

Differentiation in Breeding Habitats of the Birds of Prey in the State Biosphere Nature Reserve "Kerzhenskiy", Russia

ДИФФЕРЕНЦИАЦИЯ ЭКОЛОГИЧЕСКИХ НИШ ДНЕВНЫХ ХИЩНЫХ ПТИЦ В КЕРЖЕНСКОМ ЗАПОВЕДНИКЕ, РОССИЯ

Novikova L.M. (State Biosphere Nature Reserve "Kerzhenskiy", N. Novgorod, Russia)

Новикова Л.М. (Государственный природный биосферный заповедник

«Керженский», Н.Новгород, Россия)

Контакт:

Людмила Новикова
Государственный
природный
биосферный
заповедник
«Керженский»
603001, Россия,
Нижний Новгород,
ул. Рождественская,
23-6
тел.: +7 83159 39 232
lyudovik14@yandex.ru

Contact:

Lyudmila Novikova
State Biosphere Nature
Reserve "Kerzhenskiy"
Rozhdestvenskaya str.,
23-6,
Nizhniy Novgorod,
Russia, 603001
tel.: +7 83159 39 232
lyudovik14@yandex.ru

Резюме

В статье представлены данные по гнездованию дневных хищных птиц в Керженском заповеднике, расположенном в Нижегородской области, по результатам исследований автора в 2006–2010 гг., материалам Летописи природы заповедника за 2006 гг. и сведений из базы данных заповедника за 2005–2006 гг. Проанализировано размещение 48 гнезд на 42 гнездовых участках 6 видов хищных птиц: ястреб-тетеревятник (*Accipiter gentilis*), канюк (*Buteo buteo*), ястреб-перепелятник (*Accipiter nisus*), осоед (*Pernis apivorus*), чёрный коршун (*Milvus migrans*), большой подорлик (*Aquila clanga*). Рассмотрено 60 случаев за 2005–2010 гг., когда данные гнезда являлись активными. Описаны экологические ниши данных видов: выявлены отличия видов по биотопической и ландшафтной приуроченности гнездовых местообитаний, по отношению к соседству гнездящихся пар того же и других видов. С целью выявления различия ниш проведён дискриминантный анализ, в который включено 7 параметров ландшафтной приуроченности местообитаний и гнездовых деревьев хищных птиц. Кроме того, проанализирована удалённость активных гнёзд от рек, от ближайших активных гнёзд того же и другого вида. Из 7 рассмотренных параметров ведущее значение для дифференциации экологических ниш имеют площадь открытых пространств в радиусе 1 км от гнезда, возраст и высота древостоя. Все виды, кроме перепелятника, обнаруживают тяготение к рекам при устройстве гнёзд. В настоящее время в условиях Керженского заповедника большинство видов хищных птиц вынуждены гнездиться в долинах рек, где, в отличие от водоразделов, после крупного пожара 1972 г. сохранились средне- и старовозрастные насаждения, и скорость роста деревьев выше, чем на водоразделах. В анализируемом сообществе пернатых хищников внутривидовая конкуренция, по-видимому, играет большую роль, чем межвидовая, о чём говорит сильное перекрытие ниш некоторых видов, а также тот факт, что расстояния до ближайших гнёзд своего вида больше, чем до чужого. Дискриминантный анализ показал сходство экологических ниш тетеревиатника, канюка и осоеда; ниша перепелятника частично перекрывается с нишами этих трёх видов; ниши чёрного коршуна и большого подорлика отдалены друг от друга и от ниш остальных видов.

Ключевые слова: хищные птицы, пернатые хищники, ястреб-тетеревятник, *Accipiter gentilis*, канюк, *Buteo buteo*, ястреб-перепелятник, *Accipiter nisus*, осоед, *Pernis apivorus*, чёрный коршун, *Milvus migrans*, большой подорлик, *Aquila clanga*, экологическая ниша, местообитания, биотическая избирательность, ландшафтная приуроченность, конкуренция, дискриминантный анализ.

Поступила в редакцию 04.04.2011 г. **Принята к публикации** 15.04.2011 г.

Abstract

The paper presents the data on the birds of prey breeding in the Kerzhenskiy State Nature Reserve, which is located in the N. Novgorod district; there are the results of the author's surveyed carried out in 2006–2010, data of Chronicles of the Reserve Nature, 2006, and the data from the database of the Reserve for the period of 2005–2006. Distribution of 48 nests has been analyzed in 42 breeding territories of 6 raptor species: Goshawk (*Accipiter gentilis*), Common Buzzard (*Buteo buteo*), Sparrowhawk (*Accipiter nisus*), Honey Buzzard (*Pernis apivorus*), Black Kite (*Milvus migrans*), Greater Spotted Eagle (*Aquila clanga*). A total of 60 cases of breeding were registered in the monitored nests since 2005 to 2010. Ecological niches of those species have been described: habitat and landscape preferences, relationships with conspecifics and other species. To identify differences between niches the Discriminant Analysis is performed, which included 7 parameters of landscapes and breeding habitats and nesting trees of raptors. Besides, the distances between living nests and rivers and between nearest neighbours were analyzed. Among 7 parameters under consideration, an area of open landscapes an area of open space within a radius of 1 km from the nest and the age of tree canopy are of prime importance for the differentiation of ecological niches. All species, except the Sparrowhawk, prefer to nest in the river valleys. Now under conditions of the Kerzhenskiy Reserve the most part of raptors are forced to nest in the river valleys, where unlike watersheds old and middle-aged forests have remained after the greatest fire in 1972, and the growth rate of trees is higher than on watersheds. In the analyzed community of raptors the intraspecific competition seems to be more significant than interspecific, that proved by the overlap of the breeding territories of some species, as well as the fact, that the inter-nest distances of conspecifics is more than the distances to nests of other species. Discriminant analysis has shown the similarity of ecological niches of Goshawks, Common Buzzards and Honey Buzzards, niches of Sparrowhawks overlaps with niches of these three species, niches of Black Kites, Greater Spotted Eagles are separated from each other and from niches of other species.

Keywords: birds of Prey, raptors, Goshawk, *Accipiter gentilis*, Common Buzzard, *Buteo buteo*, Sparrowhawk, *Accipiter nisus*, Honey Buzzard, *Pernis apivorus*, Black Kite, *Milvus migrans*, Greater Spotted Eagle, *Aquila clanga*, breeding habitat, ecological niche, habitat preferences, landscape preferences, competition, discriminant analysis.

Received: 04/04/2011. **Accepted:** 15/04/2011.

Введение

Виды могут сосуществовать в пределах сообщества если они, каждый по-своему, зависят от наличия ресурсов и присутствия других видов; такие различия позиций видов в пределах определённого сообщества есть различия ниш (Уиттекер, 1980).

Особую актуальность изучение биоразнообразия имеет в условиях минимального антропогенного воздействия – на особо охраняемых природных территориях, в особенности высшего ранга (заповедниках и др.), где ход процессов, протекающих в природе, наиболее близок к естественному. Результаты таких исследований могут в дальнейшем использоваться для решения различных прикладных задач, например, сохранения экосистем, оценки изменений их свойств и функций в условиях антропогенно нарушенного ландшафта.

Целью работы являлось определение особенностей экологических ниш различных видов в сообществе дневных хищных птиц Керженского заповедника. Задачи – выявление отличий видов по биотопической и ландшафтной приуроченности гнездовых местообитаний, а также по отношению к соседству гнездящихся пар того же и других видов.

Характеристика района исследований

Район проведения исследований – территория государственного природного биосферного заповедника «Керженский». Заповедник расположен в северной половине Нижегородской области, в 54 км к северо-востоку от г. Нижнего Новгорода.

Гнездо тетеревины (Accipiter gentilis) на сосне на водоразделе.
Фото Л. Новиковой.

Nest of the Goshawk on a pine (Accipiter gentilis) on the watershed.
Photo by L. Novikova.



Introduction

The main aim of our research is to distinguish the general characters of breeding habitats of different species of the birds of prey in the Kerzhensky State Nature Reserve.

Region of Surveys

The region of surveys is the territory of the State Nature Reserve “Kerzhensky”. The total area of the Reserve is 468.6 km², and 89.5% of it is covered by forests. The list of forest communities of the Reserve (Project of establishing..., 2000) is presented in the table 1.

Methods of Surveys

Searching to breeding territories of raptors was carried out during the surveys: we recorded adult and young birds, nests, molted feathers, pellets, remains of prey using GPS-navigator (Karyakin, 2004). The total length of pedestrian routes was about 1614 km in 2006–2010, the length of water routes was about 77 km in 2006–2007.

The author has found 58 nests of raptors. The monitoring of raptor nests were conducted in May–July 2007–2010: 53 nests were visited in 2007, 70 – in 2008, 67 – in 2009, and 68 – in 2010. Also the data from the database about 90 nests have been used.

The distribution of 48 nests have been analyzed in 42 breeding territories of 6 raptor species: Goshawk (*Accipiter gentilis*), Common Buzzard (*Buteo buteo*), Sparrowhawk (*Accipiter nisus*), Honey Buzzard (*Pernis apivorus*), Black Kite (*Milvus migrans*), Greater Spotted Eagle (*Aquila clanga*). Only active nests were included in the analysis; a total of 60 breeding events were considered for the period of 2005–2010.

Characteristics of breeding habitats (age and height of trees); the data on open spaces were obtained from the materials of the Reserve forest management. Besides, open spaces outside the Reserve (for the breeding territories along the Reserve borders) were verified with use of satellite images.

The Discriminant Analysis is aimed to reveal the differences between ecological niches of raptor species; 7 parameters on landscape and habitats preferences, as well as nesting trees are subjected to analysis.

Besides, additional 3 parameters, that have been not included in the model, are considered. Variation of distances between

площадью 3816,3 га. Преобладают болота небольшого размера (десятки га), несколько болот средней величины (менее 1 тыс. га) и только Вишенское и Масловское – крупные (более 1 тыс. га) (Проект организации..., 2000).

Открытые пространства в заповеднике представлены прогалинами, открытыми болотами, несомкнувшимися культурами, сенокосами, пустырями, пастбищами, пашнями, ветровальниками, песками и гарями; их общая площадь, по данным лесоустройства 1998–99 гг. – около 26 км² (около 6% площади территории).

Густота сети используемых дорог – 2,8 км на 10 км².

Материал и методы исследований

Выявление мест обитания хищных птиц осуществлялось на маршрутах путём регистрации встреч взрослых и молодых птиц, поиска гнёзд, фиксации мест находок линных перьев, погадок, поедой (Карякин, 2004). Общая длина пеших маршрутов в 2006–2010 гг. составила около 1614 км, водных в 2006–2007 гг. (сплав на байдарке по р. Керженец) – около 77 км. Привязка гнёзд, мест регистрации встреч птиц и следов их жизнедеятельности осуществлялась с помощью GPS-навигатора; точность определения координат – ± 5 –10 м.

Автором обнаружено 58 гнёзд хищных птиц. В мае–июле 2007–2010 гг. проводился мониторинг заселённости гнёзд хищных птиц: в 2007 г. было проверено 53 гнезда, в 2008 г. – 70, в 2009 г. – 67, в 2010 г. – 68. При проверке гнёзд использована информация из базы данных заповедника о 90 гнездах. Кроме того, были взяты сведения из базы данных заповедника о 6 случаях гнездования в 2005 г. и 5 случаях в 2006 г.

В статье проанализировано размещение 48 гнёзд, находящихся на 42 гнездовых участках 6 видов хищных птиц: ястреб-тетеревятник (*Accipiter gentilis*), канюк (*Buteo buteo*), ястреб-перепелятник (*Accipiter nisus*), осоед (*Pernis apivorus*), чёрный коршун (*Milvus migrans*), большой подорлик (*Aquila clanga*). В анализ были включены только гнёзда, которые являлись активными; всего рассмотрено 60 случаев за 2005–2010 гг.

Характеристики биотопов на гнездовых участках (возраст и высота древостоя), а также данные по открытым пространствам были получены из материалов лесоустройства заповедника. Кроме того, открытые пространства за пределами границ заповедника (на



Гнездо тетеревиатника на ольхе в пойме.
Фото Л. Новиковой.

Nest of the Goshawk on an alder inside the flood forest. Photos by L. Novikova.

ferent years. The niche if the Sparrowhawk is partly overlapped with niches of the Goshawk, Common Buzzard and Honey Buzzard. The Black Kite and Greater Spotted Eagle occupy separate areas of the multivariate space, and their niches are located far from each other and from niches of other species.

Figure 3 shows the differences according to every of 3 significant parameters of ecological niche, that distinguish the raptor species under consideration. Figure 4 demonstrates 3D images of ecological niches of three species (Goshawk, Common Buzzard, Sparrowhawk) relating to the three most significant factors.

The distances between active nests and rivers are shown in table 6 and fig. 5.

гнездовых территориях, находящихся вблизи его границ), были оцифрованы путём дешифрирования космоснимков.

Мы попытались описать экологические ниши каждого вида хищников в их сообществе. Под нишей мы понимаем специализацию популяции вида по отношению к различным параметрам окружающей среды (Уиттекер, 1980). Конечно, мы рассматриваем не всю экологическую нишу видов как «функциональный статус организма в сообществе» (Элтон, 1927, цит. по: Одум, 1986), а в основном «пространственную нишу» (Одум, 1986).

С целью выявления различия ниш разных видов был проведён дискриминантный анализ, в который включено 7 параметров ландшафтной приуроченности местообитаний и гнездовых деревьев хищных птиц. Дискриминантный анализ является статистическим методом, который позволяет изучать различия между двумя и более группами объектов одновременно по нескольким переменным (Факторный..., 1989).

Кроме того, рассмотрены ещё 3 параметра, не вошедшие в модель. Поскольку главное условие применения дискриминантного анализа – нормальное распределение данных, в модель были включены только параметры, распределение значений которых являлось нормальным или несущественно отличалось от него. В дискриминантный анализ не был включён

The charts of fig. 5 illustrate the Goshawk and Common Buzzard to be strongly attracted by the river valleys in their nesting preferences. The Sparrowhawk does not seem to be attracted by rivers, unlike the Goshawk and Common Buzzard. The Honey Buzzard builds its nests close to a river. The Black Kite prefers to nest not more than 200 m far from the Kerzhnets river bed. The nest of the Greater spotted Eagle was found 60 m from the bed of a small river.

The nearest neighbour distances are shown in tables 7 and 8 and fig. 6–7.

Different authors adhere to different opinions concerning the role of competition in communities of raptors and its influence on nesting preferences. Kostrzewa (1989), having researched the communities of middle-sized raptors (Goshawk, Common Buzzard and Honey Buzzard) in Germany, is of the opinion that overlapping the niches, intra- and interspecific competition are significant the communities of raptors. Katzner with co-authors (Katzner et al., 2003) surveyed communities of eagles (Imperial Eagle *Aquila heliaca*, Golden Eagle, Steppe Eagle *A. nipalensis*, White-Tailed Eagle *Haliaeetus albicilla*) in Northern Kazakhstan and concluded, that interspecific competition for nesting habitat could not be a factor strongly impacting on nesting preferences of eagles, and intraspecific competition was the most significant.

Under conditions of the Kerzhensky Reserve the considerable overlapping of ecological niches of three species (Goshawk, Common Buzzard and Honey Buzzard), as well as the fact, that the distances between nearest neighbours of conspecifics are more than between nests of different species, seem to prove that the interspecific competition is not so significant and not impacts on habitat preferences, and, hence, has not an essential influence in this community of raptors.

Considering the habitat preferences (fig. 8) the niches of the Goshawk and Common Buzzard seem to be similar. The niche of the Sparrowhawk is close to the niches of those species, but it is less attracted by the alder forests. The Honey Buzzard seems

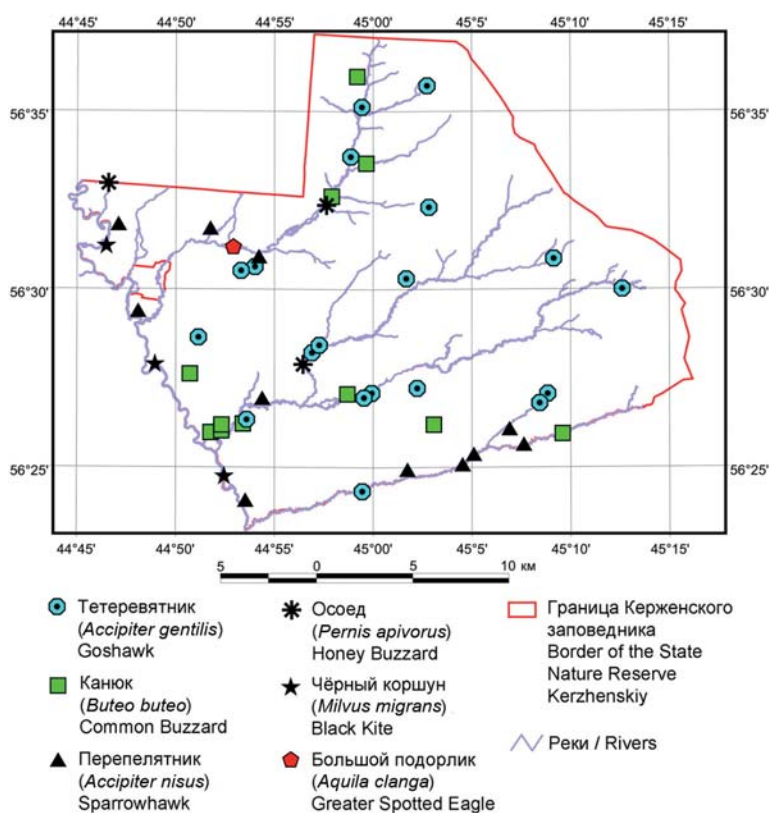


Рис. 1. Расположение на территории Керженского заповедника гнёзд хищных птиц, являвшихся активными в 2005–2010 гг.

Fig. 1. Location of raptor active nests in the Kerzhensky State Nature Reserve in 2005–2010.

такой фактор, как расстояние от гнёзд до рек, распределение значений которого для большинства видов не подчинялось закону нормального распределения.

В модель также не вошли расстояния от активных гнёзд до ближайших активных гнёзд того же и другого вида, поскольку данные по этим параметрам есть не для всех случаев. Из 60 случаев только для 18 имелась возможность определить ближайшего соседа своего вида и для 25 случаев – ближайшего соседа другого вида. В остальных случаях активные гнёзда находились на значительном удалении, поэтому нельзя было утверждать, что они являются ближайшими соседями.

Для выявления различий видов по предпочитаемым биотопам вычислялся индекс избирательности Ивлева–Джекобса (J), основанный на сравнении доли ресурса в спектре используемых ресурсов и доли этого же ресурса в окружающей среде. Значение $J=0$ означает отсутствие избирательности, $J=1$ – максимальную степень предпочтения, $J=-1$ – строгое избегание; промежуточные значения свидетельствуют о соответствующей степени предпочтения/избегания (Романов, 2001).

Статистическая обработка данных проведена в программе Statistica 6.0. Параметры подвергались проверке на нормальность с помощью критерия Шапиро–Уилкса.

В августе 2010 г. почти половина территории заповедника была пройдена пожарами. Представленные материалы относятся к состоянию природных комплексов до пожаров.

Результаты и их обсуждение

На территории заповедника зарегистрировано 17 видов дневных хищных птиц, из них 12 – гнездящиеся. Осоед, чёрный коршун, ястреб-тетеревятник, ястреб-перепелятник и канюк – обычные гнездящиеся виды; чеглок (*Falco subbuteo*) немногочислен. Редкими гнездящимися видами являются скопа (*Pandion haliaetus*), большой подорлик, луни полевой (*Circus cyaneus*), луговой (*C. pygargus*) и болотный (*C. aeruginosus*), а также дербник (*Falco columbarius*). Вероятно гнездование змеяда (*Circaetus gallicus*) и беркута (*Aquila chrysaetos*). Орлан-белохвост (*Haliaeetus albicilla*), зимняк (*Buteo lagopus*) и пустельга (*Falco tinnunculus*) – редкие пролётные виды заповедника (Летопись природы..., 2007).

Расположение активных гнёзд на территории заповедника в 2005–2010 гг. показано на рисунке 1. Количество активных



Гнездо канюка (*Buteo buteo*) на сосне на водоразделе. Фото Л. Новиковой.

Nest of the Common Buzzard (*Buteo buteo*) on a pine on the watershed. Photo by L. Novikova.

to be close to the Greater Spotted Eagle – both species prefer alder forest as a nesting habitat, however the data on the species breeding are insufficient. Taking into account of the small sample size the Black Kite seems to be the unique species, which being indifferent to alder forests is attracted by oak forests.

Now the structure of plant communities in the Reserve is not optimal for the Goshawk, Common Buzzard and Honey Buzzard (Novikova, 2008, 2009, 2010). The species seems to suffer from a lack of old and middle-aged forests, and, hence, are forced to nest in the river valleys, where the growth rate of trees is higher and old and middle-aged forests have remained after the greatest fire in 1972. For the same reason the pine forests located in interfluvies and being too young, are inhabited by the Sparrowhawk only, which is indifferent to the age and height of nesting trees.

The concept of ecological niche includes not only a specific part of the habitat where the species lives but the specific functions, that it performs, for example its food relations (Odum, 1986). It seems that differentiation of ecological niches in the community of raptors under consideration to be in food, because the diet of those species is different.

Табл. 2. Количество зарегистрированных активных гнёзд различных видов в 2005–2010 гг.

Table 2. Number of raptor active nests in 2005–2010.

Год / Year	Вид / Species					
	Тетеревятник Goshawk	Канюк Common Buzzard	Перепелятник Sparrowhawk	Осоед Honey Buzzard	Чёрный коршун Black Kite	Большой подорлик Greater Spotted Eagle
2005	1	2	1	0	2	0
2006	4	1	3	0	0	0
2007	6	2	5	0	0	0
2008	6	0	0	1	1	1
2009	5	8	2	2	0	0
2010	3	3	1	0	0	0
Всего / Total	25	16	12	3	3	1

гнёзд изучаемых видов в 2005–2010 гг. показано в таблице 2.

Дискриминантный анализ применён для выявления статистически различимых факторов, влияющих на выбор местобитаний хищными птицами в зависимости от их видовой принадлежности. Список параметров, включённых в анализ, представлен в таблице 3. Количество наблюдений по каждому виду – суммарное число активных гнёзд, зарегистрированных в 2005–2010 гг. (табл. 2). Результаты дис-

криминантного анализа представлены в таблицах 3 и 4 и на рисунке 2.

Уравнение дискриминантной функции (табл. 4) фактически определяет экологическую нишу вида (Пузаченко, 2001).

В целом дискриминантная функция корректно классифицирует около 69% случаев (табл. 5), поэтому можно считать, что качество распознавания достаточно высокое, а построенная линейная дискриминантная функция – достаточно эффективна (Реброва, 2002).

Табл. 3. Результаты дискриминантного анализа для параметров, включённых в модель

(число переменных в модели – 7, число групп – 6; Wilks' Lambda: 0.1649655, approx. $F(35,208) = 3.186496$, $p < 0.0000$).

Table 3. Results of the Discriminant analysis for the parameters included in the model

(Number of variables in the model – 7, number of groups – 6; Wilks' Lambda: 0.1649655, approx. $F(35,208) = 3.186496$, $p < 0.0000$).

Параметр Parameter	Лямбда Уилкса Wilks' Lambda	Частная Лямбда Уилкса Partial Lambda	Критерий Фишера F-remove	Уровень значимости p-level	Толерантность Tolerance	1-Толерантность 1-Tolerance
Расстояние до ближайшего открытого пространства Distance to the nearest open space	0.193419	0.852890	1.690345	0.154597	0.807454	0.192546
Площадь открытых пространств в радиусе 1 км от гнезда Area of the open spaces in a radius of 1 km from the nest	0.220462	0.748271	3.296851	0.012071	0.823086	0.176914
Расстояние до используемой дороги Distance to a used road	0.191000	0.863692	1.546632	0.192883	0.824283	0.175717
Возраст древостоя Forest age	0.207836	0.793730	2.546769	0.039827	0.473309	0.526691
Высота древостоя Forest height	0.208125	0.792625	2.563972	0.038747	0.369161	0.630839
Высота гнездового дерева Height of nesting tree	0.201615	0.818220	2.177212	0.071825	0.661104	0.338896
Высота расположения гнезда / Height of the nest location	0.178130	0.926099	0.782028	0.567541	0.495741	0.504259

Табл. 4. Коэффициенты классифицирующей дискриминантной функции для анализируемых параметров.

Table 4. Factors of the categorizing discriminant function for the analyzed parameters.

Параметр Parameter	Вид / Species					
	Тетеревятник Goshawk ($p=0.40984$)	Канюк Common Buzzard ($p=0.26230$)	Перепелятник Sparrowhawk ($p=0.19672$)	Осоед Honey Buzzard ($p=0.04918$)	Чёрный коршун Black Kite ($p=0.04918$)	Большой подорлик Greater Spot- ted Eagle ($p=0.03279$)
Расстояние до ближайшего открытого пространства Distance to the nearest open space	7.4032	3.2473	7.8313	3.7850	1.9303	2.7354
Площадь открытых пространств в радиусе 1 км от гнезда / Area of the open spaces in a radius of 1 km from the nest	2.2222	-1.2922	4.5173	0.1857	-8.6679	13.1730
Расстояние до используемой дороги Distance to a used road	1.1561	0.5223	0.9717	2.1134	-0.4196	0.8855
Возраст древостоя Forest age	-0.0800	-0.0782	-0.0531	-0.0726	0.0511	-0.0684
Высота древостоя Forest height	1.2962	1.2786	0.8095	1.4239	0.8452	1.8984
Высота гнездового дерева Height of nesting tree	1.6364	1.7376	1.4073	1.1530	2.3465	1.0175
Высота расположения гнезда / Height of the nest location	0.1345	-0.0340	-0.0609	0.0786	1.0221	0.1879
Константа / Constant	-25.2204	-23.0409	-16.1683	-22.2906	-49.3478	-35.5848

Связи между нишами видов в сообществе можно описать как n -мерное пространство ниши, в котором каждый из видов имеет свою собственную позицию или нишу с центром, положение которого отличается от положения центров ниш других видов (Уиттекер, 1980). График рассеяния канонических значений (рис. 2) представляет

положение классов (в данном случае – видов птиц) в многомерном пространстве и может быть интерпретирован как «отображение видовых экологических ниш в многомерном пространстве» (Пузаченко, 2004). Рисунок 2 показывает, что подопласти, занимаемые в многомерной модели тетеревятником, канюком и осоедом,

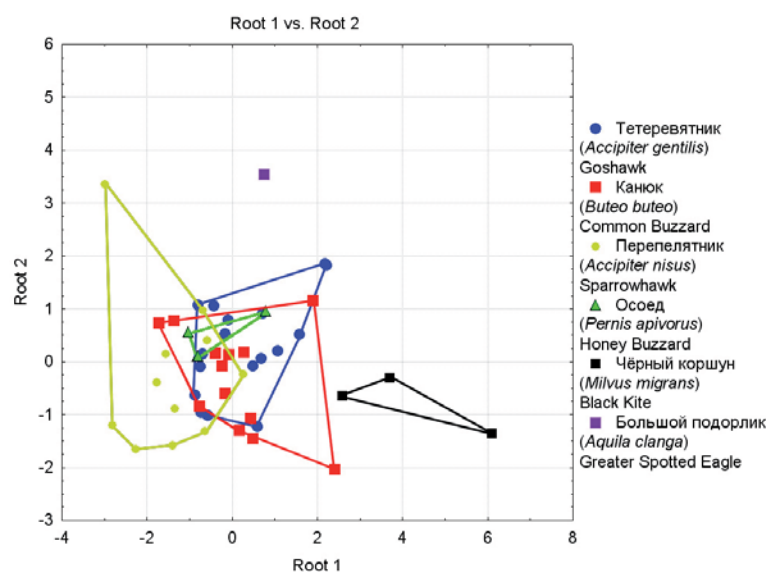


Рис. 2. Диаграмма рассеяния канонических значений.

Fig. 2. Scatter plot of the canonical values.



Слёток канюка в гнезде. Фото Л. Новиковой.

Fledgling of the Common Buzzard in the nest.
Photo by L. Novikova.

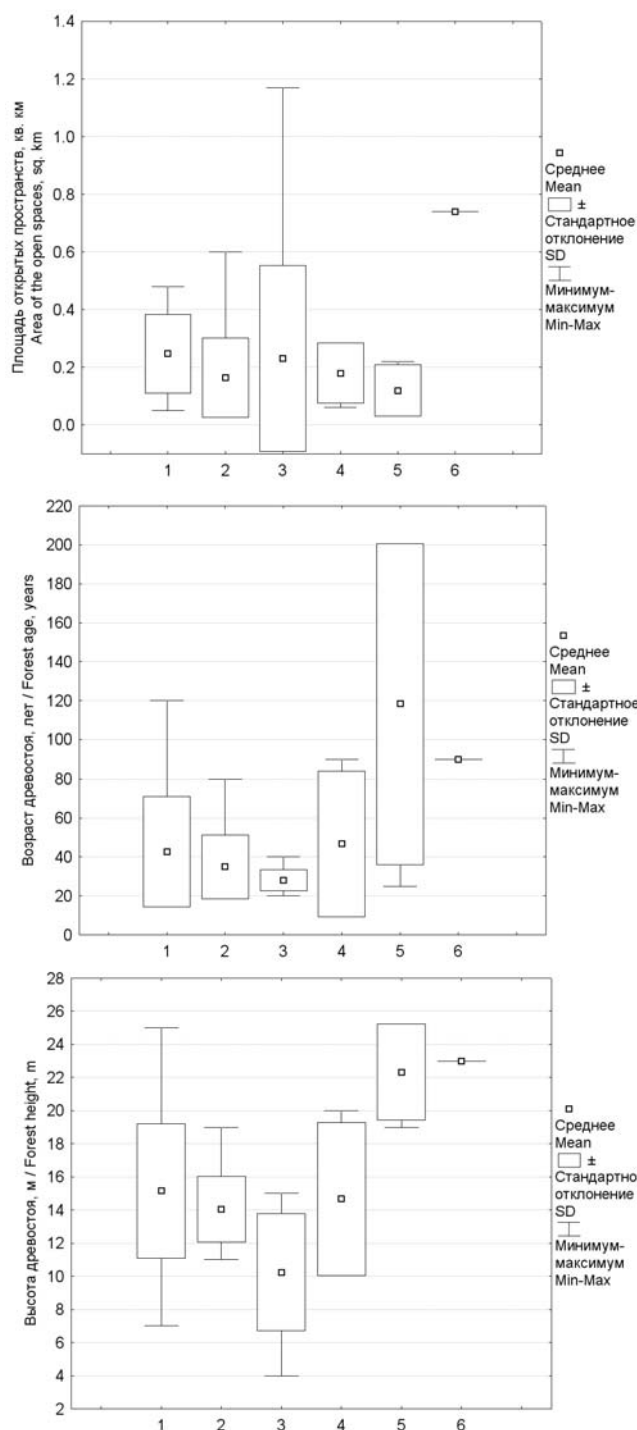


Рис. 3. Различия видов по площади открытых пространств в радиусе 1 км от гнезда – сверху, по возрасту древостоя на гнездовом участке – в центре, по высоте древостоя на гнездовом участке – внизу. Условные обозначения: 1 – тетеревятник (*Accipiter gentilis*), 2 – канюк (*Buteo buteo*), 3 – перепелятник (*Accipiter nisus*), 4 – осоед (*Pernis apivorus*), 5 – чёрный коршун (*Milvus migrans*), 6 – большой подорлик (*Aquila clanga*).

Fig. 3. Difference of species on the area of the open spaces in radius of 1 km from a nest – upper, on the forest age in nesting sites – center, on the forest height in nesting sites – bottom. Labels: 1 – Goshawk (*Accipiter gentilis*), 2 – Common Buzzard (*Buteo buteo*), 3 – Sparrowhawk (*Accipiter nisus*), 4 – Honey Buzzard (*Pernis apivorus*), 5 – Black Kite (*Milvus migrans*), 6 – Greater Spotted Eagle (*Aquila clanga*).

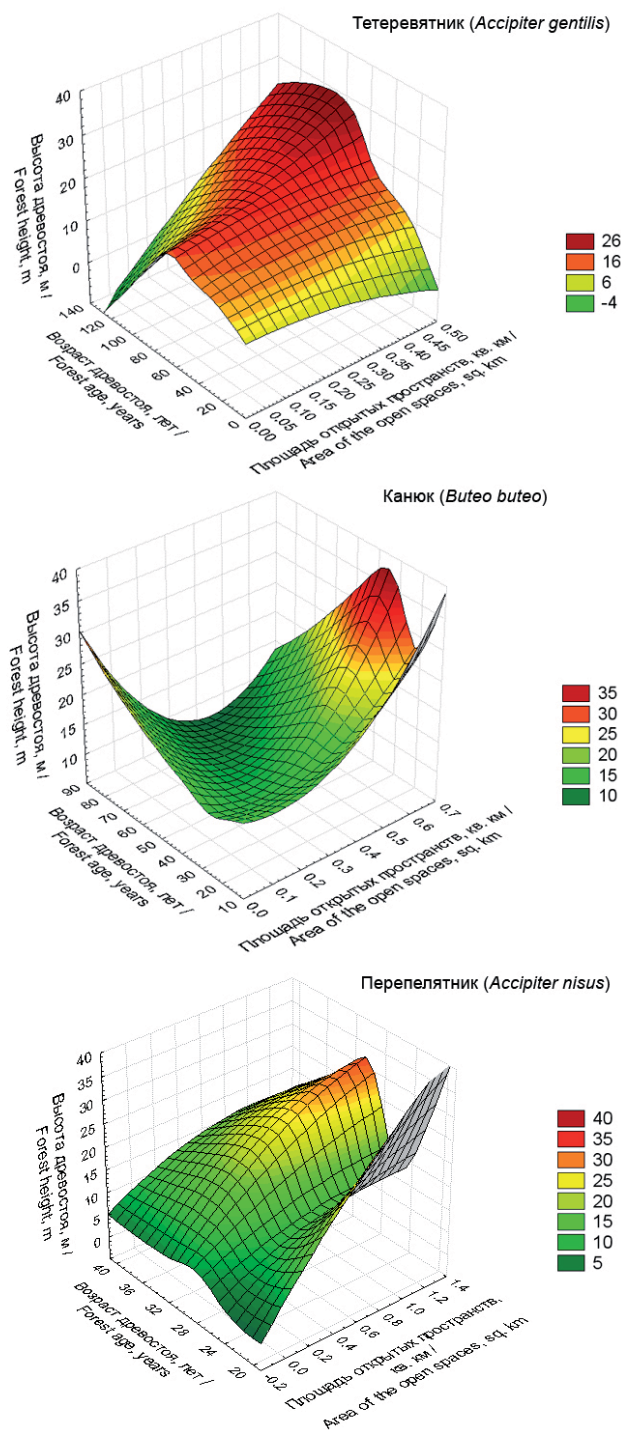


Рис. 4. Трёхмерное отображение экологических ниш тетере- вятника (сверху), канюка (в центре) и перепелятника (внизу) по отношению к трём наиболее значимым факторам, таким как высота древостоя в метрах, возраст древостоя в годах и площадь орткрытых пространств на гнездовых участках хищных птиц в квадратных километрах.

Fig. 4. 3-D models of the Goshawk (upper), Common Buzzard (center) and Sparrowhawk (bottom) ecological niches in relation to the three most significant factors: forest height (meters), forest age (years) and area of the open spaces in the breeding territories of raptors (sq. km).

Табл. 5. Оценка качества классификации (метрика Евклида) по частоте ошибочной дискриминации.**Table 5.** Assessment of quality of classification (Euclidean metric) on the frequency of incorrect discrimination.

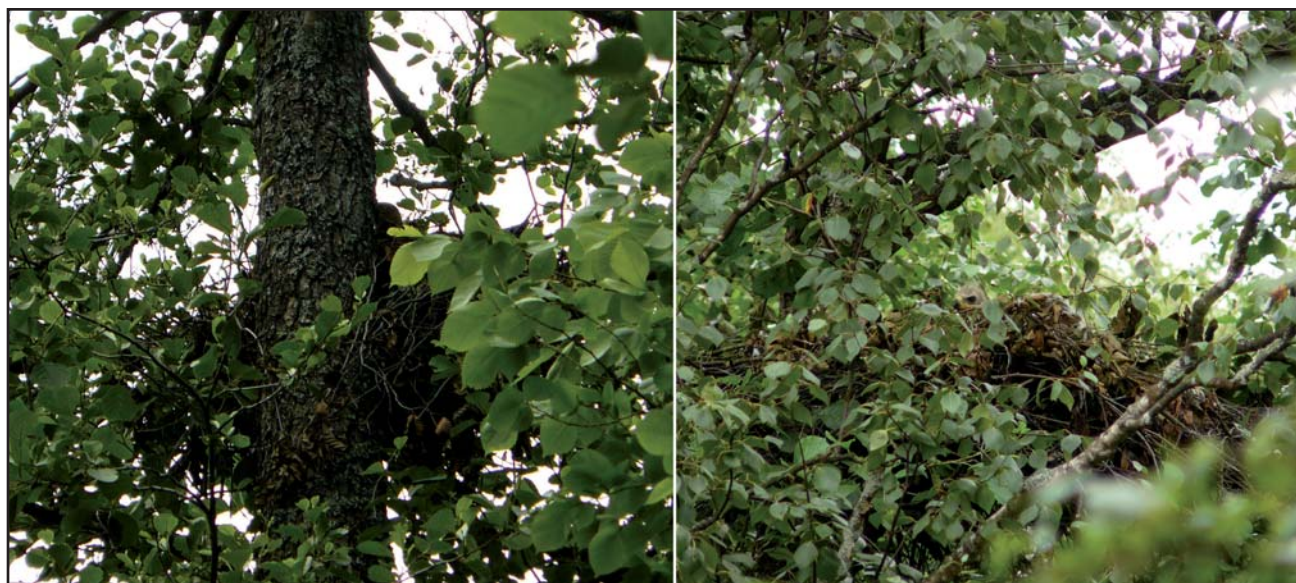
Вид Species	% корректной дискриминации Correct discrimination, %	Тетеревятник Goshawk ($p=0.40984$)	Канюк Common Buzzard ($p=0.26230$)	Перепелятник Sparrowhawk ($p=0.19672$)	Осоед Honey Buzzard ($p=0.04918$)	Чёрный коршун Black Kite ($p=0.04918$)	Большой подорлик Greater Spotted Eagle ($p=0.03279$)
Тетеревятник Goshawk	88.0	22	2	1	0	0	0
Канюк Common Buzzard	50.0	6	8	1	1	0	0
Перепелятник Sparrowhawk	58.3	2	3	7	0	0	0
Осоед Honey Buzzard	33.3	1	1	0	1	0	0
Чёрный коршун Black Kite	66.7	0	1	0	0	2	0
Большой подорлик Greater Spotted Eagle	100.0	0	0	0	0	0	1
Всего / Total	68.9	31	15	9	2	2	1

Примечание: в строках – наблюдаемый класс, в столбцах – рассчитанный класс.

The notice: in strings – observed class, in columns – calculated class.

почти полностью перекрываются. Поэтому можно говорить о том, что экологические ниши, оценённые нами по семи параметрам, сильно перекрываются у данных видов. Перекрывание ниш говорит о сходстве требований этих видов к местообитаниям и подтверждается известными факта-

ми гнездования канюка и тетеревиатника в одном и том же гнезде в разные годы. Ниша перепелятника лишь частично перекрывается с нишами тетеревиатника, канюка и осоеда. Чёрный коршун и большой подорлик занимают отдельные подобласти многомерного пространства, их ниши от-



Гнездо осоеда (*Pernis apivorus*) на ольхе (слева) и птенец большого подорлика (*Aquila clanga*) в гнезде на ольхе (справа). Фото Л. Новиковой и А. Константинова.

Nest of the Honey Buzzard (*Pernis apivorus*) on an alder (left) and nestling of the Greater Spotted Eagle (*Aquila clanga*) in the nest on an alder (right). Photos by L. Novikova and A. Konstantinov.

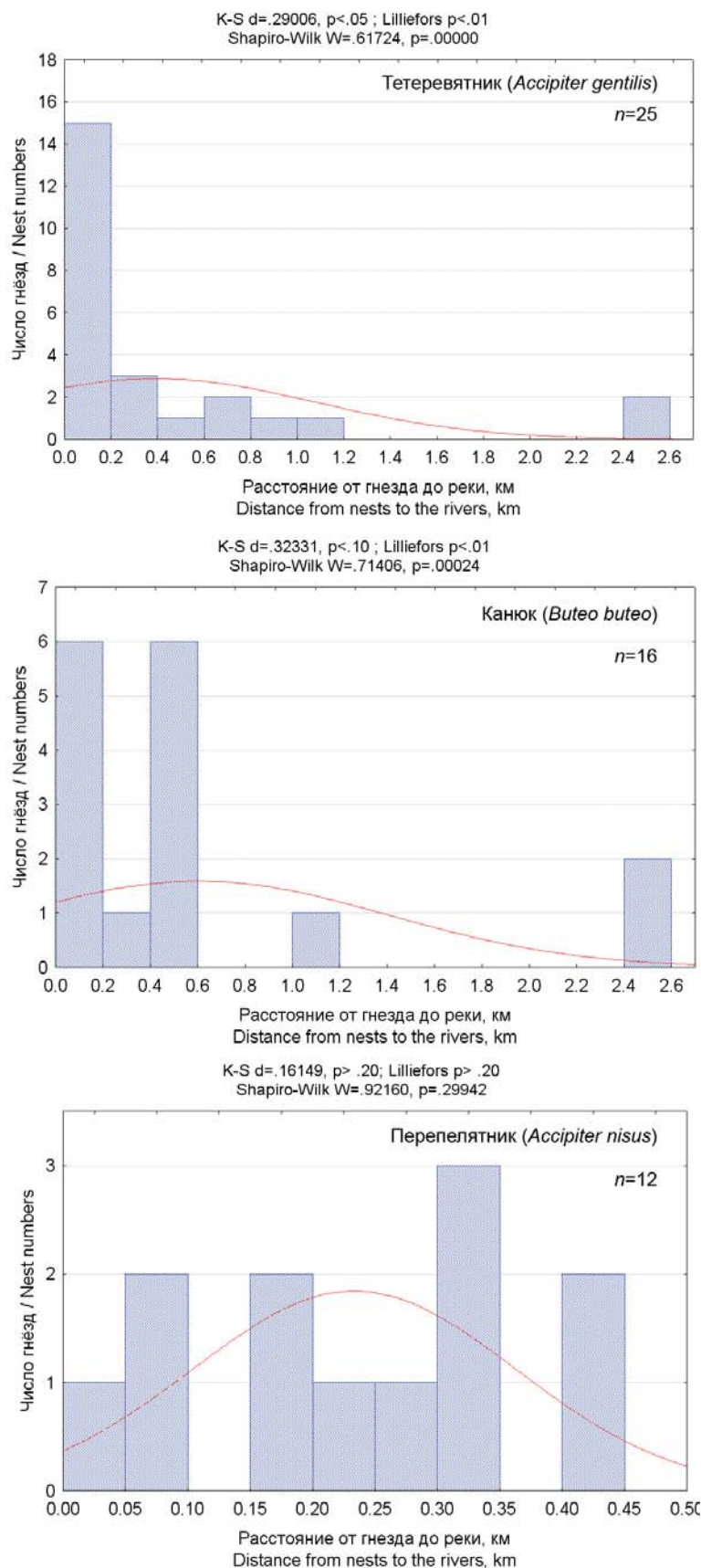


Рис. 5. Расстояния от активных гнёзд до рек у тетеревятника (вверху), канюка (в центре) и перепелятника (внизу).

Fig. 5. Distances between rivers and active nests of the Goshawk (upper), Common Buzzard (center) and Sparrowhawk (bottom).

далены от таковых остальных видов и друг от друга.

Интересно проанализировать, по каким параметрам из семи, включённых в анализ, дифференцируются ниши рассматриваемых видов. Из таблицы 3 видно, что ведущее значение в разделении видов (по критерию Фишера) имеет такой параметр, как площадь открытых пространств в радиусе 1 км от гнезда. Наиболее информативными параметрами для дифференциации являются также возраст и высота древостоя (табл. 3). Расстояние до используемой дороги, по-видимому, не отличается у разных видов по причине того, что дороги в заповеднике используются редко. Расстояние до ближайшего открытого пространства, по-видимому, не играет роли в дифференциации экологических ниш изучаемых видов. Слабее всего данные виды дифференцируются по высоте расположения гнезда.

На рисунке 3 представлены различия по каждому из трёх значимых параметров экологической ниши, дифференцирующих рассматриваемые виды хищных птиц, на рисунке 4 – трёхмерные отображения экологических ниш трёх видов (тетеревятник, канюк, перепелятник) по отношению к трём наиболее значимым факторам.

Значения параметров, не вошедших в модель по причине распределения данных, отличающегося от нормального (расстояния от активных гнёзд до рек), показаны в таблице 6 и на рисунке 5.

Диаграмма на рисунке 5 демонстрирует явное тяготение гнездовых участков тетеревятника к долинам рек. Абсолютное большинство активных гнёзд (92%) построено не далее, чем в 1 км от русел рек, две трети (72%) – не дальше 500 м, а 60% гнёзд – в пределах 50 м от рек. Канюк при выборе мест гнездования в условиях Керженского заповедника, как и тетеревятник, тяготеет к долинам рек (рис. 5). Не далее 1 км от русла располагалось 81% активных гнёзд, почти две трети (63%) – в пределах 500 м, в 50 м – 38% гнёзд. Все обнаруженные активные гнёзда перепелятника были расположены не далее 500 м от русла рек (рис. 5). Судя по распределению значений расстояний до рек, которое более близко к нормальному, чем у предыдущих видов, перепелятник не обнаруживает такого тяготения к рекам, как тетеревятник и канюк. Гнёзда осоеда построены непосредственно у воды. Чёрный коршун гнезился не далее, чем в 200 м от русла р. Керженец. Гнездо большого подорлика располагалось в 60 м от русла малой реки.

Табл. 6. Расстояния от активных гнёзд до рек.

Table 6. Distances between active nests and rivers.

Вид / Species	N	Расстояние, км: медиана (минимум–максимум) Distance, km: median (lim)	25-й / 75-й процентиль 25 th / 75 th percentile
Тетеревятник Goshawk	25	0.025 (0.001–2.447)	0.006 / 0.571
Канюк Common Buzzard	16	0.455 (0.001–2.482)	0.024 / 0.580
Перепелятник Sparrowhawk	12	0.242 (0.047–0.409)	0.112 / 0.328
Осоед Honey Buzzard	3	0.001 (0.001–0.005)	–
Чёрный коршун Black Kite	3	0.132 (0.057–0.189)	–
Большой подорлик Greater Spotted Eagle	1	0.059	–

Табл. 7. Удалённость активных гнёзд от ближайшего соседа того же вида.

Table 7. Nearest neighbour distances.

Вид / Species	N	Расстояние, км: медиана (минимум–максимум) Distance, km: median (lim)	25-й / 75-й процентиль 25 th / 75 th percentile
Тетеревятник Goshawk	8	4.731 (2.643–5.985)	3.723 / 5.738
Канюк Common Buzzard	6	3.785 (1.73–6.705)	3.137 / 4.776
Перепелятник Sparrowhawk	2	0.950 (0.794–1.106)	–
Осоед Honey Buzzard	1	8.388	–
Чёрный коршун Black Kite	1	6.691	–

Табл. 8. Удалённость активных гнёзд от ближайшего соседа другого вида.

Table 8. Distance between active nearest neighbors of different species.

Вид / Species	N	Расстояние, км: медиана (минимум–максимум) Distance, km: median (lim)	25-й / 75-й процентиль 25 th / 75 th percentile
Тетеревятник Goshawk	8	1.8685 (0.295–3.650)	0.864 / 3.226
Канюк Common Buzzard	10	2.7925 (0.295–3.650)	0.877 / 3.171
Перепелятник Sparrowhawk	2	1.836 (0.942–2.730)	–
Осоед Honey Buzzard	2	2.793 (2.785–2.800)	–
Чёрный коршун Black Kite	2	0.8135 (0.685–0.942)	–
Большой подорлик Greater Spotted Eagle	1	1.539	–

Параметры, не включённые в дискриминантный анализ из-за недостатка количества измерений (расстояния от активных гнёзд до ближайших соседей своего и другого вида), показаны в таблицах 7 и 8 и на рисунках 6–7.

Разные авторы придерживаются различных точек зрения на значение конкуренции в сообществах хищных птиц и её влияние на выбор местообитаний. А. Кострцева (Kostrzewa, 1989), изучив сообщества хищников средних размеров (тетеревятник, канюк и осоед) в Германии, придерживается мнения, что перекрытие ниш и внутри- и межвидовая конкуренция играют существенную роль в сообществах хищных птиц. Т. Катцнер с соавторами (Katzner et al., 2003) исследовали сообщества орлов (могильник *Aquila heliaca*, беркут, степной орёл *A. nipalensis*, орлан-белохвост) в Северном Казахстане и пришли к выводу, что межвидовая конкуренция за гнездовые местообитания не может быть доминирующим фактором в выборе местообитаний, используемых для гнездования. Конкуренция орлов была, прежде всего, внутривидовой (расстояния до ближайших соседей своего вида заметно больше, чем до таковых другого вида), поэтому был сделан вывод, что межвидовые взаимодействия играют второстепенную роль в сосуществовании видов данного сообщества.

Возможно, внутри- и межвидовая территориальность зависит от конкретных сообществ хищных птиц и условий существования. Соответственно, в разных случаях могут наблюдаться разные соотношения значимости внутри- и межвидовой конкуренции. В условиях Керженского заповедника сильное перекрытие ниш трёх видов (тетеревятник, канюк, осоед), а также тот факт, что у всех видов расстояния до ближайших гнёзд своего вида больше, чем до чужого, вероятно, говорит о том, что межвидовая конкуренция не оказывает сильного влияния на выбор хищниками местообитаний и в целом не играет существенную роль в данном сообществе хищных птиц. В анализируемом сообществе внутривидовая конкуренция, по-видимому, играет большую роль, чем межвидовая.

Анализ избирательности по отношению к типам биотопов при выборе хищниками гнездовых участков проводился путем сравнения доли площади биотопа в заповеднике и доли числа активных гнёзд, расположенных в данном биотопе. При этом учитывался каждый случай за период 2005–2010 гг.,

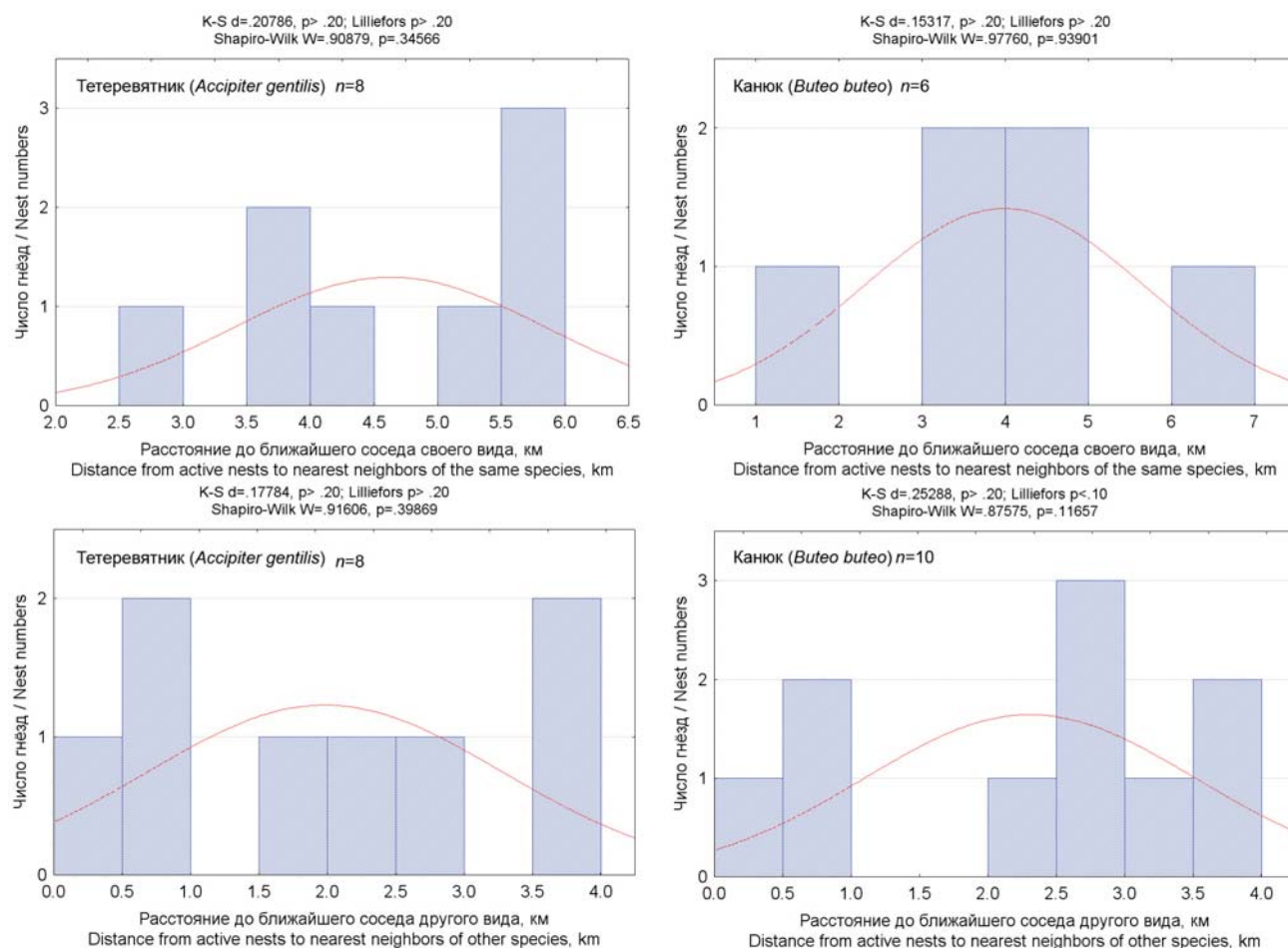


Рис. 6. Удалённость активных гнёзд тетерева (слева) и канюка (справа) от ближайшего соседа своего (вверху) и другого (внизу) вида.

Fig. 6. Distances between nearest neighbors of the same (upper) and other species (bottom) for the Goshawk (left) and Common Buzzard (right).

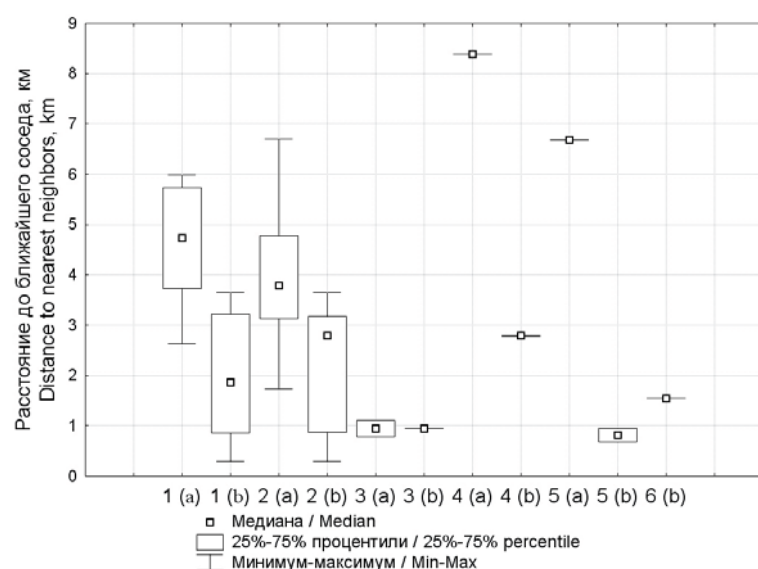
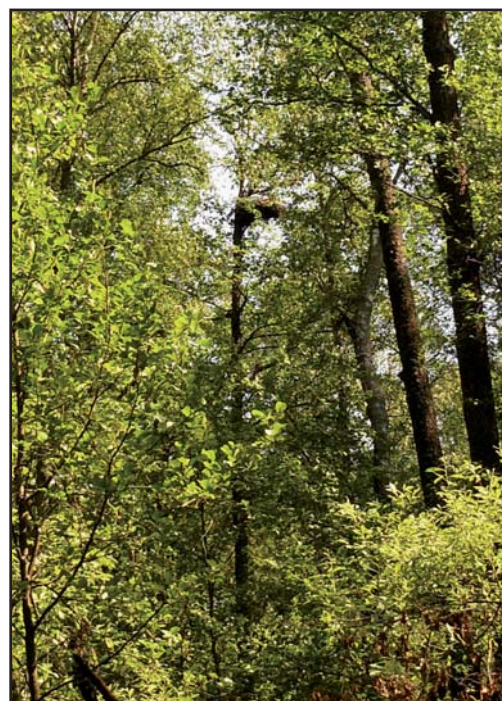


Рис. 7. Удалённость активного гнезда от ближайшего активного гнезда своего и другого вида. Условные обозначения: 1 – тетеревятник, 2 – канюк, 3 – перепелятник, 4 – осоед, 5 – чёрный коршун, 6 – большой подорлик; (a) – удалённость активных гнёзд от ближайшего соседа того же вида, (b) – удалённость активных гнёзд от ближайшего соседа другого вида.

Fig. 7. Distances between nearest neighbors of the same and different species. Labels: 1 – Goshawk, 2 – Common Buzzard, 3 – Sparrowhawk, 4 – Honey Buzzard, 5 – Black Kite, 6 – Greater Spotted Eagle; (a) – distance between nearest neighbours of the same species, (b) – distance between nearest neighbours of different species.



Гнездо большого подорлика на ольхе.
 Фото Л. Новиковой.

Nest of the Greater Spotted Eagle on an alder.
 Photo by L. Novikova.

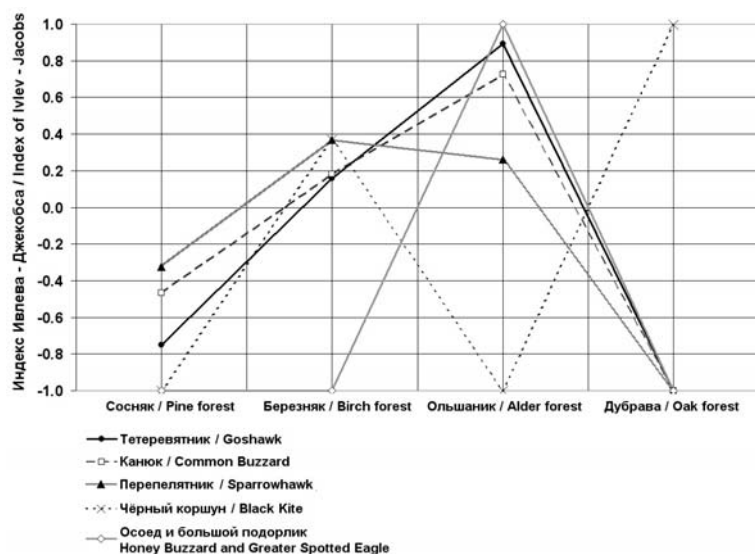


Рис. 8. Избирательность хищных птиц по отношению к гнездовым биотопам (по числу активных гнёзд в период с 2005 по 2010 гг.).

Fig. 8. Habitat preferences of raptors (according to a number of active nests in 2005–2010).

когда гнездо было активным (60 случаев). Различие видов по предпочитаемым биотопам характеризует индекс избирательности Ивлева – Джекобса (рис. 8).

В отношении биотической избирательности (рис. 8) ниши тетеревиатника и канюка также очень схожи. К нишам этих видов близка ниша перепелятника, но он проявляет значительно меньшее тяготение к ольшаникам. Осоед более близок в этом отношении к большому подорлику – оба вида предпочитают ольшаники всем другим биотопам, однако данные по их гнездованию единичны. Чёрный коршун, насколько позволяет судить небольшой объем выборки по нему, – единственный из всех видов, не проявляющий высокой избирательности к ольшаникам, но явно тяготеющий к дубравам.

В настоящее время структура растительных сообществ заповедника не является оптимальной для обитания тетеревиатника, канюка и осоеда (Новикова, 2008, 2009, 2010). По всей вероятности, эти виды испытывают недостаток средне- и старовозрастных насаждений и поэтому вынуждены гнездиться в долинах рек, где скорость роста деревьев выше, и после крупного пожара 1972 г. сохранились средне- и старовозрастные насаждения. По этой же причине сосняки в междуречьях, находящиеся в основном в возрасте молодняков, «освоены» преимущественно перепелятником, для которого не требуются деревья большого возраста и высоты.

Понятие «экологическая ниша» включает

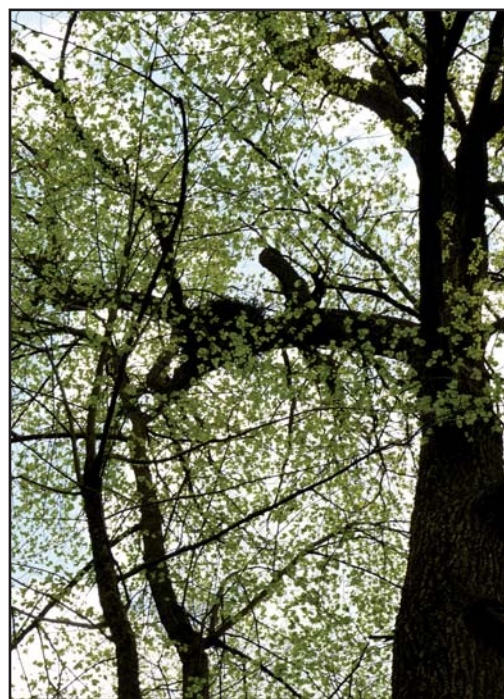
в себя не только физическое пространство, занимаемое организмом, но и функциональную роль организма в сообществе, например, его трофическое положение (Одум, 1986). Очевидно, что расхождение ниш в рассматриваемом сообществе хищных птиц происходит и по предпочитаемым пищевым ресурсам, поскольку их рацион питания различается.

Выводы

Дискриминантный анализ, проведённый по параметрам ландшафтной и биотопической приуроченности местообитаний и параметрам гнездовых деревьев хищных птиц, показал сходство пространственных экологических ниш тетеревиатника, канюка и осоеда. Ниша перепелятника по этим параметрам лишь частично перекрывается с нишами этих трёх видов. Чёрный коршун и большой подорлик стоят особняком в смоделированном многомерном пространстве экологических ниш.

Наибольшее значение в дифференциации ниш имеют такие параметры, как площадь открытых пространств в радиусе 1 км от гнезда, возраст и высота древостоя на гнездовом участке.

По биотической избирательности близки ниши тетеревиатника, канюка и перепелятника; у осоеда и большого подорлика ниши идентичны; чёрный коршун занимает



Гнездо чёрного коршуна (*Milvus migrans*) на дубе.
Фото Л. Новиковой.

Nest of the Black Kite (*Milvus migrans*) on an oak.
Photo by L. Novikova.

Птенцы перепелятника (*Accipiter nisus*) в гнезде (слева) и гнездо перепелятника на сосне (справа). Фото А. Константинова и С. Бакки.

Nestlings of the Sparrowhawk (*Accipiter nisus*) in the nest (left) and nest of the Sparrowhawk on a pine (right). Photos by A. Konstantinov and S. Bakka.



обособленную от остальных видов нишу.

В целом наиболее схожи экологические ниши тетереvyтника и канюка; близки к ним ниши перепелятника и осоеда. Большой подорлик по параметрам ниши близок к осоеду. Чёрный коршун занимает, по-видимому, отдельную от других видов нишу.

У всех видов расстояния до ближайших гнёзд своего вида больше, чем до чужого, что, на наш взгляд, говорит о том, что в изученном сообществе хищных птиц внутривидовая территориальность играет большую роль, чем межвидовая.

Литература

Аверина И.А. Пожары на территории Керженского заповедника. – Природные условия Керженского заповедника и некоторые аспекты охраны природы Нижегородской области: Труды Государственного природного заповедника «Керженский». Т. 1. Н. Новгород, 2001. С. 404–414.

Волкова Н.И., Градобоев А.А., Жучкова В.К., Козлов Д.Н., Крушина Ю.В., Шейко С.Н., Кораблёва О.В., Урбанавичуте С.П., Попов С.Ю. Ландшафтная карта заповедника «Керженский». – Труды Государственного природного биосферного заповедника «Керженский». Т. 3. Н. Новгород, 2006. С. 5–11.

Карякин И.В. Пернатые хищники (методические рекомендации по изучению соколообразных и совообразных). Н. Новгород, 2004. 351 с.

Факторный, дискриминантный и кластерный анализ / Пер. с англ. Дж.О. Ким, Ч.У. Мьюллер, У.Р. Клекка и др.; под ред. И.С. Енюкова. М., 1989. 215 с.

Летопись природы Керженского государственного заповедника. 2006. Кн. 13. Н. Новгород, 2007. 218 с. (Рукопись ГПБЗ

«Керженский»).

Новикова Л.М. Размещение местообитаний ястреба-тетереvyтника в растительном покрове Керженского заповедника. – Пернатые хищники и их охрана. 2008. №14. С. 96–107.

Новикова Л.М. Численность и распределение канюка в Керженском заповеднике. – Пернатые хищники и их охрана. 2009. №16. С. 139–150.

Новикова Л.М. Избирательность хищных птиц при выборе гнездовых местообитаний в Керженском заповеднике. – Орнитология в Северной Евразии: Материалы XIII Международной орнитологической конференции Северной Евразии (тезисы докладов). Оренбург, 2010. С. 236.

Одум Ю. Экология. Т. 2. М., 1986. 376 с.

Реброва О.Ю. Статистический анализ медицинских данных. Применение пакета прикладных программ STATISTICA. М., 2002. 312 с.

Романов М.С. Топические связи лесных хищных птиц в мозаике растительного покрова. Дисс. ... канд. биол. наук. М.: МПГУ. 2001. 225 с.

Проект организации и ведения заповедного дела ГПЗ «Керженский». Т. 1. Кн. 1. Ч. 1. Н. Новгород, 2000. 241 с.

Пузаченко Ю.Г. Математические методы в экологических и географических исследованиях: Учеб. пособие для студ. вузов. М., 2004. 416 с.

Уиттекер Р. Сообщества и экосистемы. М., 1980. 328 с.

Kostrzewa A. Nest Habitat Separation in Three European Raptors: *Accipiter gentilis*, *Buteo buteo* and *Pernis apivorus* – A Multivariate Analysis. – Raptors in the Modern World. 1989. P. 553–559.

Katzner T.E., Bragin E.A., Knick S.T., Smith A.T. Coexistence in a multispecies assemblage of eagles in Central Asia. – The Condor. 2003. №105. P. 538–551.