

УДК 591.5:598.279.252

## ВЛИЯНИЕ ОБИЛИЯ МЕЛКИХ МЛЕКОПИТАЮЩИХ НА ВЫБОР МЕСТООБИТАНИЙ И ДИНАМИКУ ЧИСЛЕННОСТИ УШАСТОЙ (*ASIO OTUS*) И БОЛОТНОЙ (*ASIO FLAMMEUS*) СОВ

© 2009 г. С. В. Волков<sup>1</sup>, А. В. Шариков<sup>2</sup>, В. Б. Басова<sup>3</sup>, О. С. Гринченко<sup>4</sup>

<sup>1</sup>Институт проблем экологии и эволюции РАН, Москва 119071, Россия

<sup>2</sup>Московский педагогический государственный университет, Москва 129164, Россия

<sup>3</sup>Государственный Биологический музей им. К.А. Тимирязева, Москва 123242, Россия

<sup>4</sup>Институт водных проблем РАН, Москва 119991, Россия

e-mail: owl\_bird@mail.ru

Поступила в редакцию 26.11.2008 г.

Анализ зависимости динамики численности обеих видов сов от обилия групп мелких мышевидных грызунов, населяющих преимущественно сухолюбные и увлажненные биотопы, показал, что для ушастой совы достоверно выражена связь только с обилием комплекса видов, предпочитающих сухие местообитания ( $r_s = 0.94, p < 0.001$ ), а для болотной совы достоверная связь обнаружена с видами обоих биотопических комплексов ( $r_s = 0.98, p < 0.001$  для сухого;  $r_s = 0.89, p = 0.015$  для влажного). Обилие обыкновенной полевки достоверно влияет на численности обоих видов сов ( $p < 0.05$ ), но для болотной совы также достоверным оказывается влияние обилия полевки-экономки и обыкновенной бурозубки ( $p = 0.01$ ).

Ушастая (*Asio otus*) и болотная (*Asio flammeus*) совы – экологически близкие виды, населяющие открытые биотопы. В питании обоих видов доминируют мышевидные грызуны (Marti, 1976; Mikkola, 1983; The birds..., 1985; Korpimäki, Norrdahl, 1991; Korpimäki, 1992, 1992a и др.). В Московской обл. оба вида распространены широко (Птушенко, Иноземцев, 1968; Конторщиков и др., 1991; Волков и др., 2005). Ушастая сова обычна практически повсеместно, за исключением территорий с высокой лесистостью. Болотная сова относится к редким видам (Волков, Свиридова, 2003; Волков и др., 2005), что связано в первую очередь с исчезновением гнездовых местообитаний, преобразованных человеком в ходе освоения заболоченных и пойменных угодий.

Основу рациона ушастой совы в центральных районах европейской территории России и Западной Европы составляют серые полевки рода *Microtus* (особенно *M. arvalis*), домовая (*Mus musculus*), лесные (*Sylviaemus* sp.) и полевые (*Apodemus* sp.) мыши, водяная полевка (*Arvicola terrestris*), крысы (*Rattus* sp.). Часто ушастые совы высокоизбирательны в отношении добычи: доля предпочитаемой жертвы может составлять 50–90% и даже более (Шепель, 1992; Приклонский, Иванчев, 1993; Marti, 1976; Mikkola, 1983; Korpimäki, 1992, 1992a; Johnsgard, 2002). Болотная сова, так же как и ушастая, – типичный миофаг. Регистрация в ее рационе других видов животных носит случайный характер, за исключением сезонов с глубокой депрессией численности мышевидных грызунов.

В ее рацион входят обыкновенная полевка, полевка-экономка (*Microtus oeconomus*), рыжая полевка (*Clethrionomys glareolus*), водяная полевка, полевая мышь, крупные насекомые, редко мелкие птицы. В целом спектр добычи болотной совы более широк (Гибет, 1972; Mikkola, 1983; The birds..., 1985; Korpimäki, Norrdahl, 1991; Johnsgard, 2002).

Сходство местообитаний и значительное перекрывание трофических ниш может порождать конкурентные отношения между представителями этих двух видов. Однако поскольку ушастые и болотные совы зачастую охотятся на одних и тех же территориях и даже гнездятся на соседних, иногда вплотную примыкающих друг к другу участках, эта конкуренция должна быть значительно сглажена за счет расхождения в характере использования территории либо кормовых ресурсов. В контексте понимания положения видов в сообществе выбор гнездовых и охотничьих участков является одной из основных задач экологических исследований. В последнее время проблема выбора местообитаний и его влияния на успешность гнездования и другие стороны репродуктивной экологии видов приобрели большую популярность в орнитологии (см. обзор: Jonson, 2007). Однако если мы можем легко оценить последствия этого выбора через выживаемость, успех гнездования, повторное занятие участка, то бывает трудно аргументировать причины самого выбора, если отказаться от представлений, что птицы в состоянии предсказывать или предугадывать

последствия сделанного выбора на сколько-нибудь дальнюю перспективу.

Совместное существование экологически близких видов, эксплуатирующих один и тот же ресурс, давно привлекает биологов. Литература по этой проблеме в отношении птиц довольно обширна, как и по проблеме функционирования системы хищник-жертва (Осмоловская, 1948, 1953; Фолитарек, 1948; Смирин, 1974, 1996; Дорогой, 1981; Галушин, 1982; Шепель, 1997; Екимов, 2003; Ward, Gutierrez, 1998; Sergio, Newton, 2003; Garcia, Arroyo, 2005; Rodriguez et al., 2006 и др.). Многофакторность причинно-следственных связей взаимоотношений в реальных сообществах определяет широкий спектр теоретических ситуаций и их реализаций в природе, не всегда поддающихся прямой оценке. Часто эти взаимодействия не носят прямого характера, они обусловлены многочисленными связями с другими членами сообщества или особенностями местообитаний. Не исключено, что эти эволюционно сложившиеся связи с местообитаниями у экологически сходных видов формировались разными путями, и в одинаковых ситуациях по-разному реализуются. Именно поэтому, на наш взгляд, эта проблема остается актуальной и по-прежнему далека от окончательного решения.

Целью данной работы было выявление различий в характеристиках местообитаний, занимаемых ушастой и болотной совами, которые оценивали по обилию и разнообразию потенциальных видов жертв. Отслеживали динамику численности этих двух видов сов в зависимости от обилия мышевидных грызунов.

## МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Стационар, где проводили исследования, расположен в северном Подмоскowie, на территории заказника "Журавлиная Родина" (Талдомский р-н, 56°45' с.ш., 37°45' в.д.). Площадь стационара около 48 км<sup>2</sup>, большая его часть занята сельскохозяйственными угодьями – лугами (60%) и пашнями (16%). Около 16% территории покрыто лесными и кустарниковыми насаждениями. В результате кризиса сельскохозяйственного производства, начавшегося в середине 1990-х гг. и охватившего обширные территории по всей европейской части России (Коровин, 2004; Венгеров, 2005; Свиридова и др., 2006), значительные площади сельхозугодий в пределах стационара оказались заброшенными. Это привело к закустариванию значительной части территории и, как следствие, повышению защитных качеств местообитаний и некоторой стабилизации населения мелких млекопитающих, что в целом положительно влияет на численность хищников-млекофагов (Волков и др., 2008; Коровин, 2008; Delattre et al., 1996; Ecke et al., 2002; Moro, Gadal, 2006).

Регулярные наблюдения на стационаре ведутся с 1996 г., однако учеты численности мышевидных грызунов на постоянной основе проводятся с 2003 г., поэтому в статье анализируется ситуация за период 2003–2007 гг. Видовой состав и обилие мелких млекопитающих определяли методом ловушко-линий (Наумов, 1963). Линии по 50 давилок размещали на трое суток, проверку линий осуществляли один раз в сутки, как правило в утренние часы. Учеты грызунов проводили в мае-июле – в период выкармливания совами птенцов, когда потребность птиц в пище максимальна. Линии давилки располагали в пределах охотничьих участков обоих видов, а также в сходных биотопах, не занятых совами. Ввиду сложности идентификации видов-двойников обыкновенной полевки (*Microtus arvalis* Pallas и *M. rossiaemeridionalis* Ognev) по морфологическим характеристикам, сведения по ним объединены.

Учеты территориальных ушастых сов проводили методом пеленгации в весенний период, во время высокой токовой активности, с картированием размещения токующих самцов (Волков и др., 2005; Bibby et al., 1992). Параллельно ранней весной, до появления листвы, проводили обследование территории стационара и картирование всех гнезд врановых птиц. Позже, 2–3 раза за сезон размножения, гнезда проверяли с целью выявления их занятости ушастой совой. Гнезда, занятые ушастыми совами, посещали регулярно для установления дат начала откладки яиц, вылупления и выживаемости птенцов. После того как птенцы покидали гнезда, в вечернее и ночное время по голосам определяли количество успешно выросших слетков. Для болотной совы, активной и в светлое время суток, учет численности и картирование границ территориальных участков проводили визуально, ориентируясь на поведение птиц в токовой период и во время выкармливания выводка.

Статистическую обработку материалов проводили с помощью программы Statistica 6.0 (StatSoft, Inc., 2001). Обилие мелких млекопитающих на охотничьих территориях сов и территориях, не занятых ими, сравнивали с помощью теста  $\chi^2$ , сходство видового состава на разных участках оценивали с помощью непараметрического теста Mann–Whitney *U*-test. Зависимость численности сов от обилия потенциальных видов жертв анализировали при помощи коэффициента Спирмена ( $r_s$ ). Разнообразие фауны мелких млекопитающих оценивали индексами Симпсона (*D*, доминирование), Шеннона с поправкой Хатчесона (*H*, видовое разнообразие), а также выровненностью выборок (*G*) (Мэггаран, 1992; Baev, Penev, 1995).

## РЕЗУЛЬТАТЫ

**Динамика обилия мелких млекопитающих.** Всего на территории стационара в 2003–2007 гг.

**Таблица 1.** Динамика обилия мелких млекопитающих (экз./100 ловушко-суток) в бесснежный период, 2003–2007 гг., Талдомский р-н, Московская обл.

Вид, показатель	2003	2004	2005	2006	2007
<i>Microtus arvalis</i>	2.5	3.7	0.15	1.47	7.24
<i>M. agrestis</i>	3.71	3.7	–	0.23	0.66
<i>M. oeconomus</i>	1.12	5.14	–	0.09	5.39
<i>Clethrionomys glareolus</i>	0.09	0.06	–	–	–
<i>Apodemus agrarius</i>	–	2.1	–	0.61	1.63
<i>Sylvaemus uralensis</i>	–	0.11	0.05	0.05	0.1
<i>Mus musculus</i>	0.09	–	0.05	–	–
<i>Sorex araneus</i>	0.37	0.72	–	–	2.3
<i>S. isodon</i>	0.09	0.11	–	0.25	–
<i>S. caucasiensis</i>	0.37	0.06	–	–	–
Суммарное обилие	8.34	15.7	0.25	2.70	17.32
Число видов	8	9	3	6	6
Видовое разнообразие, H	1.42	1.57	1.03	1.32	1.38
Доминирование, D	0.31	0.24	0.44	0.37	0.30
Выровненность, G	0.36	0.53	0.48	0.30	0.46

Примечание. Прочерк – вид в отловах отсутствовал.

отработано 7370 ловушко-суток и выявлено 10 видов мелких млекопитающих (табл. 1). Самыми массовыми видами на стационаре были обыкновенная и пашенная полевки (*Microtus agrestis*); в среднем за 2003–2007 гг. их доля в населении мелких млекопитающих составила  $41.8 \pm 14.8$  и  $16.4 \pm 19.1\%$ , соответственно. Полевка-экономка доминировала в населении в отдельные годы ( $16.2 \pm 15.3\%$ ). Остальные виды относительно редки в агроландшафте, не занимая заметного положения в населении (табл. 1) и, соответственно, не имея большого значения для птиц-миофагов.

Обыкновенная и пашенная полевки – характерные и наиболее массовые виды на сельскохозяйственных угодьях стационара. Они занимают сухие и умеренно влажные местообитания с высотой травостоя до 40 см. Оба вида избегают переувлажненных участков (Башенина, 1962; Наумов, 1963; Шепель, 1992, 1997). Полевка-экономка, напротив, предпочитает влажные и переувлажненные местообитания независимо от высоты и структуры травостоя. Рыжая полевка встречается в сухих, примыкающих к лесным участкам местообитаниях, избегая травостоя выше 40 см. Ее численность в агроландшафте всегда невысока, возрастая по мере забрасывания угодий и зарастания кустарником и лесом (Escke et al., 2002). Полевая и малая лесная мыши предпочитают умеренно влажные местообитания, независимо от высоты травостоя, на переувлажненных участках они отсутствуют. Домовая мышь встречается на сухих участках, бурозубки занимают как умеренно

влажные, так и переувлажненные местообитания, мало измененные хозяйственной деятельностью.

Суммарное обилие мелких млекопитающих достоверно различалось по годам (ANOVA:  $F = 13.3$ ,  $p < 0.01$ ). За период наблюдений этот показатель колебался от 0.25 до 17.32 экз./100 ловушко-суток. Однако динамика численности, нормализованная относительно ее средней величины за период наблюдений, у четырех наиболее многочисленных видов оказалась синхронной (рис. 1).

Привлекательность местообитаний определяется как их защитными качествами, так и количеством доступного корма. Поскольку большинство массовых видов полевок в основном питаются зеленым кормом, они предпочитают местообитания с высокой долей таких кормов. Это главным образом молодые луга, сенокосные луга, озимые посевы зерновых. Вслед за мелкими млекопитающими, достигающими здесь в среднем более высоких показателей численности, эти биотопы становятся привлекательными и для хищников-миофагов.

**Состав мелких млекопитающих на охотничьих территориях ушастой и болотной сов.** На охотничьих участках сов встречались все 10 видов мелких млекопитающих, выявленных на модельной территории. На участках ушастой совы выявлено только 6 видов грызунов (табл. 2): обыкновенная и пашенная полевки, малая лесная, полевая и домовая мыши и полевка-экономка, т.е. преобладали виды, предпочитающие сухие, либо умеренно влажные местообитания. На участках болотной



Рис. 1. Нормализованная динамика обилия наиболее массовых видов мышевидных грызунов в северном Подмоскowie в весенне-летний период 2003–2007 гг.: 1 – *Microtus arvalis*, 2 – *Microtus oeconomus*, 3 – *Microtus agrestis*, 4 – *Apodemus agrarius*.

совы отловлено 8 видов – обыкновенная и пашенная полевки, эконолка, рыжая полевка, полевая мышь и все три вида землероек (табл. 2). На участках болотной совы мелкие млекопитающие, предпочитающие влажные местообитания, представлены более полно как по числу видов, так и по количеству особей. Их долевое участие составляет 47.1%. В то же время, на территориях ушастых сов они редки (1.4%), а доминируют виды, предпочитающие умеренно сухие низко- и средневисокие травостой. Видовой состав мелких млекопитающих на участках, выбираемых ушастой совой для охоты, оказывается менее разнообразным, чем на охотничьих участках болотной совы (Mann-Whitney  $U$ -test:  $z = 2.25$ ,  $p < 0.03$ ).

По суммарному обилию потенциальной добычи охотничьи участки ушастых сов оказываются достоверно беднее ( $\chi^2 = 26.5$ ,  $p < 0.001$ ) охотничьих участков болотных сов. Сравнение обилия мелких млекопитающих на участках ушастых сов с отловами на территориях, ими не заселенных, показывает, что они практически не различаются ( $\chi^2 = 6.22$ ,  $p < 0.18$ ). Напротив, обилие потенциальной добычи на охотничьих участках болотных сов достоверно выше как в сравнении с участками ушастых сов, так и с незанятыми территориями ( $\chi^2 = 17.81$ ,  $p < 0.001$ ).

Результаты анализа обилия и состава мелких млекопитающих подтверждаются индексами Шеннона и Симпсона. Индекс Шеннона был выше на территориях болотных сов в течение всего периода наблюдений. Индекс Симпсона в большинстве случаев оказался выше на территориях ушастых сов, что свидетельствует о меньшем разнообразии населения мелких млекопитающих и

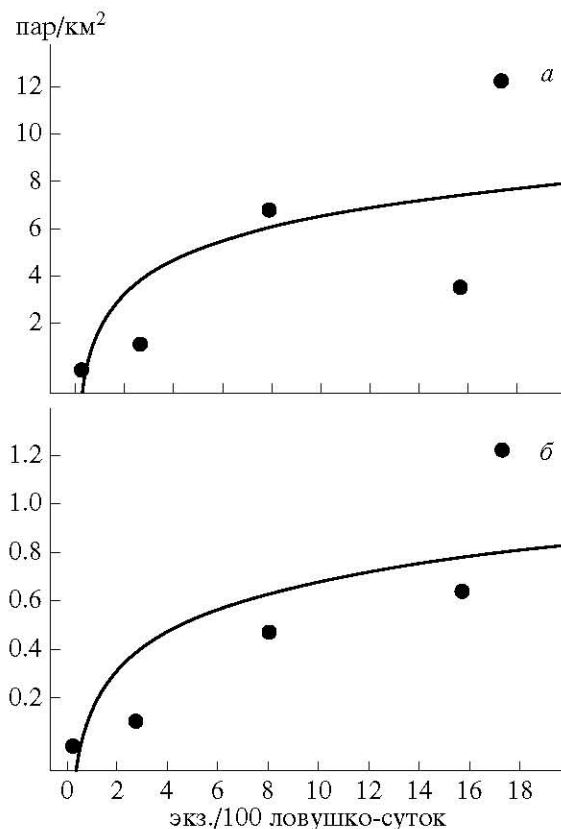


Рис. 2. Влияние обилия мелких млекопитающих (экз./100 ловушко-суток) на плотность гнездования (пар/км²) ушастой (а) и болотной сов (б) в 2003–2007 гг.

доминировании в населении одного-двух видов грызунов, как правило, обыкновенной и/или пашенной полевки (табл. 2). Выровненность населения мелких млекопитающих выше на участках болотной совы, что характерно для менее нарушенных местообитаний, косвенно указывая на различия в стратегии биотопического выбора двух видов.

**Динамика численности ушастой и болотной сов.** Численность ушастой и болотной сов колебалась за период наблюдений в значительных пределах. Динамика плотности населения (пар/км²) ушастой и болотной сов на стационаре в 2003–2007 гг. представлена ниже (в скобках – количество учтенных пар): для *Asio otus* в 2003 г. – 6.80 (26), 2004 г. – 1.50 (7), 2005 г. – не гнездились, 2006 г. – 1.10 (5), 2007 г. – 12.30 (41); для *Asio flammeus* в 2003 г. – 0.47 (15), 2004 г. – 0.64 (23), 2005 г. – не гнездились, 2006 г. – 0.10 (1), 2007 г. – 1.22 (64).

Связь численности обоих видов сов с обилием мелких млекопитающих – основной кормовой группы, достоверна (рис. 2). Для ушастой совы коэффициент корреляции численности с суммарным обилием потенциальной добычи несколько ниже, чем для болотной совы ( $r_s = 0.9$ ,  $p = 0.037$  и

**Таблица 2.** Видовой состав и обилие (экз./100 ловушко-суток) потенциальных видов жертв на охотничьих участках болотных и ушастых сов в 2003–2007 гг., Талдомский р-н, Московская обл.

Вид, показатель	2003				2004				2006				2007			
	На участках болотной совы		На участках ушастой совы		На участках болотной совы		На участках ушастой совы		На участках болотной совы		На участках ушастой совы		На участках болотной совы		На участках ушастой совы	
	Обилие	%	Обилие	%	Обилие	%	Обилие	%	Обилие	%	Обилие	%	Обилие	%	Обилие	%
<i>Microtus arvalis</i>	6.31	45.6	2.72	33.1	5.39	24.6	3.23	43.3	1.36	17.5	2.48	68.3	5.11	22.04	20.00	88.89
<i>M. agrestis</i>	4.92	35.6	4.18	50.9	2.93	13.4	2.37	31.2	1.36	17.5	0.40	11	0.78	3.37	0.83	3.69
<i>M. oeconomus</i>	1.4	10.1	1.05	12.8	12.00	54.8	0.35	4.6	0.45	5.8	–	–	10.76	46.39	–	–
<i>Clethrionomys glareolus</i>	–	–	–	–	0.24	1.1	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
<i>Apodemus agrarius</i>	–	–	–	–	–	–	1.34	17.7	4.08	52.7	0.50	13.8	2.61	11.26	1.67	7.42
<i>Sylviaemus urdensis</i>	–	–	–	–	–	–	0.24	3.2	–	–	0.25	6.9	0.22	0.97	–	–
<i>Mus musculus</i>	–	–	0.26	3.2	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
<i>Sorex araneus</i>	0.54	3.9	–	–	1.10	5	–	–	0.50	6.5	–	–	3.71	15.98	–	–
<i>S. isodon</i>	0.33	2.4	–	–	0.24	1.1	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
<i>S. caucasiensis</i>	0.33	2.4	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
Число видов	6		4		6		5		5		4		6		3	
Суммарное обилие	13.83		8.21		21.90		7.53		7.75		3.63		23.19		22.5	
Видовое разнообразие, H	1.18		1.09		1.19		1.31		1.30		1.01		1.39		0.42	
Доминирование, D	0.37		0.39		0.38		0.32		0.35		0.50		0.30		0.80	
Выровненность, G	0.40		0.49		0.35		0.5		0.36		0.23		0.42		0.12	

Примечание. Прочерк – вид в отловах отсутствовал.



$r_s = 0.99$ ,  $p < 0.001$ , соответственно). Обилие мелких млекопитающих в целом или отдельно обыкновенной полевки в предшествовавший гнездовой сезон не оказывало влияния на численность ни ушастой ( $r_s = -0.54$ ,  $p = 0.27$  и  $r_s = -0.26$ ,  $p = 0.62$ , соответственно), ни болотной ( $r_s = -0.26$ ,  $p = 0.061$  и  $r_s = 0.03$ ,  $p = 0.95$ , соответственно) сов. Таким образом, можно утверждать, что для этих видов значимым является только обилие потенциальной добычи в каждый конкретный сезон, и птицы ориентируются не на условия прошлых сезонов, а на оценку реально существующей ситуации.

Анализ зависимости численности сов от обилия конкретных видов мелких млекопитающих показывает значительную роль обыкновенной полевки, обилие которой достоверно влияет на оба вида (ушастая сова:  $r_s = 0.88$ ,  $p = 0.019$ ; болотная сова:  $r_s = 0.90$ ,  $p = 0.015$ ). Значение обилия других видов выражено слабее, в частности, для ушастой совы влияние численности ни одного другого вида мелких млекопитающих не достоверно. На численность болотной совы, кроме обыкновенной полевки, так же достоверно влияет обилие полевки-экономки ( $p = 0.03$ ) и обыкновенной бурозубки ( $p = 0.05$ ) – видов, доминирующих в сырых и переувлажненных местообитаниях, предпочитаемых болотной совой. При анализе зависимости динамики численности обоих видов сов от обилия групп мелких мышевидных грызунов, предпочитающих влажные или сухие местообитания, было выяснено, что для ушастой совы достоверно выражена связь с обилием видов комплекса сухих местообитаний (луга, сенокосы, пастбища;  $r_s = 0.94$ ,  $p = 0.005$ ), тогда как влияние обилия видов, населяющих влажные местообитания, недостоверно ( $p = 0.08$ ). Для болотной совы наблюдается достоверная связь ее численности с обилием мелких млекопитающих обоих биотопических комплексов (сухого:  $r_s = 0.98$ ,  $p < 0.001$ ; влажного:  $r_s = 0.89$ ,  $p = 0.015$ ).

## ОБСУЖДЕНИЕ

Проблема использования и выбора местообитаний в настоящее время привлекает большое внимание зоологов (Söderström et al., 1998; Abramsky et al., 2002; Jonzén et al., 2004; Arlt, 2007; Koks et al., 2007; Jonson, 2007), поскольку по доминирующей в современных условиях теории, выбор местообитания предопределяет успех размножения и влияет на эволюционную приспособленность видов (Penteriani, Faivre, 1997; Laaksonen et al., 2002; Penteriani et al., 2002; Sergio, Newton, 2003; López-López et al., 2006; Rodriguez et al., 2006; Ortego, 2007; Volkov, Sviridova, in press).

Выбор гнездовых местообитаний может зависеть от структуры, рельефа, ландшафтных особенностей, обеспеченности кормом, присутствия конспецифичных пар и др. Одним из основных

показателей качества местообитаний, видимо, является их кормность, обеспеченность взрослых птиц и их птенцов достаточным количеством корма. Влияние этого фактора столь же значимо при выборе, как и структура местообитаний. При неудовлетворительном состоянии любого из этих параметров успешность гнездования будет низкой.

**Выбор местообитаний в зависимости от состава и обилия мелких млекопитающих.** Отсутствие различий в обилии мелких млекопитающих (потенциальная добыча) на участках ушастых сов и на территориях не занятых ими, вероятно свидетельствует о том, что этот фактор не определяет выбор местообитаний. Как показали другие исследователи (Van Manen, 1992; Henrioux, 2002; Rodriguez et al., 2006), для ушастой совы конкретные ландшафтные характеристики, в частности, тип биотопа, площадь биотопа, расстояние до ближайших участков, где эти совы охотились, не имели достоверного влияния на выбор мест гнездования. Скорее всего, для ушастой совы, у которой нет жестко охраняемой территории с четкими границами, эти “неудобства” могут быть компенсированы увеличением площади, обследуемой при охоте.

Суммарное обилие потенциальной добычи на охотничьих участках болотных сов достоверно выше как в сравнении с ее обилием на участках ушастых сов, так и на территориях, не занятых ими. Это указывает на то, что требования болотных сов к качеству местообитаний более высоки, и выбор местообитаний в значительной степени определяется этим фактором. Сходные результаты опубликованы в работе по изучению характера распределения пятнистой совы (*Strix occidentalis caurina*), на участках которой численность предпочитаемых жертв оказалась достоверно выше, чем в целом на стационаре (Ward et al., 1998). Более высокое видовое разнообразие потенциальных жертв в местообитаниях, занимаемых болотной совой, дает ей возможность легко переключаться на использование альтернативной замены основному кормовому объекту (обыкновенной полевки). Таким образом, болотная сова может приступать к гнездованию в сезоны глубокой депрессии численности обыкновенной полевки при условии достаточного обилия других видов мелких млекопитающих. Это подтверждается и тесной связью численности болотных сов не только с обилием обыкновенной полевки, но также и с другими потенциальными жертвами (в первую очередь экономкой), а также суммарным обилием мелких млекопитающих. В отличие от ушастых сов, болотные совы не гнездятся в годы с низким обилием обыкновенной полевки и мелких млекопитающих в целом. Как правило, в эти сезоны обыкновенная полевка распределена по территории стационара дисперсно, немногочисленными пятнами, в основном на обрабатывае-

мых сельхозугодиях и вблизи поселений человека, избегая влажных и переувлажненных местообитаний, предпочитаемых болотной совой. В этих условиях ушастые совы могут гнездиться с невысокой плотностью, успешно эксплуатируя подобные “пятна”. В сезоны достаточного обилия других видов мелких млекопитающих, при крайне низкой численности обыкновенной полевки, наблюдается противоположная картина – ушастые совы не приступают к гнездованию, тогда как болотные совы могут быть вполне обычны, успешно эксплуатируя альтернативные виды добычи. В первую очередь, это связано с особенностями распределения мелких млекопитающих в такие сезоны, поскольку большинство из них концентрируются на участках, не вовлеченных в сельскохозяйственное производство. И в таких “пятнах” суммарное обилие потенциальной добычи оказывается достаточным для вида, менее специализированного в выборе добычи. При многолетнем (1977–1987 гг.) изучении экологии питания обоих видов в пределах одного стационара (Korpimäki, Norrdahl, 1991; Korpimäki, 1992, 1992a) было установлено, что средняя доля полевок рода *Microtus* в питании ушастых сов составляла 72.3% (32.2–81.9), у болотных сов – 57.6% (3.8–90.6). Наиболее сильно пищевые спектры видов различались в годы низкой численности грызунов: доля обыкновенной полевки в питании ушастых сов хоть и сокращалась, однако никогда не опускалась ниже 32%, в то время как болотные совы добывали наиболее массовые в каждый конкретный сезон виды. В годы пиков численности обыкновенных полевок их доля в питании возрастала до 90% у болотных сов, и до 80% – у ушастых.

Обилие мелких млекопитающих не ограничивается только влиянием на численность загнездившихся сов. Хорошо известно, что в годы “мышьиных” пиков возрастает величина кладки и успешность размножения миофагов (Шепель, 1997; Korpimäki, Norrdahl, 1991; Brommer, Pietiäinen, Kokko, 2002; Brommer et al., 2002 а, наши данные). Поэтому выбор более богатых добычей участков в основе своей ориентирован на возможность наиболее полной реализации репродуктивного потенциала.

**Динамика численности ушастой и болотной сов, зависимость от обилия мелких млекопитающих.** Связь численности хищников-мофагов с обилием мышевидных грызунов хорошо известна (Формозов, 1934; Осмоловская, 1948, 1953; Фолитарек, 1948; Смирин, 1974, 1996; Дорогой, 1981; Галушин, 1982; Шепель, 1997; Екимов, 2003; Korpimäki, Norrdahl, 1991; Korpimäki, 1992; Gilg et al., 2006). Но окончательное понимание механизмов еще далеко от полного консенсуса, поскольку при длительном периоде наблюдений нередко отмечаются нарушения синхронности. Пятилетнего периода недостаточно для заключения о совпаде-

нии флуктуаций гнездовой плотности болотной и ушастой сов с обилием грызунов на стационаре, хотя уже сейчас можно сказать, что и агрегирующий ответ, и функциональная реакция одинакова у обоих видов на пиковую численность обыкновенной полевки. В такие сезоны наблюдаются всплески численности у сов, высокий успех размножения, и в питании встречается практически только этот грызун. Реакция болотной и ушастой сов на депрессию численности в популяции обыкновенной полевки может различаться в зависимости от численности других видов сообщества мелких млекопитающих. Для болотной совы гнездование с высокой численностью возможно и в годы обилия других видов гильдии – пашенной полевки и/или экономки.

Обнаруженная в некоторых других исследованиях связь численности и успешности гнездования оседлых видов сов – воробьиного сыча (*Glaucopteryx passerinum*), длиннохвостой (*Strix uralensis*) и серой (*S. aluco*) неясытей (Шамович, Шамович, 2005; Brommer et al., 2002; Karell, 2007) – с обилием основных видов добычи в предшествовавший сезон, для болотной и ушастых сов, по нашим материалам, не подтверждается. Для обоих этих видов характерна высокая степень номадизма, и при выборе участка для гнездования они ориентируются на оценку конкретных сложившихся условий, поскольку флуктуации численности грызунов, как правило, имеют локальный (региональный) масштаб. В такой ситуации важным оказывается обилие грызунов на соседних территориях, куда возможны откочевки птиц, или на путях миграции. Для ушастой совы, которая не ограничена в выборе местообитаний, это может являться одной из причин менее выраженной синхронности колебаний ее численности и обилия мелких млекопитающих. Возможность биотопического выбора болотной совы в современных условиях Подмосковья лимитирована (Волков, Свиридова, 2003). Вероятно, именно поэтому синхронность динамики ее численности с обилием мелких млекопитающих более выражена.

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Болотная сова – строго территориальный вид – в качестве охотничьих территорий выбирает участки с разнообразной фауной потенциальных жертв и высоким обилием мелких млекопитающих. Как правило, индексы обилия потенциальной добычи на охотничьих участках этого вида превосходят таковые на соседних территориях в 2 и более раз. Это указывает на то, что при выборе гнездовых местообитаний фактор обеспеченности кормом является первостепенным для этого вида. Наблюдения на стационаре показали, что в сезоны с низкими показателями суммарного обилия мелких млекопитающих болотные совы не

гнездятся. Связь болотной совы с обыкновенной полевкой менее выражена, чем у ушастой совы. На стационаре этот вид гнездится в годы с высокой и средней численностью даже одного из видов гильдии мелких млекопитающих.

Для ушастой совы характерна иная стратегия. У этого вида, как правило, нет строго охраняемого гнездового и охотничьего участков. При поисках добычи она не привязана к какой-либо территории, имея потенциальные возможности перемещаться более широко, чем строго территориальные болотные совы. Сравнение показателей обилия и индексов разнообразия потенциальной добычи показали, что участки, где охотятся ушастые совы, практически не отличаются от окружающих местообитаний. Это, скорее всего, указывает на то, что и ландшафтные особенности, и структурные характеристики местообитаний, и особенности обилия корма на них имеют для этого вида второстепенное значение. Ушастые совы приступают к гнездованию только в сезоны с достаточным обилием обыкновенной полевки. В годы с низким обилием этого грызуна численность загнездившихся сов обычно невысока. При отсутствии обыкновенной полевки, даже если численность других мелких млекопитающих относительно высока, ушастые совы не приступают к гнездованию.

### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Башенина Н.В., 1962. Экология обыкновенной полевки и некоторые черты ее географической изменчивости. М.: Изд-во МГУ. 309 с.
- Венгеров П.Д., 2005. Птицы и малоиспользуемые сельскохозяйственные земли Воронежской области (перспективы восстановления степной авифауны). Воронеж. 152 с.
- Волков С.В., Свиридова Т.В., 2003. Пространственное и биотопическое распределение болотной совы в агроландшафте Северного Подмосковья // Матер. IV конф. по хищным птицам Северной Евразии. Пенза. С. 280–282.
- Волков С.В., Шариков А.В., Басова В.Б., Гринченко О.С., 2008. Выбор местообитаний и динамика численности ушастой и болотной сов: влияние мышевидных грызунов // Изучение и охрана хищных птиц Северной Евразии. Матер. V Международной конф. по хищным птицам Северной Евразии. Иваново. С. 76–78.
- Волков С.В., Шариков А.В., Иванов М.Н., Свиридова Т.В., Гринченко О.С., 2005. Распределение и численность совообразных в Московской области // Совы Северной Евразии. М. С. 163–186.
- Галушин В.М., 1982. Роль хищных птиц в экосистемах // Зоол. позвоночных. Роль птиц в экосистемах. ВИНТИ. Т. 11. М. С. 158–238.
- Гибет Л.А., 1972. Питание пернатых хищников в лесостепи Западной Сибири // Орнитология. Вып. 10. С. 194–208.
- Дорогой И.В., 1981. О воздействии птиц миофагов на половую и возрастную структуры популяций тундровых леммингов // Бюл. Моск. об-ва испыт. природы. Отд. биол. Т. 86. № 6. С. 30–33.
- Екимов Е.В., 2003. Трофические связи и пространственное размещение совообразных в Средней Сибири. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Красноярск. 18 с.
- Конторицков В.В., Гринченко О.С., Петрищева А.П., Севрюгин А.В., Челинцев Н.Г., 1994. Распределение и численность сов в Московской области (по данным ранневесенних учетов) // Бюл. Моск. об-ва испыт. природы. Отд. биол. Т. 99. № 4. С. 47–58.
- Коровин В.А., 2004. Птицы в агроландшафтах Урала. Екатеринбург: Наука. 504 с. – 2008. Динамика численности хищных птиц миофагов в степном Зауралье на фоне спада сельскохозяйственного производства // Изучение и охрана хищных птиц Северной Евразии. Матер. V Международной конф. по хищным птицам Северной Евразии. Иваново. С. 105–106.
- Мэггарран Э., 1992. Экологическое разнообразие и его измерение. М.: Наука. 184 с.
- Наумов Р.Л., 1963. Организация и методы учета птиц и вредных грызунов. М.: Изд-во АН СССР. 137 с.
- Осмоловская В.И., 1948. Экология хищных птиц полуострова Ямал // Труды Зоол. ин-та АН СССР. Т. 41. М.: Изд-во АН СССР. С. 5–77. – 1953. Географическое распределение птиц равнинного Казахстана и их значение в истреблении вредителей // Матер. по биогеографии СССР. М.: Изд-во АН СССР. С. 219–308.
- Приклонский С.Г., Иванчев В.П., 1993. Ушастая сова // Птицы России и сопредельных регионов: Рябкообразные, Голубеобразные, Кукушкообразные, Согообразные. М.: Наука. С. 302–313.
- Птушенко Е.С., Иноземцев А.А., 1968. Биология и хозяйственное значение птиц Московской области и сопредельных территорий. М.: Изд-во МГУ. 460 с.
- Свиридова Т.В., Волков С.В., Гринченко О.С., Зубакин В.А., Конторицков В.В. и др., 2006. Влияние интенсивности сельскохозяйственной деятельности на птиц агроландшафтов северного Подмосковья // Развитие современной орнитологии в Северной Евразии: Труды XII междунар. орнитол. конф. Ставрополь. С. 371–398.
- Смирин Ю.М., 1974. Нападение ушастой совы на лесных грызунов в зависимости от их активности и поведения // Научные докл. высшей школы биол. Науки. № 5. М. С. 11–19. – 1996. Хищник–жертва: совы–мелкие грызуны // Орнитология. Вып. 27. С. 160–167.
- Фолитарек С.С., 1948. Хищные птицы как фактор естественного отбора в природных популяциях мелких грызунов // Журн. общей биол. Т. 9. № 1. С. 47–65.
- Формозов А.Н., 1934. Хищные птицы и грызуны некоторые малоизученные вопросы экологии пернатых хищников // Зоол. журн. Т. 13. № 4. С. 664–700.
- Шамович Д.И., Шамович И.Ю., 2005. Пространственная и временная изменчивость структуры ассоциации лесных видов сов в условиях разнотипных



- ландшафтов севера республики Беларусь // Совы Северной Евразии. М. С. 121–135.
- Шенель А.И., 1992. Хищные птицы и совы Пермского Прикамья. Иркутск. 296 с. – 1997. Хищные птицы и совы в экосистемах лесной зоны. Автореферат дис. ... докт. биол. наук. Екатеринбург. 37 с.
- Abramsky Z., Rosenzweig M.L., Subach A., 2002. Measuring the benefit of habitat selection // Behavioral Ecology. V. 13. №. 4. P. 497–502.
- Arlt D., 2007. Habitat selection: demography and individual decisions // Doctoral thesis. Swedish University of Agricultural Sciences. Uppsala. 30 p.
- Baev P.V., Penev L.D., 1995. BIODIV: a program for calculating biological diversity parameters, similarity, niche overlap and cluster analysis. Version 5.1.
- Bibby C.J., Burgess N.D., Hill D.A., 1992. Bird Census Techniques. New York: Acad. Press. 258 p.
- Brommer J.E., Pietiäinen H., Kokko H., 2002. Cyclic variation in seasonal recruitment and the evolution of the seasonal decline in Ural owl clutch size // Proc. Royal Soc. Lond. Ser. B. V. 269. P. 647–654.
- Brommer J.E., Pietiäinen H., Kolunen H., 2002. Reproduction and survival in a variable environment: the Ural owl and the three year vole cycle // Auk. V. 119. P. 194–201.
- Delattre P., Giraudoux P., Baudry J., Quere J.P., Fichet E., 1996. Effect of landscape structure on Common Vole (*Microtus arvalis*) distribution and abundance at several space scales // Landscape Ecology. V. 11. P. 279–288.
- Ecke F., Löfgrén O., Sörlin D., 2002. Population dynamics of small mammals in relation to forest age and structural habitat factors in northern Sweden // J. Appl. Ecol. V. 39. P. 781–792.
- Garcia J.T., Arroyo B.E., 2005. Food-niche differentiation in sympatric Hen *Circus cyaneus* and Montagu's Harriers *Circus pygargus* // Ibis. V. 147. P. 144–154.
- Gilg O., Sittler B., Sabard B., Hurstel A., Sané R., et al., 2006. Functional and numerical responses of four lemming predators in high arctic Greenland // Oikos. V. 113. P. 193–216.
- Henrioux F., 2002. Nest-site selection of the Long-Eared owl *Asio otus* in northwestern Switzerland // Bird Study. V. 49. P. 250–257.
- Johnsgard P.A., 2002. North American owls: biology and natural history. Washington-L. 298 p.
- Jonson M.D., 2007. Measuring habitat quality: a review // Condor. V. 109. P. 489–504.
- Jonzén N., Wilcox C., Possingham H.P., 2004. Habitat selection and population regulation in temporally fluctuating environments // Am. Naturalist. V. 164. P. 103–114.
- Karell P., 2007. Short- and long-term consequences of food resources on Ural owl *Strix uralensis* reproduction // Academic dissertation. Faculty of Biosciences, University of Helsinki. Helsinki. 37 p.
- Koks B.J., Trierweiler C., Visser E.G., Dijkstra C., Komdeur J., 2007. Do voles make agricultural habitat attractive to Montagu's Harrier *Circus pygargus*? // Ibis. V. 149. P. 575–586.
- Korpimäki E., 1992. Diet composition, prey choice, and breeding success of Long-eared Owl: effect of multiannual fluctuations in food abundance // Can. J. Zool. V. 70. P. 2373–2381. – 1992f. Population dynamics of Fenoscandian owls in relation to wintering condition and between-year fluctuations of food // The ecology and conservation of European owls. Peterborough. P. 1–10.
- Korpimäki E., Norrdahl K., 1991. Numerical and functional responses of Kestrels, Short-eared Owls, and Long-eared Owls to vole densities // Ecology. V. 72. P. 814–826.
- Laaksonen T., Korpimäki E., Hakkarainen H., 2002. Interactive effects of parental age and environmental variation on the breeding performance of Tengmalm's owls // J. Anim. Ecol. V. 71. P. 23–31.
- López-López P., García-Ripollés C., Miguel A.J., García-López F., Verdejo J., 2006. Modeling breeding habitat preferences of Bonelli's eagle (*Hieraetus fasciatus*) in relation to topography, disturbance, climate and land use at different spatial scales // J. Ornithol. V. 147. P. 97–106.
- Marti C.D., 1976. A review of prey selection by the Long-eared owl // Condor. V. 78. P. 331–336.
- Mikkola H., 1983. Owls of Europe. L.: T & A D Poyser. 397 p.
- Moro D., Gadal S., 2006. Benefits of habitat restoration to small mammal diversity and abundance in a pastoral agricultural landscape in mid-Wales // Biodiversity and Conservation. V. 16. P. 3543–3557.
- Ortego J., 2007. Consequences of Eagle Owl nest-site habitat preference for breeding performance and territory stability // Ornis Fennica. V. 84. P. 78–90.
- Penteriani V., Faivre B., 1997. Breeding density and landscape-level habitat selection of Common Buzzards (*Buteo buteo*) in a mountain area (Abruzzo Apennines, Italy) // J. Raptor Res. V. 31. P. 208–212.
- Penteriani V., Gallardo M., Roche Ph., 2002. Landscape structure and food supply affect eagle owl (*Bubo bubo*) density and breeding performance: a case of intra-population heterogeneity // J. Zool. (Lond.). V. 257. P. 365–372.
- Rodriguez A., Garcia A.M., Cervera F., Palacios V., 2006. Landscape and anti-predation determinants of nest-site selection, nest distribution and productivity in a Mediterranean population of Long-eared Owls *Asio otus* // Ibis. V. 148. P. 133–145.
- Sergio F., Newton I., 2003. Occupancy as a measure of territory quality // J. Anim. Ecol. V. 72. P. 857–865.
- Söderström B., Pärt T., Ryden J., 1998. Different nest predator faunas and nest predation risk on ground and shrub nest at forest ecotones: an experiment and a review // Oecologia. V. 117. P. 108–118.
- StatSoft, Inc., 2001. STATISTICA (data analysis software system), version 6. www.statsoft.com.
- The birds of the Western Palearctic. 1985. V. IV. Oxford: Oxford Univ. Press. 960 p.
- Van Manen W., 1992. Territorium- en nestkeuze bij de Ransuil *Asio otus* // Limosa. V. 65. P. 1–6.
- Ward J.P. jr., Gutierrez R.J., Noons B.R., 1998. Habitat selection by Northern spotted owls: the consequences of prey selection and distribution // Condor. V. 100. P. 79–92.

## INFLUENCE OF SMALL MAMMALS ABUNDANCE ON THE NUMBER AND SELECTION OF HABITATS BY LONG-EARED (*ASIO OTUS*) AND SHORT-EARED (*ASIO FLAMMEUS*) OWLS

S. V. Volkov<sup>1</sup>, A. V. Sharikov<sup>2</sup>, V. B. Basova<sup>3</sup>, O. S. Grinchenko<sup>4</sup>

<sup>1</sup>*Institute of Ecology and Evolution, Russian Academy of Science, Moscow 119071, Russia*

<sup>2</sup>*Moscow State Pedagogical University, Moscow 129164, Russia*

<sup>3</sup>*Timiryazev State Biological Museum, Moscow 123242, Russia*

<sup>4</sup>*Institute of Water Problems, Russian Academy of Science, Moscow 119991, Russia*

*e-mail: owl\_bird@mail.ru*

The differences between the quality of habitats occupied by the short-eared (*Asio flammeus*) and the long-eared (*Asio otus*) owls, which inhabit open sites, including agricultural lands, were revealed. The habitat quality was assessed according to the abundance and the species diversity of potential preys of mammals (voles and insectivorous animals). Short-eared owls preferred habitat patches with the higher number of potential prey species and the higher abundance of small mammals, than those in the adjacent territories. In contrast, the overall abundance of potential preys in the territories of long-eared owls did not differ from that in the adjacent areas. Probably, this fact attests that the structural characteristics of habitats and the local prey distribution are of not importance for these owls. The number of long-eared owl was related only to the group of voles that preferred dry habitat ( $r_s = 0.94$ ,  $p < 0.001$ ). The number of short-eared owls was closely related with the abundance of the species groups preferred both dry ( $r_s = 0.98$ ,  $p < 0.001$ ) and wet ( $r_s = 0.89$ ,  $p = 0.015$ ) habitats. The abundance of the common vole, *Microtus arvalis*, had a significant effect on the numbers of both owl species ( $p < 0.05$ ). For the short-eared owl, the abundance of the root vole, *M. oeconomus* ( $p = 0.03$ ), and the common shrew, *Sorex araneus* ( $p = 0.05$ ), was also important.