

На правах рукописи

УДК 574: 598.915.3 (571.121):599.323.4 (571.121)

Соколов Александр Андреевич

**ФУНКЦИОНАЛЬНЫЕ СВЯЗИ
МОХНОНОГОГО КАНЮКА (*BUTEO LAGOPUS*)
И МЕЛКИХ ГРЫЗУНОВ ЮЖНЫХ КУСТАРНИКОВЫХ ТУНДР ЯМАЛА**



03.00.16 – экология

**Автореферат диссертации на соискание учёной степени
кандидата биологических наук**

Екатеринбург

2002

Работа выполнена в Институте экологии растений и животных
Уральского отделения Российской академии наук

Научные руководители: доктор биологических наук
Кряжимский Фёдор Викторович,
доктор биологических наук, профессор
Шепель Александр Иванович

Официальные оппоненты: доктор биологических наук, член-корр. РАН
Смирнов Николай Георгиевич,
кандидат биологических наук
Амеличев Виктор Николаевич

Ведущая организация: Уральский государственный
педагогический университет

Защита состоится «25» февраля 2003 г. в 11 часов на
заседании Диссертационного совета Д 004.005.01 в Институте экологии
растений и животных Уральского отделения РАН по адресу:
620144, г. Екатеринбург, ул. 8 Марта, 202

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке Института экологии
растений и животных УрО РАН

Автореферат разослан 24 февраля 2003 г.

Учёный секретарь диссертационного совета,
кандидат биологических наук



Нифонтова М.Г.

Актуальность исследования. Раскрытие функциональных связей хищников и их жертв требует одновременного изучения особенностей их экологии. Проблема причин популяционных циклов мелких млекопитающих остаётся одной из актуальных в экологии животных (Stenseth, 1999). Несмотря на многочисленные публикации, роль хищников в формировании динамики численности жертв остаётся не выясненной. Особо привлекательной для изучения является динамика численности мелких тундровых грызунов, которая отличается чётко выраженной периодичностью популяционных циклов и большой амплитудой изменения плотности населения зверьков. Влияние многих факторов, формирующих такую строгую периодичность динамики, в той или иной степени проверено многими экспериментами, но ни один из них не объясняет удовлетворительно, что же является причиной циклических изменений численности мелких грызунов.

По мнению многих исследователей, одной из перспективных, на сегодняшний день, остаётся гипотеза, которая предполагает, что взаимодействия в системе “хищник – жертва” являются необходимой и, может быть, управляющей силой в циклике мелких млекопитающих (Hanski et al., 1993; Henttonen et al., 1987; Korpiamaki et al., 1991, Krebs et al., 1992). Является ли эта гипотеза достаточным объяснением для формирования циклов, будет важной задачей для исследователей в будущем (Korpiamaki, Krebs, 1996).

До настоящего времени влияние пернатых хищников на структуру популяций грызунов и избирательность их питания на разных фазах динамики численности мелких грызунов остаются практически не изученными.

Цель и задачи работы. Цель нашего исследования состояла в изучении функциональных связей мохноногого канюка и мелких грызунов в южных кустарниковых тундрах Ямала. В ходе работы решались следующие задачи:

1. Проведение учётов мелких млекопитающих в исследуемом районе, и слежение за годовыми и сезонными изменениями их численности.
2. Изучение пространственного распределения зимняков на территории Южного Ямала в зависимости от состояния кормовой базы

3. Слежение за плотностью населения, успехом размножения и выбором места гнездования зимняков на экспериментальном участке.

4. Оценка сезонных и годовых особенностей питания зимняков на разных фазах динамики численности грызунов.

Научная новизна, теоретическое значение работы.

Впервые в кустарниковых тундрах Ямала в течение нескольких лет на экспериментальном участке вели слежение за динамикой численности мелких млекопитающих, и, одновременно, в том же районе собирали материал по питанию и особенностям экологии мохноногого канюка.

Проведённые исследования позволяют выяснить характер влияния хищников на структуру популяций мелких грызунов на разных фазах их динамики численности.

Практическая значимость.

Результаты работы могут быть использованы в исследованиях динамики численности мелких млекопитающих, в частности, учитываться при разработке моделей влияния хищников как одного из факторов, формирующих циклические изменения численности жертв.

Основные положения, выносимые на защиту.

1. Пространственное распределение зимняков между тундрой и лесотундрой Ямала зависит от обилия мелких грызунов в этих двух зонах.

2. Плотность гнездования, продуктивность, успех размножения, выбор места расположения гнезда зимняком в южных кустарниковых тундрах Ямала зависят от видового состава и численности мелких грызунов.

3. Внутрипопуляционная избирательность питания зимняка является одним из факторов, формирующих динамику численности мелких грызунов.

Апробация работы. Результаты исследований, положенные в основу работы, докладывались на XI Международной конференции «Актуальные проблемы изучения и охраны птиц Восточной Европы и Северной Азии» (г. Казань, 2001), на 4-м Евразийском конгрессе по хищным птицам (г. Севилья, Испания, 2001), на 3-х молодёжных конференциях Института экологии растений и животных УрО РАН (1999, 2000, 2001гг).

Публикации материалов работы. По теме диссертации опубликовано 10 работ.

Структура и объём работы. Диссертация состоит из введения, пяти глав, заключения, выводов, списка литературы, включающего 106 источников, в том числе 31 на иностранных языках. Работа изложена на 112 страницах, содержит 19 таблиц, иллюстрирована 22 рисунками.

СОДЕРЖАНИЕ ДИССЕРТАЦИИ

Введение

Сформулирована актуальность и новизна исследования, обоснованы и поставлены основные цели и задачи работы.

Глава 1. Краткое описание района работ

В главе отмечается, что основной район работ расположен в подзоне кустарниковых тундр на юго-западе полуострова Ямал. Приведена картосхема района работ, где обозначены границы экспериментальной площадки для изучения взаимоотношений зимняка с мелкими грызунами. Приводится краткое описание типичных растительных сообществ.

Глава 2. Объекты, материал и методы исследования

В качестве объектов исследования были выбраны мохноногий канюк, или зимняк (*Buteo lagopus Pontopp.*, самый многочисленный и типичный представитель пернатых хищников-миофагов в Российской Субарктике, и четыре самых многочисленных в районе работ вида мелких грызунов: полёвка Миддендорфа (*Microtus middendorffii* Poljakov), копытный лемминг (*Dicrostonyx torquatus* Pallas), сибирский лемминг (*Lemmus sibiricus* Kerr), и узкочерепная полёвка (*Microtus gregalis* Pallas). Материалом для исследования послужили результаты полевых работ, которые проводились с июля по октябрь в 1999 г., с июня по сентябрь в 2000 г., и в мае - октябре в 2001 г.

Учёты численности мелких грызунов вели с помощью стандартного метода ловушко-линий. Расстояние между соседними точками отлова было не менее 1 км. В качестве дополнительных методов отлова были использованы ловчие канавки, снабжённые металлическими конусами, и отлов с помощью собаки.

больше, чем масса тела не размножающихся ($F(1,143)=992,7$; $p<0,001$). Масса тела полёвок разного пола статистически достоверно не различалась ($F(1,143)=1,6$; $p>0,2$). Сходное различие массы тела у особей разного репродуктивного статуса сохранилось и в августе – масса тела зверьков принимавших участие в размножении, была статистически достоверно больше, чем у не размножающихся особей ($F(1,75) = 696,7$; $p<0,001$). В августе доля размножающихся особей снизилась по сравнению с июлем. Таким образом, результаты анализа данных, полученных в итоге летних отловов 1999 г., дают возможность судить о репродуктивном статусе особей полёвок Миддендорфа по массе тела (рис. 1).

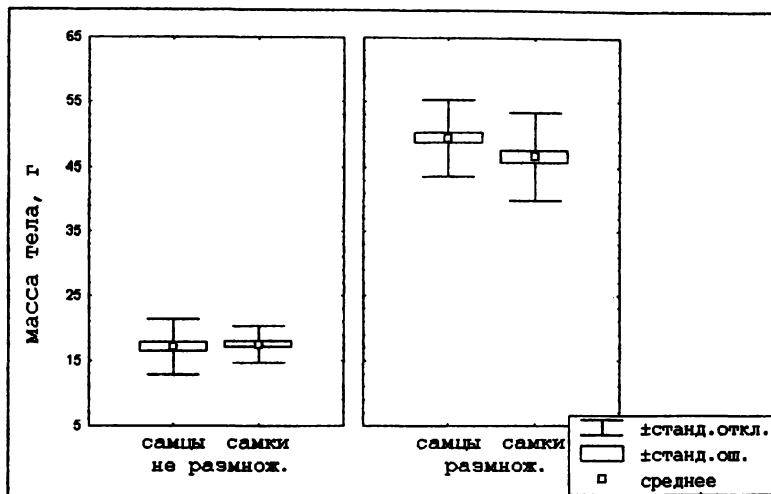


Рис. 1. Масса тела полёвок Миддендорфа, отловленных в 1999 г. (n=227).

У животных, отловленных в 2000 г., не наблюдали столь чёткого разделения на 2 группы по массе тела (рис. 2), как в 1999 г. Однако, двухфакторный дисперсионный анализ показал статистически достоверные различия в массе тела размножающихся и не размножающихся зверьков ($F(1,51) = 34,1$; $p<0,001$). Статистически достоверно различались и массы тела самцов и самок: тяжелее были самцы ($F(1,51) = 4,4$; $p<0,05$). Результаты двухфакторного дисперсионного анализа показывают, что у полёвок Миддендорфа, отловленных нами в 2001 г., масса тела размножающихся животных была достоверно выше массы тела не

размножающихся ($F(1,57) = 33,7; p < 0,001$). Масса тела самцов и самок статистически достоверно не различалась ($F(1,57) = 0,7; p > 0,4$).

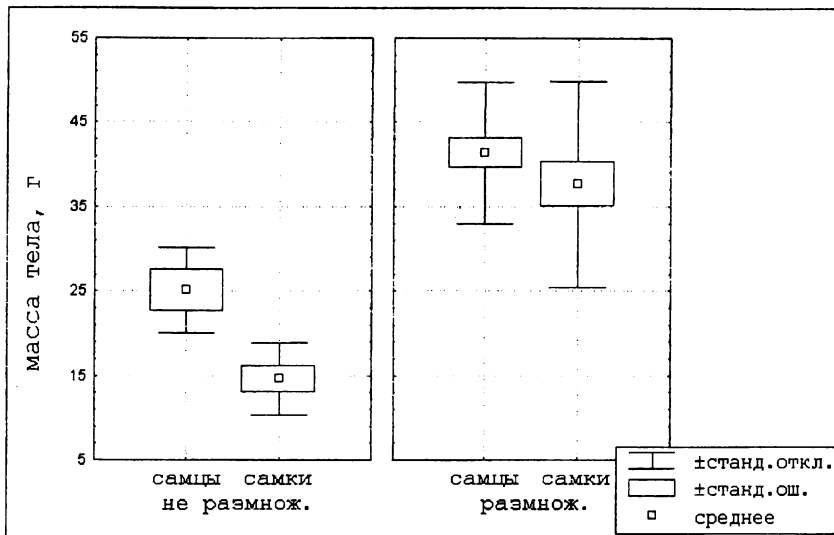


Рис. 2. Масса тела полёвок Миддендорфа, отловленных в 2000 г. (n=55).

Глава 4. Основные черты экологии зимняка

В главе приводится видовой список пернатых хищников изучаемой территории с кратким описанием характера их пребывания и численности. За время исследований, мы зарегистрировали 14 видов птиц, которых можно отнести к этой группе. Зимняк является самым обычным и многочисленным представителем пернатых хищников исследуемой территории.

Распределение зимняка между зонами лесотундры и южной кустарниковой тундры отличается в разные годы и существенно зависит от соотношения численности мелких грызунов в этих двух зонах (рис. 3). Мы сравнили численность зимняков и обилие мышевидных грызунов в соответствующих зонах. Представления о численности грызунов в зоне лесотундры получены из публикаций проекта "Arctic birds: an international breeding conditions survey" (2000, 2001, 2002), участниками которого мы также являемся.



Рис. 3. Относительное обилие зимняков в лесотундре и южной кустарниковой тундре в разные годы (цифрами показана встречаемость зимняков на 10 км маршрута).

В 1999 г. в лесотундре была низкая численность грызунов, а в кустарниковых тундрах Ямала – высокая. Этим мы объясняем почти полное отсутствие зимняков в лесотундре и их большую плотность в зоне кустарниковых тундр. В 2000 г. в кустарниковых тундрах наблюдали резкое снижение численности грызунов. В лесотундре их численность лишь немного поднялась в сравнении с 1999 г., т.е. численность и в лесотундре, и в кустарниковой тундре была примерно одинаковой. Однако больше зимняков зарегистрировано в лесотундре. Очевидно, что большинство мохноногих канюков откочевало из зоны кустарниковых тундр (а возможно, и из типичных тундр) в лесотундру. В 2001 г. в кустарниковых тундрах наблюдали небольшое увеличение численности мышевидных грызунов и значительное нарастание их численности в зоне лесотундры. Кроме этого, по нашим наблюдениям, подснежная (весенняя) численность грызунов, в частности копытного лемминга, в кустарниковой тундре была выше, чем в середине лета (снижалась с конца мая к середине июля). На наш взгляд, это и явилось наиболее вероятной причиной откочёвки части зимняков из кустарниковых тундр в южном направлении в течение весенне-летнего периода.

Работы с гнёздами на экспериментальном участке, позволили выявить абсолютную плотность гнездования, успех размножения и закономерности расположения гнёзд зимняка в годы с разным обилием грызунов. Приводя данные о плотности гнездования, мы используем количество гнёзд, которые существовали хотя бы до периода вылупления птенцов.

Плотность гнездования на участке (100 км^2) в 1999 г. была 16 пар. Успех размножения, рассчитанный как отношение количества яиц к количеству вылетевших птенцов, равнялся 76,8 %. Отметим, что успех размножения был бы выше, если бы не несколько дней неблагоприятной для птиц погоды в середине периода выкармливания птенцов, когда погибла основная их часть. В год обилия грызунов гнёзда зимняка расположены по тундре довольно равномерно, на значительном (более 1,5 км) удалении от гнёзд сокола-сапсана; в то же время птицы терпимо относятся к близкому соседству гнёзд особей своего вида. В кладках было от 2 до 5 яиц (в среднем 3,7). В гнёздах, расположенных на речных обрывах, вершинах или верхней части холмов достоверно выше количество отложенных яиц ($F(1,12)=6,62$; $p<0,02$), вылупившихся птенцов ($F(1,12)=12,03$; $p<0,005$) и вылетевших птенцов ($F(1,12)=64,78$; $p<0,001$), чем в гнёздах расположенных на участках ровной низинной тундры.

В 2000 г. на площадке загнездились всего лишь 2 пары зимняков. Одно гнездо располагалось в 350 м от гнезда сапсана. В конце июня это гнездо разорил песец. Второе гнездо находилось в 200-х метрах от жилища местных жителей – чума ненцев, который был установлен в марте, т.е. до прилёта зимняков. Из этого гнезда успешно вылетел один птенец. Кроме этих двух гнёзд, за пределами площадки мы обнаружили ещё одно гнездо, расположенное на речном обрыве в 40 м от гнезда сапсана, из которого успешно вылетели 2 птенца.

В 2001 г. на площадке загнездились 11 пар зимняков. Среднее количество яиц в кладке было 2,9 (от 2 до 4). Пространственное размещение гнёзд по тундре было сходным с таковым в 1999 г., однако, расстояние между гнёздами сапсана и зимняка было 400-500 м. В 2001 г. решающее влияние на успех размножения зимняков оказали погодные условия. В результате проливного дождя, не прекращавшегося двое суток подряд и сильного северного ветра, которые пришлось

на вторую половину периода выведения птенцов, погибли все птенцы в известных нам гнёздах зимняков. Кроме погодных условий, причиной гибели некоторых гнёзд в 2001 г. было ухудшение кормовых условий – снижение численности грызунов к концу периода насиживания. Чтобы выяснить степень влияния обилия пищи на репродуктивные показатели зимняков на площадке в 2001 г., мы соотнесли количество вылупившихся птенцов (24) и число отложенных яиц (35), не принимая во внимание гнёзда, кладки в которых погибли в результате обвала краёв гнездовых обрывов: Эмбриональная смертность (отход яиц), составила 31,4 %. Учитывая вероятную гибель части птенцов во время периода выкармливания, и исключив влияние неблагоприятных погодных условий, можно предположить, что общий успех размножения зимняков в 2001 г., был бы на уровне 50%. Плотность гнездования на нашей площадке была выше в год пика, чем в год депрессии и подъёма численности мелких грызунов (рис. 4). Величина кладки зимняков достоверно изменяется в годы с разным обилием корма (рис. 4): чем выше общая численность грызунов, тем больше яиц откладывают зимняки ($F(2;29)= 7,72; p<0,002$).

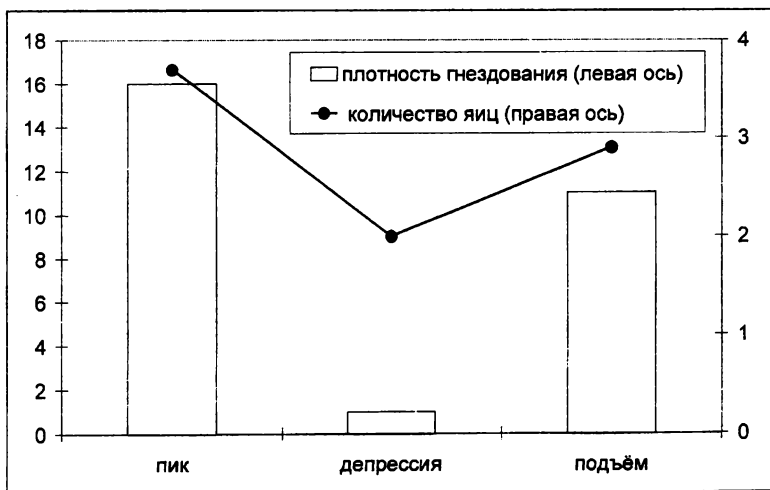


Рис. 4. Плотность гнездования (пар на 100 км²) зимняка и средний размер кладки в годы с разным обилием грызунов.

Глава 5. Питание зимняка

В главе приводятся результаты обработки материалов по питанию зимняка, характеризующие видовое разнообразие жертв в добыче хищника и внутри-популяционную избирательность его питания. В 1999 г., при высокой численности мелких грызунов, мы выделили две группы мест обитания, где частота встречаемости разных видов мелких грызунов достоверно различалась ($\chi^2 = 105,4$; $p < 0,001$). К каждой из выделенных групп относятся несколько типов тундр.

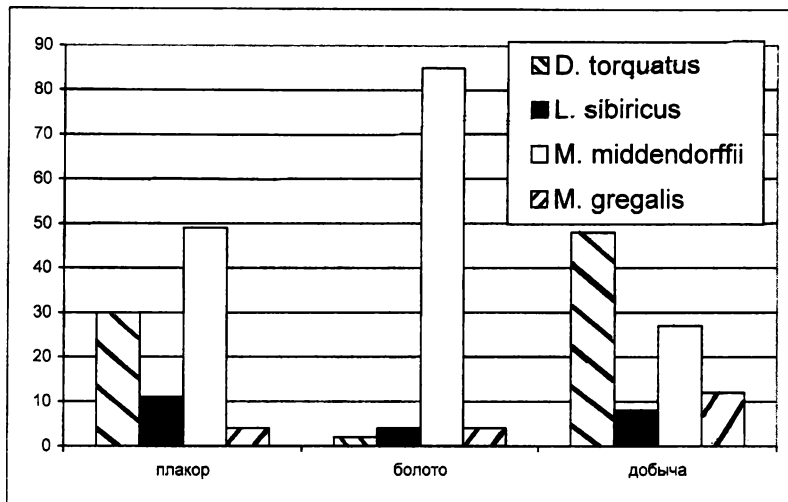


Рис. 5. Частота встречаемости четырёх видов мелких грызунов в разных местах обитания и в добыче зимняка в 1999 г.

К первой группе мы отнесли травяно-кустарничково-лишайниково-моховые пятнисто-бугорковатые и ерниково-кустарничково-лишайниково-моховые пятнисто-полигональные тундры; ко второй группе осоково-пушицево-(кустарничково)-моховые заболоченные тундры, плоскобугристые (комплексные) болота, моршково-травяно-моховые полигональные и низинные травяные и травяно-моховые (однородные) болота. Для удобства описания результатов обработки материала, мы условно назвали первую группу мест обитания «плакор», а вторую «болото». Эти два типа мест обитания отличаются по рельефу, увлажненности и растительному покрову. Частота встреч разных

видов в добыче зимняка была ближе к таковой на «плакоре» ($\chi^2(1,3) = 14,9$; $p < 0,005$), чем на «болоте» ($\chi^2(1,3) = 70,7$; $p < 0,001$) (рис. 5).

Соотношение разных видов мелких грызунов в добыче канюка (табл. 1), изменялось в разные годы.

Таблица 1.

Видовой спектр питания зимняка в разные годы, (% встреч в погадках).

Вид жертвы	1999 г. (n = 1025)	2000 г. (n = 401)	2001 г. (n = 280)	среднее (n = 1706)
<i>D. torquatus</i>	47,9	53,5	21,2	40,9
<i>L. sibiricus</i>	8,6	7	10,6	8,7
<i>M. middendorffii</i>	27,1	25,4	44,1	32,2
<i>M. gregalis</i>	10,9	10,2	19,8	13,6
<i>Microtus sp.</i>	2,8	3,5	2,0	2,8
<i>Cl. rutilus</i>	0,2	0,2	2,4	0,9
<i>O. zibethicus</i>	0,4	-	-	0,1
<i>Mustela nivalis</i>	0,1	-	-	0,03
<i>Sorex sp.</i>	0,2	0,2	-	0,1
<i>Aves sp.</i>	2,0	-	-	0,7

Основу питания составляют четыре вида грызунов, на долю которых в разные годы приходится более 90% встреч в погадках, их соотношение в разные годы изменялось (рис. 6).

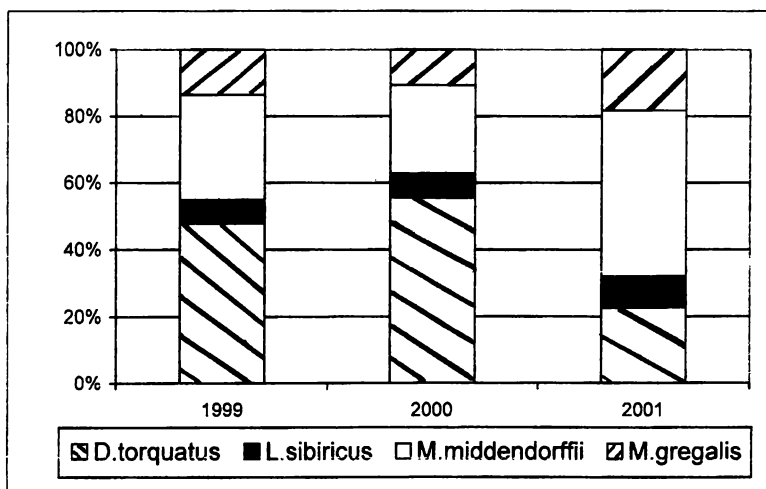


Рис. 6. Соотношение основных видов мелких грызунов в добыче зимняка в разные годы.

Частота встречаемости четырёх основных видов жертв в питании зимняка достоверно не различалась в 1999 и 2000 гг. ($\chi^2(1,3) = 7,46$; $p > 0,1$), достоверно различалась для 1999 и 2001 гг. ($\chi^2(1,3) = 74,1$; $p < 0,001$) и для 2000 и 2001 гг. ($\chi^2(1,3) = 138,7$; $p < 0,001$).

Для того чтобы выяснить, каково соотношение размножающихся и не размножающихся полёвок в добыче канюков, мы реконструировали массу тела съеденных зверьков по промерам черепов, обнаруженных в погадках (Потапов, 1989; Соколов, 1999; Pagels et al., 1984). Известно, что для выражения связи роста части тела и всего организма получили широкое распространение аллометрические уравнения вида $y = a x^b$, которые легко могут быть линеаризованы путём логарифмирования (Мина, Клевезаль, 1976).

У зверьков, отловленных ловушками, были найдены коэффициенты линеаризованных уравнений зависимости массы тела от каждого из 3 выбранных краниометрических показателей (рис. 7). Подобные зависимости построены нами для 3 периодов сезона 1999 г. (июль, август, сентябрь) и для разных лет (2000 и 2001 гг.).

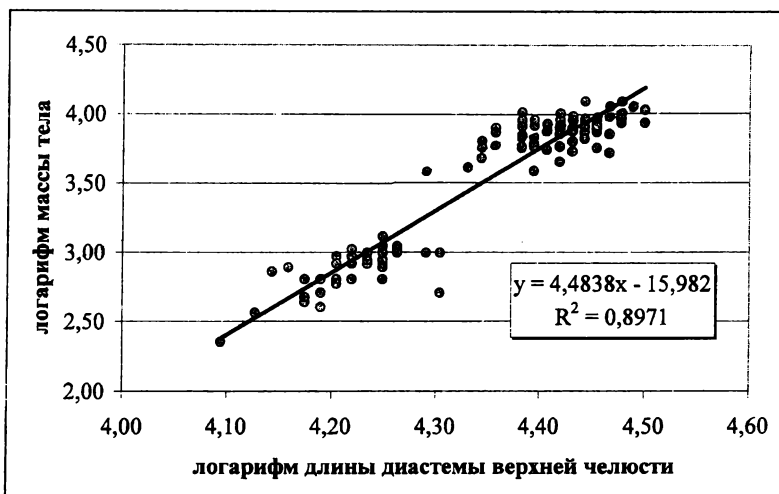


Рис. 7. Связь массы тела и диастемы верхней челюсти у полёвок Миддендорфа в июле 1999 г.

У черепов из погадок зимняка сохранялись не все из используемых нами показателей. Из сохранившихся выбирали те, которые объясняют наибольшую долю разброса данных, т.е. имеют больший коэффициент детерминации R^2 (табл. 2).

Таблица 2.

Коэффициенты детерминации (R^2) для зависимостей массы тела от длины промера черепа полёвок Миддендорфа отловленных в течение сезона 1999 г.

Время	Промер черепа	R^2	n
Июль	диастема верхней челюсти	0,90	132
	верхняя альвеола	0,83	130
	нижняя альвеола	0,77	134
Август	диастема верхней челюсти	0,90	69
	верхняя альвеола	0,71	68
	нижняя альвеола	0,74	69
Сентябрь	диастема верхней челюсти	0,92	27
	верхняя альвеола	0,70	27
	нижняя альвеола	0,74	29

Для того чтобы выяснить, различаются ли распределения по массе тела зверьков из учётов ловушками и из добычи зимняка, мы разделили отловленных нами полёвок на размножающихся и не размножающихся (рис. 8).

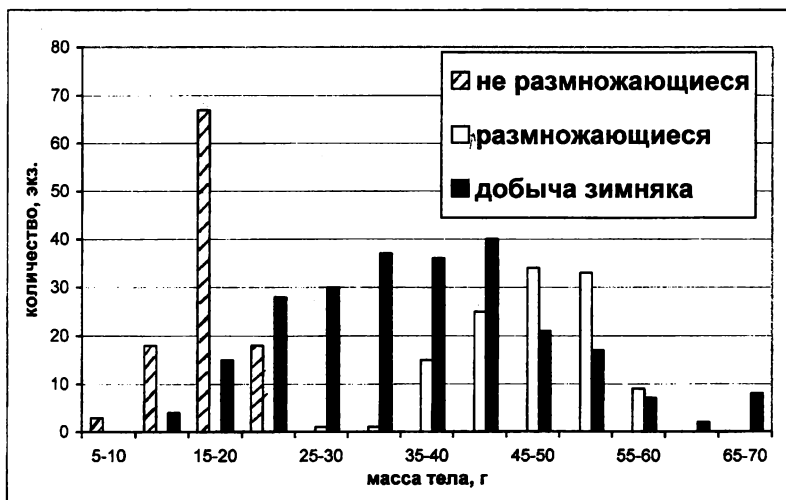


Рис. 8. Распределение по массе тела полёвок Миддендорфа в летний период 1999 г.

Распределение реконструированной массы тела полёвок из добычи зимняка, которое характеризует питание хищника в июле 1999 г., достоверно отличается от соответствующих распределений из учётов ловушками ($\chi^2(2,11) = 98,6$; $p < 0,001$). Полёвки с массой тела 20–40 г занимают более 50% в добыче зимняка, очевидно, животные с такой массой тела – это созревающие сеголетки, начинающие вступать в размножение. В августе зимняки были ориентированы на ту же группу полёвок, что и в июле – созревающих сеголеток (в добыче зимняка отмечено более 60% полёвок с массой тела 20–40 г). Достоверных различий в распределениях реконструированной массы тела полёвок из добычи зимняка в июле и августе 1999 г. не обнаружено ($\chi^2(1,10) = 13$; $p > 0,1$).

Коэффициенты детерминации, характеризующие связь массы тела с кра ниометрическими параметрами полёвок Миддендорфа, отловленных на стадии депрессии в 2000 г. были достаточно высоки, чтобы можно было проводить реконструкцию массы тела съеденных зимняками полёвок по промерам их черепа (табл. 3).

Таблица 3.

Коэффициенты детерминации (R^2) для логарифмических зависимостей массы тела от длины промера черепа в 2000 г.

Промер черепа	R^2	n
диастема верхней челюсти	0,81	41
верхняя альвеола	0,80	51
нижняя альвеола	0,67	50

Оценивая полученное распределение по массе тела полёвок Миддендорфа, добываемых зимняком на стадии депрессии численности, видно, что доля зверьков с массой тела менее 20 г составляет всего 2% (рис. 9).

В выборке животных из отловов давилками, абсолютное большинство зверьков с массой тела менее 20 г были не размножающимися самками, следовательно, можно прийти к заключению, что меньшему прессу хищничества со стороны зимняка подвергалась именно эта внутривидовая группа полёвок.

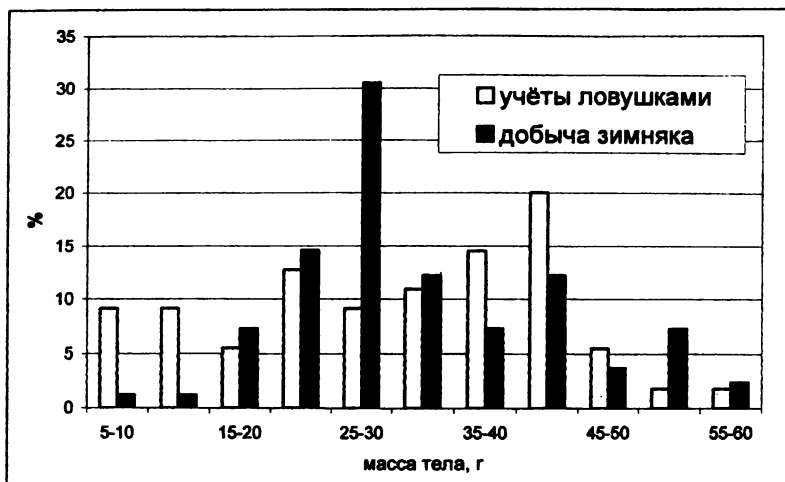


Рис. 9. Распределение по массе тела полёвок Миддендорфа из отловов ловушками ($n = 55$) и из добычи канюков ($n = 82$) в 2000 г.

Заклучение

В результате проведённого исследования, можно предпринять попытку описать некоторые стороны взаимодействий, существующих между мелкими грызунами и мохноногим канюком в южных кустарниковых тундрах Ямала.

За время работы мы зафиксировали три разных фазы динамики численности грызунов. 1999 – год пика численности копытного лемминга и полёвки Миддендорфа, средней численности сибирского лемминга и узкочерепной полёвки; 2000 – год глубокой депрессии копытного и сибирского леммингов, низкой численности полёвки Миддендорфа и узкочерепной полёвки; 2001 – год подъёма численности копытного лемминга и полёвки Миддендорфа, более интенсивного у полёвки, повышения численности сибирского лемминга и узкочерепной полёвки.

В год пика численности грызунов, гнёзда зимняков расположены по тундре довольно равномерно. Пресс хищничества зимняка на мелких грызунов в такие годы продолжается весь сезон. В год депрессии численности мелких грызунов, основной пресс хищничества на них со стороны зимняка длится несколько недель после прилёта птиц. После этого подавляющая часть зимняков, не приступая к гнездованию, откочёвывает в расположенную южнее зону лесотундры, где

больше видовое разнообразие потенциальных жертв – мелких грызунов и птиц. Оставшаяся часть зимняков, по нашим наблюдениям, гнездится вблизи гнезд сапсана, несмотря на его агрессивное поведение по отношению к зимнякам. Сапсан, очевидно, обеспечивает дополнительную защиту гнезда зимняка от других видов наземных и пернатых хищников. Если спад численности грызунов происходит в течение сезона, часть зимняков также бросают свои гнёзда, и откочевывают к югу.

Ведущую роль в питании зимняка играет копытный лемминг. Значительную долю в питании канюка, в некоторые годы более 50 %, занимают серые полёвки, в первую очередь, полёвка Миддендорфа. Переход на питание полёвками происходит при подъёме их численности, и близкой к минимальной численности копытного лемминга. Плотность гнездования и успех размножения зимняка в год пика численности копытного лемминга на нашей площадке были выше, чем в год депрессии и подъёма его численности. Полёвка Миддендорфа, в отдельные годы, являясь основой питания зимняка, не оказывает подобного влияния на успех его размножения.

Величина кладки зимняков достоверно изменяется в годы с разным обилием корма: чем выше общая численность грызунов, тем больше яиц откладывают зимняки.

В год пика численности грызунов количество отложенных яиц, число вылупившихся и вылетевших птенцов в пересчёте на одно гнездо достоверно выше в гнёздах, расположенных на речных обрывах, вершинах или верхней части холмов, чем в гнёздах, расположенных на ровной низинной тундре.

Мы можем выделить особенности внутрипопуляционной избирательности питания зимняка на примере полёвки Миддендорфа на разных фазах динамики её численности. По результатам наших наблюдений, на разных фазах динамики численности полёвки Миддендорфа, в питании зимняка преобладает та или иная структурно-функциональная группировка популяции.

На стадии пика численности начинающие вступать в размножение сеголетки вынуждены искать не занятую территорию, из-за чего им больше времени, чем особям других функциональных групп в популяции, приходится проводить

вне укрытий. Это приводит к тому, что они становятся более доступными для хищников. Зимняки, таким образом, могли уменьшать количество сеголеток, готовых к размножению, сдерживая ещё большее нарастание численности в год пика.

На стадии депрессии, очевидно, больше времени вне укрытий проводят участвующие в размножении и расселяющиеся по тундре зверьки. В год депрессии численности доля зверьков с массой тела менее 20 г в добыче зимняка чрезвычайно мала. По нашим наблюдениям, это не размножающиеся самки, масса тела которых в год депрессии численности не превышала 20 г. Зимняки, таким образом, не препятствуют летнему нарастанию численности полёвки Миддендорфа в год депрессии её численности.

Выводы

1. Изменения обилия мелких грызунов в тундре и лесотундре Ямала, как в течение сезона, так и в разные годы, влияют на пространственное перераспределение зимняка между этими двумя зонами. При снижении численности мелких грызунов в южной кустарниковой тундре, большинство зимняков откочёвывают в зону лесотундры.

2. Плотность гнездования, среднее количество яиц в кладке и успех размножения зимняка в южной кустарниковой тундре в год пика численности мелких грызунов выше, чем в год депрессии и подъёма численности грызунов.

3. В годы высокой численности грызунов гнёзда зимняка располагаются по тундре достаточно равномерно, успех размножения и продуктивность в гнёздах, расположенных на речных обрывах, на вершинах и в верхней части холмов выше, чем в гнёздах, расположенных на равнинных низинных участках тундры. В годы низкой численности грызунов зимняк гнездится в непосредственной близости от гнёзд сапсана.

4. Основным объектом питания зимняка в южных кустарниковых тундрах Ямала является копытный лемминг, высокая численность которого обеспечивает зимняку успешное размножение. В годы низкой численности копытного лемминга, и при условии высокой численности серых полёвок, основу питания

может составлять полёвка Миддендорфа, однако, успех размножения и продуктивность зимняка при этом ниже.

5. Избирательность питания мохноногого канюка может быть фактором, влияющим на динамику численности грызунов. В год пика численности полёвок зимняк добывает больше созревающих сеголеток, что препятствует дальнейшему нарастанию плотности. В год депрессии численности полёвок основной пресс хищничества со стороны зимняка длится несколько недель после прилёта, когда птицы добывают меньше не размножающихся самок, чем зверьков других внутривидовых группировок, не препятствуя, таким образом, летнему нарастанию численности.

Список работ, опубликованных по теме диссертации:

1. Соколов А.А. Использование краниометрических показателей для реконструкции массы тела четырёх видов грызунов Субарктики // Развитие идей академика С.С. Шварца в современной экологии: Сб. тр. конф. молодых ученых-экологов Урал. региона (2-3 апр. 1999 г.). – Екатеринбург, 1999. - С. 170-175.

2. Соколов А.А. Питание мохноногого канюка (*Buteo lagopus*) в кустарниковых тундрах Ямала // Научный вестник. – Салехард, 2000. – Вып. 4, ч. 1: Материалы к познанию фауны и флоры Ямало-Ненецкого автономного округа. – С. 48-51.

3. Соколов А.А. Избирательность питания мохноногого канюка (*Buteo lagopus*) в тундрах Южного Ямала // Биосфера и человечество: Сб. Материалов конф. молодых ученых памяти Н.В. Тимофеева-Ресовского (24-28 апр. 2000 г.). – Екатеринбург: Екатеринбург, 2000. - С. 336-340.

4. Штро В.Г., Соколов А.А., Соколов В.А. Орнитофауна реки Еркатаяха // Материалы к распространению птиц на Урале, в Приуралье и Западной Сибири: Сб. ст. – Екатеринбург: Екатеринбург, 2000. – С. 183-187.

5. Соколов А.А. Хищные птицы юго-восточного побережья Байдарацкой Губы (Южный Ямал) // Актуальные проблемы изучения и охраны птиц Восточ-

ной Европы и Северной Азии: Материалы междунар. конф. (11 Орнитол. конф.), Респ. Татарстан (29 янв. – 3 февр. 2001 г.). – Казань: Матбугат йорты, 2001. – С. 560.

6. Маклаков К.В., Соколов А.А., Кряжковский Ф.В. Оценивание численности и подвижности особей в популяциях мелких млекопитающих методом многосуточного отлова // Современные проблемы популяционной, исторической и прикладной экологии: Материалы конф. молодых учёных, 23-27 апр. 2001 г. – Екатеринбург: Екатеринбург, 2001. – Вып. 2. – С. 149-159.

7. Sokolov A. Distribution, density and feeding of Rough-legged buzzard (*Buteo lagopus*) under different abundance of rodents at the Southern Yamal (Russia) // 4-th Eurasian congress on raptors: Abstr., 25-29 Sept., 2001, Seville-Spain. – Seville, 2001. – P. 179.

8. Соколов В.А., Соколов А.А., Фишер С.В., Огарков А.Э. Новые данные о распространении птиц на юго-западе Ямала // Материалы к распространению птиц на Урале, в Приуралье и Западной Сибири: Сб. ст. – Екатеринбург: Екатеринбург, 2001. – С. 144-147.

9. Тertiцкий Г.М., Покровская И.В., Соколов А.А., Юдин В.А. Птицы реки Ерката и юго-восточного побережья Байдарацкой Губы // Инвентаризация, мониторинг и охрана ключевых орнитологических территорий России: Сб. науч. ст. – М., 2001. – Вып. 3. – С. 80-86.

10. Соколов А.А. Пространственное распределение мохноногого канюка (*Buteo lagopus*) на юго-западном Ямале // Актуальные проблемы биологии и экологии: IX молодёж. науч. конф., 15-17 апр. 2002 г., Сыктывкар: Тез. докл. – Сыктывкар, 2002. – С. 144.

ОТПЕЧАТАНО ЗАО «СПЭЙБ»

г. Салехард, тел. (34922) 4-39-38.

Зак. 1711, тир. 100, объем 1 пл. Печат. офсетно.

Подписано в печать 15.01.20.

Лицензия Роскомпечати сер. 11Д. №05147.