

# Raptor Research

## ИЗУЧЕНИЕ ПЕРНАТЫХ ХИЩНИКОВ

*Role of Relations Predator-prey in Spatial Distribution and Population Trends of the Golden Eagle and its Main Prey Species in Forest-bog Landscapes of the N. Novgorod Transvolga Region, Russia*

**РОЛЬ ОТНОШЕНИЙ ХИЩНИК-ЖЕРТВА В ПРОСТРАНСТВЕННОМ РАСПРЕДЕЛЕНИИ И ДИНАМИКЕ ПОПУЛЯЦИИ БЕРКУТА И ЕГО ОСНОВНЫХ ЖЕРТВ В УСЛОВИЯХ ЛЕСО-БОЛОТНЫХ ЛАНДШАФТОВ НИЖЕГОРОДСКОГО ЗАВОЛЖЬЯ, РОССИЯ**

*Karyakin I.V. (Center of Field Studies, N. Novgorod, Russia)*

Карякин И.В. (Центр полевых исследований, Н. Новгород, Россия)

**Контакт:**

Игорь Карякин  
Центр полевых  
исследований  
603000 Россия  
Нижний Новгород  
ул. Короленко, 17а-17  
тел.: +7 831 433 38 47  
ikar\_research@mail.ru

**Contact:**

Igor Karyakin  
Center of Field Studies  
Korolenko str., 17a-17  
Nizhniy Novgorod  
Russia 603000  
tel.: +7 831 433 38 47  
ikar\_research@mail.ru

**Абстракт**

В статье анализируются результаты, полученные методом пространственного анализа на примере комплекса видов крупных хищников, таких как беркут (*Aquila chrysaetos*) и рысь (*Lynx lynx*), и их жертв, таких как заяц-беляк (*Lepus timidus*) и куриные птицы, в Керженском заповеднике. Сделаны выводы о том, что беркут и рысь оказывают очень сильный пресс на виды-жертвы, вплоть до полного выбора ресурса, но на крайне ограниченной экотонной территории. Виды-жертвы переживают депрессии в изолятах на территориях, субоптимальных для охоты и размножения крупных хищников. Эти изоляты находятся за пределами индивидуальных участков крупных хищников и являются рефугиумами для восстановления популяций.

**Ключевые слова:** хищные птицы, пернатые хищники, беркут, *Aquila chrysaetos*, хищнический пресс, модель хищник-жертва, пространственный анализ.

**Abstract**

The results of the analysis of spatial distribution of large predator species, such as the Golden Eagle (*Aquila chrysaetos*) and the Lynx (*Lynx lynx*), and their preys, such as the blue hare (*Lepus timidus*) and grouses, in the Kerzhenskiy State Nature Reserve has been discussed in the article. It has been concluded, that the Golden Eagle and Lynx have a profound predatory pressure on prey species, down to their full extinction, but on the limited ecotone territory. Prey species survive during the decreasing in numbers in isolated territories that are suboptimal for hunting and breeding of large predators. Such territories are located outside the individual sites of large predators and are refugiums for the population recovering.

**Keywords:** birds of prey, raptors, Golden Eagle, *Aquila chrysaetos*, predation effect, predator-prey model, spatial analysis.

**Введение**

Будучи крупным хищником, беркут (*Aquila chrysaetos*) занимает верхние позиции в трофических цепях. В лесо-болотных ландшафтах Нижегородского Заволжья он наряду с рысью (*Lynx lynx*) является основным хищником, влияющим на такие виды жертв, как заяц-беляк (*Lepus timidus*), глухарь (*Tetrao urogallus*), тетерев (*Tetrao tetrix*) и рябчик (*Tetrastes bonasia*). Как оценить результат хищнического пресса беркута и рыси на зайца и куриных на некоторой конкретной территории? Такой вопрос встал в рамках работы по инвентаризации биоты и созданию ГИС биосферного резервата «Нижегородское Заволжье» (Нижегородская область, Россия). В данной статье предпринята попытка визуализировать хищнический пресс беркута и рыси

**Introduction**

Being a large predator, the Golden Eagle (*Aquila chrysaetos*) takes the top in the trophic pyramid. In forest-bog landscapes of the N. Novgorod Transvolga region it alongside with the Lynx (*Lynx lynx*) is the main predator impacting on such prey species, as the Blue Hare (*Lepus timidus*), Capercaille (*Tetrao urogallus*), Black Grouse (*Tetrao tetrix*) and Hazel Grouse (*Tetrastes bonasia*).

This article is an attempt to visualize the predatory impact of the Golden Eagle and Lynx on hares and grouses in the Kerzhen-skiy State Nature Reserve (fig. 1) to predict further changes in breeding groups of the Golden Eagle and to estimate its role in fluctuation in numbers of prey species.

For last 25–30 years, significant experience of the description and modeling the



Беркут (*Aquila chrysaetos*). Фото С. Бакки.

*Golden Eagle* (*Aquila chrysaetos*).

Photo by S. Bakka.

на основных представителей охотниче-промышленной фауны в Керженском заповеднике (рис. 1), спрогнозировать дальнейшую динамику гнездовой группировки беркута и оценить роль беркута в изменении численности этих хозяйствственно-важных видов животных.

В последние 25–30 лет в мире накоплен значительный опыт формализованного описания и моделирования динамики популяций (метапопуляций) с эксплицитным представлением

пространства (SEPM – Spatially Explicit Population Models) и популяций, существующих в гетерогенной мозаичной разномасштабной среде (Baguette, 2005; Dunning et al., 2006). С развитием геоинформационных технологий (ГИС) подобный анализ значительно упростился. Однако, до сих пор этот подход мало используется для описания систем из нескольких взаимодействующих популяций, в частности системы хищник-жертва (Kliskey et al., 2000; Schneider, 2001; Garvie, Golinski, in press).

В анализируемом здесь случае в качестве основного описываемого вида-хищника выбран беркут, в качестве сопутствующего вида – рысь. В выбранной модельной группе хищники, имеющие разную стратегию и способы кормодобычи, специализируются на одних и тех же видах (куриные птицы и заяц-беляк), причём заяц составляет до 70–80% рациона обоих видов хищников на данной территории (С.В. Бакка, Л.М. Новикова, личное

population changes in the world (for example, Spatially Explicit Population Models – SEPM) has been accumulated (Baguette, 2005; Dunning et al., 2006). Under conditions of development of GIS software this analysis has been considerably simplified. However till now this approach is a little used for the description of the system consisted of several associated populations, in particular the predator-prey system (Kliskey et al., 2000; Schneider, 2001; Garvie, Golinski, in press).

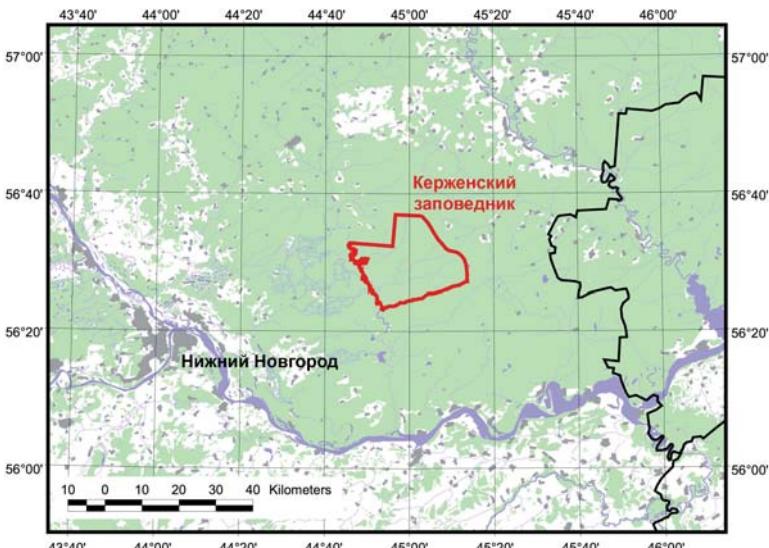
In the case under consideration the Golden Eagle was recognized as the main predator species, and the Lynx – as an attendant species. In the analyzed model group the predators having different strategy and hunting techniques, specialize on the same prey species (grouses and the Blue Hare), and a hare makes up to 70–80% of a diet of both predator species.

## Methods

As a basis for the analysis vector maps of vegetation have been used. Data of winter routing accounts (for the Lynx, Blue Hare and grouses), transect accounts in the autumn and in the spring (for grouses) and all-seasonal routing accounts of the birds of prey (Golden Eagle) up to 2007 have been taken from the Nature Annals of the Kerzhenskiy Nature Reserve, reports of the Department of Protection and Rational Use of Hunting Resources of the Ministry of Agriculture of the Nizhniy Novgorod district and the N. Novgorod branch of the Russian Bird Conservation Union. The database on all registration of the species stated above was integrated in ArcView 3.2a ESRI where point vector themes for every species have been created (Novikova, Karyakin, 2008). On the basis of points themes of species distributions with use of extension Spatial Analyst 2.0a by the Kernel method the maps of density of prey species (fig. 2) and the final map of density of all prey species in GRID format were generated. According with a total number of registrations of a lone individuals and litters per year the map of distribution of individual sites of the Lynx was generated with use of the module Animal Movement 2.0. For definition of the scheme of distribution of breeding territories of the Golden Eagle the method of repeating polygons over an area of possible breeding of the species was used. The area of polygons of breeding territories was determined by the average nearest neighbor distance, and the area of possible breeding

Рис. 1. Район исследований.

Fig. 1. Surveyed area.



сообщение; данные автора). В то же время, виды жертв имеют разную биотопическую приуроченность, флюктуации их численности асинхронны. Это позволяет при выявлении тех или иных закономерностей в пространственном распределении интерпретировать их в терминах взаимодействия между видами в пределах модельной группы.

### Методика

В качестве основы для анализа были использованы тематические векторные слои, в том числе план лесонасаждений территории заповедника 1989 г. и карта основных типов растительности, подготовленная в результате классификации космических снимков Landsat 7 ETM+ 1999–2001 гг. Материалы зимних маршрутных учётов (для рыси, зайца-беляка и куриных), учётов на трансектах осенью и весной (для куриных) и всесезонных маршрутных учётов хищных птиц (беркут), до 2007 г. включительно, были взяты из Летописи природы Керженского заповедника, материалов охотуправления Минсельхоза Нижегородской области и Нижегородского отделения Союза охраны птиц России и обработаны следующим образом. База данных всей совокупности регистраций видов интегрирована в ArcView 3.2a ESRI, где по каждому виду созданы точечные векторные темы (Новикова, Карякин, 2008). На основе точечных тем распределения видов с помощью модуля Spatial Analyst 2.0a методом Kernel в формате GRID построены карты плотности видов-жертв (рис. 2) и итоговая карта плотности всех видов-жертв. Карта распределения индивидуальных участков рыси построена по совокупности регистраций одиночных особей и выводков в год с помощью модуля Animal Movement 2.0. Для определения схемы распределения гнездовых участков беркута использован метод построения симметричных полигонов заданной площади внутри контура области возможного гнездования вида. Площадь полигонов гнездовых участков определялась исходя из среднего расстояния между гнёздами соседствующих пар, а область возможного обитания выделена на основании параметров распределения известных гнёзд по отношению к тем или иным выделам карты растительности (Карякин и др., 2006).

В обработке данных применяли модуль Spatial Statistic и программы Statistica 6.0 и Microsoft Office Excel 2003.



Заяц-беляк (*Lepus timidus*). Фото С. Бакки.

*Blue Hare (Lepus timidus). Photo S. Bakka.*

was selected in accordance with parameters of distribution of known nests with respect to formations of the map of vegetation (Karyakin et al., 2006).

For data processing the module Spatial Statistic and programs Statistica 6.0 and Microsoft Office Excel 2003 were applied.

### Results of research

The Kerzhenskiy Nature Reserve is located at the left side of the Kerzhenets river in the western part of the Kamsko-Bakaldinskie wetlands (fig. 1).

In 1998–2002, only a breeding territory of the Golden Eagle was known and once more was projected in the territory of the Kerzhenskiy Nature Reserve (Kurochkin, Korshunov, 2002). In 2002–2004, during a peak of number of the hare on a background of realization of actions on the installing of artificial nests the number of the Golden Eagle's breeding territories has increased. Now there are seven territories of Golden Eagles covering the territory of the Reserve. The developed structure of the Golden Eagle breeding group at the territory of the Kerzhenskiy Reserve now remains without any changes, the breeding success changes only.

The Lynx in different years in the Kerzhenskiy Reserve is registered on 4–5 sites, on 2–3 sites – females with litters.

Comparing the account data and the generated maps of distribution for each grouse species in different years and seasons the sufficiently high spatial and time dynamics has been revealed. The number of grouses fluctuated, changing more than in 10 times since 1993 to 2006. Numbers of the main preys (Hare and Black Grouse), as well as

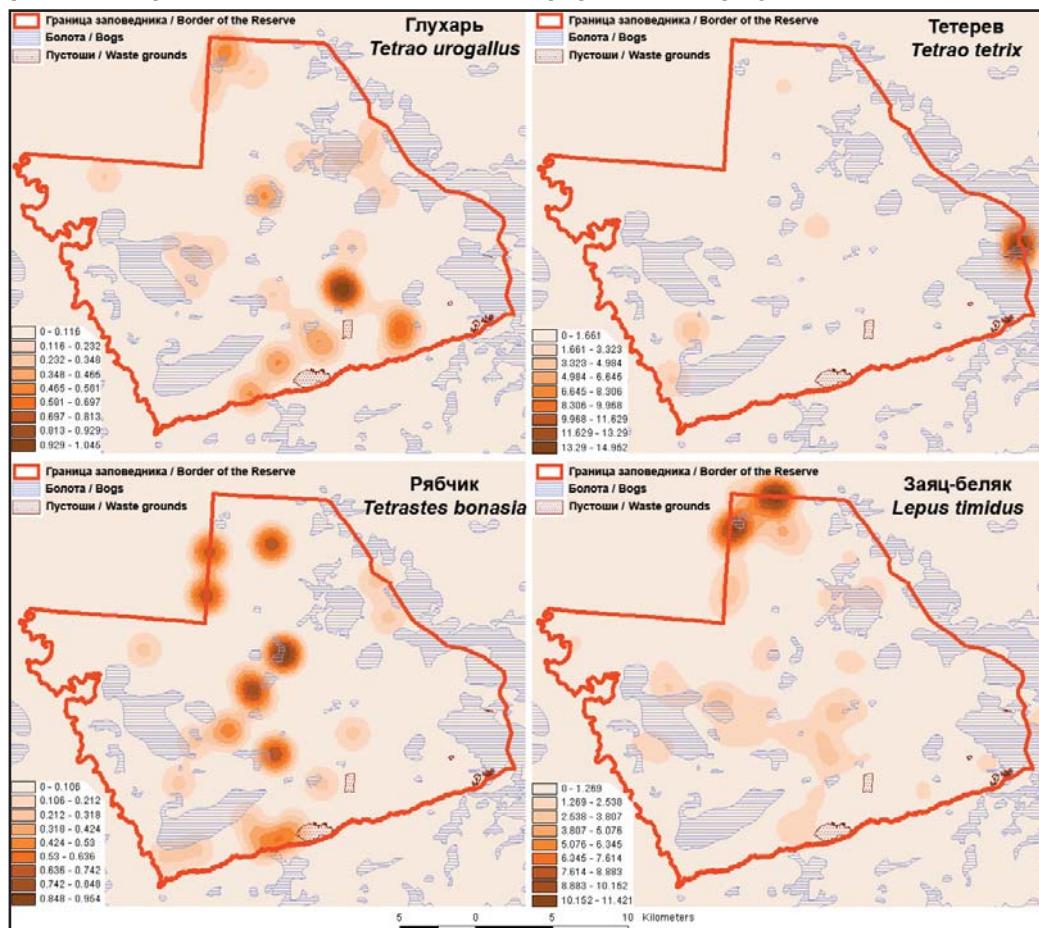
## Результаты исследований

Керженский заповедник располагается в левобережье р. Керженец в самой западной части массива Камско-Бакалдинских болот (рис. 1).

В 1998–2002 гг. в охранной зоне Керженского заповедника был известен один гнездовой участок беркута близ оз. Чёрное и предполагалось наличие ещё одного участка (Курочкин, Коршунов, 2002). В 2002–2004 гг., в период пика численности зайца, на фоне реализации мероприятий по устройству искусственных гнёзд, количество гнездовых участков беркута определённо выросло и в настоящее время является оптимальным для таёжной зоны (Карякин и др., 2006). Территорию заповедника захватывают семь участков беркутов, на четырёх из которых обнаружены гнёзда и ещё на трёх зарегистрированы регулярные встречи взрослых птиц. Сложившаяся структура гнездовой группировки беркута в районе Керженского заповедника в настоящее время остаётся без изменений, изменяется лишь успех размножения. Схема распределения гнездовых участков беркута всей Камско-Бакалдинской гнездовой группировке показана в публикации С.В. Бакки с соавторами (см. стр. 58).

**Рис. 2.** Плотность популяций основных видов жертв в Керженском заповеднике в зимний период 2006/2007 гг.

**Fig. 2.** Density of populations of main prey species in the Kerzhenskiy State Nature Reserve in winter 2006/2007.



was supposed, changed asynchronously. A number of the Black Grouse in the Reserve increased in 2004–2006, but trends of numbers in the different territories were different – not only positive, but also negative. At the same time the number of the hare for the same period was steadily reduced due to fast degradation of the groups located in a peripheral part of large bogs and wastelands surrounded pine forests (fig. 3, 4).

The statistical analysis of changes in numbers of prey species in the Reserve with respect to a number of abiotic and biotic factors has allowed assuming that changes in numbers of prey species in particular the Hare and Black Grouse are determined by predatory impact (Gelashvili, Ivanova, 2006).

Combination of the final maps of distribution and density of prey species with maps of individual sites of predators (fig. 5) has shown a high positive correlation between increase in density of preys and the distance from the centers of individual sites of predators ( $r=0.97$ ;  $p<0.05$ ;  $n=100$  at a step of 1 km). It has appeared that during the autumn-winter period the prey species reached the maximal number outside sites of predators, and in the center of their sites the density of populations of preys in similar habitats was

Тетерева (*Tetrao tetrix*).  
Фото Е. Коршунова.

*Black Grouses (*Tetrao tetrix*)*.  
Photo by E. Korshunov.



Количество индивидуальных участков рыси на территории заповедника в последние несколько лет, по-видимому, остаётся стабильным. Рысь в разные годы регистрируется на 4–5 участках, на 2–3 участках – самки с выводками.

Сопоставление учётных данных и построенных на их основе карт распределения каждого вида куриных птиц по годам и сезонам позволило выявить довольно сильную временную и пространственную динамику. С 1993 по 2006 гг. численность куриных птиц флюктуировала, изменяясь более чем в 10 раз, но, в то же время, районами концентрации оставались местаобитания, оптимальные для каждого вида: для рябчика – приречные хвойно-широколиственные леса, для тетерева – комплексы болот, для глухаря – боры. Численность основных объектов питания хищников – зайца и тетерева, как и предполагалось, изменялась асинхронно. В 2004–2006 гг. численность тетерева в заповеднике росла, но динамика численности в разных очагах, сосредоточенных вокруг токов, приуроченных к крупным болотам, была разной, причем не только позитивной, но и негативной. В то же время численность зайца за этот же период устойчиво сокращалась за счёт быстрой деградации группировок, сосредоточенных в периферийной части крупных болотных массивов и сосновых пустошей (рис. 3, 4).

Статистический анализ изменений численности видов-жертв в заповеднике по отношению к ряду абиотических и биотических факторов показал значимую корреляцию лишь между плотностью рябчика и количеством осадков. По причине отсутствия значимых корреляций между динамикой численности видов и рядом абиотических и биотических факторов было высказано предположение, что динамика численности видов жертв, в особенности зайца и тетерева, определяется прессом хищников (Гелашвили, Иванова, 2006).

lowest. That fact is interesting, that for the period 2004–2006 the least average annual density of all prey species was noted in the area where there is the oldest breeding territory of the Golden Eagle which as well as borders on two sites of the Lynx.

In 2006, at the beginning of deep decline in the number of the Blue Hare, check of three breeding territories of the Golden Eagle has shown the successful breeding on only one of them, and it was the one where the density of population of the Blue Hare was the highest (fig. 5).

## Discussion

### Habitat preferences and local predatory impact

Individual sites of the Golden Eagle and Lynx are perennial and have the large sizes. According to results of the analysis it is possible to assume, that the spatial structure of groups of both species is determined firstly by peculiarities of habitats, and only secondly – by the population number of prey species. The number of preys impacts firstly on breeding success of predators.

The Golden Eagle prefers to breed not in areas that are characterized by the most dense breeding of prey species, but close to borders between forests and bogs in immediate vicinity to the large bogs where density almost of all prey species is average, but their availability for eagles hunting is sufficiently high and there are specific conditions for the nest building. As a result, during the summer period in the center of the breeding territory the Golden Eagle reduces the density of all prey species, in particular the Blue Hare to a minimum. Owing to such constant local pressure the prey species on breeding territories of the Golden Eagle in some years has not time to recover its number up to optimum (see fig. 5). As a result Eagles are forced to make a break in breeding because of impossibility of successful feeding of nestlings or to change dates of breeding and to adopt the

Совмещение итоговых карт распределения и плотности видов жертв и карт индивидуальных участков хищников (рис. 5) показало высокую положительную корреляцию между увеличением плотности жертв и удалением от центров индивидуальных участков хищников ( $r=0,97$ ;  $p<0,05$ ;  $n=100$  при шаге взятия точек среза 1 км). Оказалось, что в осенне-зимний период виды жертв достигают максимальной численности в оптимальных для обитания биотопах за пределами участков хищников, а в центре их участков плотность популяций жертв в аналогичных биотопах минимальна. Интересен тот факт, что за период 2004–2006 гг. наименьшая среднегодовая плотность всех видов жертв отмечалась на территории, где находится старейший из известных гнездовой участок беркута, который, к тому же, граничит с двумя участками рыси.

В 2006 г., в период начала глубокой депрессии численности зайца, проверка трёх участков беркута показала наличие успешного размножения лишь на одном из них – и именно на этой территории популяция зайца достигла максимальной плотности (рис. 5).

Динамика Камско-Бакадинской гнездовой группировки беркута в соотношении с динамикой численности зайца-беляка описана в публикации С.В. Бакки с соавторами (см. стр. 46–67).

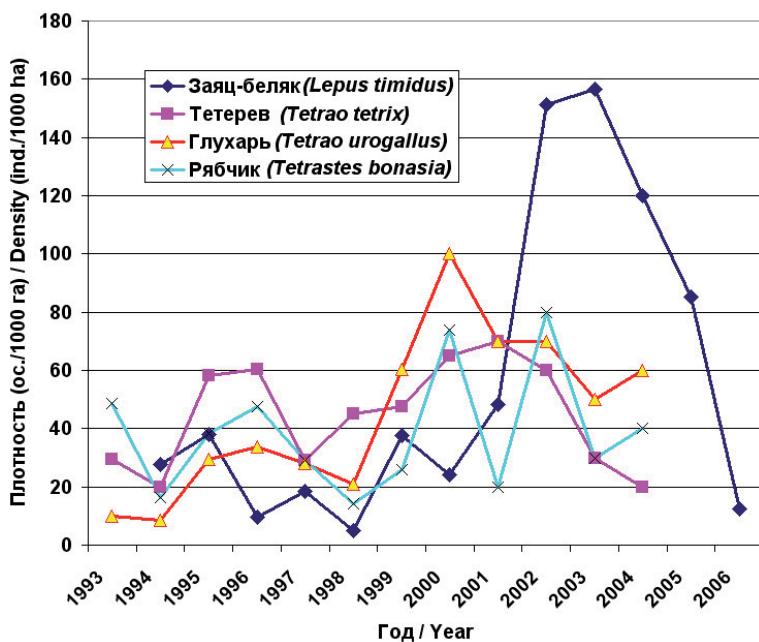


Рис. 3. Плотность популяций основных видов жертв в Керженском заповеднике в 1993–2006 гг.: зайца-беляка (*Lepus timidus*) – по данным зимних маршрутных учётов, куриных – по результатам осенних учётов (особы/1000 га).

Fig. 3. Density of populations of main prey species in the Kerzhenskiy State Nature Reserve in 1993–2006: Blue Hare (*Lepus timidus*) – according with data of winter counts, grouses – according with results of autumn counts (individuals/1000 ha).

additional food resources.

The increase in numbers of the main prey species is rather short; it is well illustrated on an example of the hare fig. 4 on p. 58 (Bakka et al., pp. 46–67). During such periods Golden Eagles breed at the majority of territories and have the maximal breeding success, but the general part of time they survive under conditions of low number of the main prey species. Under these conditions, the number of prey items seems to exceed the acceptable bounds of predatory pressure on the local populations of prey species. And the asynchronous unsuccessful breeding at different pairs of eagles seems to be connected very often not with the total decline in the number of some prey species in the surveyed region, but to be a consequence of exceeding predatory pressure in a local site.

The Lynx, as well as the Golden Eagle prefer to inhabit ecotone plant communities. In the territories where individual sites of the Lynx and the Golden Eagle are overlapped, these predators render very strong predatory pressure on the hare, especially under conditions of the low number of other accessible food items, such as the Black Grouse.

Thus, both the Golden Eagle, and the Lynx carry out withdrawal of preys of local populations in mainly the ecotone ecosystems having rather small area.

Owing to the non-uniform distribution of large bogs and pine wastelands that are preferable landscapes of predators, there are woodlands between them where hunting of large predators for some reasons is inconvenient or impossible. These territories are the refugiums for the prey species and the centers of their recovering, that have been confirmed by the results of spatial analysis for the period since 1993 to 2006. The highest average densities of all prey species for that long-term period were noted in that territories where the predatory pressure was the lowest (fig. 5).

#### Exceeding acceptable level of withdrawal of preys on sites of the Golden Eagle: the reasons

Why does the Golden Eagle exceed the acceptable level of withdrawal of prey items on its sites? The mechanism seems to be as follows. The Golden Eagle is limited by an opportunity to hunt only within the limits of the certain distance from the nest. The admissible distance from the nest is determined firstly by energy consumption for

### Обсуждение

#### Выбор предпочтаемых биотопов и локальный пресс хищников

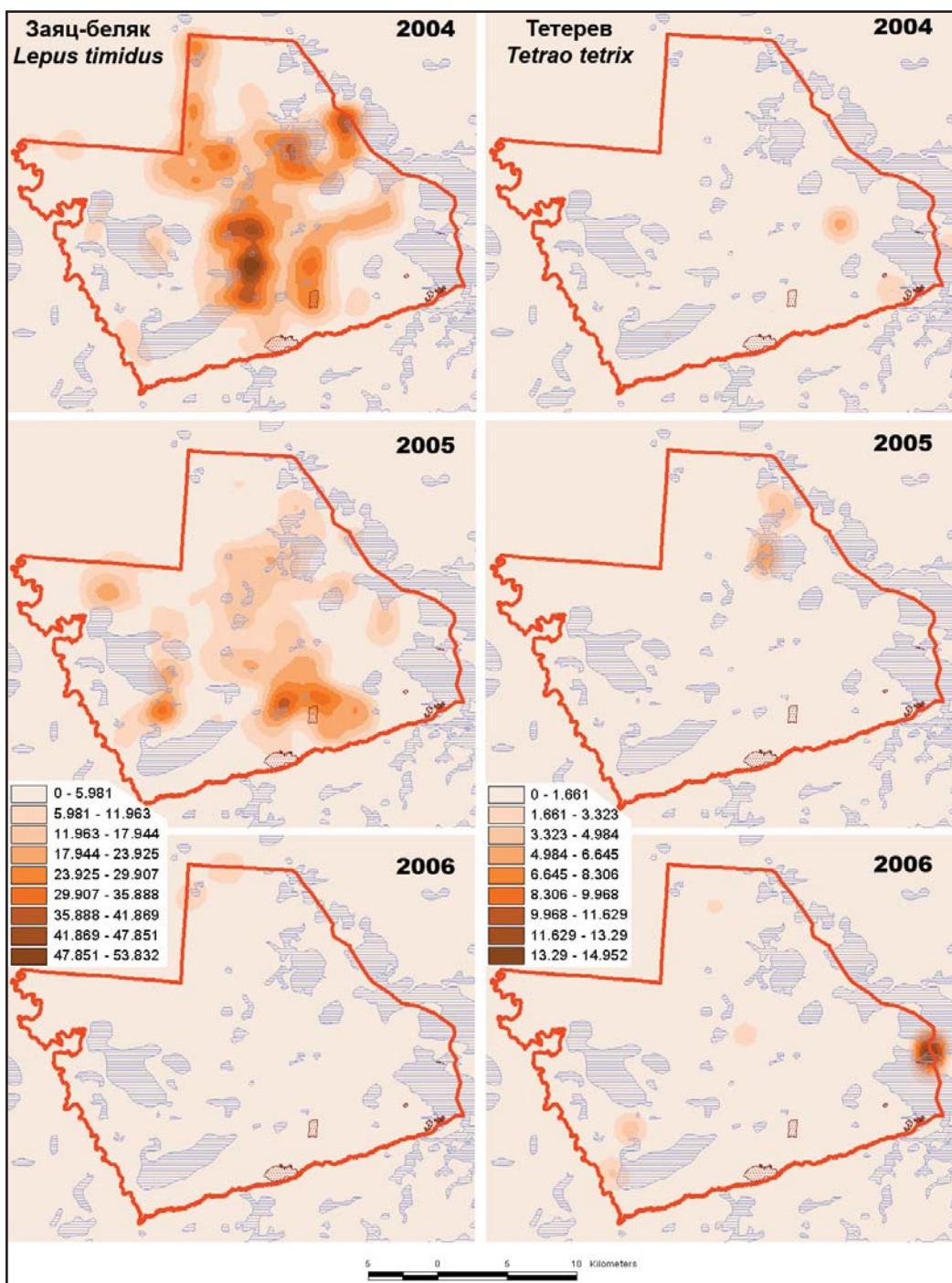
Индивидуальные участки беркута и рыси постоянны и имеют крупные размеры. На основе проведённого анализа можно предположить, что пространственная структура группировок обоих видов определяется, в первую очередь, биотопическими особенностями местности, и лишь во вторую – численностью популяций жертв. Численность жертв в первую очередь влияет на успех размножения хищников.

Беркут тяготеет в своем распространении не к местам наиболее плотного обитания

flights from the nest to the hunting site and back; and secondly, the competitions with neighbors, which level is directly connected with landscapes that are occupied by a breeding group, number and availability of food items. Due to the preferences of the Golden Eagle to breed at areas with the large portion of ecotones in the biotopic landscape structure, and to hunt in ecotones a little number of habitats are convenient for the prey species surviving. The centers of the recovering of populations of prey species could be developed in buffer zones between sites of the nearest pairs of Eagles, but these zones are small on the area, and

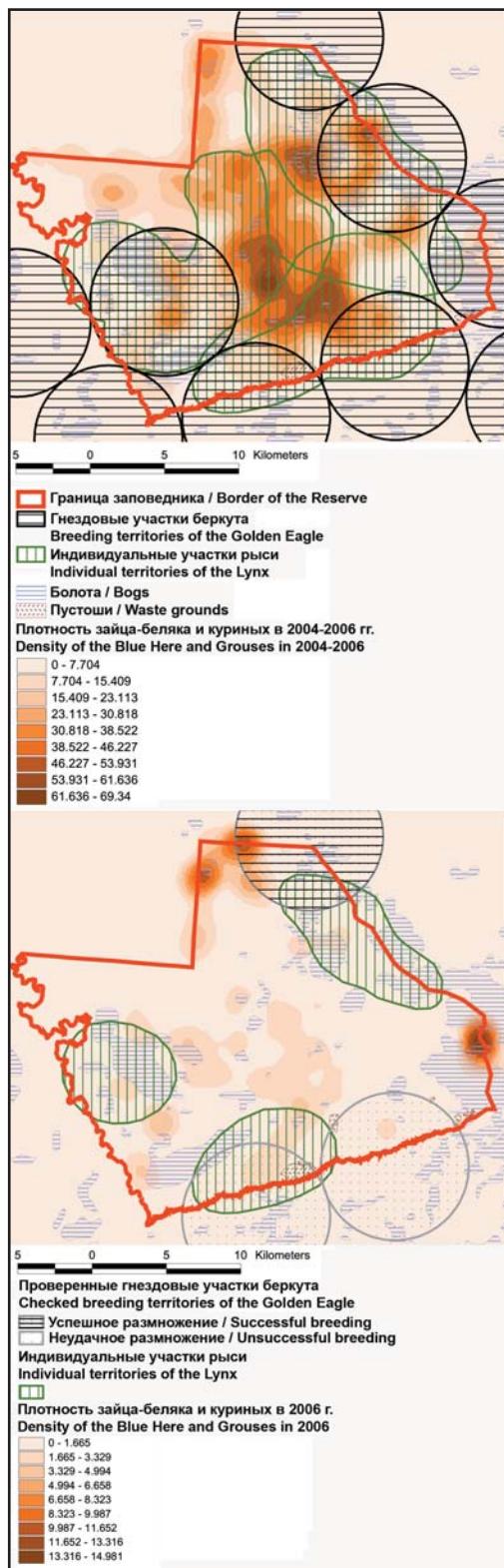
**Рис. 4.** Динамика распределения и плотности популяции зайца-беляка (слева) и тетерева (справа) в зимние периоды 2004–2007 гг.

**Fig. 4.** Distribution and density trends of the population of the Blue Hare (left) and Black Grouse (right) in winters 2004–2007.



**Рис. 5.** Плотность популяций видов жертв и распределение индивидуальных участков хищников в 2004–2007 гг. (вверху); плотность популяций видов жертв и распределение выводков рыси (*Lynx lynx*) в зимний период 2006/2007 гг. и посещавшихся гнездовых участков беркута в весенний период 2007 г. (внизу).

**Fig. 5.** Density of populations of prey species and allocation of individual territories of predator species in 2004–2007 (upper); density of populations of main prey species and allocation of *Lynx lynx*'s litters in winter 2006/2007 and monitored breeding territories of the Golden Eagle in spring of 2007 (bottom).



ния какого-либо вида жертв, а к опушкам (к границе лес/болото) в непосредственной близости от крупных болот, где плотность практически всех видов-жертв средняя, но их доступность для добычи с воздуха довольно высокая, и имеются специфические условия для устройства гнезда. В результате, в летний период в центре своей гнездовой территории беркут снижает до

кан не provide valuable recovering the number of prey species. Besides at the decreasing in numbers of prey species Golden Eagles annually change nests that virtually are not observed at their high number.

However change of nests does not solve a problem of deficiency of food items in long-term prospect, more likely even aggravates it. Because at the dense population the Golden Eagle is limited in an opportunity of a choice of nests by a contour of the breeding territory to not compete and conflict with neighbors. This fact is well illustrated by data about use by birds of nesting platforms on the Kamsko-Bakaldinskie wetlands: for 10 years of their existence in buffer zones between breeding territories of Golden Eagles no platform has not been occupied, but almost all breeding pairs annually changed the nests located in 2–3 km from each other (Karyakin, et al., 2006; Bakka et al., p. 46–67). As a result of annual change of nests the Golden Eagle consumes food items uniformly in the territory, and as a result undermines the number of prey species at absence of their replenishment from the outside. As a result, in the dense breeding groups, the Golden Eagle renders very high predatory pressure on the prey species. And it appears that populations of prey species can not recover their number under conditions of habitats small on the area for surviving.

#### Exceeding acceptable level of withdrawal of preys on sites of the Golden Eagle: the consequences

At uniform distribution of large predators and uniform consumption of food items by them under conditions when habitats for surviving are too small on the area, populations of prey species suffer very much and recover slowly. Local exhausting the prey items by Golden Eagles on their breeding territories result in a decrease in procurement of food resources for the predator. The first functional reaction is the absence of breeding of eagles on these sites. Then uniform distribution of sites in the landscape is destructed. And the recovering of the structure of site distribution demands essentially more time, than the recovering of prey species numbers.

It is observed now during the perennial decreasing in the number of the Blue Hare in the center of the Kamsko-Bakaldinskie wetlands. Borders of the Kamsko-Bakaldinskaya breeding group of the Golden Eagle are defined by the location of landscapes

минимума плотность всех основных видов жертв, в особенности зайца-беляка, а в зимний период существенно расширяет территорию охоты, подвергая хищническому прессу периферийные области своего участка. По причине такого постоянного локального прессинга численность жертв на участках беркута в отдельные годы не успевает восстановиться до оптимальной (рис. 5). Как следствие, орлы вынуждены делать перерыв в размножении из-за невозможности успешного прокорма птенцов либо смешать сроки размножения и переключаться на дополнительные корма. Последнее, впрочем, наблюдается не более чем у 10% пар и подтверждено лишь для двух пар Камско-Бакалдинской гнездовой группировки в 2007–2009 гг.

Пики численности основных видов жертв

the most suitable for the Eagles' breeding. The raised breeding density in the center of the group was the reason of the total withdrawal of preys and thus of the undermining of the food resource. And as a result "loss" of the Golden Eagle's breeding territories has begun here. The pairs breeding at the periphery of the Kerzhen-skij Nature Reserve form a boundary part of the Kamsko-Bakaldinskaya breeding group. The area habitats for the prey species surviving is larger here and, as consequence, the recovering of prey species numbers happens more quickly – due to migrations of individuals from the outside. Therefore it is possible to assume that the pairs breeding at the edge of such groups, are more stable due to regular replenishment of food items. And under conditions of the highest number of prey species they seems to be a distinctive "buffer" of the breeding group, but under conditions of decreasing in prey species numbers, they become its "main body". These "main bodies" provide "stock" of free individuals, which will be re-colonize the breeding territories which have become empty earlier at the center of the breeding group and whenever possible will settle beyond its borders.

#### **Do the predatory pressure of the Golden Eagle result to exhaustion of prey items?**

This research allows to claim, that large territorial predators render sufficiently strong impact on the main prey species, down to their total extinction on local sites. In the last case the successful breeding of predators on these sites periodically becomes impossible. However nature landscapes always represent a mosaic of different habitats which significant part is not convenient for the hunting of large predators. Owing to it, in all of the landscape the predators are not able to reduce the population density of prey species down to such degree to define their population trend. Thus, numbers of prey species and predators in all of the landscape (corresponding to a level of breeding groups and/or micropopulations) changes according to the classical model "predator-prey", that we observed for a system Golden Eagle – Blue Hare in the territory of the Kamsko-Bakaldinskie wetlands (Bakka et al., p. 46–67).



Типичные охотничьи биотопы беркута в Керженском заповеднике: верховые болота (вверху) и сосновые пустоши (внизу). Фото С. Бакки.

Typical hunting sites of the Golden Eagle in the Kerzhenskiy State Nature Reserve:  
bogs (upper) and wastelands surrounded by pine forests (bottom).  
Photos by S. Bakka.



Глухарь  
(*Tetrao urogallus*).  
Фото Е. Коршунова.

Capercaillie  
(*Tetrao urogallus*).  
Photo by E. Korshunov.

длятся недолго; на примере зайца это хорошо иллюстрирует рисунок 4 на стр. 58 (Бакка и др., стр. 46–67). В такие периоды беркуты размножаются на большинстве участков и имеют максимальный успех размножения, но основную часть времени им приходится существовать в условиях низкой численности основных видов жертв. В этих условиях, видимо, происходит превышение допустимого порога изъятия жертв из локальных популяций. Представляется, что асинхронное отсутствие успешного размножения у разных пар орлов очень часто связано не с общим спадом численности того или иного вида жертв в исследуемом районе в целом, но является следствием превышения хищнического пресса на локальном участке.

Рысь, как и беркут, тяготеет к экотонным, преимущественно опушечным, сообществам. Но её индивидуальные участки обширнее, она не связана специфическими условиями для устройства логова, и поэтому в течение всего сезона предпочитает охотиться в оптимальных местообитаниях каждого вида жертв в отдельности, придерживаясь очагов их численности. В результате, сравнительно с беркутом, рысь более равномерно осваивает кормовой ресурс, постепенно перемещаясь в места повышенной плотности видов жертв, в особенности зайца-беляка (рис. 5). По этой причине на участках обитания рыси не наблюдается резких сезонных падений плотности видов жертв. Однако на территориях, где индивидуальные участки рыси и беркута перекрываются, эти хищники совместно оказывают очень сильный пресс на зайца, особенно при низкой чис-

ленности других доступных кормов, таких как тетерев.

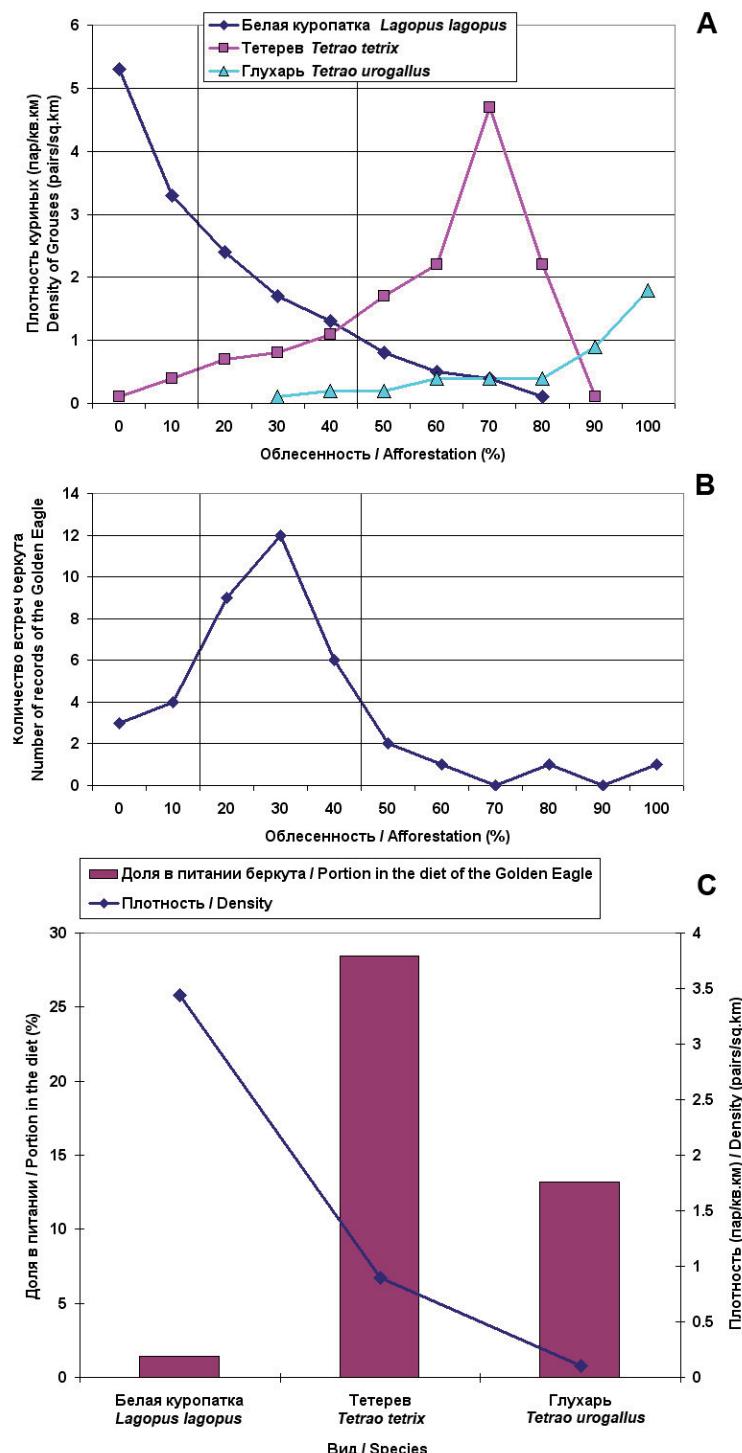
Таким образом, и беркут, и рысь осуществляют изъятие жертв из локальных популяций на ограниченных по площади территориях, имеющих преимущественно экотонный характер.

То, что экотоны являются зоной максимального изъятия беркутом своих жертв, подтверждает не только пример Керженского заповедника, но и наши наблюдения на болотах бассейна Верхней Камы. Основными жертвами беркута здесь являются заяц и три вида куриных – белая куропатка (*Lagopus lagopus*), тетерев и глухарь. Максимальное количество наблюдавшихся охот беркута в этом районе приходится на участки болот, с облесенностью от 20 до 40%, на удалении не более 1 км от высокоствольного леса. В таких биотопах плотность популяции каждого из видов жертв ниже, чем в большинстве окружающих биотопов, но в сумме для всей группы видов она приближается к оптимальной плотности отдельного вида в типичном для него биотопе (рис. 6). В указанном специфическом биотопе беркут вылавливает 70–90% населения зайца, практически всего глухаря, до 80% населения тетерева и лишь некоторое количество белых куропаток (Карякин, 2006). Аналогичное соотношение получается в результате изучения спектра питания беркута на этих же территориях методом анализа погадок и поеданий (Карякин, 1998).

Благодаря неравномерности распределения крупных комплексов болот и сосновых пустошей, к которым тяготеют хищники, между ними сохраняются сильно фрагментированные лесные территории, где охота крупных хищников по ряду причин затруднительна или невозможна. Эти территории являются по сути рефугиумами видов жертв и центрами их восстановления, на что однозначно указывает пространственный анализ за период с 1993 по 2006 гг. Средние показатели плотности всех видов жертв за этот многолетний период достигали максимального значения именно на тех территориях, где наблюдался наименьший прессинг хищников (рис. 5).

#### **Превышение допустимого уровня изъятия жертв на участках беркута: причины**

Как же тогда оказывается возможным «перелов» жертв, особенно на участках беркута? Механизм может быть следующим. Беркут ограничен возможностью



**Рис. 6.** Плотность населения куриных на болотах с разной степенью облесенности – А, количество встреч беркутов на болотах с разной степенью облесенности – В и соотношение плотности популяций отдельных видов куриных в местах регулярной охоты беркута и доли их в питании беркута – С.

**Fig. 6.** Density of populations of grouses at bogs that are afforested with a different degree – A, number of sightings of Golden Eagles at bogs that are afforested with a different degree – B, and ratio of densities of some grouse species at the hunting sites of the Golden Eagle and share of them in the Golden Eagle's diet – C.

охотиться лишь в пределах определённого расстояния от своего гнезда. Допустимое удаление от гнезда определяется, во-первых, эффективностью энергетических затрат на полёты от гнезда до места охоты

и обратно с добычей; во-вторых, важна конкуренция с соседями, интенсивность которой жёстко связана с ландшафтной структурой территории, занимаемой гнездовой группировкой, численностью и доступностью кормового ресурса. Так как беркут выбирает для своего гнездования территории с большой долей экотонов в биотопической структуре ландшафта и предпочитает охотиться в экотонах, то для видов жертв в пределах орлиного участка остаётся очень мало стаций переживания. Очаги восстановления популяций жертв могли бы формироваться в буферных зонах между участками соседних пар орлов, но эти зоны малы по площади и не в состоянии обеспечить полноценного восстановления численности видов жертв. К тому же, при снижающейся численности жертв беркут ежегодно меняет гнёзда, чего практически не наблюдается при их высокой численности.

Однако смена гнёзд не решает проблемы обеспечения кормами в долгосрочной перспективе, скорее даже усугубляет её. Дело в том, что при плотном заселении района беркут ограничен в возможности выбора гнёзда контуром своей гнездовой территории, чтобы не вступать в конфликтные отношения с соседями. Показательные данные об использовании птицами гнездовых платформ на Камско-Бакалдинских болотах: за 10 лет их существования в буферных зонах между гнездовыми участками беркутов не было занято ни одной платформы, но при этом практически все гнездящиеся пары ежегодно меняли свои гнёзда, расположенные в 2–3 км друг от друга (Карякин и др., 2006; Бакка и др., стр. 46–67). В результате ежегодной смены жилого гнезда беркут равномернее осваивает кормовой ресурс на своём участке, тем самым подрывая его при отсутствии пополнения этого ресурса извне. В итоге в плотных гнездовых группировках беркута на кормовой ресурс оказывается очень высокий пресс (причём, не только беркутом, но и другими хищниками с иной охотничьей стратегией, например той же рысью), так что популяции жертв не в состоянии восстановиться в условиях малых по площади стаций переживания.

#### Превышение допустимого уровня изъятия жертв на участках беркута: следствия

При равномерном распределении крупных хищников и равномерном освоении ими кормового ресурса в условиях, когда

стации переживания видов жертв малы по площади, популяции жертв несут большой урон и восстанавливаются медленно. Локальное исчертание беркутами жертв на своих участках приводит к снижению обеспеченности хищника кормовыми объектами. Первочередным функциональным ответом является прекращение размножения орлов на этих участках. Затем нарушается равномерное распределение участков в масштабе ландшафта. Восстановление же нарушенной структуры распределения участков требует, по-видимому, существенно большего времени, чем восстановление численности видов жертв.

Именно это наблюдается в настоящее время в ходе затяжной депрессии численности зайца-беляка в центре массива Камско-Бакалдинских болот. В этом районе отмечена повышенная плотность беркута – несколько территориальных пар имели каждая по 4–5 соседей, в отличие от территории Керженского заповедника, где обычное число соседей для пары беркутов равно 2–3 (Бакка и др., стр. 46–67). Контуры Камско-Бакалдинской гнездовой группировки беркута определяются размещением в ландшафте биотопов, наиболее пригодных для обитания орлов. Повышенная плотность гнездования в центре группировки явилась причиной более полного освоения и затем подрыва кормовой базы, в связи с чем именно здесь началось «выпадение» участков беркута. Пары, гнездящиеся по периферии Керженского заповедника, образуют краевую часть Камско-Бакалдинской гнездовой группировки. Площадь стаций переживания видов жертв здесь выше и, как следствие, восстановление численности этих видов происходит быстрее – за счёт пополнения особями извне. Поэтому можно предполагать, что пары, гнездящиеся на краю подобных группировок, более устойчивы за счёт регулярного притока кормового ресурса. И если в условиях пика численности основных видов жертв они являются своеобразным «буфером» гнездовой группировки, то в условиях депрессии численности этих видов становятся её «ядрами». Эти «ядра» обеспечивают «запас» свободных особей, которые, при восстановлении кормового ресурса, будут реколонизировать опустевшие ранее гнездовые участки в центре гнездовой группировки, а по возможности и выселяться за её пределы.

Сравнение данных последних зимних маршрутных учётов (по состоянию на январь–февраль) 2010 г. в Керженском за-

поведнике и восточнее него показало трёхкратный рост численности зайца-беляка именно за пределами гнездовой группировки беркутов в Керженском заповеднике (Л.М. Новикова, личное сообщение), в то время как в наиболее плотно населённой орлами части Камско-Бакалдинских болот продолжает поддерживаться крайне низкая численность зайцев (С.Г. Суров, личное сообщение). Всё это лишний раз свидетельствует о правомерности вышеозначенных доводов.

### **Приводит ли хищничество беркута к исчертанию ресурса жертв?**

Данное исследование позволяет утверждать, что крупные территориальные хищники оказывают достаточно сильное влияние на основные для них виды жертв, вплоть до их полного исчезновения на локальных участках. В последнем случае успешное размножение хищников на этих участках периодически становится невозможным. Однако, естественные природные ландшафты всегда представляют собой мозаику разнокачественных биотопов, значительная часть которых не оптимальна для охоты крупных хищников. Благодаря этому, в масштабе целого ландшафта хищники не способны снижать плотность популяций жертв до такой степени, чтобы определить их популяционную динамику. При равномерном распределении в пространстве хищники могут «срезать» вершину пика численности жертв, нивелируя вспышки их численности и существенно замедляя процесс восстановления численности, но полностью остановить восстановление численности до «пикового уровня» или, тем более,



Рябчик (Tetraastes bonasia). Фото В. Забугина.  
Hazel Grouse (Tetraastes bonasia). Photo by V. Zabugin.

снизить её до нуля хищник не в состоянии по целому ряду причин, помимо вышеуказанной. Например, наличие нескольких конкурирующих видов-жертв приводит к тому, что хищник имеет возможность переключаться на более обильную добычу, в этом случае подавление одного вида приводит к росту другого и затем переключению хищника на него, что снимает пресс с первого; по мере роста плотности популяции хищников увеличивается влияние ряда зависящих от неё факторов смертности, таких как заболевания; существует также объективная невозможность роста численности хищника из-за лимита гнездовых стаций и т.д. Таким образом, численность видов-жертв и хищников в масштабе целого ландшафта (соответствующего уровню гнездовых группировок и/или микропопуляций) изменяется в соответствии с классической моделью «хищник-жертва», что мы и наблюдали для системы беркут-заяц на территории Камско-Бакалдинских болот (Бакка и др., стр. 46–67).

В связи с резким падением численности зайца-беляка и некоторым сокращением численности куриных птиц всё чаще можно услышать мнение о вреде хищников, которые «съели всех зайцев и куриных». Однако, что же происходит на самом деле? Теоретически, хищник действительно может до минимума уничтожить свои основные объекты питания и, лишившись корма, покинуть участок. Но произойти подобное может лишь там, где распространение хищника в пространстве является равномерным на большой однородной территории, а «стации переживания» видов-жертв отсутствуют или малы по площади и «проницают» для хищника.

Так функционирует базирующаяся на

леммингах (*Lemmus sp.*) система «хищник-жертва» в тундре. Специализированные и неспециализированные хищники совместно ограничивают рост популяций леммингов, которые в противном случае увеличивались бы до тех пор, пока не истощили запасы пищи на данной территории. Горностаи (*Mustela erminea*), благодаря отставанию в темпах размножения, служат ключом к характерному для леммингов четырёхлетнему циклу численности. В год их максимального обилия хищники-генералисты (зимняк *Buteo lagopus*, полярная сова *Nystea scandiaca*, поморники *Stercorarius sp.*) «помогают» горностаям снижать рост популяции леммингов и делают это до тех пор, пока численность самих горностаев не достигнет максимума. В этот момент хищичество становится настолько эффективным, что популяция леммингов уменьшается до минимума. Как только три хищника-генералиста переключаются на другие виды жертв или покидают ставший малокормным район, лемминги снова смогут размножиться достаточно быстро, чтобы опять достичь максимальной численности (Gilg et al., 2003). Возможно, к подобной модели в настоящее время стремится ситуация в некоторых сильно освоенных человеком районах лесостепной зоны Европейской части России, где в качестве жертв выступают птицы средних размерных классов, а в качестве верхнего хищника – ястреб-тетеревятник (*Accipiter gentilis*) (Белик, 2003).

Для беркута же такое положение вещей невозможно, поскольку он не находит идеальных условий для охоты даже при равномерном распределении своих гнездовых участков в пространстве. Сомкнутый лес и обширные открытые пространства малодоступны или вовсе «непроницаемы» для этого хищника, что не позволяет ему достаточно полно исчерпать кормовой ресурс. Следовательно, предположения о способности беркута радикально сократить численность зайцев и куриных в масштабе целых ландшафтов или даже регионов – не имеют оснований. Тем не менее, как и в случае с леммингами, весь комплекс хищников, включая беркута, вносит свой вклад в динамику численности зайца, определяя её флюктуации.

В настоящее время наблюдается отток беркутов с территории Камско-Бакалдинской группы болот и их более широкая кочёв-



Птенец беркута. Фото А. Левашкина.

*Juvenile Golden Eagle. Photo by A. Levashkin.*

Птенец беркута.  
Фото С. Бакки.

Juvenile Golden Eagle.  
Photo by S. Bakka.



ка по территории Нижегородской области. При этом, часть участков орлы покидают, на большинстве остальных – не размножаются. Всё это создаёт благоприятные условия для восстановления кормового ресурса. Очевидно, через некоторое время цикл колебаний в системе «хищник-жертва» должен замкнуться и популяции жертв перейдут в фазу роста. Для Камско-Бакалдинских болот рост численности зайца прогнозируется уже в сезон 2010 г.

### **Заключение**

Пространственный анализ плотности популяций видов-жертв и территориального распределения хищников позволяет визуализировать хищнический пресс каждой конкретной размножающейся пары хищников. Анализ пространственного распределения, наряду с анализом спектра питания, позволяет получить более точную количественную оценку изъятия жертв и в целом пресса хищничества беркута. Этот метод даёт возможность не только сосчитать количество изымаемых хищниками экземпляров каждого вида, но и очертить территории, в пределах которых это изъятие в основном происходит.

### **Благодарности**

Автор благодарит Е.Н. Коршунову и С.Г. Сурова за предоставленную возможность обработки материала учётов численности млекопитающих и птиц, как на территории Керженского заповедника, так и на прилегающих территориях; С.В. Бакку и Л.М. Новикову за предоставленную возможность работать с данными проверки гнездовых участков беркута, а также И.Э. Смелянского, Е.Р. Потапова и М.Ю. Дубинина за ценные замечания в процессе обработки данных в ГИС.

### **Литература**

Белик В.П. Хищничество тетеревятника и его роль в биоценозах. – Ястреб-тетеревятник: Место в экосистемах России. Пенза – Ростов, 2003. С. 146–168.

Гелашивили Д.Б., Иванова И.О. Связь биоразнообразия заповедника «Керженский» с погодными условиями 1993–2006 гг. – Труды государственного природного биосферного заповедника «Керженский». Т. 3. Нижний Новгород, 2006. С. 58–75.

Карякин И.В. Пернатые хищники Уральского региона. Соколообразные (*Falconiformes*), Совообразные (*Strigiformes*). – Пермь, 1998. 483 с.

Карякин И.В. Белая куропатка в Прикамье. – Труды государственного природного биосферного заповедника «Керженский». Т. 3. Нижний Новгород, 2006. С. 87–101.

Карякин И.В., Бакка С.В., Новикова Л.М. Применение ГИС для повышения эффективности мероприятий по восстановлению численности беркута на территории биосферного резервата «Нижегородское Заволжье». – Пернатые хищники и их охрана. 2006. №6. С. 16–20.

Курочкин Д.В., Коршунов Е.Н. Анnotated список птиц Керженского заповедника. – Труды государственного природного заповедника «Керженский». Т. 2. Материалы по фауне Нижегородского Заволжья. Нижний Новгород, 2002. С. 31–49.

Новикова Л.М., Карякин И.В. Методическое руководство по сбору полевых данных, их вводу в базы данных, предварительной камеральной обработке и выводу материалов для отчётов и Летописи природы. Н. Новгород, 2008. 116 с.

Baguette M. The classical metapopulation theory and the real, natural world: a critical appraisal. – Basic and Applied Ecology. 2004. 5. P. 213–224.

Dunning J.B., Groom M.J., Pulliam H.R. and contributors. Species and landscape approaches to conservation. – Principles of Conservation Biology. Third Edition / Groom M.J., Meffe G.K., Carroll C.R. Sinauer Associates, Inc. 2006. P. 419–465.

Garvie M.R., Golinski M. Metapopulation dynamics for spatially extended predator-prey interactions. – Ecological Complexity, in press.

Gilg O., Hanski I., Sittler B. Cyclic Dynamics in a Simple Vertebrate Predator-Prey Community. – Science. 2003. Vol. 302. №5646. P. 866–868.

Kliskey A.D., Byrom A.E., Norbury G.L. Spatial prediction of predation in the landscape: a GIS-based approach to predator-prey interactions for conservation management. – 4th International Conference on Integrating GIS and Environmental Modeling (GIS/EM4): Problems, Prospects and Research Needs. Banff, Alberta, Canada, September 2–8, 2000.

Schneider M.F. Habitat loss, fragmentation and predator impact: spatial implications for prey conservation. – J. Appl. Ecol., 2001. 38. P. 720–735.