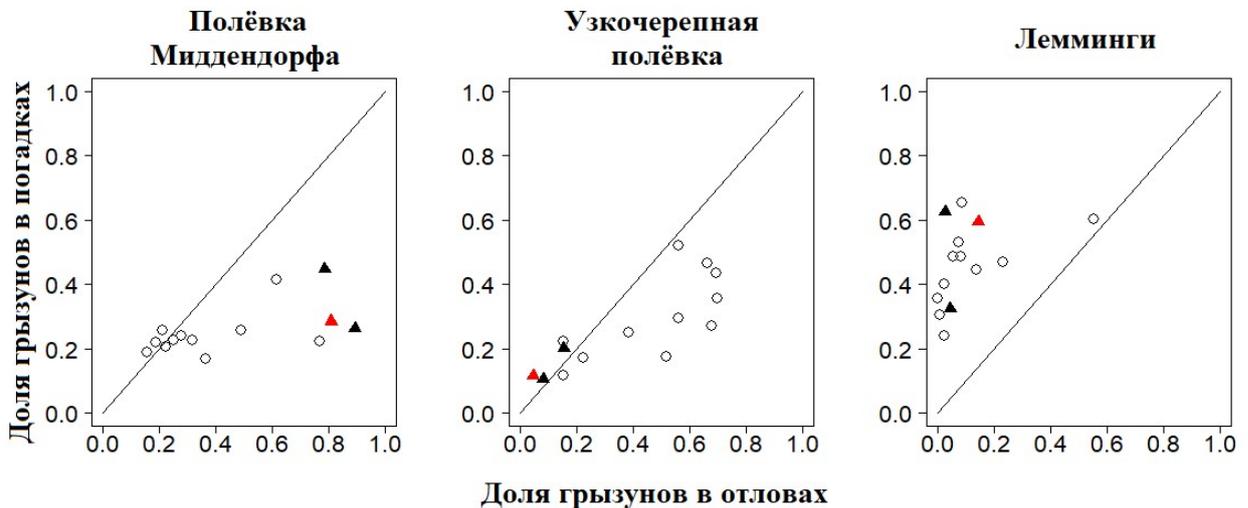
Рисунок 6.1 – Соотношение разных видов мелких грызунов в погадках зимняка и в отловах давилками на стационаре «Еркута» (1999 – 2016 гг.)

Полёвки Миддендорфа, как уже говорилось в разделе 4.3, с 2009 г. входит в рацион питания в одном и том же процентном соотношении, а до этого доля этой полёвки в погадках достигала 45%. Что весьма показательно, в год пика относительной численности полёвки Миддендорфа, доля этого грызуна в погадках была ниже, чем доля копытного лемминга.

Так же следует отметить, что в питании зимняка красная полёвка встречена в очень небольшом количестве и этот вид считают труднодоступной пищей для данного хищника, поскольку живёт в кустарниках. Вследствие этого данный вид грызуна исключён из дальнейшего анализа.

С целью визуализации избирательности в питании зимняка используем метод, представленный в работе P. Hellström [2014], где он сравнивает различные

доли грызунов в учётах и погадках. На Рисунке 6.2 наглядно показано, что мохноногий канюк потребляет леммингов в большей пропорции, а полёвку Миддендорфа, даже в год её пика относительной численности (1999) избирал в меньшей степени, нежели узкочерепную полёвку.



Треугольники (1999–2001 гг.); Белые точки (2005–2016 гг.); Красный треугольник – 1999

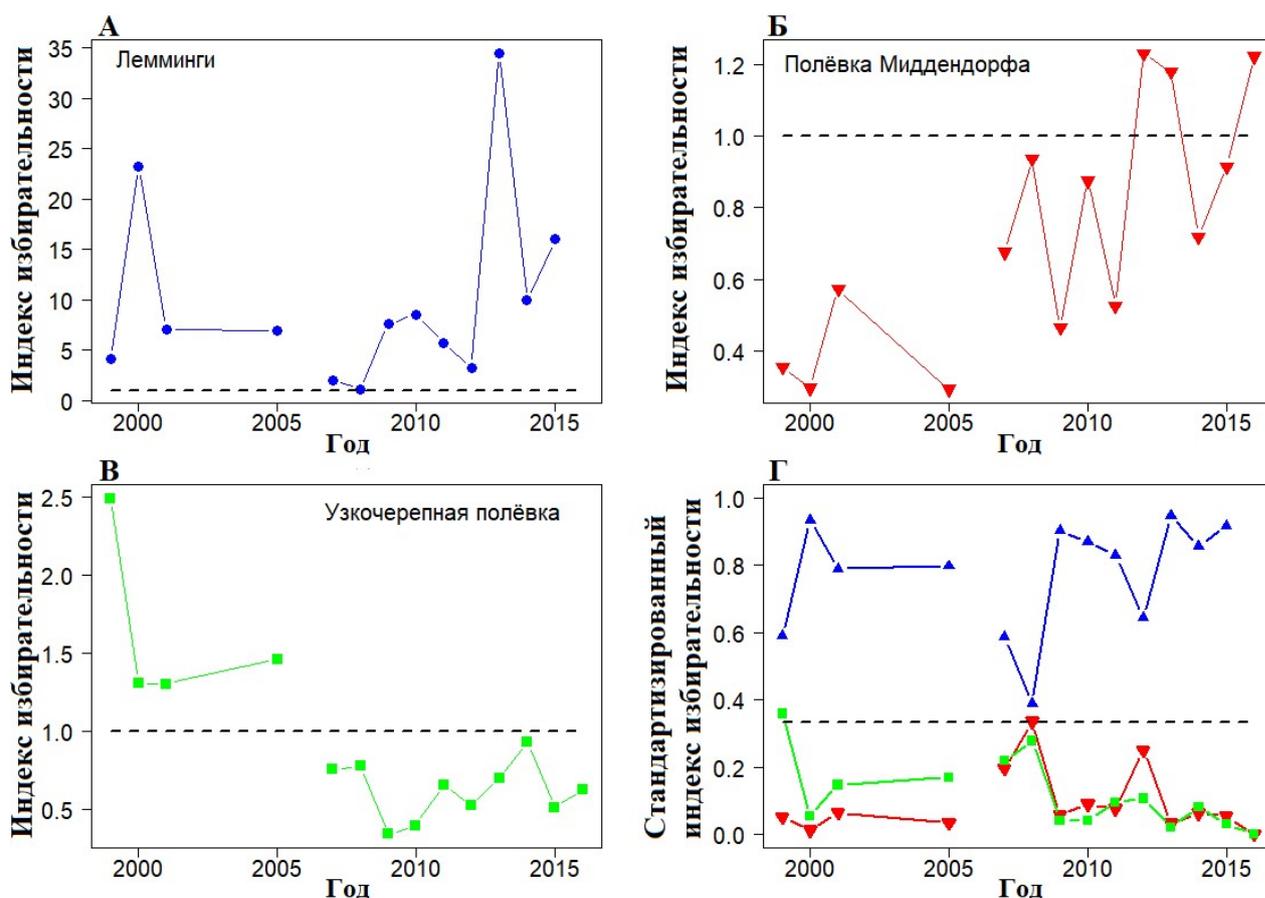
г.

Рисунок 6.2 – Отношение доли грызунов в погадках к доле грызунов в уловах

За все годы доля леммингов в погадках была выше, чем их доля в отловах, что отражено в индексе избирательности (Рисунок 6.3 А), хотя к концу периода исследования она снизилась вместе со снижением индекса численности леммингов (Рисунок 6.1).

Два вида полевок из рода *Microtus* были потреблены хищниками пропорционально их доступности (Рисунок 6.3 Б, В). Но эти виды были недостаточно представлены при высокой относительной численности, так как в течении почти всего периода исследований относительная численность этих грызунов была низкой. Соответственно, стандартизированный индекс отбора (α) был выше одной трети для леммингов в течение всего периода исследования и ниже для двух видов полевок рода *Microtus* (Рисунок 6.3 Г). При рассмотрении изменения индекса α во времени, для леммингов и полёвки Миддендорфа каких-либо тенденций не выявлено. Но для узкочерепной полёвки прослежен тренд к

снижению стандартизованного индекса избирательности на 0.012 в год ($P_v = 0.02$), при этом относительная численность вида в отловах растёт.



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

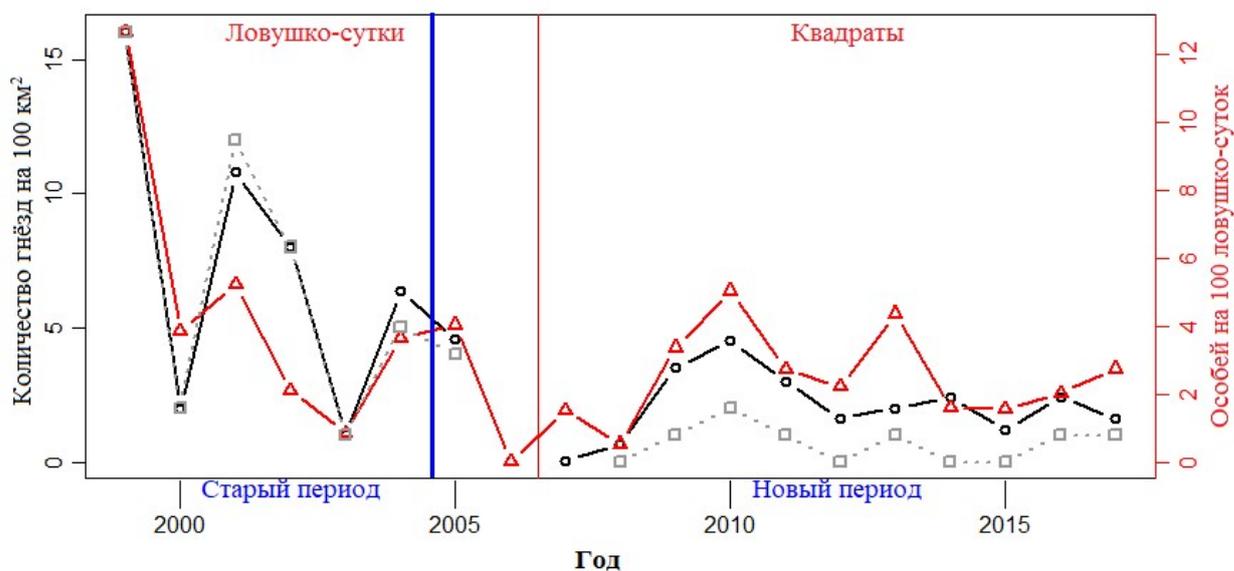
Рисунок 6.3 – Индекс избирательности: А Б В; Стандартизованный индекс избирательности α (Г)

6.2 Плотность гнездования в зависимости от численности грызунов

Мохноногого канюка принято считать классическим модельным объектом, проявляющим зависимость от мышевидных грызунов. Но, как сказано выше, мохноногий канюк не везде строго зависит от мелких грызунов.

На территории исследований зимняк проявляет сильный численный ответ по отношению к индексу относительной численности мелких грызунов. Плотность гнездования мохноногого канюка на стационаре «Еркута» коррелирует

с общей относительной численностью грызунов (Рисунок 6.4) с достаточно высокой степенью ($r=0.84$, ДИ (95%) = [0.61; 0.94]). Плотность гнездования этого вида значительно уменьшалась на протяжении всего периода исследования. Наблюдаемое уменьшение было еще более сильным, если принять во внимание только гнезда, найденные в начальной области исследования 1999 г. в 100 км².



Красная линия с треугольниками – относительная численность грызунов. Чёрная линия с точками – плотность гнездования зимняка. Серая линия с квадратами – плотность гнездования в изначальной территории исследования

Рисунок 6.4 – Плотность гнездования мохноногого канюка и динамика относительной численности мышевидных грызунов, на стационаре «Еркута»

Наличие сильной корреляции между основными переменными, такими как плотность гнездования и индекс относительной численности мелких грызунов, а также их широкий диапазон варьирования, служит причиной для более детального математического анализа. Как было описано в методике, на основе имеющихся данных были построены несколько обобщённых линейных моделей с распределением Пуассона, которые отличались друг от друга разной комбинацией независимых переменных. Модель, в которой общий индекс обилия грызунов и временной период выступали в качестве аддитивного эффекта, получила наибольшую поддержку при сравнении всех шести моделей информационным критерием Акаике, далее АICс (Таблица 6.1).

Таблица 6.1 – Выбор моделей*, объясняющих демографические показатели мохноногих канюков по отношению к изменению динамики относительной численности мелких грызунов

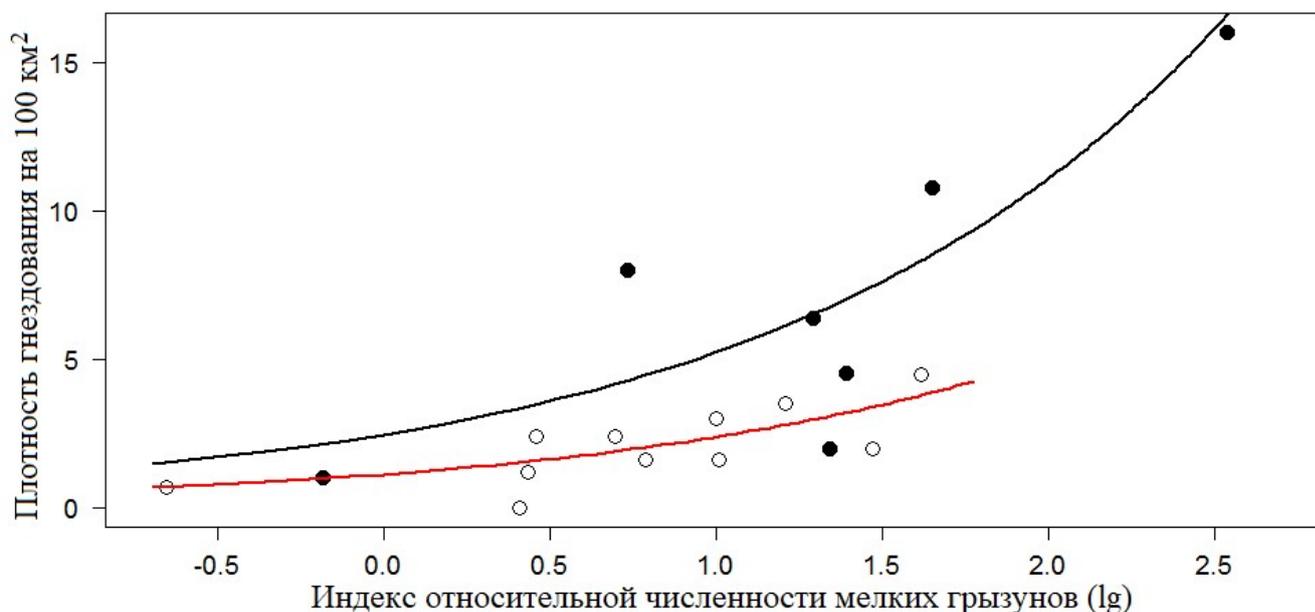
Демографический показатель и модель	К	$\Delta AICc$	$wAICc$	Оценка параметров
Плотность гнездования (Пуассон)				
lg (лемминги)	2	2.88	0.00	
lg (мелкие грызуны)	2	8.62	0.01	
lg (мелкие грызуны) + год	3	1.66	0.25	0.69, SE=0,18, $p < 0.001$ -0.06, SE=0.02, $p < 0.001$
lg (мелкие грызуны) × год	4	4.84	0.05	
lg (мелкие грызуны) + период	3	0	0.58	0.75, SE=0.16, $p < 0.001$ -0.79, SE=0.22, $p < 0.001$
lg (мелкие грызуны) × период	4	3.35	0.11	

Примечание –*Для каждого демографического показателя приводится список моделей-кандидатов с количеством оцененных параметров (К), разницей между AICc и лучшей моделью ($\Delta AICc$) и весом AICc ($wAICc$). Для выбранных моделей и моделей с $\Delta AICc < 2$ оценки параметров приведены со стандартной ошибкой и значением P -value (p). Оценки параметров перечислены в том же порядке, что и в модели. «Прес» относится к осадкам за июль. Другие переменные смотрите в основном тексте. Лучшие модели выделены жирным шрифтом. + представляет аддитивные эффекты, тогда как × относится к мультипликативным эффектам между двумя переменными.

При разделении всего временного ряда на два периода, граница установили по 2004 г., что позволило получить модели с наименьшим остаточным отклонением; поэтому «старый» период был определён как 1999–2004 гг., а «новый» период - как 2005–2017 гг. (Рисунок 6.4). Выбор границы между периодами на 2005 или 2006 гг. получил почти такую же поддержку (разница в остаточном отклонении = 0.35).

В среднем, согласно данной модели, плотность гнездования возрастает в 2 раза при увеличении индекса относительной численности мышевидных грызунов на единицу по логарифмической шкале (ДИ (95%) = [1.55; 2.94]), (Рисунок 6.5).

Плотность гнездования относительно численности мелких грызунов снизилась в 0.45 раза после 2004 г. (новый период) (ДИ (95%) = [0.29; 0.71]).



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 6.5 – Графики зависимости плотности гнездования от мышевидных грызунов

Распределение остатков модели было удовлетворительным, без признаков чрезмерной дисперсии. Также не было никаких признаков нелинейности в остатках, и перекрытие в индексах численности грызунов между двумя периодами делает маловероятным тот факт, что влияние периода связано с нелинейным численным ответом во всем диапазоне значений. Следующая, наиболее приемлемая модель, в качестве независимой переменной включала индекс численности мелких грызунов и аддитивный эффект года (разница в AICc $\Delta AICc = 1.66$; Таблица 6.5), демонстрируя сопоставимый результат положительного эффекта относительной численности мелких грызунов с уменьшением плотности гнездования во времени на 0,94 раза (ДИ (95%) = [0.90; 0.98]) в год. Модель с индексом численности леммингов объяснила данные значительно хуже (AICc $\Delta AICc = 28.88$).

Анализ плотности гнездования только лишь на начальной территории исследования в 1999 г. на 100 км² дал качественно аналогичные результаты, но снижение плотности гнездования после 2004 г. было более сильным (Таблица 6.2).

Таблица 6.2 – Выбор моделей*, объясняющих зависимость плотности гнездования мохноногого канюка в начальной области исследования 100 км²

Демографический показатель и модель	К	$\Delta AICc$	$wAICc$	Оценка параметров
Плотность гнездования (Пуассон)				
lg (лемминги)	2	33.05	0.00	
lg (мелкие грызуны)	2	20.97	0.00	
lg (мелкие грызуны) + год	3	3.35	0.12	
lg (мелкие грызуны) × год	4	5.23	0.05	
lg (мелкие грызуны) + период	3	0	0.63	0.85, SE=0.20, $p < 0.001$ -1.82, SE=0.43, $p < 0.001$
lg (мелкие грызуны) × период	4	2.28	0.20	

Примечание –*Список моделей-кандидатов приведен с количеством оцениваемых параметров (К), разницей между AICc, лучшей моделью ($\Delta AICc$) и весом AICc ($wAICc$). Лучшие модели выделены жирным шрифтом. + представляет аддитивные эффекты, тогда как × относится к мультипликативным эффектам между двумя переменными. Для выбранной модели оценки параметров приведены со стандартной ошибкой и значением *P-value* (p). Оценки параметров перечислены в том же порядке, что и в модели. Подробная информация о пояснении переменных изложена в основном тексте.

6.3 Зависимость успеха размножения от основного кормового объекта

Успех размножения в определённой степени отражает физиологическое состояние размножающейся пары птиц, поскольку количество откладываемых яиц существенно зависит от кондиции самки. Мохноногий канюк, прилетая на место гнездования, откладывает яйца не сразу и какое-то время держится оседло, питаясь местными наиболее выгодными кормами. Этот период в некоторой степени влияет на состояние хищника, в следствие чего относительная

численность мелких грызунов может повлиять на размер кладки, успех вылупления и, как следствие, на успех размножения. Также из-за особенности биологии леммингов их численность выше весной. Поэтому необходимо уделить особое внимание взаимосвязи репродуктивных показателей мохноногого канюка и обилия леммингов.

Анализируя результаты гнездования, описанные в разделе 4.2, (количество яиц, количество вылупившихся яиц, количество слётков) (Таблица 3.2), было установлено, что различия для этих переменных по годам значимы, следовательно есть возможность установить какие-либо зависимости от обилия мелких грызунов.

Количество яиц в кладке мохноногого канюка в среднем варьирует между 2 и 4 (общее среднее значение = 3.1 ± 0.95). Максимальный наблюдаемый размер кладки составлял пять яиц. Изменение размера кладки лучше всего описывала модель, в которой в качестве основной переменной выступал индекс обилия леммингов ($\Delta AICc$, до следующей лучшей модели $AICc$ $\Delta AICc = 4,45$), приведённых в Таблице 6.4. Эта модель указывает на умеренное увеличение размера кладки в 1.13 раза (ДИ (95%) = [1.02; 1.24]) с увеличением индекса обилия леммингов по логарифмической шкале на 1 (Рисунок 6.6 А).

Для успеха вылупления наилучшей так же была модель, где в качестве независимой переменной выступает индекс обилия леммингов от $AICc$ ($\Delta AICc$ для следующей модели с общим индексом численности мелких грызунов = 4,06). Модель показала положительное влияние относительной численности леммингов на успех вылупления (оценка = 0.65, ДИ (95%) = [0.24; 1.12]) по логарифмической шкале (Рисунок 6.6 Б). 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 относительная численность леммингов не влияла на успех вылупления (Таблица 6.3).

Рассматривая количество птенцов, доживших до оперения и вставших на крыло, можно сказать, что их количество сильно варьирует между годами. В 1999

г. все гнезда зимняка произвели по меньшей мере одного слётка, максимальный размер выводка составлял 4 слётка, а в районе исследования 100 км², было выведено 43 вставших на крыло птенца.

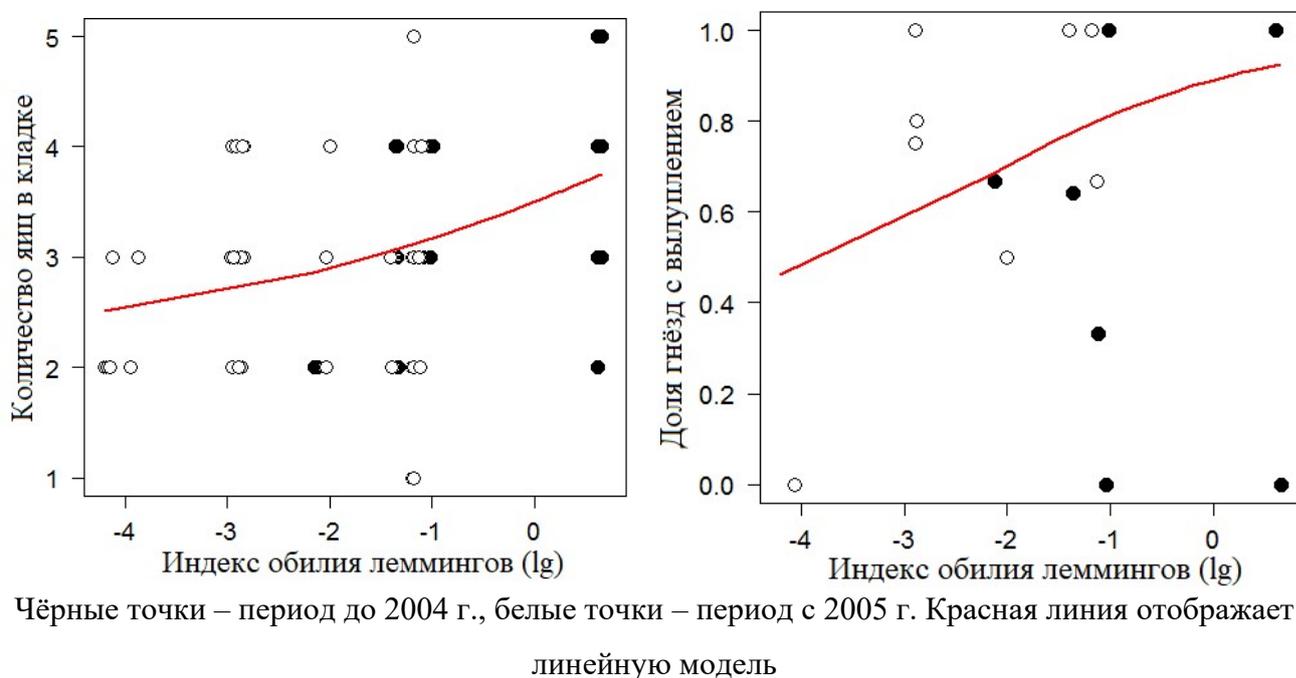


Рисунок 6.6. Зависимость показателей успеха гнездования от обилия леммингов

Напротив, в 2001 и 2014 гг. все птенцы погибли. Количество птенцов на 100 км² после 1999 г. варьировало от 0 до 3.2. В среднем, размер выводка в гнездах, с успешным вылуплением, составлял 1.55 до 2005 г. и 1.36 после. Однако существенных различий между периодами не выявлено (t-тест: $t = 0.52$, $P_v = 0.60$).

Модель с общим индексом численности мелких грызунов, периодом и взаимодействием между двумя предикторами в дополнение к общему количеству осадков в июле, получила значимую поддержку от AICс ($\Delta AICс$ до следующей модели = 5.66). Эта модель показала существенное положительное влияние относительной численности грызунов на количество слётков до 2004 г. Позже этой взаимосвязи не выявлено (Рисунок 6.7).

Однако, учитывая невысокий индекс обилия 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 годом, тогда как количество слётков на гнездо в другие годы было низким.

Таблица 6.3 – Выбор моделей¹, объясняющих демографические показатели мохноногих канюков по отношению к изменению динамики относительной численности мелких грызунов

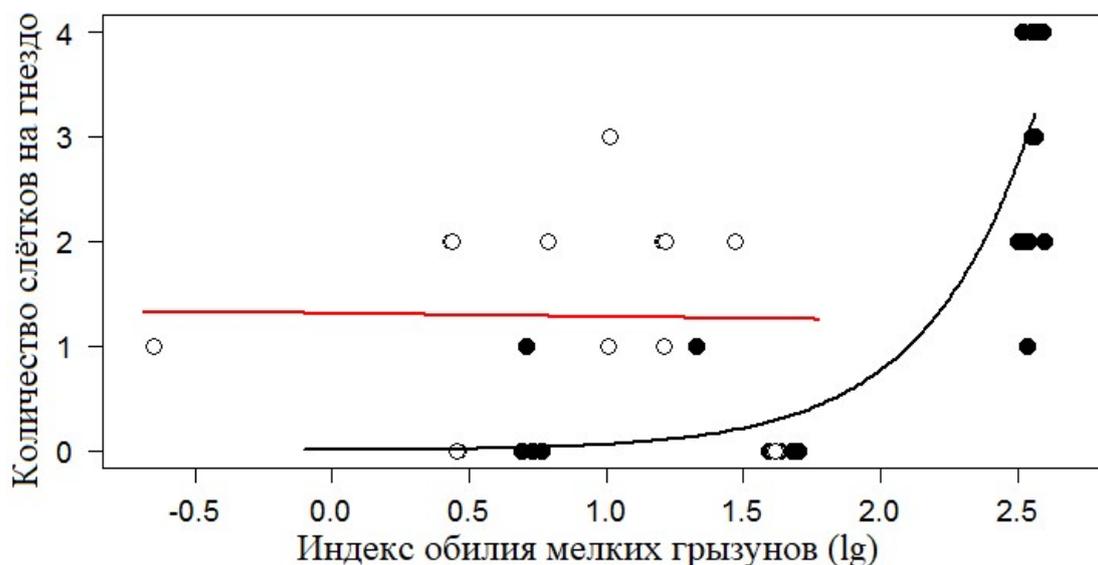
Демографический показатель и модель	К	$\Delta AICc$	$wAICc$	Оценка параметров
Размер кладки (Пуассон усечённое)				
lg (лемминги)	2	0	0.72	0.12, SE=0.05, $p = 0.016$
lg (мелкие грызуны)	2	4.81	0.07	
lg (мелкие грызуны) + год	3	4.84	0.07	
lg (мелкие грызуны) × год	4	6.38	0.03	
lg (мелкие грызуны) + период	3	4.45	0.08	
lg (мелкие грызуны) × период	4	6.59	0.03	
Успех вылупления (биномиальное)				
lg (лемминги)	2	0	0.79	0.65, SE=0.22, $p < 0.003^2$
lg (мелкие грызуны)	2	4.06	0.10	
lg (мелкие грызуны) + год	3	5.82	0.05	
lg (мелкие грызуны) × год	4	8.02	0.01	
lg (мелкие грызуны) + период	3	6.05	0.04	
lg (мелкие грызуны) × период	4	8.15	0.01	
Количество слётков (Пуассон)				
Prec + lg (лемминги)	3	18.03	0.00	
Prec + lg (мелкие грызуны)	3	19.57	0.00	
Prec + lg (мелкие грызуны) + год	4	9.53	0.01	
Prec + lg (мелкие грызуны) × год	4	5.66	0.06	
Prec + lg (мелкие грызуны) + период	5	11.72	0	
Prec + lg (мелкие грызуны) × период	5	0	0.93	-0.01, SE=0.01, $p = 0.571$ 2.53, SE=0.63, $p < 0.001$ 5.59, SE=1.58, $p < 0.001$ 2.56, SE=0.75, $p = 0.001$

Примечание – ¹Для каждого демографического показателя приводится список моделей-кандидатов с количеством оцененных параметров (К), разницей между $AICc$ и лучшей моделью ($\Delta AICc$) и весом $AICc$ ($wAICc$). Для выбранных моделей и моделей с $\Delta AICc < 2$ оценки параметров приведены со стандартной ошибкой и значением P -value (p). Оценки параметров перечислены в том же порядке, что и в модели. «Prec» относится к осадкам за июль. Другие переменные смотрите в основном тексте. Лучшие модели выделены жирным шрифтом. + представляет аддитивные эффекты, тогда как × относится к мультипликативным эффектам между двумя переменными.

²Модель без 2016 г.: ни одно из 6 наблюдаемых гнезд не вылупилось, связь не значимая с оценкой lg (лемминги) 0,23, SE = 0.26, $p = 0.38$.

При исключении 1999 г. используемая мультипликативная модель с периодами объясняла бы данные хуже, чем более простая аддитивная модель ($AICc \Delta AICc = 1.36$ для рассматриваемой мультипликативной модели). Последняя (аддитивная модель) не показывает влияния относительной численности мелких

грызунов в более узком диапазоне флуктуаций плотности после 1999 г. и общего количества осадков в июле на количество молодых птиц. Однако в последнее время отмечено явное увеличение числа слётков (оценка = 2.08, ДИ (95%) = [0.79; 3.94]).



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.). Каждой точке соответствует количество слётков в гнезде.

Рисунок 6.7 – Количество слётков в гнезде в зависимости от обилия мелких грызунов в двух периодах

Получение представленных результатов возможно только на основе данных многолетнего мониторинга. Поскольку относительная численность леммингов на стационаре стабильно низкая, а повышение обилия леммингов за весь рассматриваемый временной промежуток случилось всего два раза. Оба раза нашли отклик в количестве откладываемых зимняком яиц. Особенно интересно, что гнёзда с пятью яйцами были найдены именно в год наибольшей относительной численности леммингов - 2004 г. Рисунок 5.2, что встречается достаточно редко.

Заключение

В ходе проведения работы обобщен накопленный коллективом АНИС ИЭРиЖ УрО РАН за 19 лет материал, установлены некоторые основные черты экологии мохноногого канюка на территории южных кустарниковых тундр.

Поскольку в настоящее время в тундровых экосистемах выявлены существенные изменения, то рассматривать экологию какого-либо вида, а тем более хищника, невозможно без многолетних эмпирических данных. В итоге, накопленный материал о 104 гнёздах мохноногого канюка, его питании на протяжении всех лет наблюдений, и динамике относительной численности мелких грызунов на территории исследования, мы можем быть уверены, что наши данные отражают актуальные экосистемные процессы.

Используя данные о периоде размножения мохноногих канюков, полученные за 19 лет, зафиксировано изменение реакции демографических показателей зимняка на плотность мелких грызунов в период, когда сообщество мелких грызунов испытывало снижение амплитуды колебаний численности и сдвиг по видовому составу. Плотность гнездящихся пар в районе исследования была положительно связана с относительной численностью мышевидных грызунов. Однако после перехода от леммингов и полевок Миддендорфа к большему количеству узкочерепных полёвок после 2004–2006 гг. число гнезд канюков относительно индекса численности мелких грызунов стало меньше. Данные о рационе питания канюков показали очевидное предпочтение леммингов в течение всего периода исследования. Таким образом можно предположить, что уменьшение численности леммингов стало причиной снижения плотности гнездования. В течение всего периода исследования размер кладки также положительно связан с индексом численности леммингов. За исключением пикового 1999 г., размер выводка не связан с относительной численностью мелких грызунов. Однако интересно, что количество слётков на гнездо относительно индекса численности мелких грызунов было выше начиная с 2009 г., чем в более ранние годы.

Эти наблюдения позволяют предположить, что, после изменения состава сообщества мелких грызунов в районе исследования, меньшее количество зимняков приступали к размножению. Оставшиеся пары имели в среднем более высокий репродуктивный успех, чем при аналогичных показателях относительной численности грызунов в более ранние годы. Вероятно, эти успешные пары являются более опытными птицами в популяции и, следовательно, размножаются и способны вырастить выводок также в трудных условиях. В противовес этому предположению, можно говорить о том, что, эти птицы лучше используют полевки или другие альтернативные ресурсы и поэтому лучше приспособлены к новым условиям, хотя всё ещё предпочитают леммингов. Или, можно предположить, что в последние годы птицы занимали только самые благоприятные для гнездования территории. Остальные, не выдержав конкуренции мигрировали в другие районы. Но, поскольку территории размножения сильно различаются между годами в районе исследования, и нет постоянных мест гнездования, это предположение можно считать маловероятным. Также возможно, что произошел сдвиг в популяции хищников, и птицы, более зависимые от численности леммингов, покинули этот район, и мигрировали для размножения дальше на север. Их место могли занять птицы, более способные справляться с низким обилием леммингов. Однако чётко различить эти предполагаемые процессы не представляется возможным. В качестве ещё одного объяснения механизма адаптации мохноногого канюка к низкому обилию мелких грызунов, можно рассматривать использование зимняками повышенной численности полёвок вблизи гнёзд сапсана, образующейся в следствии зонтичного эффекта [Фуфачев, Рожкова, 2017]. В работе Pokrovsky et al. [2019] описан процесс, когда зимняки, гнездившиеся вблизи гнёзд сапсана, более успешно выводили птенцов. Такой предполагаемый механизм адаптации может объясняться и гнездованием «опытных» птиц, и специализацией к добыванию полёвок, и выбором благоприятных для гнездования территорий. В итоге, опираясь на данные, с уверенностью можно сказать, что популяция канюков адаптировалась к изменениям в сообществе

мелких грызунов за короткий промежуток времени. Хотя плотность этих хищников в районе исследования явно уменьшилась.

Гнездование мохноногого канюка. Исследования в других районах Арктики показали, что мохноногие канюки могут проявлять переменчивую зависимость от мелких грызунов в качестве основного ресурса. Так, на острове Байлот, они ведут себя как хищники, специализирующиеся на леммингах, демонстрируя четкий численный ответ [Therrien et al., 2014]. В северной Фенноскандии зимняки являются специалистами по грызунам [Tast et al., 2010], предпочитая норвежских леммингов (*Lemmus lemmus* (Linnaeus, 1758)) в качестве добычи [Hellström et al., 2014]. В других районах они менее специализированы и используют птиц, в частности куропаток, как альтернативную добычу в периоды с низкой численностью мелких грызунов [Springer, 1975; Pokrovsky et al., 2014]. Или размножаются в районах, где мелкие грызуны отсутствуют, например остров Колгуев [Pokrovsky et al., 2015]. Ни в одном из этих исследований не задокументирована реакция зимняков на изменение доступности ресурсов с течением времени, из-за чего неясно, насколько быстро они могли адаптироваться к таким изменениям на местном уровне.

Сравнение демографических показателей в разных районах исследования выявляет значительные различия. Максимальная плотность на острове Байлот достигла 15 пар на 100 км² [Therrien et al., 2014], что примерно соответствует максимуму, наблюдаемому в нашей области исследования в 1999 г., в год, высокой численности леммингов. В этой популяции зимняков с острова Байлот, средний размер кладки и средний размер выводка были выше, 4.4 и 4.0, соответственно [Beardsell et al., 2016], чем на южном Ямале (средний размер кладки = 3.1 и средний размер выводка = 1.3). В популяциях, особи которых частично или полностью полагаются на другую добычу, не мышевидных грызунов, плотность, размер кладки и количество слётков было аналогично тем, которые наблюдались на Еркуте после 2005 г. [Pokrovsky et al., 2014, 2015]. Особенно высокая плотность гнездования зарегистрирована в Фенноскандии, где этот показатель достигал 25 пар на 100 км² в годы с пиковой численностью

мелких грызунов [Hellström et al., 2014]. В этом районе плотность грызунов была значительно выше, чем на острове Байлот и на Ямале, к тому же, в это сообщество входили норвежские лемминги. Эти сравнения показывают, что адаптация к более низкой доступности ресурсов происходит за счет более низкой плотности гнездования и репродуктивного выхода.

Погода, в частности проливные дожди в период гнездования, наносит ущерб успеху гнездования арктических хищников, размножающихся в открытых гнездах [Potapov, 1997; Lehikoinen et al., 2009; Покровский и др., 2012; Anctil et al., 2014]. Данные нашего исследования, однако, не указывают на негативное влияние осадков на размер выводка. Это может быть связано с тем, что мы использовали общее количество осадков за месяц, так как ежедневные данные не были доступны для нашей области исследования. Некоторые авторы подтверждают, что особенно сильный дождь вреден для молодых птенцов [Potapov, 1997; Anctil et al., 2014]. Наблюдения в отдельные годы подтверждают, что это также имело место на территории нашего исследования. Например, в 2001 г. все птенцы умерли после сильного дождя, продолжавшегося 2 дня; в 2015 г. при использовании автоматических камер было зафиксировано, как после шторма в двух гнездах погибли два птенца.

Изменение в динамике численности мелких грызунов. На протяжении всего периода исследования было зафиксировано уменьшение относительной численности леммингов и увеличение относительной численности узкочерепных полевок, в то время как амплитуда колебаний мелких грызунов ослабла. Используемые данные не позволяют напрямую сравнивать два вида леммингов, но всё же по этому материалу видно, что снижение было наиболее выраженным для сибирских леммингов. И, 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; Данилов, 2000]. Более того, на юге Ямала до 1990 г. оба вида леммингов достигали высокого уровня численности, в

том числе на участках, более чем в 100 км к югу от описываемого района исследований [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 короткие зимы с менее устойчивой холодной погодой и теплыми периодами с дождями приводят к обледенению грунта. Эти факторы являются ключевыми для достижения высокой плотности, поскольку в отличие от полевков, размножение леммингов проходит под снегом [Ims et al., 2011]. Твёрдый снег в основании снежного покрова, который может быть образован из-за теплой погоды, сильного ветра осенью или выпадением дождей на снег поздней зимой, особенно пагубны для роста популяций леммингов [Kausrud et al., 2008; Domine et al., 2018]. Аналогичные процессы могут быть возможными на территории исследования на стационаре «Еркута». Температура весной и осенью действительно увеличились с 1970-х годов на основе интерполированных среднемесячных значений [Harris et al., 2014]. Повышение температуры было значительным в октябре (0.94°C за десятилетие), а также в весенние месяцы: апрель, май и июнь (0.90 ; 0.89 и 0.77°C за десятилетие, соответственно). Большее потепление осенью могло бы увеличить вероятность того, что влажный снег замерзнет и образует твёрдый слой в основании снежного покрова, который останется в течение всей зимы [Domine et al., 2018]. В то время как более теплые весна и осень приведут к короткому зимнему сезону, что является объясняющей гипотезой в исчезновении циклов леммингов в восточной Гренландии [Gilg et al., 2009]. Несмотря на внушающие корреляции, данные этого исследования не позволяют определить причины наблюдаемых изменений в сообществе мелких грызунов. Также возможно, что изменение в динамике связано со сменой доминирующих видов, вызванной взаимодействием внутри сообщества [Hanski, Henttonen, 1996], или что это изменение представляют собой фазу с низкой амплитудой в системе с переходной динамикой [Angerbjörn et al., 2001].

Изменение в трофических взаимодействиях. В течение всего периода исследования оба вида леммингов были явно чрезмерно представлены в рационе

зимняков относительно данных по отлову мелких грызунов. Возможно, что реальная численность леммингов могла немного не совпадать с данными по отлову, потому что некоторые места обитания, где устанавливались ловушки, были не характерными для леммингов. Однако это вряд ли объясняет сильную избирательность леммингов в диете канюка. Кроме того, подобный положительный отбор леммингов наблюдался в северной Швеции, там сообщество мелких грызунов состоит из норвежских леммингов, красно-серых полёвок (*Myodes rufocanus* (Sundevall, 1846)) и полёвки экономки (*Microtus oeconomus* Pallas, 1776). Ключевая роль леммингов для арктических хищников была продемонстрирована и для других видов, таких как песец или белая сова в Фенноскандии [Ims et al., 2017]. Предпочтение леммингов хищниками может быть связано с их большим размером, обеспечивающим больше пищи за разовое охотничье усилие и, возможно, с тем, что их легче поймать. 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. Лемминги также могут быть более заметны для пернатых хищников, нежели полевки, особенно узкочерепные полевки, которые живут в основном в зарослях ивы и роют норы [Пальчех и др., 2003; Sokolova et al., 2014]. Уменьшение коэффициента отбора α в течение периода исследования подтверждает гипотезу о том, что канюку трудно использовать этот растущий вид добычи.

Сезонная динамика численности леммингов также важна для хищников. Поскольку эти зверьки размножаются под снегом, их плотность достигает действительно высоких отметок сразу после таяния снега, тогда как плотность полевок увеличивается в течение лета [Ims, Fuglei, 2005]. Таким образом, лемминги доступны уже в начале периода размножения хищников. В течение последних 10 лет относительная численность полевок явно возрастала в течение лета на территории исследования, тогда как сезонная картина для леммингов была неясной из-за их очень низкого обилия [Ehrich et al., 2017].

В заключении данное исследование показывает, как реакция хищника, специализирующегося на добыче мелких грызунов, изменилась с возможным изменением климата, динамики мелких грызунов и состава их сообщества. Результаты этой работы подтверждают предыдущие выводы других исследований о том, что изменения в динамике мелких грызунов будут вредными для арктических хищников [Schmidt et al., 2012; Ims et al., 2017]. Но, есть предположения, что некоторые хищники смогут частично адаптироваться к этим изменениям путем изменения реакции демографических показателей на изобилие ресурсов. Чтобы понимать последствия изменений экосистемы, обусловленных климатом, и предсказывать будущее распределение видов, необходимо лучше понимать трофические взаимодействия и их пластичность.

ВЫВОДЫ

1. Динамика плотности гнездования зимняка в 1999 – 2017 гг. коррелирует с индексом численности мелких грызунов $r = 0.84$ ДИ (95%) = [0.61; 0.94], $P_v < 0.001$). 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 гнезд 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 ЛИТЕРАТУРЫ

1. Ануфриев В.М. Насекомоядные, рукокрылые, зайцеобразные грызуны / В. М. Ануфриев, А. В. Бобрецов, А. А. Войлочников и др. // Фауна европейского северо-востока России. Млекопитающие / под ред. А.А. Естафьева. – СПб.: Наука, 1994. –Т. 2. –Ч.1. – 280 с.
2. Аргиропуло А.И. Млекопитающие / А.И. Аргиропуло // Фауна СССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1940. – Т.3. –вып. 5. – 171 с.
3. Балахонов В.С. Изучение динамики численности мелких млекопитающих на юге Ямала / В.С. Балахонов, А.Н. Данилов, Н.А. Лобанова, М.В. Чибиряк // Материалы по истории и современному состоянию фауны Севера Западной Сибири. – Челябинск: Уральское отделение РАН, 1997. – С. 43-59.
4. Балахонов В.С. Распределение и численность некоторых видов млекопитающих в подзоне кустарниковых тундр Ямала / В.С. Балахонов, Н.А. Лобанова, В.В. Павлинин, В.Г. Штро // Современное состояние и история животного мира Западно-Сибирской низменности. – Свердловск, 1988. – С. 133-148.
5. Балахонов В.С. Численность и плодовитость зимняка *Buteo lagopus* при разном обилии грызунов в кустарниковых тундрах Ямала / В.С. Балахонов, Н.А. Лобанова // Экология. – 1998. – № 2. – С. 83-84.
6. Барсуков Ю. «Ямал СПГ» вышел на полную мощность [Электронный ресурс] / Ю. Барсуков // «Коммерсантъ» - бизнес. Ежедневная газета от 22.11.2018. – Режим доступа <https://www.kommer-sant.ru/doc/3807108?querty=ямал%20спг>, свободный. – Загл. с экрана. (дата обращения: 07.03.2021).
7. Бахмутов В.А. Распределение и численность некоторых наземных позвоночных в северной тундре Ямала в летний период / В.А. Бахмутов, В.Ф. Сосин, В.Г. Штро // Распределение и численность наземных позвоночных полуострова Ямал. – Свердловск, 1985. – С. 39-66.
8. Бородин А. В. Определитель зубов полевок Урала и Западной Сибири (поздний плейстоцен – современность). Екатеринбург: УрО РАН, 2009. – 99с.

9. Брызгин Н.Н. Снежный покров / Н.Н. Брызгин // Атлас Арктики. Главное управление геодезии и картографии при совете министров СССР. – М., 1985. – С.80.
10. Галушин В. М. Синхронный и асинхронный типы движения системы «хищник-жертва» / В.М. Галушин // Журнал общей биологии. – 1966б. – Т. 27, №2. – С. 196-208.
11. Галушин В. М. Состав и динамика населения хищных птиц Европейского центра СССР / Автореф. дис. ... канд. биол. наук: 03.00.00 / Владимир Михайлович Галушин. – Екатеринбург, 1966а. – 18 с.
12. Галушин В.М. Адаптивные стратегии хищных птиц: автореф. дис. ... докт. биол. наук: 03.00.16 / Владимир Михайлович Галушин. – М., 2005. – 50 с.
13. Галушин В.М. Роль хищных птиц в экосистемах / В.М. Галушин // Зоология позвоночных. Роль птиц в экосистемах / под ред. Л.С. Лебедевой. – М., 1982. – Т. 11. – С. 158-238.
14. Галушин В.М. Численность и территориальное распределение хищных птиц Европейского центра СССР / В.М. Галушин // Труды Окского государственного заповедника, 1971. – вып. 8. – С. 5-132.
15. Громов И.М. Млекопитающие фауны России и сопредельных территорий. Зайцеобразные и грызуны / И.М. Громов, М.А. Ербаева. – СПб., 1995. – С. 403-500.
16. Данилов А.Н. Динамика численности и пространственного распределения тундровых грызунов на Южном Ямале. Автореф. дис. ... канд. биол. наук: 03.00.16 / Алексей Николаевич Данилов. – Екатеринбург, 2000. – 18с.
17. Данилов А.Н. Динамика численности копытного лемминга на Южном Ямале / А.Н. Данилов // Вид и его продуктивность в ареале: Материалы 4 Всесоюз. Совещ. – Свердловск, 1984. – Ч. I Млекопитающие. – С. 19.
18. Данилов А.Н. Динамика численности тундровых грызунов на Южном Ямале / А.Н. Данилов // Современное состояние и история животного мира Западно-Сибирской низменности. – Свердловск, 1988. – С. 127-132.

19. Данилов Н.Н. Птицы Ямала / Н.Н. Данилов, В.Н. Рыжановский, В.К. Рябицев. – М.: Наука, 1984. – 332 с.
20. Данилов Н.Н. Пути приспособления наземных позвоночных животных к условиям существования в Субарктике / Н.Н. Данилов // Труды ин-та биологии УФАН СССР. – Свердловск, 1966. – Т.2: Птицы. – 148 с.
21. Дементьев Г.П. Птицы Советского Союза / Г.П. Дементьев, Н.А. Гладков. – М.: Советская наука, 1951. – Т. 1. – 657 с.
22. Деттер Г.Ф. Экономика северного оленеводства Ямала: проблемы и возможности / Г.Ф. Деттер // Научный вестник ЯНАО, 2017. – вып. 4(97). – С. 4 – 16.
23. Дунаева Т.Н. Материалы по экологии наземных позвоночных тундры южного Ямала / Т.Н. Дунаева, В.В. Кучерук // Матер. к познанию фауны и флоры СССР. Нов. Серия. Отд. Зоология. – М., 1941. – вып. 4 (19). – С. 1 - 80.
24. Дунаева Т.Н. Сравнительный обзор экологии тундровых полёвок полуострова Ямала / Т.Н. Дунаева // Тр. ин-та Географии АН СССР. – М., 1948. – Вып. 41. – С. 78-143.
25. Зуев С.М. Доходы оленеводов ямальского района, как один из показателей уровня жизни населения прибрежных территорий Арктики / С.М. Зуев // Научный вестник ЯНАО, 2018. – вып. 1(98). – С. 62 – 70.
26. Ивлев В.С. Экспериментальная экология питания рыб / В.С. Ивлев. – М.: Пищепромиздат, 1955. – 251с.
27. Калякин В.Н. Динамика численности леммингов на юге Ямала в 1973-1979 гг. / В.Н. Калякин // Механизмы регуляции численности леммингов и полевок на Крайнем Севере. – Владивосток, 1980. – С. 60-65.
28. Калякин В.Н. Хищные птицы в экосистемах крайнего севера / В.Н. Калякин // Птицы в сообществах тундровой зоны. Сборник научных трудов. – М.: Наука, 1989. – С. 51-107
29. Карасева Е.В. Методы изучения грызунов в полевых условиях: учеты численности и мечение / Е.В. Карасева, А.Ю. Телицина. – М.: Наука, 1996. – 228 с.

30. Кондратьев А.В. Отчет по условиям размножения. Peschanka River upper reaches, Kolguev Island. Россия, 2008. [Электронный ресурс] / А.В. Кондратьев, Ю.А. Анисимов, П.М. Глазов и др. // Online база данных птицы Арктики: программа сбора данных об условиях размножения арктических птиц / Под ред. М.Ю. Соловьева. Режим доступа <http://www.arctic-birds.ru/info08/ru68ru41808r.html> свободный. – Загл. с экрана. (дата обращения: 07.03.2021).

31. Копеин К.И. Материалы по биологии обского лемминга и большой узкочерепной полёвки / К.И. Копеин // Бюл. Уральского отд. Моск. об-ва испыт. природы, 1958. – № 1. – С. 109-133.

32. Куликова О.Я. Пространственно-временные особенности гнездования мохноногого канюка (*Buteolagopus*) в Малоземельской тундре. дис. ... магистра наук / Ольга Яковлевна Куликова. – МГУ им. М.В. Ломоносова. М., 2009. – 84 с.

33. Лайшев К.А. Стабильность оленеводства – в рациональном использовании биоресурсов и инновационных решениях / К.А. Лайшев, А.А. Южаков // Научный вестник ЯНАО, 2017. – вып. 1(94). – С. 45 – 47.

34. Логинов В. Г. Вред, причиненный ресурсам традиционного природопользования, и его экономическая оценка / В.Г. Логинов, М.Н. Игнатьева, В.В. Балашенко // Экономика региона. – 2017. Т. 13, вып. 2. – С. 396-409.

35. Львович М. И. Реки СССР / М.И. Львович. – М.: Мысль, 1971. – 348 с.

36. Маяков А.А. Определение вида и пола некоторых млекопитающих по костям таза, голени и бедра / А.А. Маяков, А.И. Шепель // Зоологический журнал, 1987. – Т. 66 (2). – С. 288-294.

37. Мейер М.Н. Серые полёвки фауны России и сопредельных территорий / М.Н. Мейер, Ф.Н. Голенищев, С.И. Раджабли и др. // Труды зоологического института РАН. – СПб., 1996. – Т. 232. – 318 с.

38. Мечникова С.А. Хищные птицы южного Ямала: особенности размножения и динамика численности / Дисс. ... канд. биол. наук: 03.00.16 / Светлана Андреевна Мечникова. – М., 2009. – 167 с.

39. Митрофанов А.Д. Пути наращивания газового потенциала п-ов Ямал / А.Д. Митрофанов, А.А. Коробейников, О.Г. Мязин и др. // Геология нефти и газа, 2016. – № 2. – С. 18 – 23.
40. Национальный атлас Арктики // под ред. Касимова Н.А. – М.: АО «Роскартография», 2017. – 496 с.
41. Новиков Г.А. Полевые исследования по экологии наземных позвоночных / Г.А. Новиков. – М.: Советская наука, 1953. – 503 с.
42. Нумеров А. Д. Полевые исследования наземных позвоночных / А.Д. Нумеров, А.С. Климов, Е.И. Труфанова // Воронежский государственный университет. – Воронеж, 2010. – 301 с.
43. Ольшванг В. Н. Структура и динамика населения насекомых Южного Ямала / В.Н. Ольшванг. – Екатеринбург: Наука, 1992. – 103 с.
44. Осмоловская В.И. Экология хищных птиц полуострова Ямала / В.И. Осмоловская // Экология наземных позвоночных полуострова Ямала. Тр. ин-та Географии. – М., 1948. – Вып. 41. – С. 5-77.
45. Паевский В.А. Демография птиц / В.А. Паевский. – Л.: «Наука», 1985. – 285 с.
46. Пальчех Н.А. Структура колониальных поселений узкочерепной полевки (*Microtus gregalis* Pall.) в Западной Сибири / Н.А. Пальчех, М.Г. Малькова, И.В. Кузьмин и др. // Экология. – 2003. – № 5. – С. 365-369.
47. Петров А.Н. Мелкие млекопитающие ненарушенного и восстановленного тундровых биогеоценозов / А.Н. Петров, Н.М. Быховец // Институт биологии Коми научного центра УрО РАН. – Сыктывкар, 2012. – С. 374 – 382.
48. Петрова Е. Мегапроект «Ямал» / Е. Петрова // СТТ: Строительная техника и технологии, 2015. – вып. 7(115). – С. 36 – 39.
49. Пешкова Н. В. Запас надземной фитомассы кустарников и его структура на территории стационара «Хадыта» / Н.В. Пешкова // Структура и функционирование биогеоценозов Приобского Севера. – Свердловск: УНЦ АН СССР, 1981. – С. 27-30.

50. Пешкова Н. В. Продуктивность растительных сообществ стационара «Хадыта» и влияние грызунов на травяной покров полигонов / Н.В. Пешкова // Биоценотическая роль животных в лесотундре Ямала. – Свердловск: УНЦ АН СССР, 1977. – С. 134-145.

51. Пешкова Н. В. Структурно-функциональная организация равнинных фитоценозов Приуральского сектора Субарктики / Н.В. Пешкова, Г.В. Троценко // Структура и функционирование биогеоценозов Приобского Севера. – Свердловск: УНЦ АН СССР, 1981. – С. 31-44.

52. Покровский И.Г. Биология гнездования зимняка (*Buteolagopus Pontoppidan*, 1763) и сапсана (*Falco peregrinus Tunstall*, 1771) в Малоземельской тундре. Дисс. ...канд. биол. наук: 03.02.04 / Иван Григорьевич Покровский. – М.: ИПЭЭ РАН им. А.Н. Северцова, 2012. – 113 с.

53. Потапов Е.Р. Использование погадок для изучения питания хищных птиц / Е.Р. Потапов // Методы изучения и охраны хищных птиц (Методические рекомендации). – М., 1989. – С. 103-118.

54. Прик З.М. Относительная влажность воздуха, осадки / З.М. Прик // Атлас Арктики. Главное управление геодезии и картографии при совете министров СССР. – М., 1985. – С. 78-79.

55. Природа Ямала / Под ред. Л.Н. Добринского. – Екатеринбург: УИФ Наука, 1995. – 435 с.

56. Рысев В. Б. Геологическое строение и нефтегазоносность полуострова Ямал / В.Б. Рысев // Нефтегазоносность северных районов Западной Сибири. – Тюмень, 1986. – С. 73-91.

57. Рябицев В.К. Птицы Урала, Приуралья и Западной Сибири: справочник – определитель / В.К. Рябицев. – Екатеринбург, 2008. – 634 с.

58. Соколов А.А. Состояние популяций грызунов, хищных птиц и песца по результатам экспедиции «Ямал – Арктика 2012» / А.А. Соколов, Н.А. Соколова, В.Г. Штро // Научный вестник ЯНАО. Народосбережение и окружающая среда. – 2013. – вып. 3(80). Салехард. С. 8-12.

59. Соколов А.А. Функциональные связи зимняка (*Buteolagopus*) и мелких грызунов южных кустарниковых тундр Ямала. дис. ... канд. биол. наук: 003.00.16 / Александр Андреевич Соколов. – Екатеринбург, 2002. – 112 с.
60. Соколов В. А. Сравнительный анализ гнездовой фауны птиц Юго-Западного Ямала / В.А. Соколов // Известия Челябинского научного центра УрО РАН. – 2006. – вып. 3(33). – С. 109-113.
61. Степанян Л.С. Состав и распределение птиц фауны СССР. Неворобьиные Non-Passeriformes / Л.С. Степанян. – М.: Наука, 1975. – 372 с.
62. Терешников А. Ф. Атлас Арктики. Главное управление геодезии и картографии при совете министров СССР / под ред. А.Ф. Терешникова. – М., 1985. – 204 с.
63. Физико-географическое районирование СССР. Характеристика региональных единиц / под ред. Н.А. Гвоздецкого. – М.: МГУ, 1968. – 577с.
64. Флинт В.Е. Пространственная структура популяций мелких млекопитающих / В.Е. Флинт. – М.: Наука, 1977. – 83 с.
65. Формозов А.Н. Хищные птицы и грызуны / А.Н. Формозов // Зоологический журнал, 1934. – Т. 13(4). – С. 664-700.
66. 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
67. Фуфачев И.А. Спектр питания зимняка (*Buteo lagopus*) в кустарниковой тундре полуострова Ямал / И.А. Фуфачев, Н.А. Соколова // Экология: теория и практика Материалы всероссийской конференции молодых учёных (15-19 апреля 2013г.). – Екатеринбург, 2013. – С. 105-109
68. Чернов Ю. И. Жизнь тундры / Ю.И. Чернов. – М.: Мысль, 1980. – 236 с.
69. Чернявский Ф.Б. Популяционные циклы леммингов в Арктике. Экологические и эндокринные аспекты / Ф.Б. Чернявский. – М., 1982. – 163 с.

70. Шварц С.С. К экологии полёвки Миддендорфа / С.С. Шварц // Материалы по фауне Приобского Севера и её использованию. труды Салехардского стационара. – Тюмень, 1959. – вып. 1. – С. 360-362.
71. Шварц С.С. Полёвка Миддендорфа / С.С. Шварц, О.А. Пястолова // Млекопитающие Ямала и Полярного Урала. – Свердловск, 1971. – С. 107-126.
72. Шварц С.С. Пути приспособления наземных позвоночных животных к условиям существования в Субарктике. Млекопитающие / С.С. Шварц // Труды института биологии. – АН СССР Уральский филиал, 1963. – вып. 33. – Т. 1. – 131 с.
73. Шепель А. И. Некоторые новые встречи птиц в Пермской области / А.И. Шепель, С.В. Фишер, В.П. Казаков // Материалы к распространению птиц на Урале, в Приуралье и Западной Сибири. – Екатеринбург, 2000. – С. 182.
74. Шорыгин А.А. Питание и пищевые взаимоотношения рыб Каспийского моря / А.А. Шорыгин. – М.: Пищепромиздат, 1952. – 268с.
75. Штро В.Г. Некоторые наблюдения над миофагами в год пика численности леммингов / В.Г. Штро // Материалы по флоре и фауне Ямало-Ненецкого автономного округа. – Науч. вестн. Салехард, 2000. – Вып. 4(1). – С. 44-47.
76. Anctil A. Heavy rainfall increases nestling mortality of an arctic top predator: Experimental evidence and longterm trend in peregrine falcons / A. Anctil, A. Franke, J. Bety // *Oecologia*. – 2014. – Vol. 174(3). – P. 1033–1043.
77. Angerbjörn A. Geographical and temporal patterns of lemming population dynamics in Fennoscandia / A. Angerbjörn, M. Tannerfeldt, H. Lundberg // *Ecography*. – 2001. – Vol 24(3). – P. 298–308.
78. Beardsell A. Nest site characteristics, patterns of nest reuse, and reproductive output in an Arctic-nesting raptor, the Rough-legged Hawk / A. Beardsell, G. Gauthier, J-F Therrien, J. Bêty // *The Auk*, 2016. – Vol. 133(4). – P. 718-732.
79. Brown R. The response of Northern Hemisphere snow cover to a changing climate / R.D. Brown, P.W. Mote // *Journ. of Climate*. – 2009. – Vol. 22. – P. 2124–2145.

80. Callaghan T.V. Effects on the structure of Arctic ecosystems in the short- and long-term perspectives / T.V. Callaghan, L.O. Bjorn, Y.I. Chernov et al. // *Ambio*. – 2004. – Vol. 33. – P. 436-447.
81. Chesson P.L. (1984) Variable predators and switching behavior / P.L. Chesson // *Theoretical Population Biology*. – 1984. Vol. 26(1). – P. 1-26.
82. Cornulier T. Europe-wide dampening of population cycles in keystone herbivores / T. Cornulier et al. // *Science*. – 2013. – Vol. 340. – P. 63–66.
83. Domine F. Snow physical properties may be a significant determinant of lemming population dynamics in the high Arctic / F. Domine, G. Gauthier, V. Vionnet et al. // *Arctic Science*. – 2018. – Vol. 4(4). – P. 813–826.
84. Ehrich, D. Vole abundance and reindeer carcasses determine breeding activity of Arctic foxes in low Arctic Yamal, Russia / D. Ehrich, M. Cerezo, A.Y. Rodnikova et al. // *BMC Ecology*. – 2017. – Vol. 17(1). – P. 1-13.
85. Fauteux, D. Evaluation of invasive and non - invasive methods to monitor rodent abundance in the Arctic / D. Fauteux, G. Gauthier, M.J. Mazerolle et al. // *Ecosphere*. – 2018. – Vol. 9(2). P. 1-18.
86. Francksen, R. M., Whittingham, M. J., & Baines, D. (2016). Assessing prey provisioned to common buzzard *Buteo buteo* chicks: A comparison of methods / R.M. Francksen, M.J. Whittingham, D. Baines et al. // *Bird Study*. – 2016. – Vol. 63(3). – P. 303–310.
87. 22 Franke A. Status and trends of circumpolar peregrine falcon and gyrfalcon populations / A. Franke, K. Falk, K. Hawkshaw // *Ambio*. – 2019. – Vol. 49 (3). – P. 762 – 783.
88. Fryxell J.M. Individual behavior and community dynamics / J.M. Fryxell, P. Lundberg // Chapman & Hall. – London, 1998. – 176 p.
89. 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 et al. // *Glob Change Biol*. – 2019. – Vol. 25(11). – P. 3669-3679.

90. Gilg O. Climate change and cyclic predator–prey population dynamics in the high Arctic / O. Gilg, B. Sittler, I. Hanski // *Global Change Biology*. – 2009. – Vol. 15. – P. 2634–2652.
91. Gilg O. Explaining bird migration / O. Gilg, N.G. Yoccoz // *Science*. – 2010. – Vol. 327. – P. 276–277.
92. Hanski I. Predation on competing rodent species: A simple explanation of complex patterns / I. Hanski, H. Henttonen // *Journal of Animal Ecology*. – 1996. Vol. 65(2). – P. 220–232.
93. Harris I. Updated high-resolution grids of monthly climatic observations – The CRU TS3.10 dataset / I. Harris, P.D. Jones, T.J. Osborn // *International Journal of Climatology*. – 2014. – Vol. 34(3). – P. 623–642.
94. Hellström P. Functional responses of the rough-legged buzzard in a multi-prey system / P. Hellström, J. Nyström, A. Angerbjörn // *Oecologia*. – 2014. – Vol. 174. – P. 1241-1254.
95. Henttonen H. Small rodent dynamics and communities in the birch forest zone of northern Fennoscandia / H. Henttonen, H. Wallgren // *Nordic Mountain Birch Ecosystems*. – New York and London, 2001. – P. 263-280.
96. Holling C.S. The components of predation as revealed by a study of small mammal predation of the European pine sawfly / C.S. Holling // *The Canadian Entomologist*. – 1959. Vol. 91. – P. 293–320.
97. Hornfeldt B. Long-term decline in numbers of cyclic voles in boreal Sweden: Analysis and presentation of hypotheses / B. Hornfeldt // *Oikos*, 2004. – Vol. 107. – P. 376-392.
98. Ims R. A. Ecosystem drivers of an Arctic fox population at the western fringe of the Eurasian Arctic / R.A. Ims, S. Killengreen, D. Ehrich // *Polar Research*. – 2017. – Vol. 36(8). – P. 1-12.
99. Ims R. A. Geographical synchrony in microtine population cycles: a theoretical evaluation of the role of nomadic avian predators / R.A. Ims, H. Steen // *Oikos*. – 1990. – Vol. 57. – P. 384-387.

100. Ims R. A. Trophic interaction cycles in tundra ecosystems and the impact of climate change / R.A. Ims, E. Fuglei // *BioScience*. – 2005. – Vol. 55(4). P. 311–322.
101. Ims, R. Determinants of lemming outbreaks / R.A. Ims, N.G. Yoccoz, S.T. Killengreen // *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*. – 2011. – Vol. 108(5). P. 1970–1974.
102. Ims, R.A. Chapter 12. Terrestrial ecosystems / R.A. Ims, D. Ehrich, B.C. Forbes // *Arctic Biodiversity Assessment: Status and trends in Arctic biodiversity. Conservation of Arctic Flora and Fauna*. – 2013. – P.384–440.
103. Inchausti P. Intuition, functional responses and the formulation of predator–prey models when there is a large disparity in the spatial domains of the interacting species / P. Inchausti, S. Ballesteros // *Journal of Animal Ecology*. – 2008. – Vol. 77(5). – P. 891–897.
104. Jepsen J.U. Climate change and outbreaks of the geometrids *Operophtera brumata* and *Epirrita autumnata* in sub-arctic birch forest: evidence of a recent outbreak range expansion / J.U. Jepsen, S.B. Hagen, R.A. Ims // *Journal of Animal Ecology*. – 2008. – Vol. 77(2). – P. 257–264.
105. Kausrud, K.L. Linking climate change to lemming cycles / K.L. Kausrud, A. Mysterud, H. Steen // *Nature*. – 2008. – Vol. 456. – P. 93–97.
106. Koltz A.M. Warming reverses top-down effects of predators on belowground ecosystem function in Arctic tundra / A.M. Koltz, A.T. Classen, J.P. Wright // *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*. – 2018. – Vol. 115(32). – P. E7541–E7549.
107. Krebs C.J. Population cycles in small mammals / C.J. Krebs, J.H. Myers // *Advances in Ecological Research*. – 1974. – Vol. 8. – P. 267–399.
108. Krebs C.J. The lemming cycle at Baker Lake, Northwest Territories, during 1959-1962 / C.J. Krebs // *Arctic Institute of North America*. – 1964. – Vol. 15. – 104 p.
109. Kuno E. Principles of predator-prey interaction in theoretical, experimental, and natural population systems / E. Kuno // *Advances in Ecological Research*. – 1987. – Vol. 16. – P. 249–337.

110. Lehtikoinen A. Reproduction of the common buzzard at its northern range margin under climatic change / A. Lehtikoinen, P. Byholm, E. Ranta // *Oikos*. – 2009. – Vol. 118(6). – P. 829–836.
111. Manly B. F. J. Analysis of a selective predation experiment / B.F.J. Manly, P. Miller, L.M. Cook // *The American Naturalist*. – 1972. – Vol. 106(952). – P. 719–736.
112. Martin T. E. Climate correlates of 20 years of trophic changes in a high - elevation riparian system / T.E. Martin // *Ecology*. – 2007. – Vol. 88(2). – P. 367–380.
113. Mindell D.P. Breeding population fluctuations in some raptors / D.P. Mindell, J.L.B. Albuquerque, C.M. White // *Oecologia*. – 1987. – Vol. 72. – P. 328-388.
114. Mortensen L. O. Analysis of trophic interactions reveals highly plastic response to climate change in a tri-trophic High-Arctic ecosystem / L.O. Mortensen, N.M. Schmidt, T.T. Høye // *Polar Biology*. – 2016. – Vol. 39(8). – P. 1467–1478.
115. Murdoch W.W. Consumer-resource dynamics / W.W. Murdoch, C.J. Briggs, R.M. Nisbet // Princeton University Press. – Princeton, 2003. – 462 p.
116. Murdoch W.W. Predation and population stability / W.W. Murdoch, A. Oaten // *Advances in Ecological Research*. – 1975. – Vol. 9. – P. 1–131.
117. Myers-Smith, I.H. Shrub expansion in tundra ecosystems: dynamics, impacts and research priorities / I.H. Myers-Smith, B.C. Forbes, M. Wilmking et al. // *Environmental Research Letters*. – 2011a. – Vol. 6. – P. 1–15.
118. Myllymäki A. Removal experiments on small quadrates as a mean of rapid assessment of the abundance of small mammals / A. Myllymäki, A. Paasikallio, E. Pankakoski et al. // *Ann. Zool. Fenn.* – 1971. – Vol. 8. – P. 177-185.
119. Oaten A. Switching, functional response, and stability in predator-prey systems / A. Oaten, W.W. Murdoch // *The American Naturalist*. – 1975. – Vol. 109(967). – P. 299–318.
120. Oksanen L. The time-scale problem in exploiter-victim models: does the solution lie in ratio-dependent exploitation? / L. Oksanen, J. Moen, P.A. Lundberg // *The American Naturalist*. – 1992. – Vol. 140(6). – P. 938–960.

121. Pokrovsky I. Diet, nesting density, and breeding success of rough-legged buzzards (*Buteo lagopus*) on the Nenetsky Ridge, Arctic Russia / I. Pokrovsky, D. Ehrich, R.A. Ims et al. // *Polar Biology*. – 2014. Vol. 37(4). – P. 447 – 457.
122. Pokrovsky I. Rough-Legged Buzzards, Arctic Foxes and Red Foxes in a Tundra Ecosystem without Rodents / I. Pokrovsky, D. Ehrich, R.A. Ims et al. // *PLOS ONE*. – 2015. – Vol. 10(2). – P. 1 – 17.
123. 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, O. Kulikova, A. Sokolov, N. Sokolova, V. Sokolov, N.G. Yoccoz // *The Auk*. – 2019, – Volume 137, – P. 1–13.
124. Potapov E.R. What determines the population density and reproductive success of rough-legged buzzards, *Buteo lagopus*, in the Siberian tundra? / E.R. Potapov // *Oikos*. – 1997. – Vol. 78. – P.362–376.
125. Schmidt N.M. Interaction webs in arctic ecosystems: Determinants of arctic change? / N.M. Schmidt, B. Hardwick, O. Gilg et al. // *Ambio*. – 2017. – Vol. 46. – P. S12–S25.
126. Schmidt N.M. Response of an arctic predator guild to collapsing lemming cycles / Niels M. Schmidt, Rolf A. Ims, Toke T. Høye // *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*. – 2012. – 279(1746). – P. 4417–4422.
127. Sokolova N. A. Small rodents in the shrub tundra of Yamal (Russia): Density dependence in habitat use? / N.A. Sokolova, A.A. Sokolov, R.A. Ims et al. // *Mammalian Biology*. – 2014. – Vol. 79(5). – P. 306-312.
128. Solomon M.E. The natural control of animal populations / M.E. Solomon // *Journal of Animal Ecology*. – 1949. Vol. 18. – P. 1–35.
129. Springer, A. M. Observations on summer diet of rough legged buzzards from Alaska / A.M. Springer // *Condor*. – 1975. – Vol. 77(3). – P. 338–339.
130. Steenhof K. An evaluation of methods used to estimate raptor nesting success. / K. Steenhof, N. Kochert // *The Journal of Wildlife Management*. – 1982. – Vol. 46 (4). – P. 885–893.

131. Stenseth N.C. The biology of lemmings / N.C. Stenseth, R.A. Ims // Linnean Society Symposium Series. – London, 1997. – №15. – 704 p.
132. Tast J. Diet and breeding biology of the Rough-legged Buzzard *Buteo lagopus* in Northern Finnish Lapland / J. Tast, A. Kaikusalo, M. Lagerström // Kilpisjärvi notes, 2010. – Vol. 22. – 36 p.
133. Terraube J. Coping with fast climate change in northern ecosystems: mechanisms underlying the population-level response of a specialist avian predator / J. Terraube, A. Villers, L. Ruffino et al. // *Ecography*. – 2015. – Vol. 38. – P. 690–699.
134. Therrien J. F. Predation pressure by avian predators suggests summer limitation of small-mammal populations in the Canadian Arctic. / J.F. Therrien, G. Guathier, E. Korpimäki et al. // *Ecology*. – 2014. – Vol. 95(1). – P. 56–67.
135. Walker D.A. The circumpolar Arctic vegetation map / D.A. Walker, M.K. Reynolds, F.J.A. Daniels et al. // *Journal of Vegetation Science*. – 2005. – Vol. 16. – P. 267 – 282.
136. Xu L. Temperature and vegetation seasonality diminishment over northern lands / L. Xu, R.B. Myneni, F.S. Chapin et al. // *Nature Climate Change*. – 2013. – Vol. 3. – P. 581–586.
137. Yee T.W. Vector generalized linear and additive models: With an implementation in R / T.W. Yee // New York, NY: Springer. – 2015. – 613 p.
138. Yoccoz N. G. Effects of food addition on the seasonal density dependent structure of bank vole *Clethrionomys glareolus* populations / N.G. Yoccoz, N.C. Stenseth, H. Henttonen et al. // *Journal of Animal Ecology*. – 2001. – Vol. 70. – P. 713 – 720.

ПРИЛОЖЕНИЯ

ПРИЛОЖЕНИЕ А

Справка о внедрении результатов диссертационного исследования

ПРАВИТЕЛЬСТВО РОССИЙСКОЙ ФЕДЕРАЦИИ

ФЕДЕРАЛЬНОЕ ГОСУДАРСТВЕННОЕ
БЮДЖЕТНОЕ ОБРАЗОВАТЕЛЬНОЕ
УЧРЕЖДЕНИЕ
ВЫСШЕГО ОБРАЗОВАНИЯ
«САНКТ-ПЕТЕРБУРГСКИЙ
ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ»
(СПбГУ)

Университетская наб., 7/9, Санкт-Петербург, 199034
тел./факс 328-97-88
http://www.spbu.ru

СПРАВКА

04.06.2021 № С-1215/21

Выдана Фуфачеву Ивану Андреевичу для предоставления в диссертационный совет о том, что результаты кандидатской диссертационной работы «Трофические связи и динамика численности мохноногого канюка (*Buteo lagopus*) в южной тундре полуострова Ямал» используются в учебном процессе международной магистерской программы ВМ.5710 «Комплексное изучение окружающей среды полярных регионов (CORELIS)».

Полученные в ходе выполнения диссертации данные о динамике численности и трофических связях самого распространённого пернатого хищника Арктики используются в курсе лекций [052700] «Наземные и водные экосистемы полярных регионов» («Cold Region Terrestrial and Aquatic Ecology») в рамках модуля [050984] «Основы комплексного изучения полярных регионов» («Basics on Cold Regions Sciences»). Занятия российским и иностранным студентам проводятся на английском языке с 2016 года к.б.н. Соколовым Александром Андреевичем.

Первый проректор
по учебной и методической работе



М.П.

М.Ю. Лаврикова

ПРИЛОЖЕНИЕ Б

Результаты разбора погадок

Таблица Б.1 - Результаты разбора погадок мохноногого канюка [1999 – 2001 гг.; 2005 – 2016 гг.]

Вид Год	1999	2000	2001	2005	2006	2007	2008	2009	2010	2011	2012	2013	2014	2015	2016	Сумма
Rodentia sp.	0	0	0	2	0	30	35	42	37	38	29	41	5	4	2	265
Myodes rutilus (Pallas, 1779)	2	1	7	3	2	0	3	0	0	1	0	4	2	2	3	30
Lemmus sibiricus (Kerr, 1792)	88	28	30	18	1	18	10	11	15	11	1	17	11	18	13	290
Dicrostonyx torquatus (Pallas, 1778)	490	214	59	72	5	107	109	141	153	202	49	97	40	38	46	1822
Microtus sp.	29	14	6	14	18	19	8	12	23	26	17	49	29	10	17	291
Microtus middendorffi (Poljakov, 1881)	277	102	123	38	13	111	41	39	83	112	29	82	48	32	31	1161
Microtus gregalis (Pallas, 1779)	112	41	55	38	10	31	34	41	93	110	33	174	110	50	72	1004
Ondatra zibethicus (Linnaeus, 1766)	4	0	0	1	1	24	1	3	0	2	0	6	0	1	3	46
Aves sp.	20	0	0	11	0	12	26	35	28	49	18	72	26	17	17	331
Lagopus lagopus (Linnaeus, 1758)	0	0	0	0	0	7	0	0	0	2	2	6	4	7	23	51
Anatidae sp.	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1
Passeriformes sp.	0	0	0	0	0	11	0	0	0	0	0	1	0	0	0	12

Продолжение таблицы Б.1

Вид Год	1999	2000	2001	2005	2006	2007	2008	2009	2010	2011	2012	2013	2014	2015	2016	Сумма
Anser sp.	0	0	0	0	0	3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3
Charadrii sp.	0	0	0	0	0	2	0	1	0	0	0	0	0	0	0	3
Яичная скорлупа	0	0	0	0	0	7	0	1	0	2	0	0	0	0	0	10
Alopex lagopus (Linnaeus, 1758)	0	0	0	0	0	3	0	0	0	0	0	1	0	0	0	4
Sorex sp.	2	1	0	1	1	2	0	0	2	2	0	10	2	1	0	24
Rangifer tarandus (Linnaeus, 1758)	0	0	0	0	0	3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3
Lepus timidus (Linnaeus, 1758)	0	0	0	0	0	2	1	0	2	0	0	3	0	0	0	8
Mammalia sp.	0	0	0	0	3	1	13	0	3	0	1	0	0	0	0	21
Mustelidae sp.	1	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0	1	1	1	0	6
Arvicola amphibius (Linnaeus, 1758)	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	2	3
Pisces sp.	0	0	0	0	1	2	0	0	0	0	0	2	1	0	0	6
Сумма	1025	401	280	198	55	395	281	328	440	557	179	566	279	182	229	5395
Количество погадок	-	-	-	80	25	209	202	206	260	278	115	360	176	88	94	2093

ПРИЛОЖЕНИЕ В

Расчисление зависимости успеха гнездования мохноногого канюка от обилия мелких грызунов на основе альтернативной комбинации разных методов оценки численности грызунов

Чтобы проверить, насколько устойчивы результаты к изменению протокола отлова мелких грызунов, были проведены повторные анализы с альтернативным набором данных об относительной численности мелких грызунов. Индекс обилия мышевидных грызунов, рассчитанный по данным из ловушко-линий за все годы их проведения (1999–2006 гг. и 2010–2015 гг.), был дополнен данными, собранными по протоколу малых квадратов за 2007–2009 гг. и 2016–2017 гг. Для данных отловов по методу квадратов были применены правки, предложенные Fauteux et al. (2018), как объяснено в методах. Подробная информация о количестве использованных ловушек и количество суток представлена в Приложении В.1. Касаясь временного ряда, графики автокорреляции для детрендрованных временных рядов не выявили существенных автокорреляций для общего индекса численности мелких грызунов или для каждого из видов рода *Microtus* в отдельности. В целом, наблюдали отрицательную, но статистически не значимую тенденцию изменения индекса численности мелких грызунов (наклон = -0.16 , $SE = 0.11$, $P_v = 0.17$). Говоря об основных видах, данные свидетельствуют о снижении относительной численности леммингов (оба вида вместе; статистически не значимы на уровне достоверности 95%) и полевки Миддендорфа (лемминги: наклон = -0.04 , $SE = 0.02$, $P_v = 0.09$; полевка Миддендорфа: наклон = -0.23 , $SE = 0.08$, $P_v = 0.01$). В то же время увеличилась относительная численность узкочерепных полевок (наклон = 0.10 , $SE = 0.02$, $P_v < 0.01$). Таким образом, произошел значительный сдвиг в составе сообщества мелких грызунов. Амплитуда флуктуаций относительной численности, оцениваемая как коэффициент вариации, существенно не менялась в течение периода исследования (наклон = -0.04 , $SE = 0.03$, $P_v = 0.18$), но отрицательная тенденция согласуется с исчезновением цикла мелких грызунов.

Таблица В.1 – Количество ловушко-суток в год, проведенных в соответствии с двумя разными методами лова, использованными в исследовании (ловушко-линии и метод квадратов)

Год	Ловушко-линии (л/с) *	Квадраты (л/с)
1999	800	-
2000	646	-
2001	836	-
2002	1350	-
2003	2410	-
2004	350	-
2005	650	-
2006	200	-
2007	-	864
2008	-	1728
2009	-	1728
2010	2430	1728
2011	2550	1728
2012	1973	2592
2013	2170	2592
2014	1625	2592
2015	1475	2592
2016	-	1296
2017	-	2592

Примечание – В.1 – *В 1999 г. было 2 линии по 50 ловушек на 2 суток, 2 линии по 50 ловушек на 4 суток и одна линия со 100 ловушками на 2 суток; в 2000 г. была одна линия с 49 ловушками на 2 суток, одна линия с 66 ловушками на 3 суток и одна линия с 58 ловушками на 6 суток; в 2001 г. была одна линия с 47 ловушками на 8 суток, одна линия с 44 ловушками на 3 суток, одна линия с 41 ловушкой на 3 суток и одна линия с 41 ловушкой на 5 суток; за 2002 г. информация была потеряна; в 2003 г. было 7 линий по 75 ловушек на 2 суток, 3 линии по 67 ловушек на 3 суток, одна линия со 120 ловушками на 3 суток, одна линия с 133 ловушками на 3 суток; за 2004 г. информация была потеряна; в 2005 г. была одна линия с 50 ловушками на 9 суток и одна линия с 67 ловушками на 3 суток; в 2006 г. было 2 линии по 50 ловушек на 2 суток.

Таблица В.2 – Выбор моделей¹, объясняющих демографические показатели мохноногих канюков в зависимости от изменения динамики относительной численности мелких грызунов, оцениваемых по альтернативному ряду данных основанному на ловушко-линиях (1999 – 2006 и 2010 – 2015 годы)

Демографический показатель и модель	К	ΔAIC_c	$wAIC_c$	Оценка параметров
Плотность гнездования (Пуассон)				
lg (лемминги)	2	33.19	0.00	-
lg (мелкие грызуны)	2	12.71	0.00	-
lg (мелкие грызуны) + год	3	0	0.51	0.66, SE=0.18, $p < 0.001$ -0.07, SE=0.02, $p < 0.001$
lg (мелкие грызуны) × год	4	3.16	0.11	-
lg (мелкие грызуны) + период	3	0.94	0.32	0.71, SE=0.17, $p < 0.001$ -0.89, SE=0.22, $p < 0.001$
lg (мелкие грызуны) × период	4	4.21	0.06	-
Размер кладки (Пуассон усечённое)				
lg (лемминги)	2	0	0.59	0.15, SE=0.06, $p = 0.010$
lg (мелкие грызуны)	2	3.36	0.11	-
lg (мелкие грызуны) + год	3	5.04	0.05	-
lg (мелкие грызуны) × год	4	5.23	0.04	-
lg (мелкие грызуны) + период	3	4.52	0.06	-
lg (мелкие грызуны) × период	4	2.72	0.15	-
Успех вылупления (биномиальное)				
lg (лемминги)	2	0	0.99	1.02, SE=0.31, $p < 0.001^2$
lg (мелкие грызуны)	2	10.54	0.01	-
lg (мелкие грызуны) + год	3	12.26	0.00	-
lg (мелкие грызуны) × год	4	12.68	0.00	-
lg (мелкие грызуны) + период	3	12.44	0.00	-
lg (мелкие грызуны) × период	4	12.57	0.00	-
Количество слётков (Пуассон)				
Prec + lg (лемминги)	3	11.82	0.00	-
Prec + lg (мелкие грызуны)	3	15.98	0.00	-
Prec + lg (мелкие грызуны) + год	4	11.11	0.00	-
Prec + lg (мелкие грызуны) × год	4	1.84	0.28	0.01, SE=0.01, $p = 0.338$ 2.23, SE=0.46, $p < 0.001$ 0.44, SE=0.11, $p < 0.001$ -0.24, SE=0.07, $p < 0.001$
Prec + lg (мелкие грызуны) + период	5	6.57	0.03	-
Prec + lg (мелкие грызуны) × период	5	0	0.69	-0.01, SE=0.01, $p = 0.518$ 2.54, SE=0.63, $p < 0.001$ 5.43, SE=1.60, $p < 0.001$ -2.4, SE=0.77, $p = 0.002$

Примечание – В.2 – ¹Для каждого демографического показателя приведён список моделей-кандидатов с количеством оцененных параметров (K), разницей между AICс и лучшей моделью ($\Delta AICс$) и весом AICс (wAICс). Для выбранных моделей и моделей с $\Delta AICс < 2$ оценки параметров приведены со стандартной ошибкой и значением P-value (p). Оценки параметров перечислены в том же порядке, что и в модели. «Prec» относится к осадкам за июль. Другие переменные смотрите в основном тексте. Лучшие модели выделены жирным шрифтом. + представляет аддитивные эффекты, тогда как × относится к мультипликативным эффектам между двумя переменными.

²Модель без 2016 г.: ни одно из 6 наблюдаемых гнезд не вылупилось, связь более слабая и несущественная с оценкой lg (лемминги) 0.59, SE = 0.38, p = 0.12.

ПРИЛОЖЕНИЕ Г

Карты с расположением гнёзд мохноногого канюка (1999 – 2017 гг.)

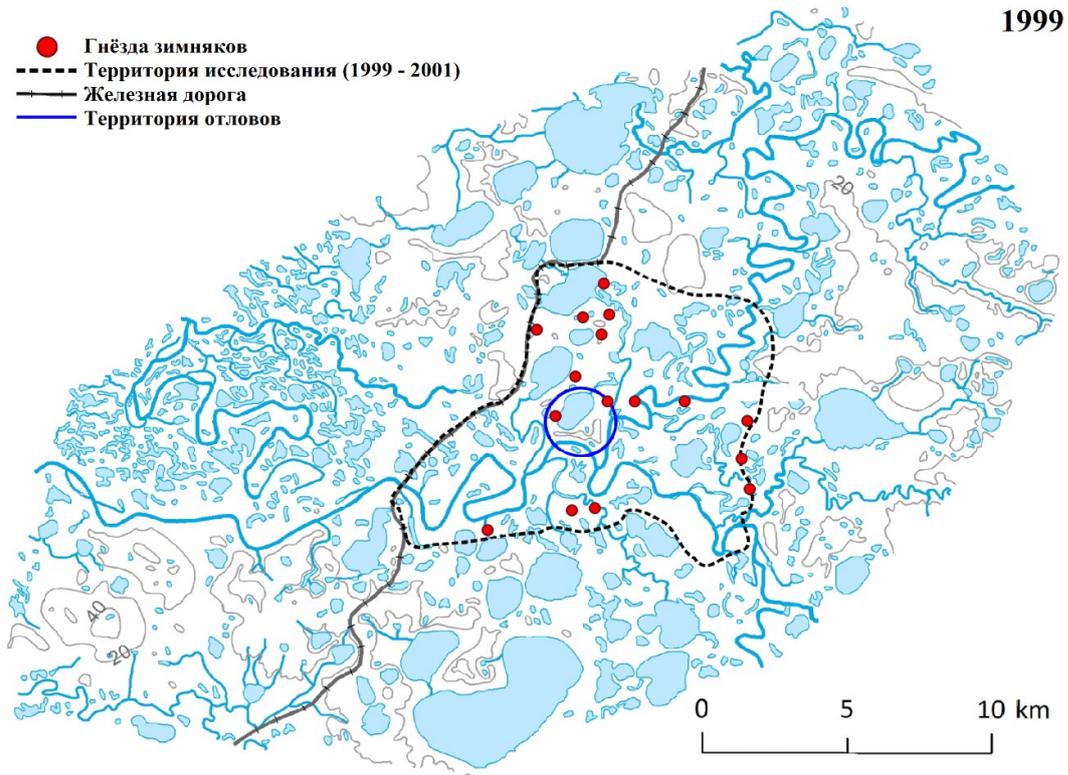


Рисунок Г.1 – Расположение гнёзд зимняка в 1999 г.

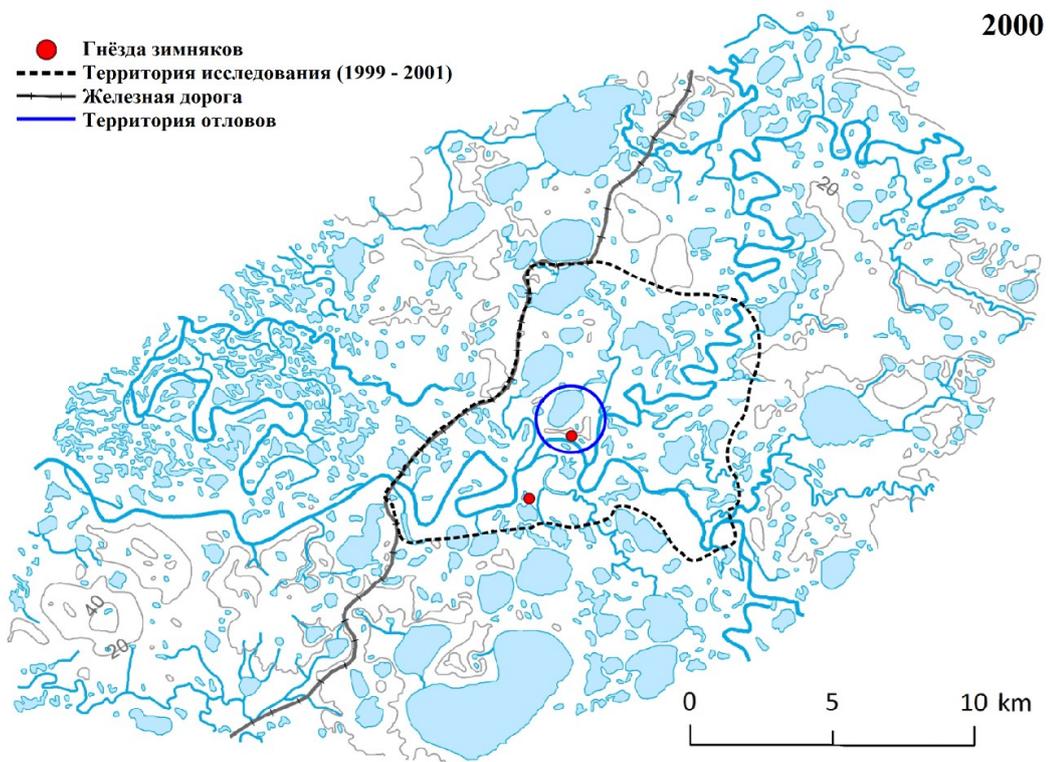


Рисунок Г.2 – Расположение гнёзд зимняка в 2000 г.

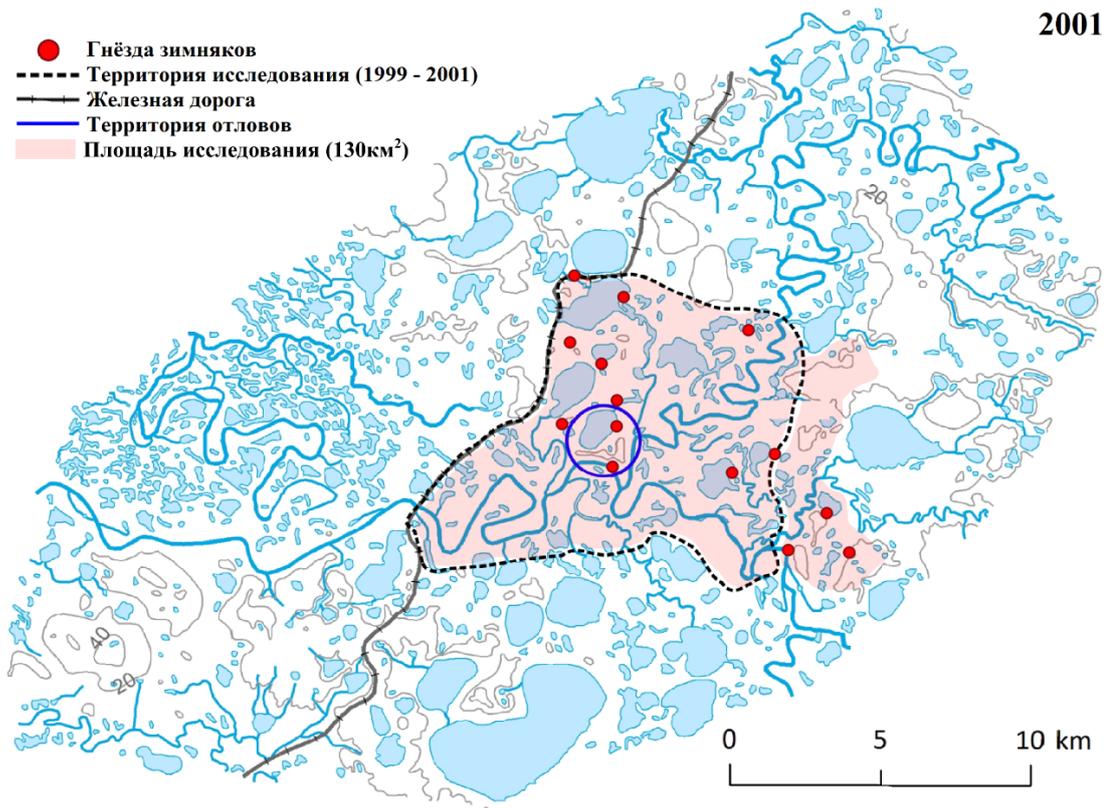


Рисунок Г.3 – Расположение гнёзд зимняка в 2001 г.

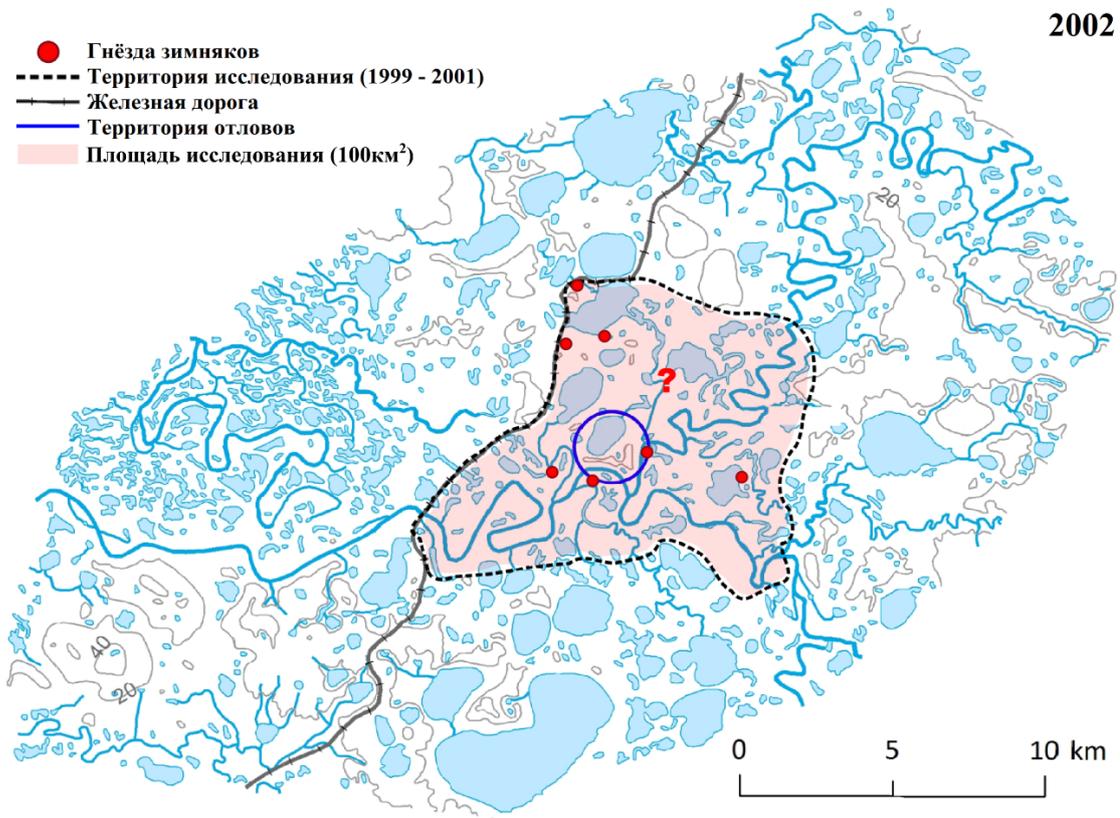


Рисунок Г.4 – Расположение гнёзд зимняка в 2002 г.

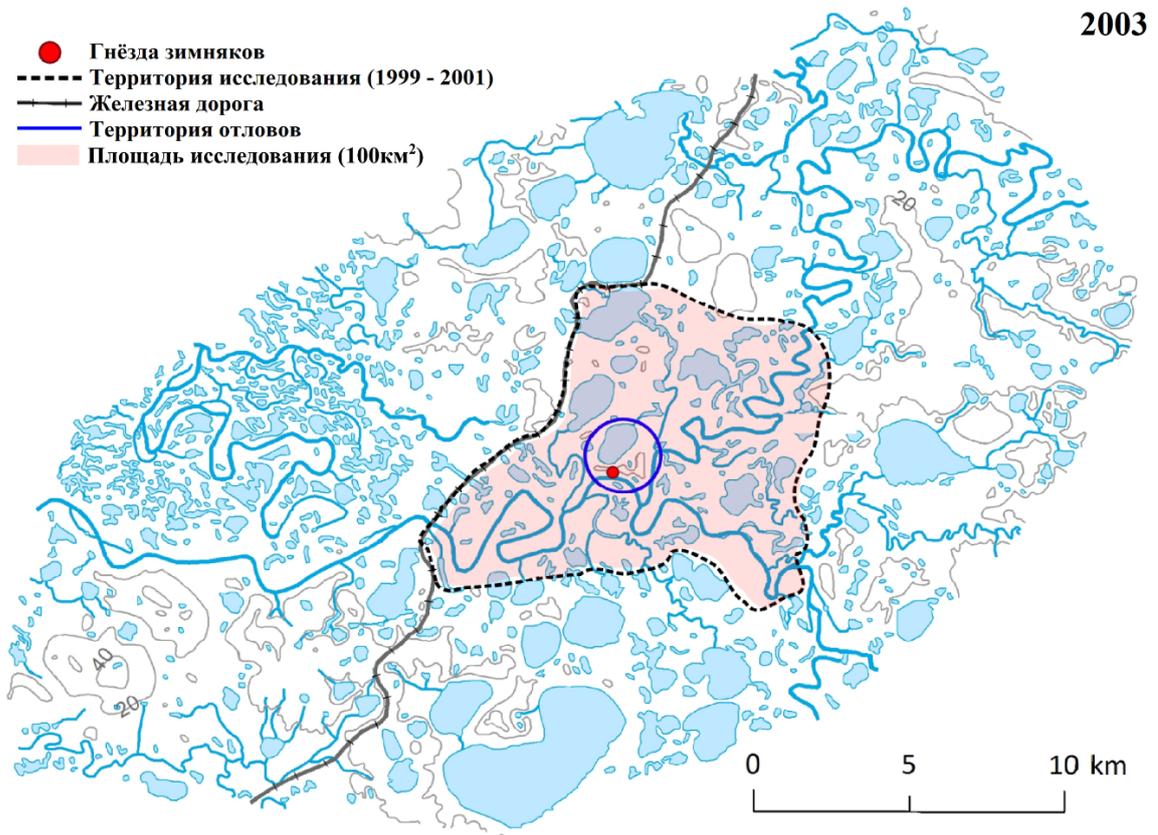


Рисунок Г.5 – Расположение гнёзд зимняка в 2003 г.

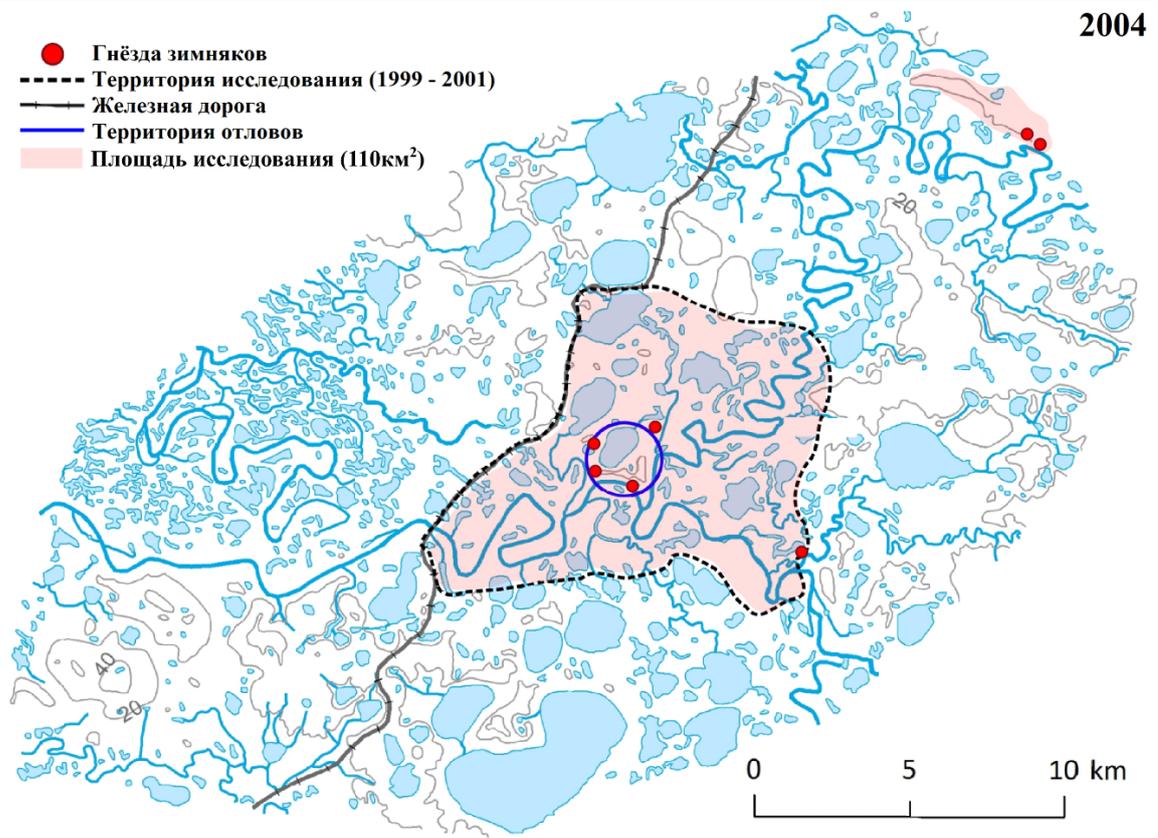


Рисунок Г.6 – Расположение гнёзд зимняка в 2004 г.

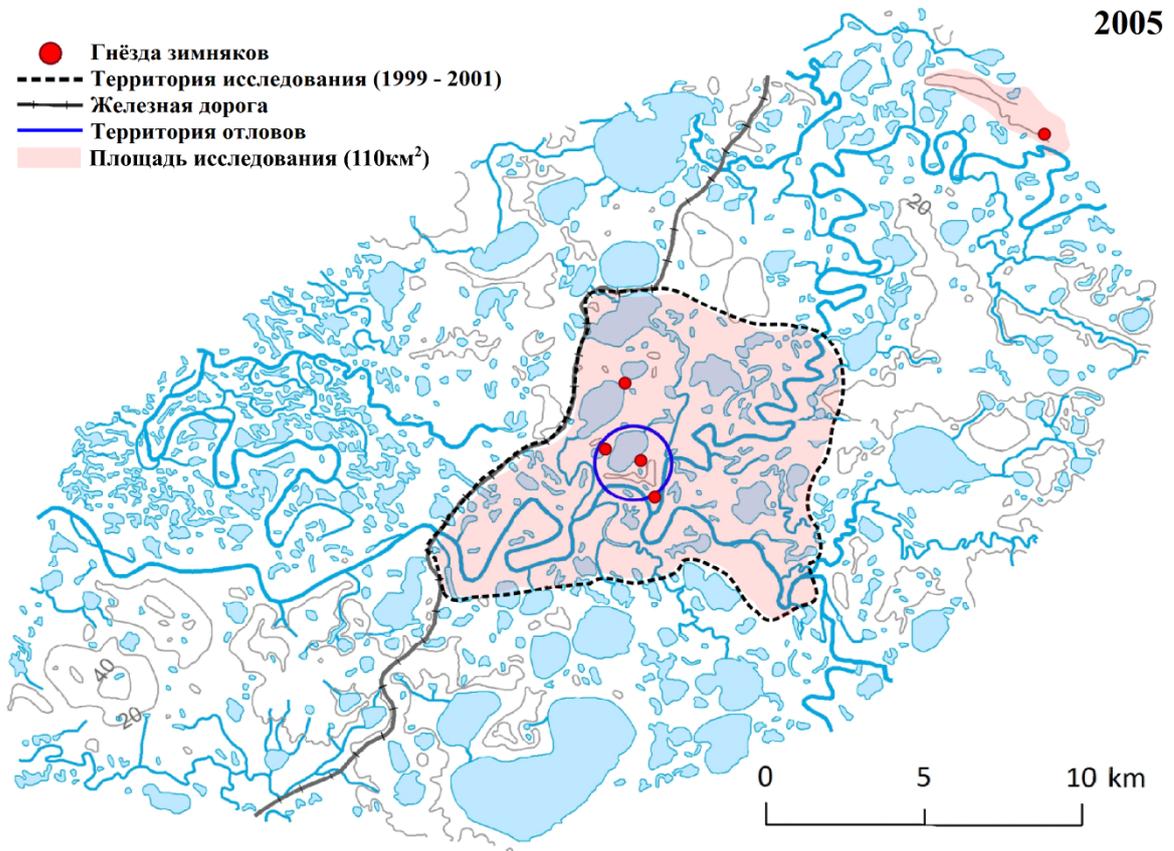


Рисунок Г.7 – Расположение гнёзд зимняка в 2005 г.

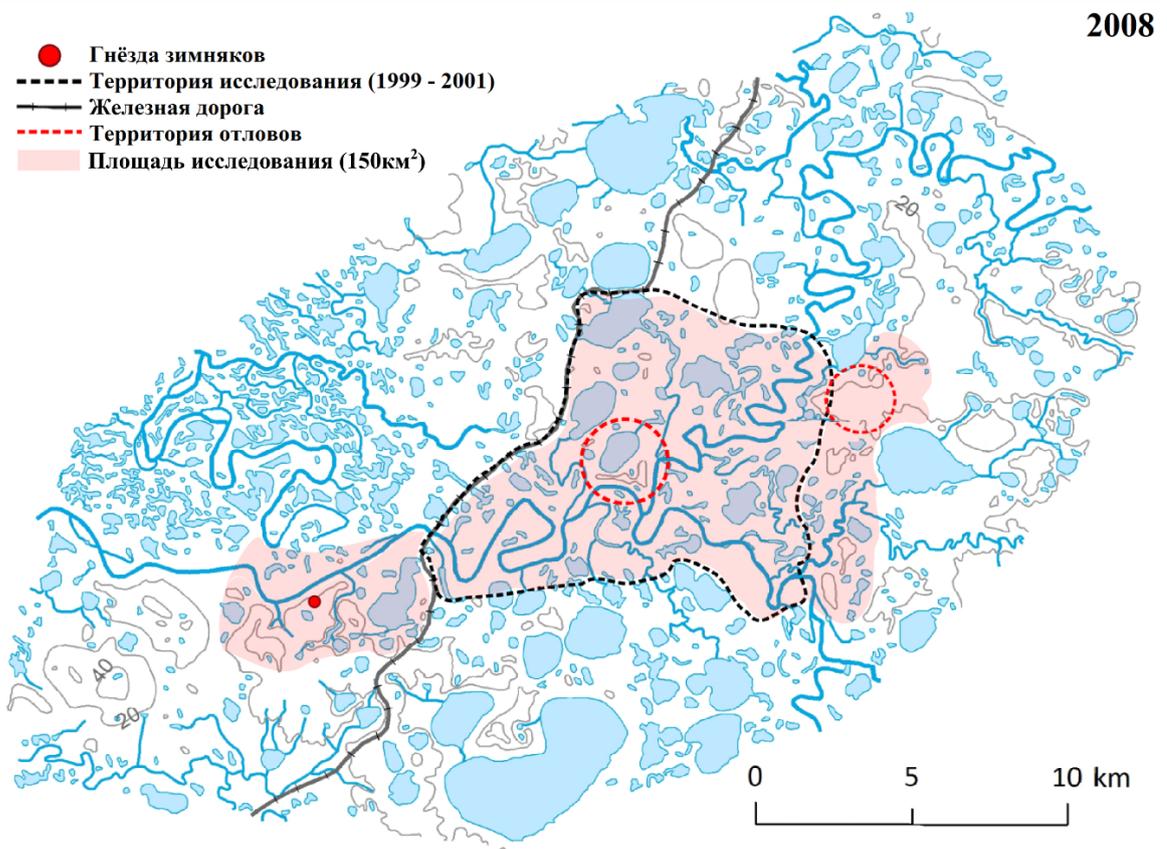


Рисунок Г.8 – Расположение гнёзд зимняка в 2008 г.

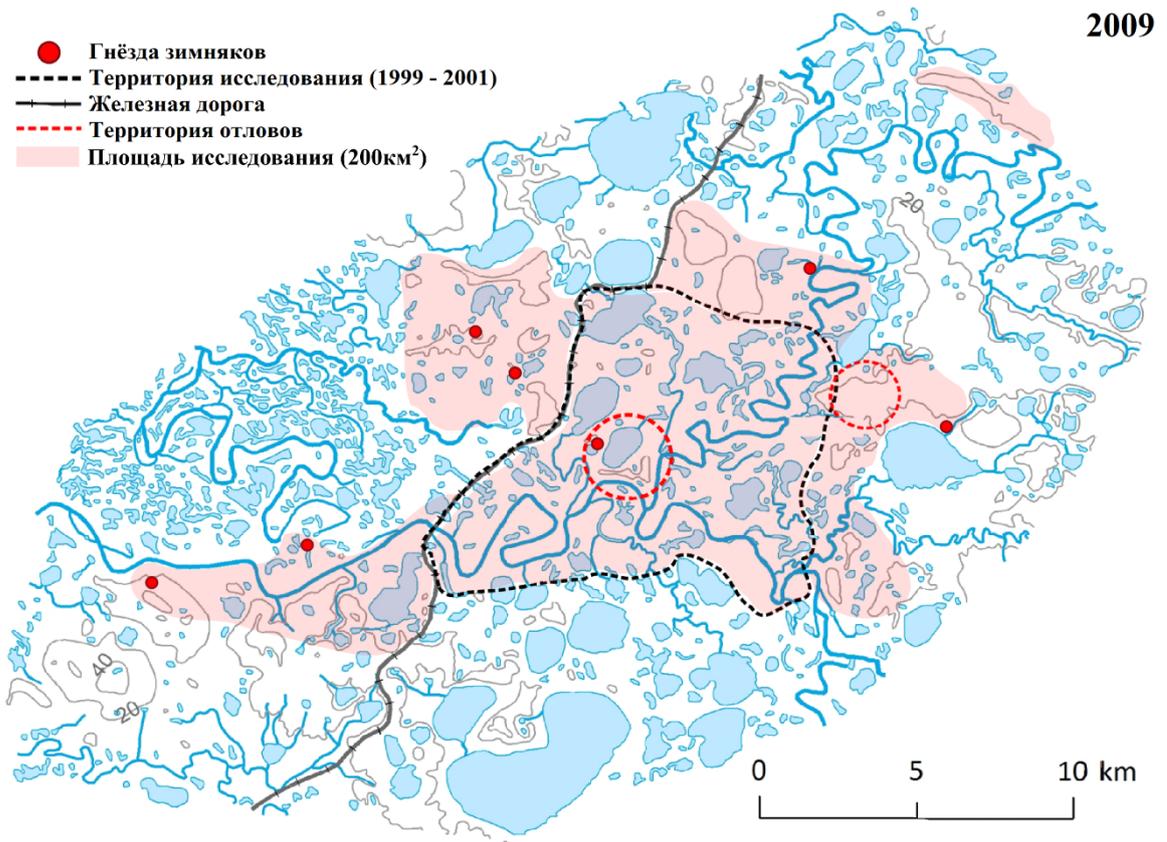


Рисунок Г.9 – Расположение гнёзд зимняка в 2009 г.

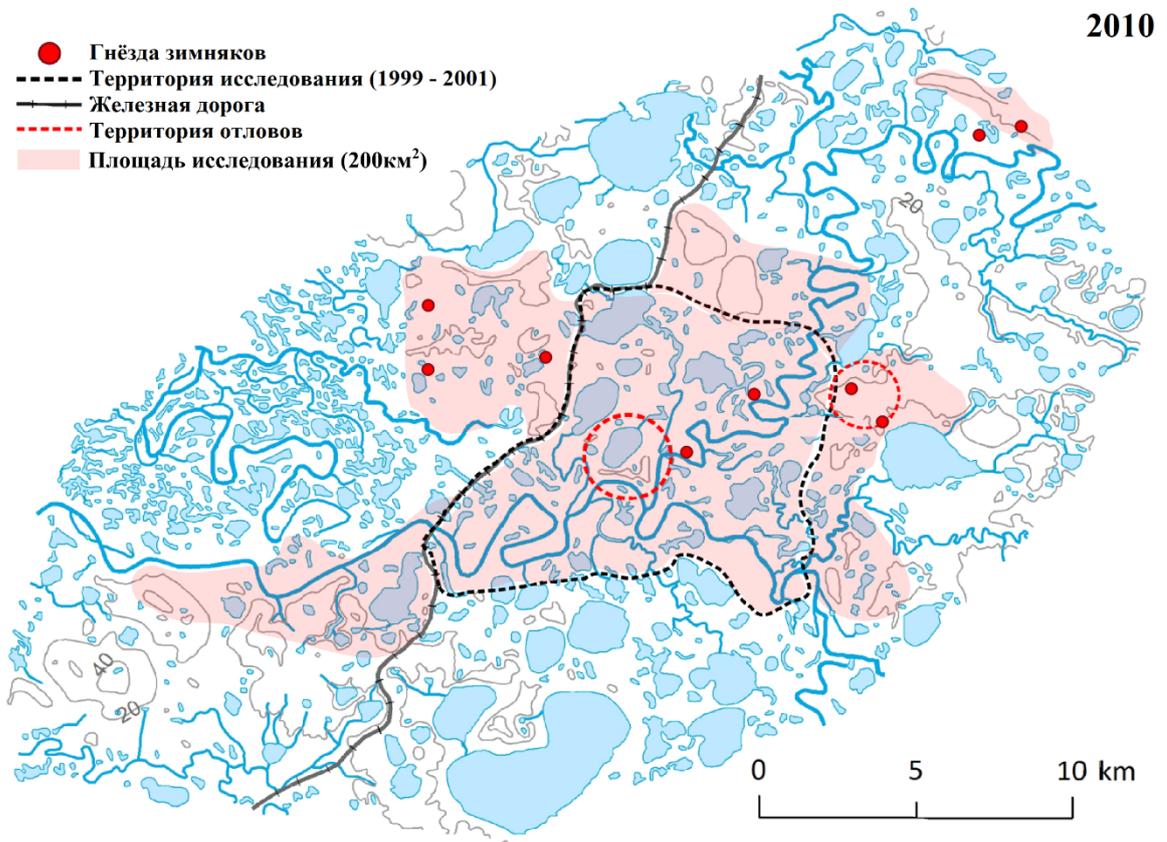


Рисунок Г.10 – Расположение гнёзд зимняка в 2010 г.

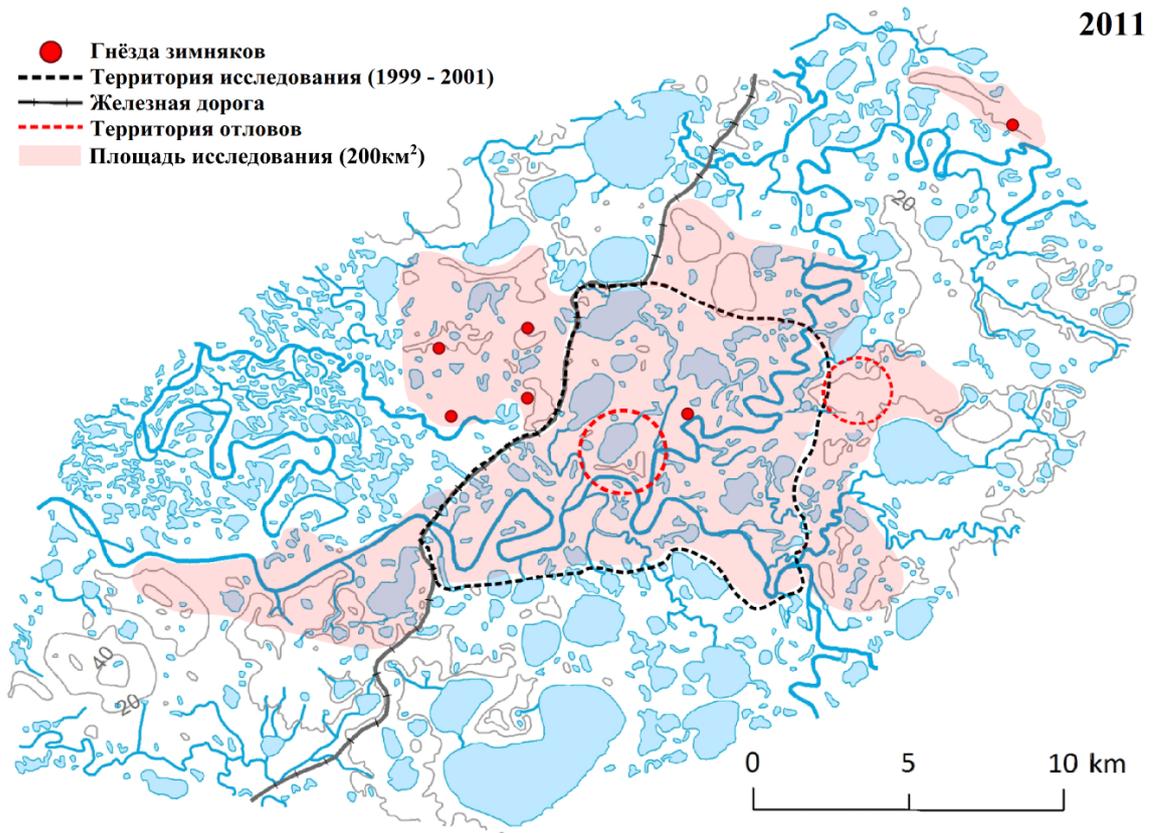


Рисунок Г.11 – Расположение гнёзд зимняка в 2011 г.

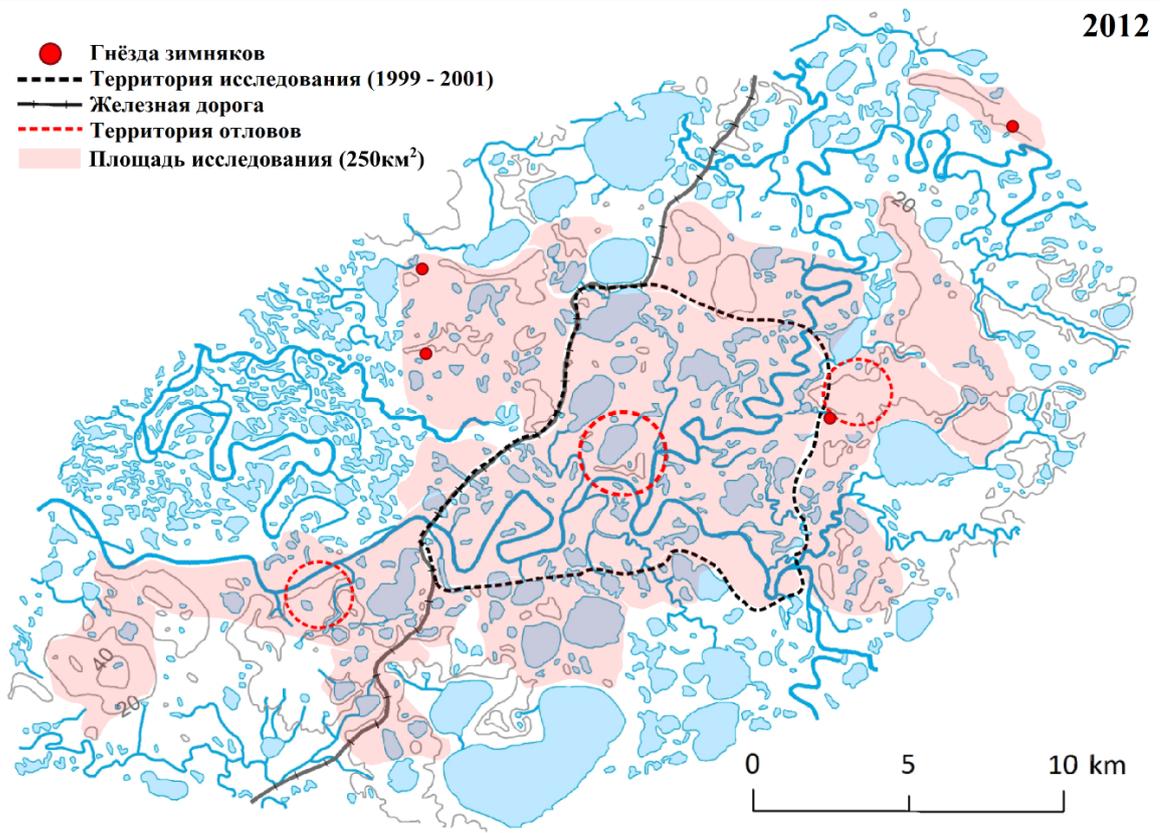


Рисунок Г.12 – Расположение гнёзд зимняка в 2012 г.

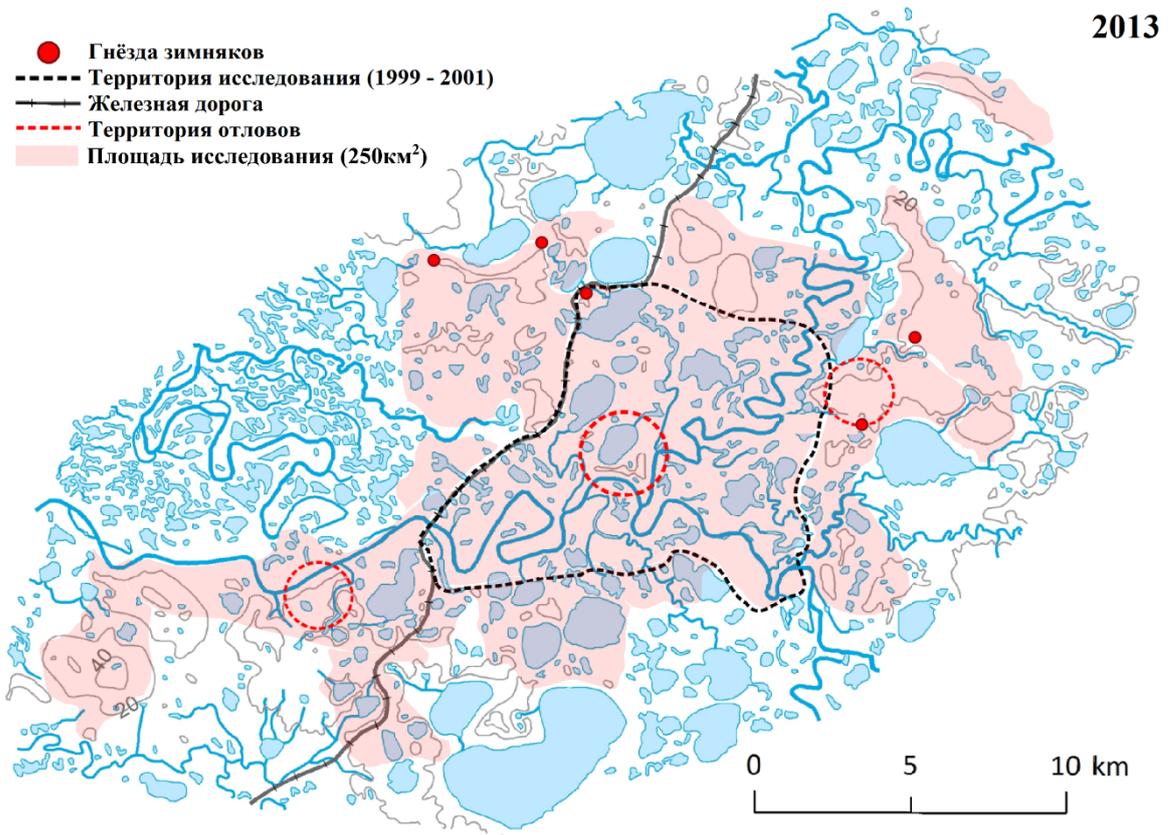


Рисунок Г.13 – Расположение гнёзд зимняка в 2013 г.

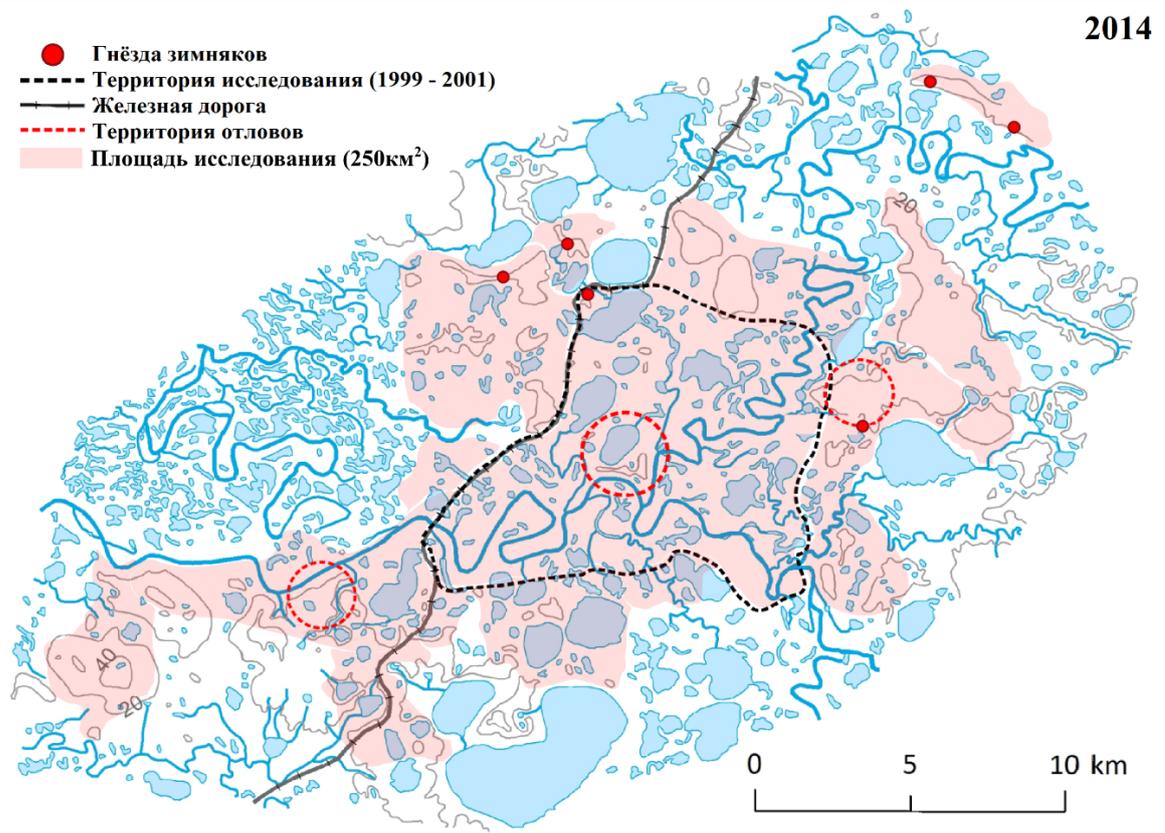


Рисунок Г.14 – Расположение гнёзд зимняка в 2014 г.

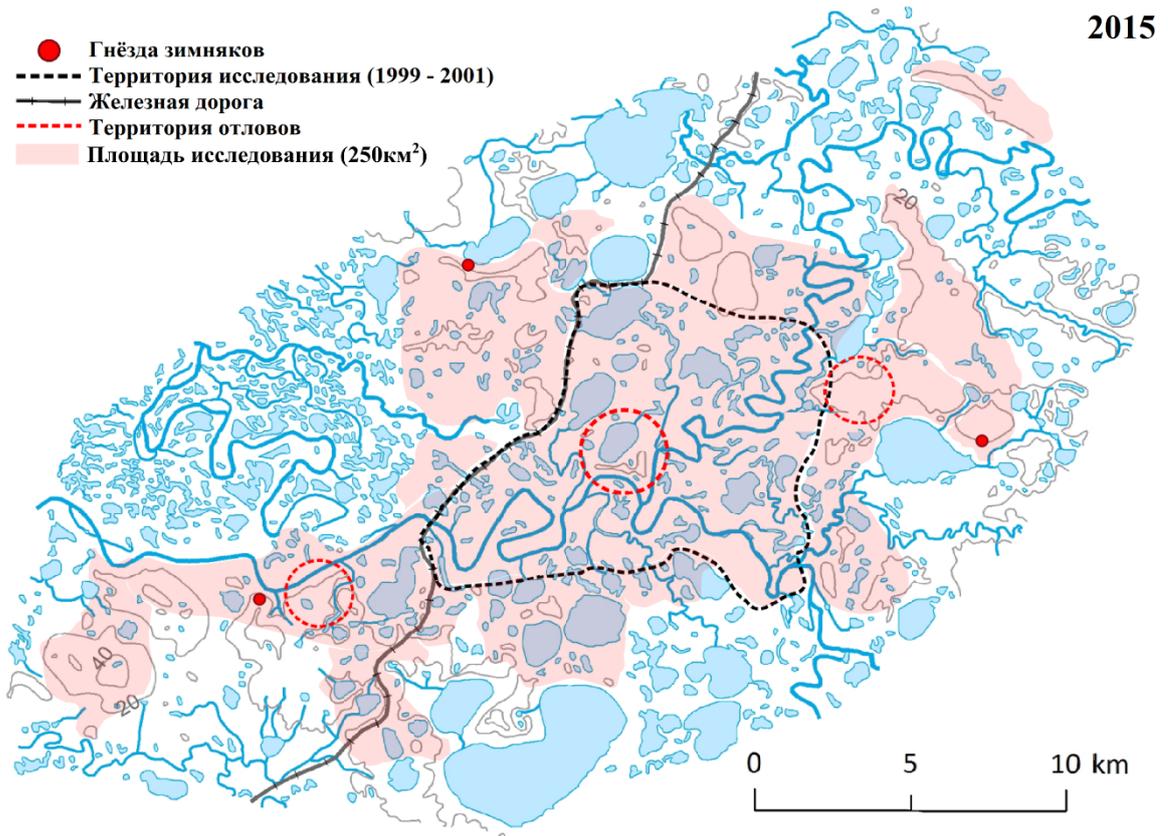


Рисунок Г.15 – Расположение гнёзд зимняка в 2015 г.

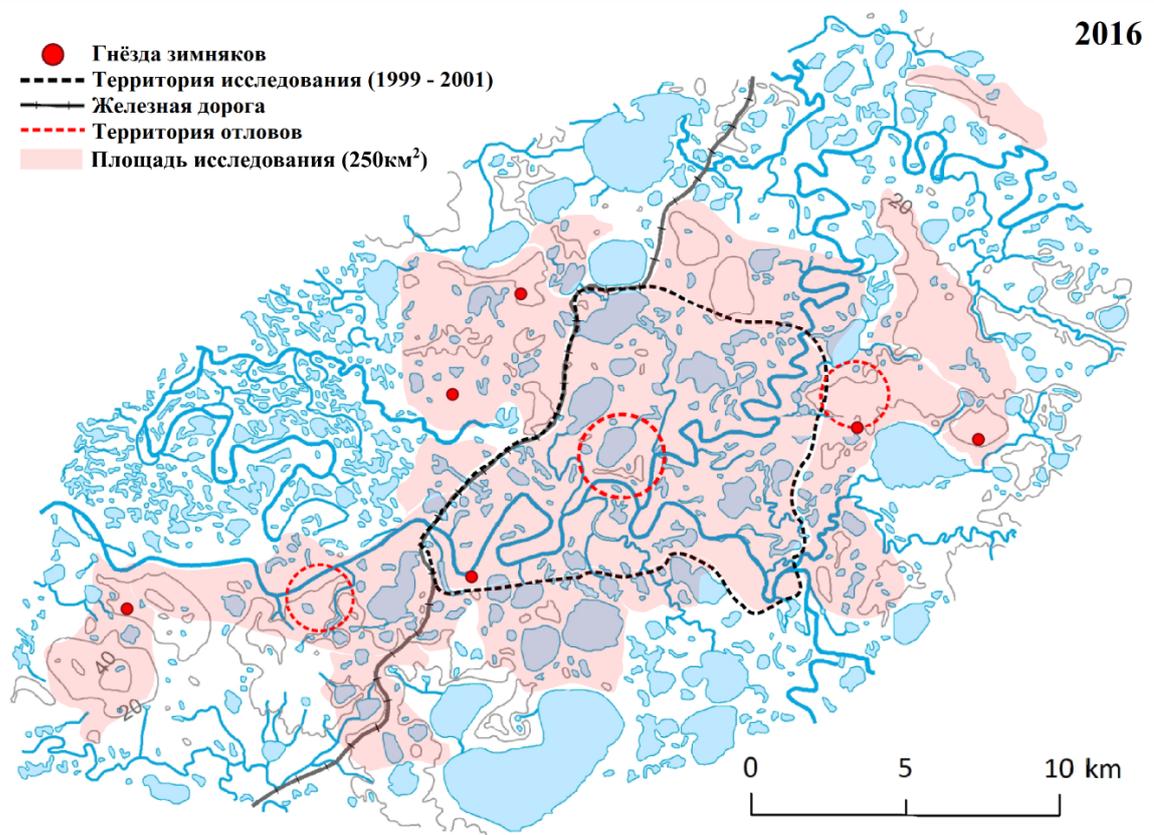


Рисунок Г.16 – Расположение гнёзд зимняка в 2016 г.

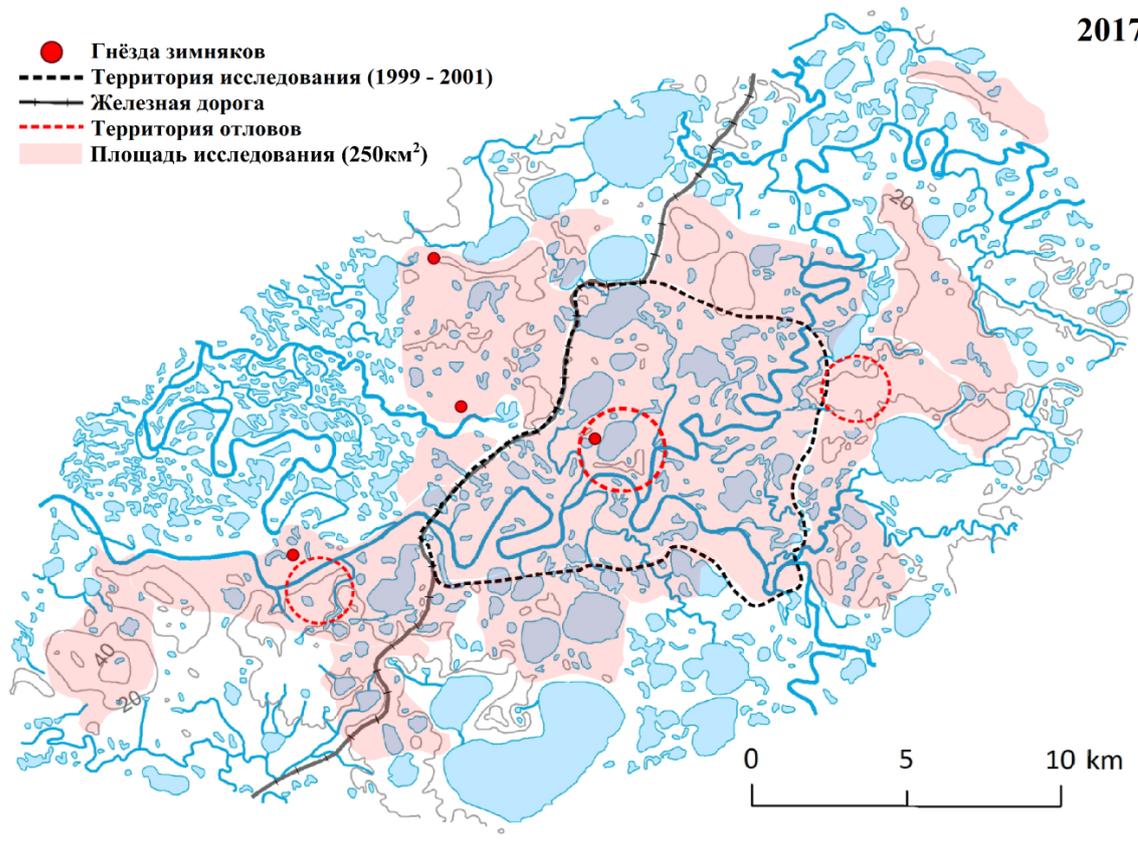


Рисунок Г.17 – Расположение гнёзд зимняка в 2017 г.