

## ЗАКОНОМЕРНОСТИ БИОТОПИЧЕСКОГО И ПРОСТРАНСТВЕННОГО РАСПРЕДЕЛЕНИЯ БОЛОТНОЙ СОВЫ В АГРОЛАНДШАФТЕ: ВЛИЯНИЕ КАЧЕСТВЕННЫХ ХАРАКТЕРИСТИК МЕСТООБИТАНИЙ

С.В. Волков<sup>1</sup>, Т.В. Свиридова<sup>2</sup>, А.В. Шариков<sup>3</sup>, О.С. Гринченко<sup>4</sup>, Д.Б. Кольцов

<sup>1</sup> Институт проблем эволюции и экологии им. А.Н. Северцова, РАН, Москва; <sup>2</sup> Союз охраны птиц России, Москва; <sup>3</sup> Московский педагогический гос. университет, ул. Кибальчича 6/5,

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

e-mail: owl\_bird@mail.ru

**Volkov S.V.<sup>1</sup>, Sviridova T.V.<sup>2</sup>, Sharikov A.V.<sup>3</sup>, Grinchenko O.S.<sup>4</sup>, Kolcov D.B.**  
**Influence of habitat quality on spatial and habitat distribution of Short-eared Owl in agricultural landscape.** Regularity of occupation of cells (500×500 m) by Short-eared Owls increases with increase of proportion of grassland and abandonment lands within cells. On the contrary, the increase of proportion of arable lands and anthropogenic loads reduces occupation regularity. Proportions of wooded areas have not direct influence. Land abandonment have positive effect on numbers of Short-eared Owl in first 5–8 years, later in result of regrowth of shrubs and trees this areas are used less willing.

In years with low numbers of Short-eared Owl their distribution in study area are random, in years with average and high numbers – uniform, but densities fluctuated. Short-eared Owl selected patches with high abundance and species diversity of main potential preys – small mammals. On occupied territories abundance and diversity of potential preys usually higher then on unoccupied areas. On old abandonment land with high proportion of tall grasses and shrubs hunting condition for owls and other avian predators usually better, beside more abundance and species diversity of potential prey. In result, selection of habitat by Short-eared Owl is compromise between prey abundance and prey availability.

<sup>1</sup>A.N. Severtsov Institute of Ecology and Evolution, Rus. Acad. of Sci., Moscow, Russian Federation; <sup>2</sup>Russian Bird Conservation Union, Moscow; <sup>3</sup>Moscow Pedagogical State Univ., Kibalchicha st. 6/5; <sup>4</sup>Inst. of Water Problem, Rus.Acad. of Sci., Moscow  
e-mail: owl\_bird@mail.ru

### Введение

В ходе освоения человеком обширные пространства естественных местообитаний утратили свой первоначальный облик и заменены полуприродными, на которых происходит искусственный контроль за составом и структурой растительности. В Западной Европе и европейской части России значительные площади естественных местообитаний были существенно преобразованы уже несколько веков назад, однако основной причиной катастрофического сокращения численности большинства наземногнездящихся видов птиц стала интенсификация сельскохозяйственного производства, начавшаяся в 1970-х гг. (Pain, Pienkowski, 1997; Donald et al., 2001 и др.). Применение новых интенсивных технологий в пастбищном (повышение плотности выпасаемых животных, внесение большого количества химических удобрений для стимуляции роста растений), сенокосном (внедрение многоукосной системы, улучшение состава травостоя) и зерновом (преобла-

дание озимых, машинная обработка на всех этапах, увеличение плотности посадки культур, применение ядохимикатов для борьбы с вредителями, увеличение объёма вносимых удобрений) секторах сельского хозяйства поставило многие виды птиц на грань исчезновения (Голованова, 1975; Tucker, Evans, 1997; Norris, Pain, 2002; Birds in Europe, 2004; Newton 2004).

Вместе с тем, постепенно всё большее число видов птиц адаптируется к изменённым условиям среды, заселяя агроландшафты. В этой связи представляется крайне важным и актуальным понимание необходимых и достаточных условий для успешного существования птиц на сельскохозяйственных землях. Особое внимание необходимо уделять дневным и ночным хищным птицам. Занимая верхние уровни в трофических цепях, они первыми реагируют на негативные изменения хозяйственной нагрузки, а потому служат ключевыми видами (биоиндикаторами) для оценки состояния и длительного мониторинга экосистем (Sergio et al., 2008). Некоторые виды

пернатых хищников смогли приспособиться к обитанию в условиях сельскохозяйственного ландшафта. Например, значительная часть популяций луговых (*Circus pygargus*) и полевых (*C. cyaneus*) луней во многих странах Европы живут на озимых посевах и успевают вывести потомство до начала уборки урожая, хотя в годы с ранними веснами и, соответственно, ранним началом сельскохозяйственных работ успешное гнездование этих видов невозможно без вмешательства человека. (Argroyo et al., 2002; Amar, Redpath, 2005; Limiñana et al., 2006 a,b; Koks et al., 2007). В ряде стран Европы внедрение природосберегающих методов в сельскохозяйственном производстве стало одной из основ современной аграрной политики и на это ежегодно тратятся значительные средства (Donald et al., 2002).

Болотная сова (*Asio flammeus*) — один из ключевых видов, присутствие которого может свидетельствовать о благоприятном состоянии местообитаний. Она населяет открытые местообитания, в том числе сельскохозяйственные угодья: луга, пастбища, заброшенные поля (Дементьев, 1951; Птушенко, Иноземцев, 1968; Clark, 1975; Mikkola, 1983; Волков и др., 1998, 2005; Коровин, 2004). Участки с высоким уровнем хозяйственной нагрузки мало пригодны для этого вида (Волков, Свиридова, 2003), имеющего продолжительный инкубационный и выводковый периоды. Во многих странах Западной и Центральной Европы численность болотной совы заметно сократилась в последние полвека, большинство авторов связывают этот процесс с возросшей интенсификацией сельскохозяйственного производства (Birds in Europe, 2004). Сходные тенденции, вплоть до конца XX в., были отмечены практически повсеместно в европейской части России. Однако, после многолетнего кризиса, охватившего все сферы экономики и особенно остро проявившегося в сельском хозяйстве, ситуация изменилась. В настоящее время в результате отсутствия обработки обширных площадей сельхозугодий и сокращения выпаса во многих регионах центральной и южной России, а также на Урале отмечается тенденция к увеличению численности болотной совы (Коровин, 2004, 2008; Венгеров, 2005; Свиридова и др., 2006; Волков и др., 2008).

Неслучайность распределения гнездящихся птиц в пространстве всегда интересовала орнитологов. Предлагались различные объяснения этому факту, однако проблема ещё далека от решения и по-прежнему привлекает внимание исследователей. Появление новых методов ГИС-анализа придало новый импульс работам по изучению закономерностей пространственного и биотопического распре-

деления птиц. Если раньше в большинстве орнитологических работ при анализе использования местообитаний основное внимание уделялось только локальному уровню рассмотрения (микроместообитания, непосредственные окрестности гнезда), в настоящее время в работах подобного рода принято анализировать дополнительно ещё как минимум 2 уровня, связанных с ландшафтным распределением в среднем и крупном масштабе (соответственно в радиусе до 1 км и 10–15 км от гнезда или условного центра гнездовой территории).

Можно привести большой перечень работ, в которых показано, что выбор местообитаний птицами происходит активно и определённо носит адаптивный характер. Показано, что некоторые пары имеют преимущества в выборе территорий для поселения, занимая более оптимальные (качественные) участки, и часто они имеют более высокий успех размножения, большую выживаемость (Martin, 1988, 1998; Korpimäki, 1992; Fuller et al., 1995; Penteriani et al., 2001, 2002; Hakkarainen et al., 2003; Sergio, Newton, 2003; Dalbeck, Heg, 2006; Rodriguez et al., 2006; Johnson, 2007; Ortego, 2007) и, соответственно, более весомый относительный вклад в приспособленность вида в целом. У особей, поселяющихся в субоптимальных местообитаниях успешность размножения в среднем ниже, однако, в ряде случаев это проявляется только при неблагоприятных условиях, обусловленных климатическими особенностями сезона или обеспеченностью кормовыми ресурсами. Во многих случаях в благоприятные сезоны гнездования исследователи не находили между парами птиц, занимающими оптимальные и субоптимальные территории, различий по большинству показателей репродуктивных усилий — величине кладки, размеру выводков, успешности размножения.

И всё же отличия местообитаний по градиенту качества часто являются ведущей причиной неравномерного распределения особей (Ward, Gutierrez, 1998; Penteriani et al., 2002; Lõhmus, 2003; Thomson, 2006; Arlt, 2007). Разные местообитания могут различаться по запасам кормовых ресурсов, защитным качествам, микроклимату, составу и напряжённости взаимоотношений с видами-конкурентами или потенциальными хищниками (Söderström et al., 1998; Penteriani et al., 2001; Corominas, 2004; Koks et al., 2007; Волков и др., 2008, 2009).

Для хищников, в годы высокого обилия пищи, структурные характеристики местообитаний имеют меньшее значение, нежели в периоды её депрессии (см. например,

Penteriani et al., 2002; Amar, Redpath, 2005; Rodriguez et al., 2006; Johnson, 2007 и др.). Вместе с тем, данные многолетних исследований показывают, что средние значения таких показателей как плотность гнездования, величина кладки, количество слётков, даты начала откладки яиц, доля успешных попыток гнездования на относительно более качественных участках обитания оказываются достоверно выше (Korpimäki, 1992; Lohmus, 2003; Sergio, Newton, 2003). Поэтому при многолетних наблюдениях удобно оценивать качество местообитаний или конкретных территорий по регулярности их заселения, т.е. чем чаще территория занята для гнездования, тем теоретически она лучше (Sergio, Newton, 2003).

В агроландшафте, с одной стороны, сохраняются закономерности пространственного и биотопического распределения живых организмов, свойственные им в естественных местообитаниях. С другой стороны, здесь дополнительно проявляются ограничения, обусловленные упрощением структуры ландшафта и неравномерностью размещения необходимых ресурсов, а также более высоким внешним деструктивным прессом на местообитания. Целью нашей работы было выявление закономерностей пространственного и биотопического распределения болотной совы в агроландшафте, а также тех характеристик местообитаний, которые определяют регулярность гнездования вида на территории.

### Материалы и методы

**Район исследований.** Район исследований расположен в северном Подмоскowie на территории заказника «Журавлиная Родина» (Талдомский р-н, 56°45' с.ш., 37°45' в.д.). Модельная площадка (участок Апсарёвское урочище) занимает около 48 км<sup>2</sup>. Урочище представлено комплексом пастбищных, сенокосных и пахотных выделов, перемежающихся лесными и кустарниковыми участками. До конца 1990-х гг. на лугах большей части урочища производился поздний сенокос и выпас разной степени интенсивности. С конца 1990-х гг. более двух третей площади здесь оказались заброшенными, в результате чего территория начала интенсивно зарастать кустарником (Свиридова и др., 2006). В сравнении с 1996г. к 2006–2007 гг. площадь заброшенных необрабатываемых сельхозугодий увеличилась в Апсарёвском урочище почти в 12 раз.

**Учёт численности и анализ распределения.** Учёты территориальных пар болотных сов проводили ежегодно в 1996–2007 гг. в период наибольшей активности птиц: весной во время токования, летом во время выкармли-

вания птенцов. Границы территорий определяли исходя из регистраций территориальной активности членов пары (Приедниекс и др., 1986), конфликтов с другими хищными птицами и врановыми, местам токования, днёвок и т.п. Результаты наблюдений фиксировали с помощью GPS и наносили затем на карты масштаба 1:20000. Всего в работе проанализированы данные по размещению 162 пар болотных сов.

История природопользования на модельной площадке восстановлена путём анализа архивных картографических и рукописных материалов, а также литературных данных (Свиридова, 2003). Начиная с 1996 г., формы и интенсивность хозяйственной деятельности ежегодно отслеживаются и картируются коллективом исследователей, работающих в заказнике. Численность и пространственное распределение болотной совы на модельной площадке сопоставлены с историей её сельскохозяйственного использования с помощью пакета ГИС MapInfo 8.5. Для анализа характеристики качества местообитаний территория площадки была разбита на квадраты 500 × 500 м (0.25 км<sup>2</sup>), в каждом из которых по 5-бальной шкале определяли участие 6 основных биотопов: пастбищ, пашен, сенокосных лугов, водно-болотных угодий, леса и кустарников, заброшенных необрабатываемых участков: 1 = 0–10%, 2 = 10–25%, 3 = 25–50%, 4 = 50–75%, 5 > 75%. Для характеристики уровня антропогенной нагрузки использован ранжированный по 5-бальной шкале и рассчитанный для каждого квадрата индекс, объединяющий несколько показателей: кратчайшее расстояние до дороги от границ квадрата, протяженность дорог в квадрате, удалённость от посёлков, доля в квадрате пашни. По регулярности заселённости болотными совами вся выборка квадратов была разбита на 3 группы: (1) регулярно заселявшиеся (3 и более раз), (2) нерегулярно заселявшиеся (1–2 раза), (3) никогда не заселявшиеся.

В 2003–2007 гг. для характеристики качества местообитаний была проведена оценка численности и биотопического распределения мышевидных грызунов, которые формируют основную часть рациона болотных сов (Дементьев, 1951; Mikkolla, 1983; Cramp, 1985; Village, 1987; Korpimäki, Norrdahl, 1991) и тем самым могут влиять на их распределение и численность. Отловы мелких млекопитающих (грызунов и землероек) проводили в мае-июле — в период выкармливания совами птенцов, когда потребность птиц в пище максимальна. Обилие оценивали при помощи методики стандартных ловушко-линий. Трансекты закладывали таким образом, что-

**Таблица 1. Представленность (средние значения  $\pm$  SD) основных биотопов в квадратах, заселяемых болотными совами с различной регулярностью, 1996–2007 гг.** Пропорции биотопов в каждом квадрате ранжированы по 5-ти бальной шкале: 1 = 0–10%, 2 = 10–25%, 3 = 25–50%, 4 = 50–75%, 5 > 75%. REGOC – квадраты, заселявшиеся 3 и более лет, IROC – квадраты, заселявшиеся нерегулярно, 1-2 раза, UNOC – квадраты, не заселявшиеся ни разу за период наблюдений

**Table 1. The average ( $\pm$  SD) proportion of the main habitats on the cells of different rate of occupation in Apsarevo study area, 1996–2007.** The habitat proportion was ranked by a 5-point scale: 1 = 0–10%, 2 = 10–25%, 3 = 25–50%, 4 = 50–75%, 5 > 75%. REGOC – cells occupied by owls during 3 and more years, IROC – cells irregularly occupied by owls (<3 years), UNOC – cells unoccupied by owls. Anthropogenic load was characterized by an index derived as a combination of 4 main threats: distances to roads and settlement, roads length in cell, share of arable lands in cell

Биотопы Habitats	REGOC	IROC	UNOC
Пашня, Arable land,	1.20 $\pm$ 0.41	2.02 $\pm$ 1.35	2.94 $\pm$ 1.76
Луга, Grassland,	3.16 $\pm$ 1.42	2.24 $\pm$ 1.36	1.72 $\pm$ 1.19
Пастбища, Pasture,	1.41 $\pm$ 1.16	1.94 $\pm$ 1.33	1.65 $\pm$ 1.22
Водно-болотные угодья, Wetlands,	0.92 $\pm$ 0.25	1.03 $\pm$ 0.30	0.80 $\pm$ 0.23
Кустарник и лес, Shrub and forest,	1.34 $\pm$ 0.48	1.56 $\pm$ 0.71	2.26 $\pm$ 1.5
Антропогенное воздействие Anthropogenic impact	2.18 $\pm$ 1.07	3.12 $\pm$ 1.26	3.64 $\pm$ 1.48

бы охватить как занятые совами территории, так и не заселённые ими участки. Линии по 50 давилок размещали на 3 суток, проверку линий осуществляли один раз в сутки, как правило в утренние часы. Всего отработано 7370 ловушко-суток.

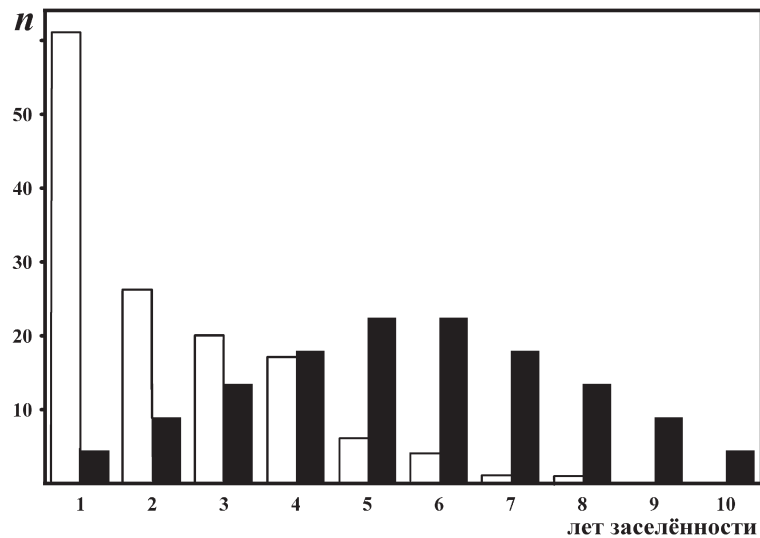
Пространственно-распределение болотных сов оценивали методом «ближайшего соседа» (NND, Clark, Evans, 1954). Коэффициент (R), получаемый при расчётах этим методом, показывает, насколько тестируемое распределение отличается от случайного: если R = 1 (или недостоверно отличается от 1), то тестируемое распределение будет случайным, при R > 1 – равномерным, при R < 1 – групповым (Харитонов, 2007). Для обчёта исходных данных использована программа ColonMap (разработчик С.П. Харитонов). В ряде случаев, для более детального анализа распределения мы использовали среднее расстояние до центров 5 ближайших территорий (NND<sub>5</sub>). Для выяснения групповой структуры поселения болотных сов на модельной площадке проанализирована агрегированность территориальных пар и распределение гнездовых группировок. Территории соседних пар попадали в одну группу, если расстояние между центрами их территорий было меньше или равно 1.3 км – дистанции, равной среднему показателю NND за весь период наблюдений.

Статистическую обработку производили в программе Statistica 6.0. Для сравнения степе-

ни влияния выбранных для анализа характеристик (тип биотопа, уровень антропогенной нагрузки) на вероятность заселения болотными совами того или иного участка использован метод линейной регрессии, в случае сравнения выборок с ненормальным распределением использовали непараметрический Mann-Whitney U-тест. При сравнении различий в обилии и видовом составе мелких млекопитающих на разных участках и при оценке сходства между наблюдаемым и ожидаемым распределениями применяли  $\chi^2$ -тест.

### Результаты и обсуждение

В Московской области болотная сова редкий вид, несомненно заслуживающий охраны (Волков и др., 1998, 2005). На модельной площадке она гнездится регулярно. Количество гнездящихся пар варьировало по годам и во многом зависело от обилия мышевидных грызунов (Волков и др., 2008, 2009), что характерно для этого вида и в других частях ареала (Village, 1987; Korpimäki, Norrdahl, 1991; Шепель, 1992). Забрасывание ранее обрабатываемых земель положительно повлияло на численность вида: за период наблюдений, несмотря на заметные межгодовые флуктуации, имело место ее достоверное увеличение ( $r = 0.72$ ,  $p = 0.028$ ). Сходные тенденции в динамике численности птиц-миофагов, гнездящихся в слабо обрабатываемых и забро-



**Рис. 1.** Реальная (□,  $n = 135$ ) и ожидаемая (■, распределение Пуассона) частота заселения квадратов болотными совами в 1996–2007 гг. (исключая 1998 и 2005 гг., когда не отмечено гнездящихся пар).

При статистической оценке достоверности различий между двумя распределениями 10 категорий были объединены в 5 (комбинации: 1+2, 3+4, 5+6, 7+8 и 9+10), различия достоверны:  $\chi^2 = 449$ ,  $p < 0.001$

**Fig. 1.** Observed (□,  $n = 135$ ) and expected (■, on basis of a Poisson pattern) occupancy of cells (500×500 m) by Short-eared Owl over a 10-years period in Apsariovo study area, Taldom district of Moscow Region, 1996–2007, excluding years without breeding owls: 1998 and 2005. The comparison of expected and observed frequencies was conducted after combining the 10 categories into 5 categories (territories occupied: 1+2, 3+4, 5+6, 7+8, and 9+10), differences of two distribution are significant:  $\chi^2 = 449$ ,  $p < 0.001$

шенных сельхозугодьях, в том числе и для болотной совы, отметил В.А. Коровин (2008) для Уральского региона.

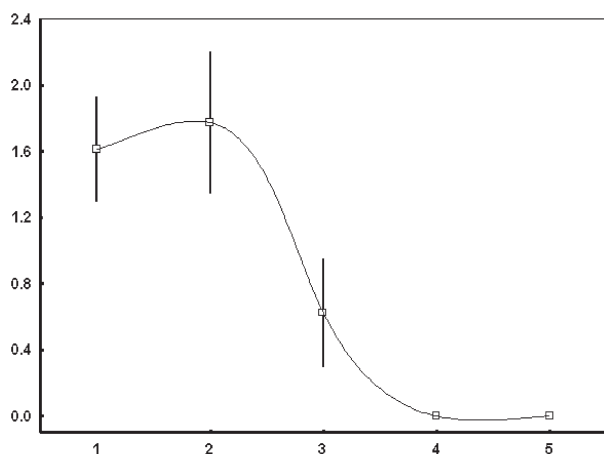
Численность болотной совы может возрастать в годы «суперпиков», как это наблюдалось в 2007 г., когда птицы появились во многих районах, где их давно уже не отмечали. На модельной площадке, на которой численность обычно ежегодно колеблется в пределах 3–23 территориальных пар, в 2007 г. их было 64. Местами гнёзда располагались плотными агрегациями, на расстоянии 100–300 м друг от друга.

**Регулярность заселения и структура местообитаний.** В 1996–2007 гг. из 217 квадратов 135 (62.2%) хотя бы однажды были заняты болотными совами. Из них почти половина – 60 (44.4%) – использовались только один раз, а 28 (20.7%) – в течение 3 и более лет. На рисунке 1 видно, что наблюдаемое распределение не случайно, а сравнение с теоретически ожидаемым распределением (по Пуассону) даёт высоко достоверное отличие ( $\chi^2 = 449$ ,  $p < 0.001$ ).

Представленность основных местообитаний в квадратах с различной регулярностью заселения совами значительно отличается (табл. 1). В квадратах, никогда не заселявшихся совами, пахотных земель достоверно больше, чем в квадратах, которые заселялись хотя бы один раз (Mann-Whitney U-test:  $z = 5.05$ ,  $p < 0.0001$ ), в них также выше обле-

сённость ( $z = 3.0$ ,  $p < 0.0001$ ) и уровень антропогенной нагрузки ( $z = 4.13$ ,  $p < 0.0001$ ). В квадратах, хотя бы однажды заселённых болотными совами, достоверно больше сенокосных лугов ( $z = -3.72$ ,  $p < 0.001$ ), в тоже время по сырым или заболоченным участкам (водно-болотным угодьям), а также пастбищам, отличий между заселёнными и незаселёнными квадратами не было обнаружено ( $p = 0.14$  и  $0.61$  соответственно).

В квадратах, использовавшихся болотными совами 3 и более раз, облесённых и закустаренных территорий заметно меньше как по сравнению с никогда не заселявшимися квадратами ( $r_s = 0.34$ ,  $p = 0.001$ ), так и с заселявшимися нерегулярно ( $r_s = 0.16$ ,  $p = 0.059$ ). Вероятность выбора квадрата зависит от преобладающего в нём биотопа. Она увеличивается при росте доли луговых местообитаний (сенокосных лугов, пастбищ, заброшенных угодий:  $r_s = 0.35$ ,  $p < 0.0001$ ) и сокращается при возрастании доли пашни ( $r_s = -0.42$ ,  $p < 0.0001$ ) и древесно-кустарниковых насаждений ( $r_s = -0.23$ ,  $p < 0.001$ ). Наличие небольших по площади зарослей кустарников и/или лесных фрагментов положительно влияет на вероятность выбора его птицами, однако при преобладании этого типа местообитаний в квадрате вероятность его заселения значительно сокращается (рис. 2). Доля пастбищ и водно-болотных угодий в квадрате не оказы-



**Рис. 2.** Регулярность заселения квадратов (ось Y, среднее  $\pm$  SD) болотной совой в зависимости от степени доминирования кустарниковых и лесных биотопов (ось X, 1 = 0–10%, 2 = 10–25%, 3 = 25–50%, 4 = 50–75%, 5 > 75%). Различия достоверны: Kruskal-Wallis test  $H_{(4,217)} = 31.4, p < 0.001$

**Fig. 2.** The influence of proportion of wooded areas (X-axis, on a 5-point scale: 1 = 0–10%, 2 = 10–25%, 3 = 25–50%, 4 = 50–75%, 5 > 75%) on regularity of cells (500×500 m) occupation by Short-eared Owl.

Differences are significant: Kruskal-Wallis test

$$H_{(4,217)} = 31.4, p < 0.001$$

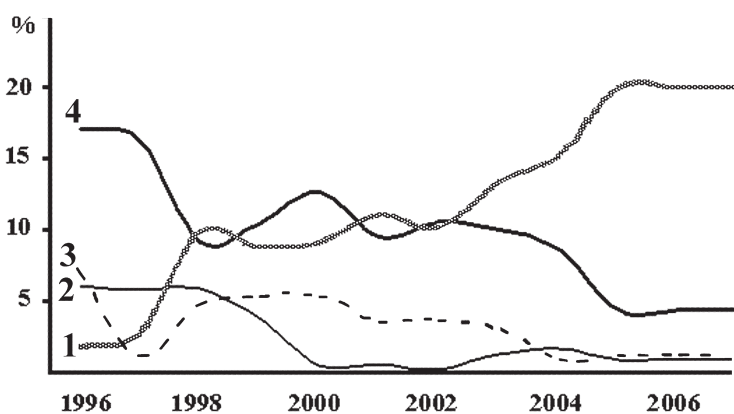
вает выраженного влияния на заселение его птицами ( $p = 0.123$  и  $0.513$ , соответственно).

**Изменения структуры сельхозугодий и их влияние на распределение сов.** Длительная история наблюдений за формой и интенсивностью хозяйственной деятельности на определённой территории позволяет с высокой долей достоверности оценить влияние происходящих изменений на численность и характер биотопического распределения птиц. Изменения структуры сельхозугодий в результате снижения пастбищных и сенокосных нагрузок в районе наших исследований (рис. 3) привели к смене характера и регуляр-

ности их использования многими видами луговых птиц (Свиридова и др., 2006, 2008).

Наиболее заметным изменением местообитаний в годы экономического кризиса было увеличение площадей, занятых заброшенными землями (рис. 3). Прекращение обработки земель способствовало увеличению площадей местообитаний, пригодных для гнездования болотных сов (заброшенных лугов и пастбищ, лугов с нерегулярным кошением), и сокращению гибели кладок и молодых птиц. Всё это привело к повышению гнездовой плотности и численности локальной группировки сов (табл. 2). Особенно ярко рост гнездовой плотности проявился на начальных стадиях забрасывания угодий, до того как растительный покров на необрабатываемых участках достиг высокой сомкнутости и плотности, а возобновление древесной растительности только намечилось. После 5–7 лет отсутствия пастбищной нагрузки и сенокосения значенные лугов как гнездовой станции для многих наземногнездящихся видов птиц сокращается, поскольку происходит постепенная монотипизация структуры травянистого покрова. Если раньше при разных формах эксплуатации сельхозугодий в урочище наблюдалась высокая мозаичность луговых местообитаний, сочетание сенокосных участков, пастбищ с разной степенью нарушенности травянистого покрова, заболоченных понижений, как правило не обкашиваемых, то на современном этапе участки бывших пастбищ и сенокосных лугов, которые не используются в сельхозобороте последние 8–10 лет, приобрели сходные характеристики по структуре растительности (высоте, сомкнутости, плотности травостоя).

Забрасывание сельхозугодий на отдельных участках отмечается так же во многих районах Западной, Южной и Центральной Европы, и, по мнению большинства авто-



**Рис. 3.** Изменения площадей основных местообитаний на территории Апсарёвского урочища в 1996–2007 гг. 1 – заброшенные угодья, 2 – пастбища, 3 – пашня, 4 – сенокосные луга

**Fig. 3.** The proportion of the main habitat within the Apsarevo study area in 1996–2007, 1 – abandonment lands, 2 – pastures, 3 – arable lands, 4 – haymaking grasslands

**Таблица 2. Влияние изменений площади основных биотопов на динамику численности болотных сов в Апсарёвском урочище, из анализа исключены годы, в которые численность птиц была менее 2 пар: 1998, 2005 и 2006 гг.**

**Table 2. The influence of habitat area change on number of territorial pairs of Short-eared Owl on the Apsarevo study area, 1996–2007, excluding years with owl numbers < 2 pairs: 1998, 2005, and 2006**

Параметры Parameters	r	p
Тренд численности в 1996–2007 гг. Trends in periods 1996–2007	0.72	0.028
Пашня Arable lands	– 0.44	0.234
Пастбища Pastures	– 0.33	0.392
Сенокосные луга Haymaking grasslands	– 0.75	0.021
Заброшенные угодья Abandonment lands	0.76	0.018

ров, приводит к сокращению разнообразия местообитаний и упрощению ландшафтной мозаичности (Bernaldez, 1991; Somodi et al., 2004; Sirami et al., 2006; Burnside et al., 2007; Pihlgren, 2007; Altimir et al., 2008), а вслед за этим — к смене флоры и фауны, а часто и к снижению видового разнообразия (Somodi et al., 2004; Pavlů et al., 2005). Это хорошо прослеживается на примере динамики населения и видового состава фауны птиц. По данным ряда авторов на поздних стадиях залежей оно значительно сокращается (Венгеров, 2005; Russo, 2006; Sirami et al., 2006), хотя на начальных стадиях наблюдается более высокое видовое богатство.

Выпас, регулярное сенокошение, выжигание травы негативно влияют на присутствие болотной совы, однако периодические воздействия этих факторов в целом является необходимым для поддержания оптимальных характеристик луговых местообитаний, необходимых для гнездования этого вида (Dechant et al., 1998).

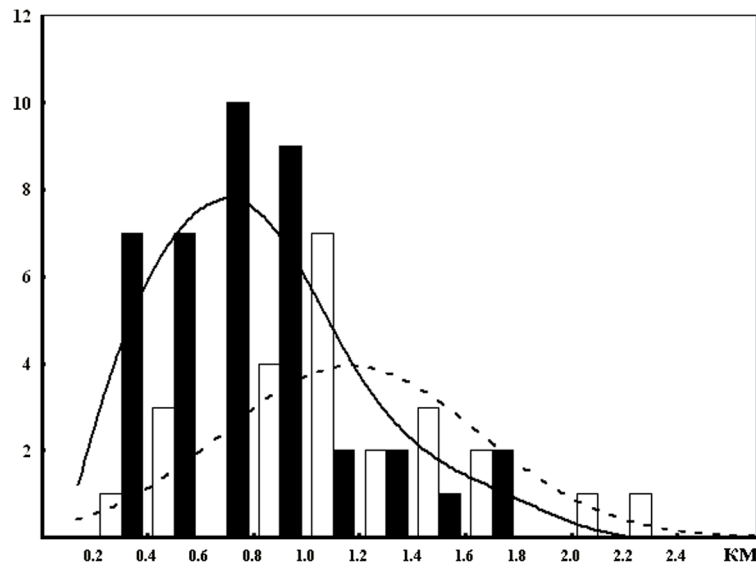
Помимо возрастания однородности травянистого покрова на вышедших из оборота сельскохозяйственных землях происходят изменения ряда других важных характеристик, определяющих привлекательность местообитаний для сов: микроклимата, видового состава и доступности мелких млекопитающих. На скашиваемых зарастающих лугах весной дольше задерживается снег, что приводит к застою воды и увеличению влажности почвы (Farley et al., 2005; Nosetto et al., 2007). Это значительно снижает привлекательность участков для большинства наземногнездящихся видов птиц.

Высокая и густая растительность препятствует успешной охоте хищных птиц: хотя население мелких млекопитающих здесь более стабильно и многочисленно, чем на обрабатываемых угодьях, доступность добычи на подобных участках снижается (Aschwand

et al., 2005; Askewa et al., 2007). Изменение структуры растительности приводит к смене видового состава мелких млекопитающих (Delattre et al., 1996, Pena et al., 2003, More, Gadal, 2006): предпочитаемая всеми миофагами и относительно легкодоступная обыкновенная полёвка (*Microtus arvalis*) замещается на высокотравных залежных лугах экономкой (*M. oeconomus*) и мышами (*Apodemus sylvaeus*).

В начальный период забрасывания сельскохозяйственных земель (1996–2001 гг.) увеличение площадей невыкашиваемых лугов привело к росту численности гнездящихся болотных сов на модельной площадке. Однако позже, в 2002–2007 гг., число птиц, занимавших участки на заброшенных сенокосах и пастбищах, сократилось, а плотность населения снизилась почти в 1.6 раза по сравнению с первой половиной периода наблюдений.

Во второй половине периода наблюдений (2002–2007 гг.) существенно изменилось также пространственное распределение территориальных пар болотных сов. Оставшиеся в хозяйственном использовании луга (в том числе и неежегодно выкашиваемые) стали более плотно заселяться птицами, в то время как на полностью брошенных угодьях совы селились разрежено. Это хорошо прослеживается при сравнении средних расстояний до центров 5 ближайших соседних территорий ( $NND_5$ , рис. 4). Если на скашиваемых лугах этот показатель составлял  $0.749 \pm 0.39$  км, то на заброшенных землях —  $1.16 \pm 0.49$  км (ANOVA:  $F = 13.8$ ,  $p < 0.001$ ). Более плотное размещение сов на скашиваемых лугах обусловлено, в том числе, значительным сокращением общей площади этого местообитания (рис. 3). Поскольку в 2002–2007 гг. болотные совы демонстрировали тенденцию к выбору сенокосных лугов, здесь наблюдалась более высокая плотность территориальных пар, и



**Рис. 4.** Распределение средних расстояний (ось X, км) до центров 5 ближайших территорий болотных сов на заброшенных (□, в среднем  $1.16 \pm 0.49$  км) и сенокосных лугах (■, в среднем  $0.75 \pm 0.39$  км) в 2002–2007 гг., различия достоверны: ANOVA:  $F = 13.8$ ,  $p < 0.001$

**Fig. 4.** NND to centers of 5 nearest breeding territories of Short-eared Owl (X-axis, km) on abandonment lands (□, average  $1.16 \pm 0.49$  km) and haymaking grasslands (including areas with not annually haymaking) (■, average  $0.75 \pm 0.39$  km), 2002–2007, differences of two distribution are significant: ANOVA:  $F = 13.8$ ,  $p < 0.001$

соответственно расстояния между соседними парами сократились.

На рисунке 5 показано изменение пространственного распределения территорий болотных сов на модельной площадке. Хорошо видно смещение птиц из района, где они регулярно гнездились с высокой плотностью в 1996–2001 гг. (рис. 5А), и формирование в 2002–2007 гг. двух новых участков с высокой локальной плотностью (рис. 5Б). Интересно, что оба новых участка сформировались именно на тех землях урочища, где в последние годы преимущественно сосредоточена хозяйственная деятельность: умеренное сенокосение (позднее и неежегодное), позднелетний выпас скота, поля озимых. При этом, в 2002–2007 гг. доля заброшенных земель на территории прежнего участка повышенной гнездовой плотности болотных сов, более чем в 3 раза превышала аналогичный показатель на месте двух новых участков. Сходные изменения обнаружены в биотопическом и пространственном распределении гнездовой группировки большого кроншнепа (*Numenius arquata*) на модельной площадке (Свиридова и др., 2008).

**Пространственная структура гнездовых поселений болотных сов.** При анализе распределения особей или пар в пространстве обычно выделяют три типа распределения – равномерное, случайное и групповое (Бигон и др., 1989; Харитонов, 2007). Образование агрегаций одна из форм освоения простран-

ства, оно характерно для многих высших животных, в том числе и птиц. При низкой плотности населения стоит ожидать случайного распределения, при высокой (перенаселённости) – равномерного (Панов, 1983; Чернов, 2008). Максимальная агрегированность, вероятно, проявляется при средних значениях плотности, близких к наивысшим показателям. Для оценки пространственного распределения болотных сов был использован индекс Кларка-Эванса (Clark, Evance, 1954; Харитонов, 2007).

Распределение территориальных пар болотных сов на модельной площадке меняется год от года (табл. 3). Значение коэффициента достоверно положительно связано с гнездовой плотностью ( $r_s = 0.83$ ,  $p < 0.001$ ). Неоднократно было показано, что результаты пространственного анализа сильно зависят от выбранного масштаба (Панов, 1983; Харитонов, 2007). Из таблицы 3 так же следует этот вывод. Если мы будем рассматривать распределение болотных сов по территории урочища без учёта распределения гнездопригодных местообитаний (т.е. на всю площадь модельной площадки), то в случаях низкой численности распределение будет случайным, а при средней и высокой – равномерным. Однако, взятая для анализа распределения сов площадь может быть сокращена за счет исключения территорий, не используемых птицами: участков, занятых лесом, кустарником, пашней и посёлками. При таком подходе получа-



ется, что тип распределения территориальных пар сов при высокой и средней их численности меняется практически во всех случаях, а при низкой численности распределение, как правило, остаётся прежним.

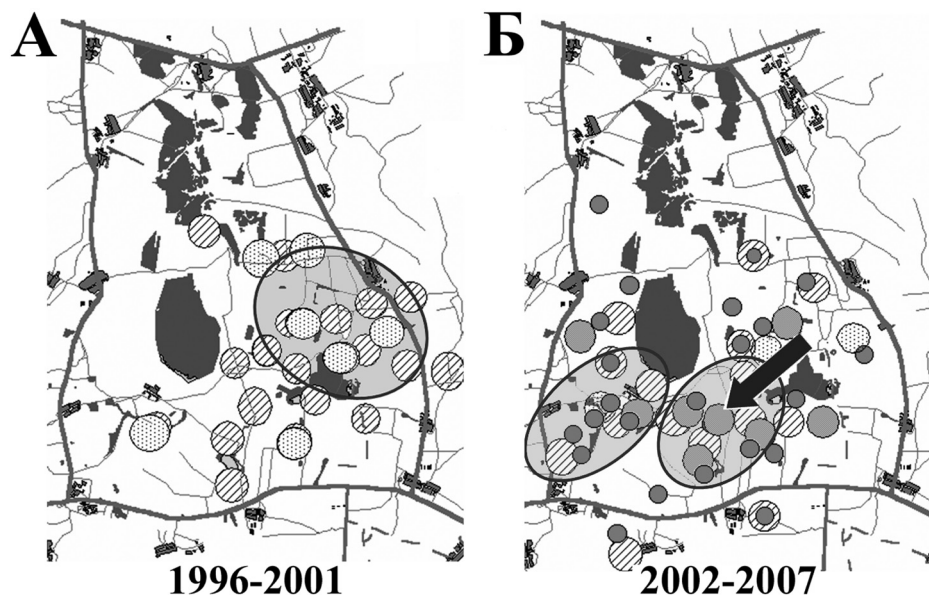
Распределение территориальные пары болотных сов на модельном участке меняется год от года (табл. 3). Значение коэффициента Кларка-Эванса (для гнездопригодных биотопов) достоверно положительно связано с плотностью размещения ( $r_s = 0.83$ ,  $p < 0.001$ ), а тип распределения достоверно зависит от плотности населения болотных сов ( $r_s = 0.89$ ,  $p < 0.001$ ).

Пространственное размещение территорий можно оценить также через расстояние до центра ближайшей соседней территории (NND). В период наблюдений NND варьировало в пределах от 540 до 2410 м (табл. 3) и отрицательно коррелировало с численностью территориальных пар на стационаре ( $r_s = -0.92$ ,  $p < 0.001$ , без учёта сезонов с численностью менее 2 пар).

В годы высокой и средней численности болотных сов распределение территориальных пар по модельному участку равномерное. По типу распределения можно предполагать, что гнездопригодные местообитания используются относительно полностью. Однако, учитывая полученный одинаковый тип распределения территориальных пар при

разной их численности, приходится констатировать, что коэффициент Кларка-Эванса не может дать исчерпывающей информации по деталям размещения. Для этого приходится дополнительно привлекать другие показатели, в частности NND. Дистанция до ближайшего соседа в годы с равномерным распределением территориальных пар варьировала от 0.54 до 1.44 км, т.е. насыщение местообитаний при одном и том же типе распределения может отличаться в 2 и более раз. При этом значение NND за все годы наблюдений оказалось независимым от типа распределения ( $r_s = 0.36$ ,  $p < 0.25$ ).

**Групповая структура локального поселения.** Даже для строго территориальных видов присутствие конспецифичных особей часто служит важным фактором при выборе той или иной территории для заселения (Панов, 1983; Seamans, Gutiérrez, 2007). Наличие уже занятых другими особями участков, вероятно, служит показателем гарантированного качества территории для ищущих гнездовой участок птиц, и может приводить к формированию своеобразных группировок из нескольких пар. Так, на нашей модельной площадке в годы с высоким обилием мышевидных грызунов и, соответственно, с высокой численностью сов, средний размер таких группировок возрастал, хотя число самих группировок оставалось сравнительно постоянным как при



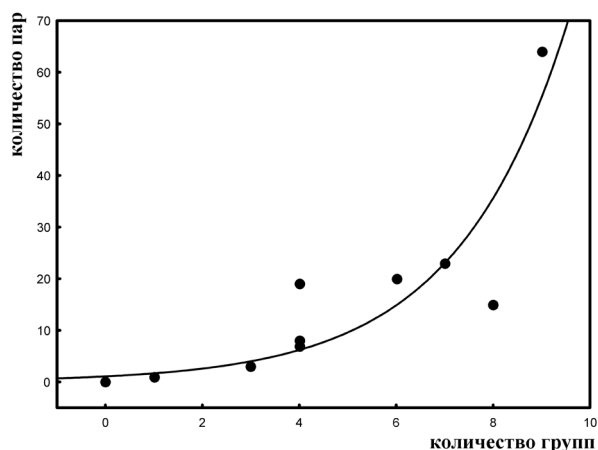
**Рис. 5.** Распределение территорий болотных сов в Апсарёвском урочище в разные периоды исследований. Стрелкой указано направление смещения участков с наиболее высокой плотностью гнездования. Территории сов в разные годы даны разной штриховкой. Участки с повышенной плотностью территориальных пар обведены сплошной линией

**Fig. 5.** The distribution of territories of Short-eared owls within the Apsarevo study area into different periods of the research. The arrow indicates the direction of position shift of the areas of high owl density (core of local settlement). Areas of high owl's density outline by solid black line. The owl territories in different years marked by diverse hatchings

**Таблица 3. Динамика численности и пространственного распределения болотной совы в Апсарёвском урочище в 1996–2007 гг.** NND — среднее расстояние до ближайшего соседа (км), R — коэффициент Кларка-Эванса: если R = 1 (или недостоверно отличается от 1) — распределение случайное, при R > 1 — равномерное, при R < 1 — групповое

**Table 3. Change in numbers and spatial distribution of Short-eared Owl in Aparsarevo study area, 1996–2007.** NND — nearest neighbor distance (km), R — Clark-Evance coefficient: if R = 1 distribution are random, if R > 1 — uniform, if R < 1 — clumped

Год Year	Численность сов Abundance of owls		Количество групп Groups number	Пространственное распределение Spatial distribution					
	количество пар pairs number	плотность, пар / км <sup>2</sup> density, pairs / km <sup>2</sup>		NND		по методу Кларка-Эванса by Clark-Evance methods			
				R	P	R	P		
1996	3	0.1	3	1.35	0.88	1.04	0.81	случайное random	случайное random
1997	7	0.23	4	1.44	0.13	1.34	< 0.01	случайное random	равномерное uniform
1998	—	—	—	—	—	—	—	—	—
1999	20	0.56	6	0.98	< 0.01	1.34	< 0.01	равномерное uniform	равномерное uniform
2000	19	0.48	4	0.94	< 0.01	1.45	< 0.01	равномерное uniform	равномерное uniform
2001	8	0.27	4	1.21	0.31	1.21	0.028	случайное random	равномерное uniform
2002	3	0.1	3	2.41	0.26	1.47	0.11	случайное random	случайное random
2003	15	0.47	8	0.98	0.49	1.09	< 0.01	случайное random	равномерное uniform
2004	23	0.64	7	0.97	< 0.01	1.41	< 0.01	равномерное uniform	равномерное uniform
2005	—	—	—	—	—	—	—	—	—
2006	1	0.1	1	—	—	—	—	случайное random	случайное random
2007	64	1.22	9	0.54	0.049	0.869	< 0.01	групповое clumped	равномерное uniform



**Рис. 6.** Изменение групповой структура локального поселения болотных сов в Апсарёвском урочище: зависимость количества групп (ось X) от численности гнездовых пар (ось Y). Зависимость достоверна:  $r_s = -0.803$ ,  $p < 0.001$

**Fig. 6.** Change the grouping structures of local settlement of Short-eared Owl within the Apsarevo study area: relationship of groups number (X-axis) vs. breeding pairs (Y-axis). Links are significant:  $r_s = -0.803$ ,  $p < 0.001$

высокой, так и при средней численности болотных сов (рис. 6). При низкой численности болотных сов, наблюдаемой в годы депрессии мелких млекопитающих, их пространственное распределение в пределах модельной площадки преимущественно случайное (с математической точки зрения, табл. 3). Вероятно, оно определяется в такие годы распределением немногочисленных «пятен» повышенной локальной численности мышевидных грызунов. Такие «пятна», судя по отловам, относительно небольшие по площади и распределены непредсказуемо, что препятствуют образованию групповых поселений сов.

**Влияние численности и распределения добычи на выбор местообитаний болотными совами.** Структура ландшафта и сочетание местообитаний оказывает существенное влияние на видовой состав и обилие мелких млекопитающих. Снижение интенсивности сельскохозяйственной нагрузки положительно отражается на населении или общей численности мышевидных грызунов и повышает привлекательность угодий для охоты пернатых хищников (Delattre et al., 1996; Huitu et al., 2003; Aschwanden et al., 2005; Moro, Gadal, 2006; Askewa et al., 2007; Heroldova et al., 2005, 2007). По данным чешских исследователей (Heroldova et al., 2005, табл. 4) после прекращения обработки земель происходит изменение структуры населения мышевидных грызунов, в частности смена видов-доминантов. В большинстве сельхозугодий доминантом бывает обыкновенная полёвка. На невыка-

шиваемых много лет и начавших зарастать древесно-кустарниковой растительностью территориях, возрастает обилие представителей родов *Apodemus*, *Clethrionomys* и землероек (Soricidae), тогда как обилие предпочитаемых птицами-миофагами серых полёвок рода *Microtus* резко сокращается (Delattre et al., 1996; Pena et al., 2003; Heroldova et al., 2005), а, доминировавшая на предыдущих стадиях сукцессии растительности заброшенных земель, обыкновенная полёвка переходит в разряд сначала субдоминантов, а затем – редких видов. На 10-летних заброшенных залежных лугах полёвки рода *Microtus* практически полностью исчезают (Moro, Gadal, 2006, табл. 4).

Наиболее стабильные кормовые условия для миофагов сохраняются на территориях, где существует позднелетнее (июль-август), либо нерегулярное (раз в 2–4 года) сенокосение (Askewa et al., 2007). Большинство полёвок рода *Microtus*, составляющих основу рациона подавляющего числа мелких и средних размеров пернатых хищников, зеленоядны, поэтому баланс между защитными свойствами биотопа и его кормностью для этой группы соблюдается при нерегулярном сенокосении, когда в местообитаниях поддерживается высокий запас именно вегетативных кормов. В местообитаниях с высокой продуктивностью зелёной биомассы (сенокосные луга, пастбища, посевы зерновых) среди мышевидных грызунов преобладают зеленоядные виды, такие как обыкновенная и пашенная (*Microtus agrestis*) полёвки. А в угодьях, богатых семенами (заброшенные луга, поздно скашиваемые сенокосы), преобладают семеноядные виды грызунов – полевые и лесные мыши, рыжая полёвка.

В отличие от интенсивно эксплуатируемых сельхозугодий, на заброшенных землях и зарастающих кустарником лугах численность мелких млекопитающих более стабильна (табл. 5, Heroldova et al., 2007). Как было показано в ряде работ, а также по результатам наших отловов (Moro, Gadal, 2006; Heroldova et al., 2005, 2007; Волков и др., 2009), именно такие территории отличаются большим видовым разнообразием и обилием потенциальных видов-жертв (табл. 6). Кроме того, на таких участках менее чем на пастбищах, посевах зерновых и люцерны, выражены сезонные изменения в структуре и общем обилии мелких млекопитающих (Heroldova et al., 2005, 2007). Результаты отловов мелких млекопитающих на территориях болотных сов и на незанятых ими участках в пределах модельной площадки достоверно показали (табл. 6), что при выборе этот вид птиц ориентируются на высокое видовое разнообразие и обилие потенциальных видов-жертв. По обоим этим параметрам охотничьи территории

**Таблица 4. Среднее обилие ( $\pm$  SD) и доминирование в населении (индекс Симпсона) некоторых видов мелких млекопитающих на разных стадиях зарастания угодий древесно-кустарниковой растительностью, по Moro, Gadal, 2006; Heroldova et al., 2005 с изменениями**

**Table 4. Mean ( $\pm$  SD) abundance and Simpson index of dominance of some species of small mammals across regeneration of habitats after abandonment of agricultural lands, by Moro, Gadal, 2006; Heroldova et al., 2005 with correction**

Виды Species	Стадии зарастания, лет Habitat age group, years		
	1–3	5–10	> 10
<i>Apodemus sylvaticus</i>	3.37 $\pm$ 4.44	15.03 $\pm$ 2.17	9.60 $\pm$ 2.47
<i>Clethrionomys glareolus</i>	0.13 $\pm$ 0.47	8.58 $\pm$ 4.07	1.67 $\pm$ 2.41
<i>Apodemus flavicollis</i>	–	0.26 $\pm$ 0.67	1.40 $\pm$ 1.31
<i>Microtus agrestis</i>	3.23 $\pm$ 5.79	0.26 $\pm$ 0.68	–
<i>Sorex araneus</i>	0.41 $\pm$ 0.78	2.35 $\pm$ 2.04	0.29 $\pm$ 0.71
Всего Total	7.15 $\pm$ 4.98	24.49 $\pm$ 6.20	12.31 $\pm$ 2.51

Индекс доминирования Симпсона Simpson index of dominance average/min–max		Обрабатываемые Cultivated	Заброшенные Abandonment
Первый доминант Dominant	[ <i>Microtus arvalis</i> ]	<u>0.165–0.963</u> 0.680	<u>0.319–0.647</u> 0.499
Субдоминант Subdominant	[ <i>Apodemus microps</i> ]	<u>0.006–0.75</u> 0.273	<u>0.290–0.621</u> 0.455
Другие виды сообщества Other species of small rodents		<u>0.023–0.083</u> 0.048	<u>0.017–0.063</u> 0.047
Сообщество грызунов в целом Small rodents community		<u>0.597–0.918</u> 0.783	<u>0.486–0.506</u> 0.494

сов отличаются от контрольных участков (по разнообразию: Mann-Whitney U-test:  $z = 2.25$ ,  $p < 0.03$ ; по обилию:  $\chi^2 = 17.81$ ,  $p < 0.001$ ) (Волков и др., 2009). Таким образом, для хищных птиц подобные местообитания должны теоретически быть предпочтительнее, поскольку ситуация с кормом здесь более предсказуема. Однако это справедливо только для начальных этапов забрасывания земель, поскольку позже структура растительности меняется настолько, что для пернатых хищников добыча становится просто недоступной.

В исследованиях по питанию и динамике численности болотной совы показана довольно жёсткая связь (функциональная реакция и агрегирующий эффект) с кормовой базой (Korpimäki, 1986, 1992; Village, 1987; Korpimäki, Norrdahl, 1991 и др.). В сравнении с другими видами хищных птиц, специализирующимися на мелких млекопитающих, для болотной совы свойственны некоторые особенности. Для большинства миофагов, населяющих открытые местообитания, ключевым видом-жертвой служит обыкновенная полёвка. Для болотной совы, этот вид имеет также очень высокое значение, но только в годы своей высокой численности. Так, по данным из Финляндии доля полёвок р. *Microtus* в питании ушастых сов в среднем за 11 лет составляла 72.3% (32.2–81.9%), а у болотных сов – 57.6% (3.8–90.6%) (Korpimäki, 1986, 1992; Korpimäki, Norrdahl, 1991). В годы пиков

численности этих полёвок их доля в питании болотных сов возрастала до 90%, а у ушастых – до 80%. При средних значениях обилия или при депрессии численности полёвок их участие в рационе болотных сов сокращалось до 41.5–71.1% и 3.8–29.1%, соответственно, тогда как у ушастой совы эта полёвка по-прежнему занимала основное место в рационе – 62.5–72.2% и 24–34%, соответственно.

На нашей площадке болотные совы практически не гнездились в годы низкой численности мелких млекопитающих, если депрессия совпадала у всех видов мышевидных грызунов. Более сложная картина была характерна для сезонов, когда динамика численности разных видов грызунов не совпадала, и обилие хотя бы одного вида было средним или высоким. В такой ситуации болотные совы могли гнездиться вполне успешно. Ушастая сова, напротив, приступала к гнездованию только при доступности обыкновенной полёвки, пропускающая сезоны с депрессией численности этого вида, даже при условии высокой численности других видов грызунов (Волков и др., 2009). Таким образом, у двух обычных видов сов, населяющих открытые ландшафты, существуют две разные стратегии реагирования на сходные условия: болотная сова ориентирована преимущественно на общее обилие потенциальных жертв, тогда как ушастая – исключительно на обилие (даже невысокое!) обыкновенной полёвки. С этой точки зрения ушастая

**Таблица 5. Сравнение разнообразия населения мелких млекопитающих в весенне-летний и осенне-зимний периоды в разных местообитаниях, по Heroldova et al., 2007 с изменениями**  
**Table 5. Comparison of diversity of community of small mammals in spring-summer and autumn-winter in different habitats, by Heroldova et al., 2007 with correction**

Биотопы Habitats	Число видов Number of species		Разнообразие (индекс Шеннона) Shannon index	
	весна-лето spring-summer	осень-зима autumn-winter	весна-лето spring-summer	осень-зима autumn-winter
Посевы зерновых Cereal	10	5	1.40	1.00
Люцерна Alfalfa	6	7	0.86	1.24
Полезацитные лесополосы Windbreaks	7	6	1.45	1.33
Заброшенные угодья Fallow land	8	8	1.61	1.50
Лес Forest	9	7	1.36	1.37

сова проявляет себя как узкий специалист, стратегия же болотной совы в выборе добычи ближе к стратегии видов-генералистов.

### Заключение

За период наблюдений заселение болотными совами разных квадратов модельной площадки достоверно отличалось от теоретически ожидаемого, т.е. их использование птицами было неслучайным. Некоторые из квадратов вообще ими не использовались. Регулярность заселения тех или иных участков (квадратов) в пределах площадки достоверно связана с доминированием конкретных местообитаний. Преобладание луговых биотопов и заброшенных земель (до момента их чрезмерного зарастания древесно-кустарниковой растительностью) положительно влияет на вероятность заселения участка болотными совами. Различия пропорций местообитаний между квадратами разного статуса (заселявшимися с разной частотой) действительно значительны, что не оставляет сомнений в большой роли состава и сочетания биотопов в квадрате на вероятность и регулярность его использования совами. Анализ других характеристик, в частности распределения потенциальной добычи и изменения структуры местообитаний в результате экономического спада в сельском хозяйстве (в первую очередь забрасывания земель), показал важность и этих параметров. Изменение общей структуры местообитаний могло влиять на болотных сов через снижение антропогенного пресса, минимального на заброшенных землях, а также за счет изменения состава, общего обилия и видового разнообразия потенциальных видов-жерт, численность и стабильность на-

селения которых на необрабатываемых землях возрастает. Вместе с тем, при многолетнем отсутствии сенокосения и пастбищной нагрузки структура растительности на заброшенных участках меняется настолько сильно (возрастает плотность и высота травянистого яруса, появляется кустарник), что начинает серьёзно препятствовать успешной охоте, и привлекательность для сов, соответственно, снижается, несмотря на высокое обилие на них добычи. Характер распределения территориальных пар болотных сов в двух наиболее важных для них местообитаниях — сенокосных лугах и заброшенных угодьях — изменился, особенно заметно в последние несколько лет. Таким образом, оптимальность местообитаний для болотных сов, определяется компромиссом между обилием потенциальной добычи и возможностью её успешного добывания. В последнее время на модельной площадке в Апсаревском урочище наблюдается смещение участков с высокой гнездовой плотностью сов из районов с полным отсутствием хозяйственной деятельности на участки, где она ещё сохранилась.

### Благодарности

Мы искренне признательны всем коллегам по работе, принимавшим участие в учётах сов и мелких млекопитающих, составившим нам приятную компанию и обеспечивавшим комфортную рабочую обстановку на стационаре Дмитровка.

Мы благодарим С.П. Харитонову за помощь в обработке данных и возможность использовать компьютерную программу, разработанную им для анализа пространственного распределения гнездовых поселений (ColonMap).

Таблица 6. Сравнение обилия, видового состава и разнообразия мелких млекопитающих на территории модельной площадки, охотничьих территориях болотных и ушастых сов, по Волков и др., 2009 с изменениями

Table 6. Abundance, species composition and diversity of small mammals community in study area, hunting areas of Short-eared and Long-eared Owls, by Волков и др., 2009 with correction

Год Year	Суммарное обилие Abundance			Количество видов Species number			Видовое разнообразие, H Shannon index		
	стационар в целом study area	<i>Asio flammeus</i>	<i>Asio otus</i>	стационар в целом study area	<i>Asio flammeus</i>	<i>Asio otus</i>	стационар в целом study area	<i>Asio flammeus</i>	<i>Asio otus</i>
2003	8.34	13.83	8.21	8	6	4	1.42	1.18	1.09
2004	15.7	21.90	7.53	9	6	5	1.57	1.19	1.31
2005	0.25	–	–	3	–	–	1.03	–	–
2006	2.70	7.75	3.63	6	5	4	1.32	1.30	1.01
2007	17.32	23.19	22.5	6	6	3	1.38	1.39	0.42

## ЛИТЕРАТУРА

- Венгеров П.Д. 2005. Птицы и малоиспользуемые сельскохозяйственные земли Воронежской области (перспективы восстановления степной авифауны). — Воронеж: 152 с.
- Волков С.В., Гринченко О.С., Свиридова Т.В., Смирнова Е.В., Коновалова Т.В. 1998. Современное распространение и численность болотной совы, бородатой и длиннохвостой неясытей в Московской области. — Орнитология, 28: 92–99.
- Волков С.В., Свиридова Т.В. 2003. Пространственное и биотопическое распределение болотной совы в агроландшафте Северного Подмосковья. — Мат-лы IV конф. по хищным птицам Северной Евразии. Пенза: 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: Мат-лы V международ. конф. по хищным птицам Северной Евразии. Иваново: 76–78.
- Волков С.В., Шариков А.В., Басова В.Б., Гринченко О.С. 2009. Влияние обилия мелких млекопитающих на выбор местообитаний и динамику численности ушастой (*Asio otus*) и болотной (*Asio flummeus*) сов. — Зоол. журн., 88: 1248–1257.
- 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 (ред. С.В. Волков, В.В. Морозов, А.В. Шариков). М.: 163–186.
- Голованова Э.Н. 1975. Птицы и сельское хозяйство. — Л.: 168 с.
- Дементьев Г.П. 1951. Болотная сова. — Птицы Советского Союза. Т. 1. М.-Л.: 383–389.
- Коровин В.А. 2004. Птицы в агроландшафтах Урала. — Екатеринбург: 504 с.
- Коровин В.А. 2008. Динамика численности хищных птиц миофагов в степном Зауралье на фоне спада сельскохозяйственного производства. — Изучение и охрана хищных птиц Северной Евразии: Мат-лы V международ. конф. по хищным птицам Северной Евразии. Иваново: 105–106.
- Панов Е.Н. Поведение животных и этологическая структура популяции. — М.: 424 с.
- Приедниекс Я., Куресоо А., Курлавичюс П. 1986. Рекомендации к орнитологическому мониторингу в Прибалтике. — Рига: 66 с.
- Птушенко Е.С., Иноземцев А.А. 1968. Биология и хозяйственное значение птиц Московской области и сопредельных территорий. — М.: 462 с.
- Свиридова Т.В. 2003. Изучение истории природопользования — важный инструмент мониторинга и сохранения ключевых орнитологических территорий (на примере сельскохозяйственных земель Московской области). — Ключевые ор-

- нитологические территории России. Инф. бюлл. №18, СОПР: 24–27.
- Свиридова Т.В., Волков С.В., Гринченко О.С., Зубакин В.А., Конторщиков В.В., Коновалова Т.В., Кольцов Д.Б. 2006. Влияние интенсивности сельскохозяйственной деятельности на птиц агроландшафтов северного Подмосковья. — Развитие современной орнитологии в Северной Евразии. Труды XII международн. орнитол. конф. Ставрополь: 371–398.
- Свиридова Т.В., Волков С.В., Кольцов Д.Б., Коновалова Т.В., Зубакин В.А. 2008. Динамика пространственного распределения, численности и успеха гнездования большого кроншнепа на севере Подмосковья под влиянием антропогенных факторов и погоды. — Бюлл. Моск. об-ва испытателей природы. Отд. биол., 113 (1): 12–20.
- Харитонов С.П. 2007. Изучение пространственного распределения гнезд в колонии. — Методы и теоретические аспекты исследования морских птиц. Ростов-на-Дону: 83–104.
- Шепель А.И. 1992. Хищные птицы и совы Пермского Прикамья. — Иркутск: 296 с.
- Altimir N., Soy-Massoni E., Garcia-Pausas J., Sebastià M-T. 2008. Land-use change in the Pyrenees: effect of abandonment on the C and N distribution of mountain grasslands. — Geophysical Research Abstracts, 10: EGU2008-A-08205.
- Amar A., Redpath S.M. 2005. Habitat use by Hen Harriers *Circus cyaneus* on Orkney: implications of land-use change for this declining population. — Ibis, 147: 37–47.
- Arroyo B., García J.T., Bretagnolle V. 2002. Conservation of Montagu's Harrier *Circus pygargus* in agricultural areas. — Anim. Conserv., 5: 283–290.
- Arlt D. 2007. Habitat selection: demography and individual decisions. — Doctoral thesis, Swedish University of Agricultural Sciences. Uppsala: 17 p.
- Aschwanden J., Birrer S., Jenni L. 2005. Are ecological compensation areas attractive hunting sites for common kestrels (*Falco tinnunculus*) and long-eared owls (*Asio otus*)? — J. Ornithol., 146: 279–286.
- Aschwanden J., Holzgang O., Jenni L. 2007. Importance of ecological compensation areas for small mammals in intensively farmed areas. — Wildl. Biol., 13: 150–158.
- Askewa N.P., Searle J.B., Moore N.P. 2007. Agri-environment schemes and foraging of barn owls *Tyto alba*. — Agriculture, Ecosystems and Environment, 118: 109–114.
- Bernaldez F.G. 1991. Ecological consequences of the abandonment of traditional land use systems in central Spain. — Options Méditerranéennes. Série Séminaires, 15: 23–29.
- Birds in Europe: population estimates, trends and conservation status. 2004. — BirdLife Conservation Series, № 12, Cambridge: 374 p.
- Burnside N.G., Joyce Ch.B., Puurmann E., Scott D.M. 2007. Use of vegetation classification and plant indicators to assess grazing abandonment in Estonian coastal wetlands. — J. Veget. Sci., 18 (5): 645–654.
- Clark R.J. 1975. A field study of the Short-eared Owl, *Asio flammeus* (Pontoppidan), in North America. — Wildlife Monographs, 47: 67 p.
- Clark P., Evans F. 1954. Distance to nearest neighbour as a measure of spatial relationships in population. — Ecology, 35 (4): 445–453.
- Corominas I.T. 2004. Distribution, population dynamics and habitat selection of small mammals in Mediterranean environments: the role of climate, vegetation structure, and predation risk. — Doctoral thesis, Departament de Biologia Animal of Barcelona Univ. Barcelona: 178 p.
- Cramp S. (ed.). 1985. The Birds of the Western Palearctic. Vol. 4. Oxford: 787 p.
- Dalbeck L., Heg D. 2006. Reproductive success of a reintroduced population of Eagle Owls *Bubo bubo* in relation to habitat characteristics in the Eifel, Germany. — Ardea, 94 (1): 3–21.
- Dechant J.A., Sondreal M.L., Johnson D.H., Igl L.D., Goldade C.M., Nenneman M.P., Euliss B.R. 1998 (revised 2003). Effects of management practices on grassland birds: Short-eared Owl. — Northern Prairie Wildlife Research Center, Jamestown, ND: 10 p.
- De la Pena N.M., Butet A., Delettre Y., Paillet G., Morant P., Le Du L., Burel F. 2003. Response of small mammals community to changes in western French agricultural landscapes. — Landscape Ecology, 18: 265–278.
- 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, 11 (5): 279–288.
- Donald P.F., Green R.E., Heath M.F. 2001. Agricultural intensification and the collapse of Europe's farmland bird

- populations. — Proc. Royal Soc. London, Ser. B, 268: 25–29.
- Donald P.F., Pisano G., Rayment M.D., Pain D.J. 2002. The common agricultural policy, EU enlargement and the conservation of Europe's farmland birds. — *Agricultural, Ecosystems and Environment*, 89 (3): 167–182.
- Ecke F., Löfrgen O., Sörlin D. 2002. Population dynamics of small mammals in relation to forest age and structural habitat factors in northern Sweden. — *J. Appl. Ecol.*, 39: 781–792.
- Farley K.A., Jobbagy E.G., Jackson R.B. 2005. Effects of afforestation on water yield: a global synthesis with implications for policy. — *Global Change Biology*, 11: 1565–1576.
- Fuller R.J., Gregory R.D., Gibbons D.W., Marchant J.H., Wilson J.D., Baillie S.R., Carter N. 1995. Population declines and range contractions among lowland farmland birds in Britain. — *Conserv. Biology*, 9: 1425–1441.
- Hakkarainen H., Mykrä S., Kurki S., Korpimäki E., Nikula A., Koivunen V. 2003. Habitat composition as a determinant of reproductive success of Tengmalm's owls under fluctuating food conditions. — *Oikos*, 100: 162–171.
- Heroldová M., Bryja J., Zejda J., Tkadlec E. 2007. Structure and diversity of small mammal communities in agriculture landscape. — *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 120 (2-4): 206–210.
- Heroldová M., Jánova E., Bryja J., Tkadlec E. 2005. Set-aside plots – source of small mammal pests? — *Folia Zool.*, 54 (4): 337–350.
- Huitu O., Norrdahl K., Korpimäki E. 2003. Landscape effects on temporal and spatial properties of vole population fluctuations. — *Oecologia*, 135: 209–220.
- Jonson M.D., Horn Ch.M. 2008. Effects of rotational grazing on rodents and raptors in a coastal grasslands. — *Western North Amer. Naturalist*, 68 (4): 444–452.
- 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*, 149: 575–586.
- Korpimäki E. 1988. Effects of territory quality on occupancy, breeding performance and breeding dispersal in Tengmalm's Owl. — *J. Anim. Ecol.*, 57: 97–108.
- Korpimäki E. 1992. Population dynamics of Fenoscandian owls in relation to wintering condition and between-year fluctuations of food. — The ecology and conservation of European owls. Peterborough: 1–10.
- Korpimäki E., Norrdahl K. 1991. Numerical and functional responses of Kestrels, Short-eared Owls, and Long-eared Owls to vole densities. — *Ecology*, 72: 814–826.
- Limiñana R., Soutullo A., Urios V., Surroca M. 2006 a. Vegetation height selection in Montagu's Harriers *Circus pygargus* breeding in a natural habitat. — *Ardea*, 94 (2): 280–284.
- Limiñana R., Surroca M., Miralles S., Urios V., Jiménez J. 2006 b. Population trend and breeding biology of Montagu's Harrier *Circus pygargus* in a natural vegetation site in Northeast Spain. — *Bird Study*, 53: 126–131.
- Lõhmus A. 2003. Do Ural owls (*Strix uralensis*) suffer from the lack of nest sites in managed forests? — *Biol. Conserv.*, 110: 1–9.
- Martin T.E. 1988. On the advantage of being different: nest predation and the coexistence of bird species. — *Proc. Nat. Acad. Sci.*, 85: 2196–2199.
- Martin T.E. 1998. Are microhabitat preferences of coexisting species under selection and adaptive? — *Ecology*, 79 (2): 656–670.
- Mikkola H. 1983. Owls of Europe. — London: 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. — *Biodivers. Conserv.*, 16 (12): 3543–3557.
- Newton I. 2004. The recent declines of farmland bird populations in Britain: an appraisal of casual factors and conservation actions. — *Ibis*, 146: 579–600.
- Norris K., Pain D.J. (Eds). 2002. *Conserving bird biodiversity: General Principles and their Application*. — Cambridge: 352 p.
- Nosetto M.D., Jobbagy E.G., Toth T., Di Bella C.M. 2007. The effects of tree establishment on water and salt dynamics in naturally salt-affected grasslands. — *Oecologia*, 152: 695–705.
- Ortego J. 2007. Consequences of Eagle Owl nest-site habitat preference for breeding performance and territory stability. — *Ornis Fennica*, 84: 78–90.
- Pain D.J., Pienkowski M.W. 1997. *Farming and Birds in Europe: The Common Agricultural Policy and Its Implications for Bird Conservation*. — Acad. Press, San Diego: xvi + 436 p.
- Pavlů V., Hejčman M., Pavlů L., Gaisler J., Nežerková P., Guerovich Andaluz M. 2005. Vegetation changes after cessation



- of grazing management in the Jizerské Mountains (Czech Republic). — *Ann. Bot. Fennici*, 42: 343–349.
- Penteriani V., Gallardo M., Roche P. 2002. Landscape structure and food supply affect eagle owl (*Bubo bubo*) density and breeding performance: a case of intra-population heterogeneity. — *J. Zool. (London)*, 257: 365–372.
- Penteriani V., Gallardo M., Roche P., Cazassus H. 2001. Effects of landscape spatial structure and composition on the settlement of the Eagle Owl *Bubo bubo* in a Mediterranean habitat. — *Ardea*, 89 (2): 331–340.
- Pihlgren A. 2007. Small-scale structures and grazing intensity in semi-natural pastures – effects on plants and insects. — Doctor's dissertation. Swedish University of Agricultural Sciences. Uppsala: 20 p.
- 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*, 148: 133–145.
- Russo D. 2006. Effects of land abandonment on animal species in Europe: conservation and management implication. — Doctor's dissertation. Laboratorio di Ecologia Applicata, Dipartimento Ar.Bo.Pa.Ve. Portici (Napoli), Italy. 52 p.
- Seamans M.E., Gutiérrez R.J. 2007. Habitat selection in a changing environment: the relationship between habitat alteration and Spotted Owl territory occupancy and breeding dispersal. — *Condor*, 109: 566–576.
- Sergio F., Newton I. 2003. Occupancy as a measure of territory quality. — *J. Anim. Ecol.*, 72: 857–865.
- Sergio F., Caro T., Brown D., Clucas B., Hunter J., Ketchum J., McHugh K., Hiraldo F. 2008. Top Predators as Conservation Tools: Ecological Rationale, Assumptions, and Efficacy. — *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 39: 1–19.
- Sirami C., Brotons L., Martin J.-L. 2006. Vegetation and songbird response to land abandonment: from landscape to census plot. — *Diversity and Distributions*, 13 (1): 42–52.
- Somodi I., Virágh K., Aszalós R. 2004. The effect of the abandonment of grazing on the mosaic of vegetation patches in a temperate grassland area in Hungary. — *Ecological Complexity*, 1 (2): 177–189.
- 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*, 117: 108–118.
- Tucker G.M., Evans M.I. 1997. Habitat for Birds in Europe. A Conservation Strategy for the Wider Environment. — *BirdLife Conservation Series No. 6*. BirdLife International, Cambridge: 464 p.
- Thomson R.L. 2006. Breeding habitat selection and its consequences in boreal passerines. Using the spatial dispersion of predators and heterospecifics as a source of information. — Academic Dissertation, Acta Univ. Oulu. A 456: 51 p.
- Village A. 1987. Numbers, territory-size and turnover of short-eared Owl *Asio flammeus* in relation to vole abundance. — *Ornis Scand.*, 18: 198–204.
- Ward J.P., Gutierrez R.J., 1998 Habitat selection by northern Spotted owls: the consequence of prey selection and distribution. — *Condor*, 100: 79–92.