

Some Features of the Ecological Niches of Raptors in the Russian Part of the Altai Foothills

НЕКОТОРЫЕ ОСОБЕННОСТИ ЭКОЛОГИЧЕСКИХ НИШ ПЕРНАТЫХ ХИЩНИКОВ В РОССИЙСКОЙ ЧАСТИ ПРЕДГОРИЙ АЛТАЯ

Vazhov S.V. (Altai State Academy of Education, Biysk, Russia)

Важов С.В. (Алтайская государственная академия образования, Бийск, Россия)

Контакт:

Сергей Важов
659306, Россия,
Алтайский край,
г. Бийск,
ул. Советская, 66–32
тел.: +7 963 534 81 07
aquila-altai@mail.ru

Contact:

Sergey Vazhov
Sovetskaya str., 66–32,
Biysk, Altai Krai,
Russia, 659306
tel.: +7 963 534 81 07
aquila-altai@mail.ru

Резюме

В статье предпринята попытка описания пространственных ниш (т.е., одной из составляющих экологических ниш) наиболее характерных для российской части предгорий Алтая видов пернатых хищников. При анализе были использованы 3 параметра ландшафтной приуроченности гнездовых участков: густота расчленения рельефа, лесистость территории и плотность сельского населения, а также 2 параметра пространственного размещения гнёзд: дистанции между ближайшими соседями и высота расположения гнёзд на субстрате. Анализ показал, что пространственные ниши чёрного коршуна (*Milvus migrans*) и канюка (*Buteo buteo*) в предгорьях Алтая в значительной степени перекрываются и существенно отличаются от ниш могильника (*Aquila heliaca*) и беркута (*Aquila chrysaetos*), которые, в свою очередь, также сильно перекрываются между собой. Ниша степного орла (*Aquila nipalensis*) лишь частично перекрывается с нишами коршуна и канюка и в значительной степени – с нишей филина (*Bubo bubo*), которая существенно перекрывается также и с нишами могильника и беркута. Максимально различны между собой пространственные ниши коршуна и беркута.

Ключевые слова: экологическая ниша, пространственная ниша, пернатые хищники, соколообразные (*Falconiformes*), совообразные (*Strigiformes*), предгорья Алтая.

Поступила в редакцию: 12.12.2012 г. **Принята к публикации:** 30.12.2012 г.

Abstract

The paper attempts to describe the spatial niches (i.e. one of the components of ecological niches) for the most characteristic raptor species in the Russian part of the Altai foothills. The impact of 3 parameters of landscape on the distribution of raptor breeding territories was analyzed: a degree of ruggedness and afforestation of the land, as well as the density of rural population. Also 2 parameters of spatial distribution of nests were assessed: the nearest neighbor distance and the height of nest location on the substrate. The analysis has shown that the spatial niches of the Black Kite (*Milvus migrans*) and the Buzzard (*Buteo buteo*) in the Altai foothills overlap largely and differ significantly from niches of the Imperial Eagle (*Aquila heliaca*) and the Golden Eagle (*Aquila chrysaetos*), which, by-turn, strongly overlap too. Niches of the Steppe Eagle (*Aquila nipalensis*) seems to overlap only partially with the Kite and Buzzard niches and to a large extent with niches of the Eagle Owl (*Bubo bubo*), which significantly overlaps also with the Imperial and Golden Eagles niches. The maximum difference in spatial niches was recorded for the Black Kite and Golden Eagle.

Keywords: ecological niche, spatial niche, raptors, birds of prey, *Falconiformes*, *Strigiformes*, foothills of the Altai mountains.

Received: 12/12/2012. **Accepted:** 30/12/2012.

Введение

Известно, что в пределах каждого биотопа можно описать позицию вида в пространстве, времени и функциональные связи с природным сообществом, занимающим этот биотоп. Эта позиция вида в сообществе в зависимости от других видов является его экологической нишей (Уиттекер, 1980). Для вида решающим преимуществом является высокая степень защиты от конкуренции с другими видами. Виды могут сосуществовать в данном географическом районе, если они обитают в разных условиях среды, как члены разных сообществ. Такие различия являются различиями местообитаний. Но виды могут сосуществовать и в пределах одного сообщества, если они расходятся по использованию пищевых и иных ресурсов.

Разнообразие ниш среди видов возрастает в процессе эволюции благодаря не-

Introduction

Authors attempt to describe the spatial niches (i.e. one of the components of ecological niches) for the most characteristic raptor species in the Russian part of the Altai foothills with use of mathematic and statistical methods as well as GIS-technologies.

Methods

Studies of raptors were conducted in the northern and north-western foothills of the Altai mountains and Predaltaiskaya Plain from 2004 to 2011 (mostly from 2009 to 2011). Coordinates of all the discovered nests were fixed with use of the GPS-navigators Garmin Etrex and input into the database of ArcView GIS 3.2a ESRI.

A total of 307 breeding territories of raptors were found. In addition, surveys were carried out in 173 breeding territories, discovered by field teams of the Center of Field

Пара чёрных коршунов (*Milvus migrans*) у своего гнезда (слева) и птенцы в гнезде (справа).
Фото С. Вазова.

Pair of the Black Kites (*Milvus migrans*) near its nest (left) and nestlings in the nest (right).
Photos by S. Vazhov.



выгодности отбора в направлении прямой конкуренции видов по сравнению с преимуществами отбора в сторону дифференциации ниш. Преимуществами дифференциации ниш являются надёжное обеспечение ресурсами разного типа, как условие поддержания разных видов, и относительная независимость от конкуренции за эти ресурсы с другими видами (Уиттекер, 1980; Одум, 1975).

Сложность описания экологических ниш птиц и выявления различий между нишами разных их видов связана с тем, что они, как типичные пермеанты, свободно передвигаются между ярусами и подсистемами, которые обычно образуют мозаику в большинстве ландшафтов. В данной статье нами предпринята попытка описания пространственных ниш (т.е., одной из важнейших составляющих экологических ниш) наиболее характерных для российской части предгорий Алтая видов пернатых хищников с использованием математических

Studies and Siberian Environmental Center from 2001 to 2008.

Statistical data processing was performed with use of the Statistica 6.0 program. Data obtained were tested for normality with use of Shapiro-Wilk and Kolmogorov-Smirnov tests. The basic results have been already published, and the paper presents only the analysis of spatial niches of raptors.

To reveal differences between niches of six species (Black Kite *Milvus migrans*, Buzzard *Buteo buteo*, Steppe Eagle *Aquila nipalensis*, Imperial Eagle *Aquila heliaca*, Golden Eagle *Aquila chrysaetos* and Eagle Owl *Bubo bubo*), which are the most typical raptors for the territory under consideration, and for which rather representative data were collected, we performed the discriminant analysis. We used 3 parameters of landscape concerning the distribution of raptor breeding territories in the analysis: a degree of ruggedness and afforestation of the territory, as well as the density of ru-



Гнездо обыкновенного канюка (*Buteo buteo*) со слётком (слева) и птенцы в гнезде (справа).
Фото С. Вазова.

Fledgling of the Common Buzzard (*Buteo buteo*) in the nest – left, and nestlings in the nest – right.
Photos by S. Vazhov.

Самки степного орла (*Aquila nipalensis*) на гнёздах с птенцами. Фото С. Важова.

Females Steppe Eagle (*Aquila nipalensis*) in the nests with nestlings. Photos by S. Vazhov.



методов и комплекса современных прикладных геоинформационных и статистических программ.

Материал и методика

Работы по изучению дневных хищных птиц и сов проводились в северных и северо-западных предгорьях Алтая, на Предалтайской равнине и в той части лугово-степных и лесостепных низкогорий, которая непосредственно граничит с предгорьями. С ноября 2004 г. по апрель 2009 г. проводились наблюдения на пеших маршрутах, общая протяжённость которых составила около 1560 км. В 2009–2011 гг. в период с января–марта по сентябрь–декабрь на указанной территории проводились специальные углублённые исследования экологии и распространения дневных хищников и сов с использованием автотранспорта. В местах, недоступных для автотранспорта, наблюдения вели на пеших маршрутах. Общая протяжённость автомобильных маршрутов составила более 15290 км, из них около 2100 км – совместно с экспедиционными группами Центра полевых исследований и Сибэкоцентра. Общая протяжённость пеших маршрутов превысила 1700 км.

Все места обнаружения птиц и их гнёзд привязывались к системе координат с помощью персональных спутниковых навигаторов Garmin Etrex, картировались и вносились в базу данных ArcView GIS 3.2a ESRI.

Всего в ходе исследований было обнаружено более 307 гнездовых участков дневных хищных птиц и сов, на большинстве из которых найдены гнездовые постройки. Кроме того, проведены наблюдения ещё

ра population. Also 2 parameters of spatial distribution of nests were assessed: the nearest neighbor distance and the height of nest location on the substrate.

A degree of ruggedness of the territory (km), density of rural population (ind./km²) and a degree of afforestation of the territory (%) within breeding grounds of raptors were estimated in accordance to the relevant maps of the Atlas of the Altai Kray (1978, 1980). Inter-nest distances were estimated within GIS-software to within 10 m; the height of nest location on a substrate was measured with a rope with a known length.

Results

The results of discriminant analysis are presented in the tables 1 and 2 and on the figure 1. The analysis has shown the discriminant function in general categorizing correctly about 82.19% of cases (table 3). Thus, we may conclude that accuracy of separation is rather high and this linear discriminant function is efficient enough.

Scatterplot of the canonical values (fig. 1) represents the position of the classes in a multidimensional space (in this case it is the bird species) and can be interpreted as a projection of spatial niches in a multidimensional space.

The scatterplot has shown that “clouds” of points, belonging to the Black Kite and the Buzzard, overlap significantly, as well “clouds” of point belonging to the Imperial and Golden Eagles. This allows to suggest that the spatial niches, being evaluated with five parameters, strongly overlap with these pairs of species. The niche overlapping shows similarity between the habitat preferences of these species. Meanwhile the spa-

Гнездо сокольника (Aquila heliaca) – слева и птенцы в гнезде – справа.

Фото С. Важова.

Imperial Eagle (Aquila heliaca) nest (left) and nestlings in the nest (right).

Photos by S. Vazhov.



на 173 гнездовых участках крупных пернатых хищников, выявленных экспедиционными группами Центра полевых исследований и Сибэкоцентра в период с 2001 по 2008 гг. (Карякин и др., 2005; Карякин и др., 2009, 2010а, 2010б; Смелянский и др., 2005).

Статистическая обработка данных осуществлена в программе Statistica 6.0. Параметры подвергались проверке на нормальность распределения с помощью критериев Шапиро-Уилка и Колмогорова-Смирнова. Достоверность различий средних анализировалась с помощью параметрического *t*-критерия Стьюдента или непараметрического рангового *X*-критерия Ван-дер-Вардена (Лакин, 1990), в некоторых случаях проводился однофакторный дисперсионный анализ (ANOVA). Основные результаты исследований нами уже опубликованы (Бахтин и др., 2010; Бахтин, Важов, 2010; Важов, 2008, 2009а, 2009б, 2010а, 2010б, 2010в, 2012; Важов, Бахтин, 2010а,

tial niches occupied by Kites and Buzzards are quite different from niches occupied by the Imperial and Golden Eagles because “clouds” of points were located separately within the scatterplot. Spatial niche of the Steppe Eagle only partially overlaps with the niches of the Black Kite and Buzzard and substantially with the niche of the Eagle Owl, which, at the same time, significantly overlaps also with niches of the Imperial and Golden Eagles. The maximum difference in the spatial niches was noted for the Black Kite and Golden Eagle, since the “clouds” of points belonging these species are located far apart on the plot.

The analysis performed allows us to choose the parameters of those included in the model that make the most significant contribution to the discrimination of niches of the species under consideration. According to F-test a degree of ruggedness of the territory is the most significant parameter. Also the nearest neighbor distance and the height of nest location on a substrate are

Гнёзда филина (Bubo bubo) с птенцами.

Фото С. Важова.

Eagle Owl (Bubo bubo) nests with nestlings.

Photos by S. Vazhov.



Гнездо беркута (*Aquila chrysaetos*) – слева и птенцы в нём – справа.
Фото С. Важова.

Golden Eagle (*Aquila chrysaetos*) nest (left) and nestlings in this nest (right).
Photos by S. Vazhov.



2010б, 2010в; Важов и др., 2009, 2010а, 2010б), в данной статье мы касаемся только анализа пространственных ниш наиболее характерных видов хищных птиц.

С целью выявления различий ниш шести (чёрный коршун *Milvus migrans*, обыкновенный канюк *Buteo buteo*, степной орёл *Aquila nipalensis*, могильник *Aquila heliaca*, беркут *Aquila chrysaetos* и филин *Bubo bubo*) наиболее характерных для изучаемой территории видов хищных птиц, по которым собран относительно репрезентативный материал, нами проведён дискриминантный анализ. Как известно, этот раздел многомерного статистического анализа является альтернативой множественного регрессионного анализа и в решении задач классификации практически не заменим другими методами (Наследов, 2004; Халафян, 2007). При анализе были использованы 3 параметра ландшафтной приуроченности гнездовых участков: густота расчленения рельефа, лесистость территории и плотность сельского населения, а также 2 параметра пространственного размещения гнёзд: дистанции между ближайшими соседями и высота расположения гнёзд на субстрате.

Густоту расчленения рельефа (км), плотность сельского населения (чел./км²) и лесистость территории (%) в местах гнездования птиц определяли по соответствующим картам Атласа Алтайского края (1978, 1980). Дистанции между гнёздами измерялись в среде ГИС с точностью до 10 м, высота расположения на субстрате – верёвкой с известной длиной либо, с известной долей приближенности, – на глаз.

В модуле Discriminant Analysis пакета Statistica, выбранном нами для проведения

recognized as the most reliable parameters (table 1).

One-way ANOVA has shown that means of nearest neighbor distances for 9 raptor species (in addition to six species included in the model, there are the Saker Falcon *Falco cherrug*, Peregrine Falcon *Falco peregrinus* and Ural Owl *Strix uralensis*) differed statistically significant (fig. 2). The descriptive statistics is presented in the table 4. The shortest distances are recorded for the Black Kite the longest – for the Golden Eagle.

Descriptive statistics for the heights of nest location on a substrate for five raptor species (Black Kite, Buzzard and Imperial Eagle prefer to nest on trees, Steppe Eagle – generally on rocks, Golden Eagle is recorded to nest on both substrates) is presented in the table 5.

One-way ANOVA has shown the means differed statistically significant (fig. 3). Generally the Steppe Eagle places its nest at the smallest height, while the nest locations of the Black Kite are the highest.

We tried to analyze the spatial niches of 13 species, 7 of which (Goshawk *Accipiter gentilis*, Sparrowhawk *Accipiter nisus*, Saker, Peregrine, Kestrel *Falco tinnunculus*, Long-Eared Owl *Asio otus* and Ural Owl) were not included in the discriminant analysis due to insufficient data on the nearest neighbor distances and heights on nest location, on the three landscape parameters mentioned above. Differences between species in accordance to each of three parameters are presented in figures 4–6.

Conclusion

In conclusion, it should be noted that groups of species with intense interspe-

Табл. 1. Результаты дискриминантного анализа для параметров, включённых в модель.

Table 1. Results of the Discriminant analysis for the parameters included in the model.

Параметр Parameter	λ Уилкса Wilks' λ	λ частная Partial λ	F-исключ. F-remove	p-уровень p-level	Толерантность Tolerance	1-толер. 1-Tolerance
Густота расчленения рельефа, км Ruggedness of the land, km	0.0669	0.5959	28.3458	0.000000	0.8883	0.1117
Плотность населения, чел./км ² Population density, pers./km ²	0.0502	0.7944	10.8208	0.000000	0.9250	0.0750
Лесистость территории, % Afforestation of the land, %	0.0498	0.8007	10.4045	0.000000	0.9765	0.0235
Высота расположения гнезда на субстрате, м Height of the nest location, m	0.0541	0.7372	14.8988	0.000000	0.7886	0.2114
Дистанция между ближайшими активными гнёздами, м Nearest neighbor distance, m	0.0622	0.6407	23.4426	0.000000	0.8152	0.1848

анализа, имеется широкий выбор средств, обеспечивающих проведение дискриминантного анализа данных, визуализации и интерпретации результатов. Список параметров, включённых в анализ, представлен в таблице 1. Количество наблюдений по каждому виду – суммарное число активных гнёзд, зарегистрированных за период исследований.

Результаты

Результаты дискриминантного анализа представлены в таблицах 1 и 2 и на рисунке 1. Анализ показал, что дискриминантная функция в целом корректно классифицирует около 82,19% случаев (табл. 3),

cific competition and a pronounced territorial behavior, which include almost all the raptor species under consideration, the distribution of breeding territories theoretically should satisfy the hypothesis of nonoverlapping niches. Virtually many populations, especially those belonging to the same trophic level, have the structure of niches showing their overlap, and the nature of the competition they have is different from clear competitive exclusion. Many animals often coexist in an indirect, rather than a direct competition, and their adaptation promote niche differentiation without competitive exclusion from the habitat.

Табл. 2. Коэффициенты классифицирующей дискриминантной функции для анализируемых параметров.

Table 2. Factors of the categorizing discriminant function for the analyzed parameters.

Параметр Parameter	Вид / Species					
	<i>Milvus migrans</i> p=,50685	<i>Buteo buteo</i> p=,03653	<i>Aquila nipalensis</i> p=,09589	<i>Aquila heliaca</i> p=,22831	<i>Aquila chrysaetos</i> p=,07306	<i>Bubo bubo</i> p=,05936
Густота расчленения рельефа, км Ruggedness of the land, km	18.1907	14.2936	9.8969	4.1596	4.6794	7.1382
Плотность населения, чел./км ² Population density, pers./km ²	1.8103	1.8262	0.9173	0.8092	0.7186	0.8081
Лесистость территории, % Afforestation of the land, %	0.3800	0.3634	0.0819	0.1963	0.1414	0.1589
Высота расположения гнезда на субстрате, м Height of the nest location, m	0.7197	0.3318	0.4080	0.1503	0.0552	-0.1464
Дистанция между ближайшими активными гнёздами, м Nearest neighbor distance, m	0.0001	0.0008	0.0003	0.0018	0.0027	0.0015
Константа / Constant	-48.9913	-40.3012	-15.4020	-12.0557	-17.8127	-12.8630

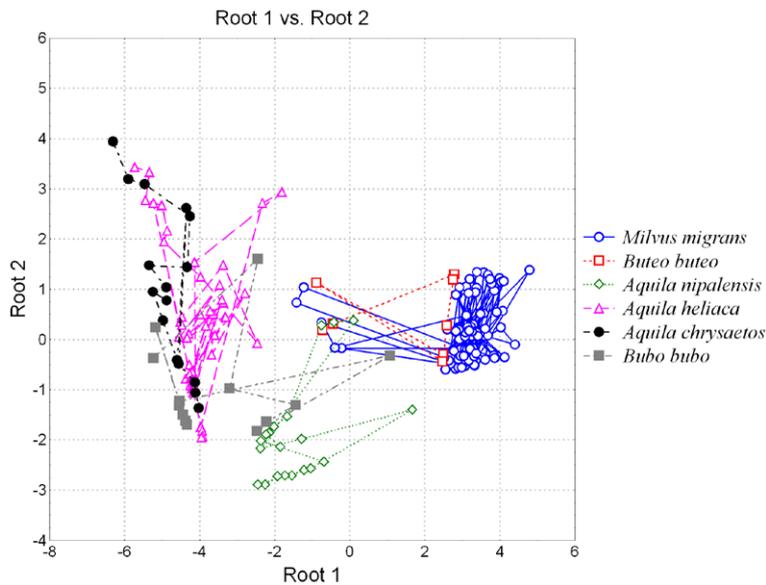


Рис. 1. Диаграмма рассеяния канонических значений.

Fig. 1. Scatterplot of the canonical values.

поэтому можно заключить, что качество распознавания достаточно высокое и построенная линейная дискриминантная функция достаточно эффективна.

Связи между нишами видов в сообществе можно описать как n -мерное пространство ниши, в котором каждый из видов имеет свою собственную позицию с центром, положение которого отличается от положения центров ниш других видов. Дискриминантные переменные, количество которых равно n , можно представить себе как ортогональные оси n -мерного евклидова пространства. Тогда каждый объект будет являться точкой в этом пространстве, положение которой задано значениями дискриминантных переменных для этого объекта как его координатами.

Диаграмма рассеяния канонических

значений (рис. 1) представляет положение классов (в данном случае – видов птиц) в многомерном пространстве и может быть интерпретирована как отображение пространственных ниш видов в многомерном пространстве.

На диаграмме видно, что подобласти, занимаемые в многомерной модели чёрным коршуном и канюком, в значительной степени перекрываются, как и подобласти, занимаемые могильником и беркутом. Это даёт основание говорить о том, что пространственные ниши, оценённые нами по пяти параметрам, сильно перекрываются у данных пар видов. Перекрытие этих ниш говорит о сходстве требований этих видов к местообитаниям и подтверждается наблюдаемыми нами фактами как гнездования коршуна в постройках канюка, так и гнездования могильника в постройке беркута и наоборот. В свою очередь, пространственные ниши, занимаемые коршуном и канюком, существенно отличаются от ниш, занимаемых могильником и беркутом, поскольку занимают отдельные подобласти многомерного пространства. Пространственная ниша степного орла лишь частично перекрывается с нишами коршуна и канюка, и в значительной степени – с нишей филина, которая, в свою очередь, существенно перекрывается также и с пространственными нишами могильника и беркута. Сходство ниш филина и орлов подтверждается часто наблюдаемыми фактами близкого соседства их гнездовых участков. Максимально различаются между собой пространственные ниши коршуна и беркута, так как занимают удалённые друг от друга подобласти многомерного пространства.

Проведённый нами анализ даёт возможность выявить, по каким параметрам из

Табл. 3. Оценка качества классификации (метрика Евклида) по частоте ошибочной дискриминации.

Table 3. Assessment of quality of classification (Euclidean metric) on the frequency of incorrect discrimination.

Вид / Species	% корректной дискриминации Correct discrimination, %	<i>Milvus migrans</i> p=,50685	<i>Buteo buteo</i> p=,03653	<i>Aquila nipalensis</i> p=,09589	<i>Aquila heliaca</i> p=,22831	<i>Aquila chrysaetos</i> p=,07306	<i>Bubo bubo</i> p=,05936
<i>Milvus migrans</i>	95.5	106	0	3	2	0	0
<i>Buteo buteo</i>	25	5	2	1	0	0	0
<i>Aquila nipalensis</i>	85.71	2	1	18	0	0	0
<i>Aquila heliaca</i>	82	0	0	0	41	9	0
<i>Aquila chrysaetos</i>	56.25	0	0	0	7	9	0
<i>Bubo bubo</i>	30.77	0	1	0	7	1	4
Всего / Total	82.19	113	4	22	57	19	4

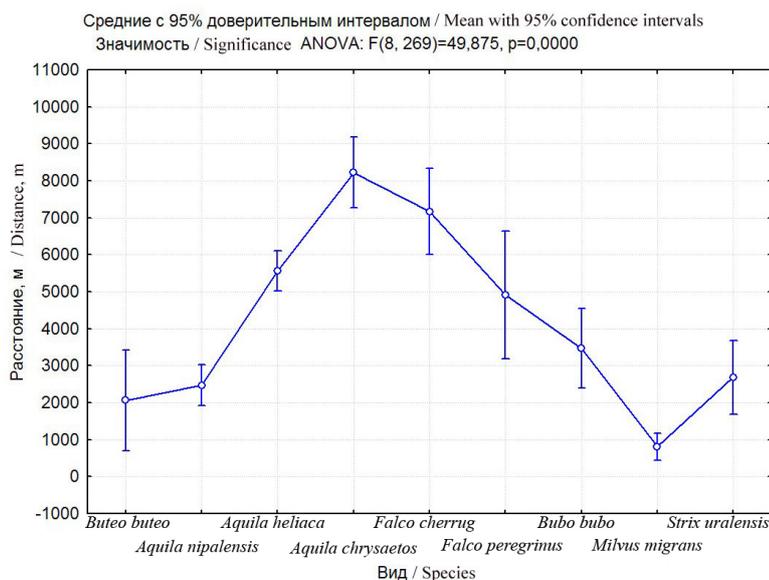


Рис. 2. Результаты однофакторного дисперсионного анализа дистанций между ближайшими соседними активными гнёздами в зависимости от вида.

Fig. 2. Results of one-way ANOVA for distances between the nearest active nests.

Табл. 4. Дистанции между ближайшими соседними активными гнёздами, м.

Table 4. The distances between the nearest active nests, m.

Вид / Species	n	M	Медиана			SD	As	Ex
			Median	Min	Max			
Buteo buteo	8	2064	1980	440	4900	1402	1.12	1.80
Aquila nipalensis	49	2474	2140	550	10770	1747	2.82	10.66
Aquila heliaca	50	5558	5245	1980	11970	2565	0.70	-0.21
Aquila chrysaetos	16	8226	8010	2820	15490	4064	0.32	-1.13
Falco cherrug	11	7169	5800	4140	12360	2680	0.72	-0.66
Falco peregrinus	5	4914	2810	2000	8850	3579	0.58	-3.29
Bubo bubo	13	3471	3020	1350	7350	1776	1.00	0.66
Milvus migrans	111	810	610	72	4920	790	2.53	9.13
Strix uralensis	15	2684	1460	870	8190	2270	1.28	0.80

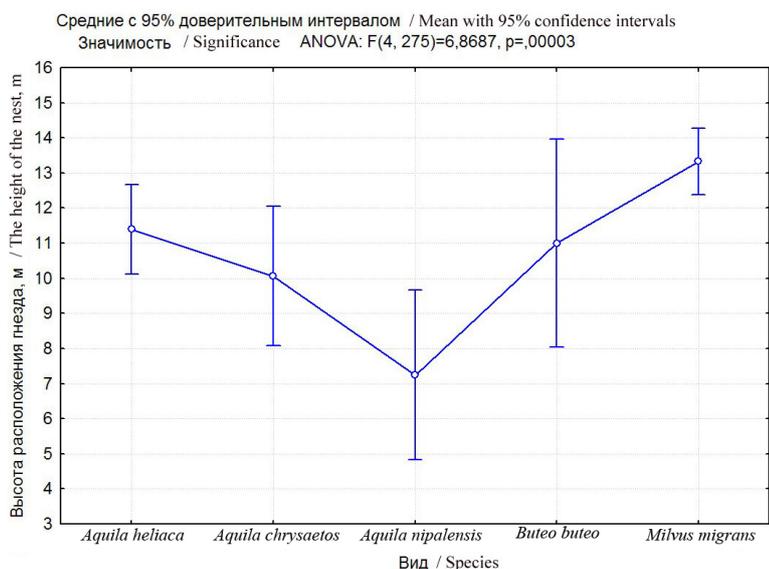


Рис. 3. Результаты однофакторного дисперсионного анализа высоты расположения гнёзда на субстрате.

Fig. 3. Results of one-way ANOVA for the heights of the raptor nest location on the substrate.

пяти, включённых в модель, в наибольшей степени дифференцируются ниши шести рассматриваемых видов. Ведущее значение при разделении видов (по F -критерию Фишера) имеет такой параметр, как густота расчленения рельефа. К наиболее информативным параметрам для дифференциации относятся также дистанции между ближайшими соседними активными гнёздами и высота их расположения на субстрате. Лесистость территории и плотность сельского населения, по-видимому, играют меньшую роль в дифференциации пространственных ниш изучаемых видов (табл. 1).

Однофакторный дисперсионный анализ (ANOVA) показал, что средние значения дистанций между ближайшими соседними активными гнёздами девяти видов хищных птиц (кроме шести, вошедших в модель, ещё балобана *Falco cherrug*, сапсана *Falco peregrinus* и длиннохвостой неясыти *Strix uralensis*) отличаются статистически достоверно (рис. 2). Описательная статистика представлена в таблице 4. Минимальные дистанции, как и следовало ожидать, характерны для чёрного коршуна, максимальные – для беркута. Достаточно близки между собой дистанции между гнёздами канюка, степного орла и длиннохвостой неясыти.

Описательная статистика по высоте расположения гнёзд пяти видов хищных птиц на субстрате (для коршуна, канюка и могильника – это исключительно деревья, для степного орла – в основном, скалы, а для беркута – и то, и другое) представлена в таблице 5.

Однофакторный дисперсионный анализ показал, что средние значения отличаются статистически достоверно (рис. 3). Ниже всех, в среднем, устраивает гнёзда степной орёл, наиболее высоко – чёрный коршун.

Пространственные ниши 13 видов, 7 из которых (тетеревятник *Accipiter gentilis*, перепелятник *Accipiter nisus*, балобан, сапсан, обыкновенная пустельга *Falco tinnunculus*, ушастая сова *Asio otus* и длиннохвостая неясыть) не вошли в дискриминантный анализ по причине отсутствия репрезентативного материала по дистанциям между ближайшими соседними активными гнёздами и высоте расположения гнёзд на субстрате, мы попытались проанализировать по трём, указанным выше, параметрам ландшафтной приуроченности гнездовых участков.

Различия видов по каждому из трёх параметров представлены на рисунках 4–6. К местообитаниям с наибольшей густотой

Гнездо могильника (*Aquila heliaca*) – сверху и птенцы в гнезде – внизу. Фото С. Вазова.

Imperial Eagle (*Aquila heliaca*) nest (upper) and nestlings in the nest (bottom). Photos by S. Vazhov.

расчленения рельефа приурочен на гнездовании сапсан. Все известные на изучаемой территории гнездовые участки этого вида находятся в местах с очень сильной степенью расчленения рельефа, где среднее расстояние между соседними понижениями рельефа составляет 0,4–0,6 км. К несколько меньшей, но сильной степени расчленения рельефа (0,4–1,0 км) обычно тяготеют могильник и обыкновенная пустельга, однако их лимиты лежат в значительно более широких пределах (рис. 4). К местам с наименьшей степенью расчленения рельефа приурочено большинство известных на изучаемой территории гнез-



Табл. 5. Высота расположения гнёзд хищников на субстрате, м.

Table 5. The height of the raptor nest location on the substrate, m.

Вид Species	n	M	Медиана Median			SD	As	Ex
			Min	Max				
<i>Aquila heliaca</i>	76	11.4	10	5	22	4.3	0.83	-0.10
<i>Aquila chrysaetos</i>	31	10.1	8	2	30	6.9	1.31	1.24
<i>Aquila nipalensis</i>	21	7.2	3	0	30	9.2	1.39	0.73
<i>Buteo buteo</i>	14	11.0	10	4	19	5.5	0.25	-1.75
<i>Milvus migrans</i>	138	13.3	13	4	30	5.3	0.39	-0.41

довых участков длиннохвостой неясыти и чёрного коршуна. Достаточно близкие к ним и между собой средние значения этого фактора для перепелятника, обыкновенного канюка, большого подорлика и ушастой совы (рис. 4).

В местах с высокой плотностью сельского населения находится большинство

новенного канюка, большого подорлика и ушастой совы (рис. 4).

Гнёзда степного орла в степных предгорьях Алтая. Фото С. Вазова.

Steppe Eagle nests in the Steppe of the Altai Foothills.

Photos by S. Vazhov.



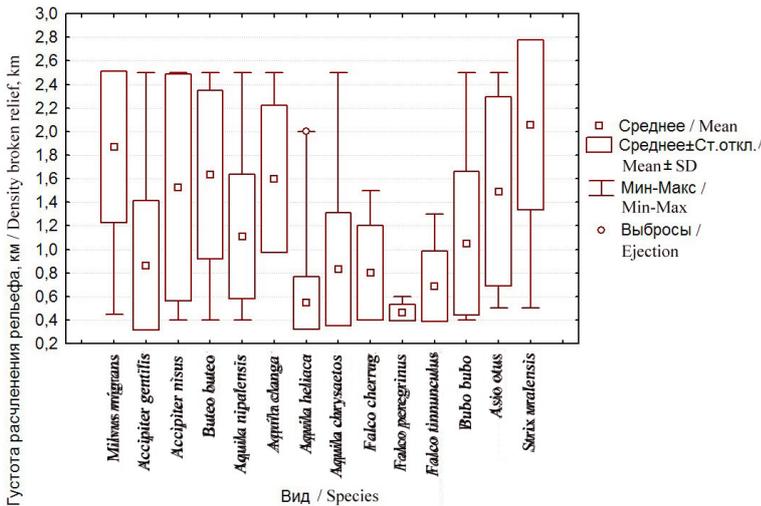


Рис. 4. Различия видов по предпочтению степени расчленения рельефа в местах гнездования.

Fig. 4. Differences in species preferences in accordance to a degree of ruggedness of the breeding grounds.

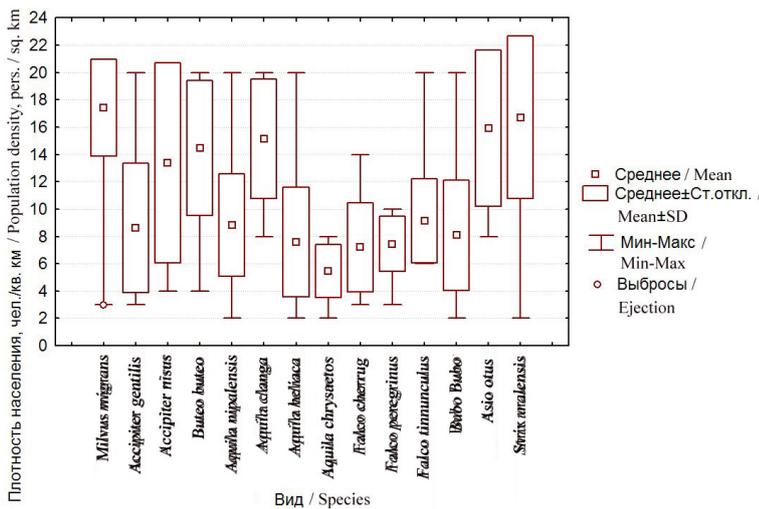
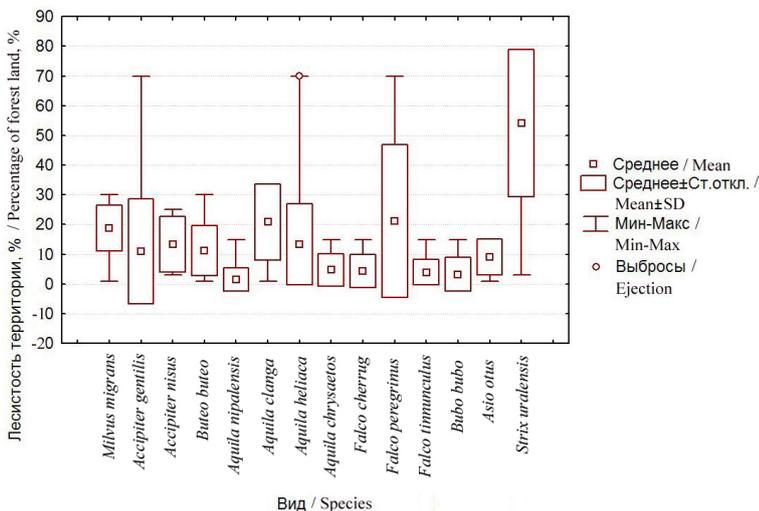


Рис. 5. Различия видов по отношению к плотности сельского населения в местах гнездования.

Fig. 5. Differences of species with respect to the density of the rural population within the breeding grounds.



известных гнездовых участков чёрного коршуна, ушастой совы и длиннохвостой неясыти. К участкам с наименьшей плотностью населения приурочены гнездовые участки беркута (рис. 5).

По приуроченности к территориям с высокой лесистостью существенно отличается от других видов длиннохвостая неясыть. Средняя (около 20%) лесистость характерна для местообитаний сапсана, большого подорлика и коршуна, все остальные виды тяготеют к местообитаниям с низкой лесистостью (рис. 6).

Заключение

В заключение следует сказать, что у групп видов с интенсивной межвидовой конкуренцией и явно выраженным территориальным поведением, к которым относятся практически все изучаемые нами виды пернатых хищников, характер распределения гнездовых участков теоретически должен соответствовать гипотезе не перекрывающихся ниш. Фактически же многие популяции, особенно принадлежащие к одному трофическому уровню, имеют структуру ниш, свидетельствующую об их перекрывании, и характер конкуренции у них иной, нежели чёткое конкурентное исключение. Многие животные чаще сосуществуют в условиях косвенной, а не прямой конкуренции, их адаптации способствуют дифференциации ниш без конкурентного исключения из данного местообитания. Кроме того, у пернатых хищников, так же, как и у многих других животных, наблюдается некоторое разделение ниш между представителями разного пола в пределах одного вида. Самцы и самки большинства видов заметно различаются по величине и, вероятно, по трофическим нишам, что, по-видимому, позволяет в какой-то степени снизить внутривидовую конкуренцию.

Обращает на себя внимание, что размеры гнездовых участков разных видов пернатых хищников, судя по дистанциям между ближайшими активными гнёздами (рис. 2, табл. 4), по всей вероятности, не всегда соответствуют классическому положению популяционной экологии о свя-

Рис. 6. Различия видов по предпочтению степени лесистости территории в местах гнездования.

Fig. 6. Differences in species preferences in accordance to a degree of afforestation of the breeding grounds.

зи размеров животного с площадью его индивидуального участка. Как известно, размеры орлов и филина существенно превышают размеры канюка, балобана, сапсана и длиннохвостой неясыти, а дистанции между их активными гнёздами оказались примерно такими же, как у более мелких видов или даже меньшими.

Литература

- Алтайский край. Атлас. Т. 1. М. – Барнаул, 1978. 222 с.
- Алтайский край. Атлас. Т. 2. М. – Барнаул, 1980. 236 с.
- Бахтин Р.Ф., Важов С.В., Макаров А.В. Экология синантропной популяции чёрного коршуна в окрестностях Бийска, Алтайский край, Россия. – Пернатые хищники и их охрана. 2010. № 20. С. 68–83.
- Бахтин Р.Ф., Важов С.В. Новые данные о гнездовании большого подорлика в окрестностях г. Бийска, Алтайский край, Россия. – Пернатые хищники и их охрана. 2010. № 20. С. 204–207.
- Важов С.В. О гнездовании беркута *Aquila chrysaetos* (Linnaeus, 1758) на северной оконечности Семинского хребта. – Алтай: экология и природопользование. Бийск, 2008. Ч. 1. С. 79–84.
- Важов С.В. О гнездовании редких пернатых хищников на горе Бобырган, Алтайский край, Россия. – Пернатые хищники и их охрана. 2009а. № 15. С. 111.
- Важов С.В. К экологии могильника (*Aquila heliaca* Sav.) в предгорьях Алтая. – Алтайский зоологический журнал: Выпуск 3. Барнаул, 2009б. С. 51–55.
- Важов С.В. Встречи дневных хищных птиц и сов в окрестностях г. Бийска в осенне-зимний период. – Алтай: экология и природопользование. Бийск, 2010а. С. 68–70.
- Важов С.В. К экологии ястреба-тетеревятника в предгорьях Семинского хребта (Горный Алтай). – Проблемы региональной экологии. 2010б. № 1. С. 214–216.
- Важов С.В. Могильник в Республике Алтай и Алтайском крае, Россия. – Пернатые хищники и их охрана. 2010в. № 20. С. 146–157.
- Важов С.В. Соколообразные и совообразные российской части предгорий Алтая: экология и распространение. Саарбрюккен, 2012. 196 с.
- Важов С.В., Бахтин Р.Ф. К изучению гнездовой биологии ушастой совы в предгорьях Алтая и на Предальтайской равнине. – Горные экосистемы Южной Сибири: изучение, охрана и рациональное природопользование: вторая межрегион. науч.-практ. конф., посвящ. 10-летию орг. Тигирекского заповедника. Барнаул, 2010а. Вып. 3. С. 259–261.
- Важов С.В., Бахтин Р.Ф. Некоторые сведения по экологии обыкновенной пустельги на Предальтайской равнине. – Актуальные вопросы изучения птиц Сибири: материалы Сибирской орнитологической конференции, посвящённой памяти и 75-летию Э.А. Ирисова. Барнаул: Азбука, 2010б. С. 66–70.
- Важов С.В., Бахтин Р.Ф. Некоторые сведения по экологии гнездования сапсана в северо-алтайских предгорьях. – Естественные и технические науки. 2010в. № 6. С. 146–148.
- Важов С.В., Бахтин Р.Ф., Макаров А.В. Некоторые сведения по гнездовой биологии длиннохвостой неясыти в окрестностях Бийска, Алтайский край, Россия. – Пернатые хищники и их охрана. 2009. № 17. С. 87–88.
- Важов С.В., Бахтин Р.Ф., Макаров А.В. Результаты мониторинга гнездовых группировок крупных пернатых хищников в предгорьях и низкогорьях Алтая в 2010 году, Алтайский край, Россия. – Пернатые хищники и их охрана. 2010а. № 19. С. 186–199.
- Важов С.В., Бахтин Р.Ф., Макаров А.В., Карякин И.В., Митрофанов О.Б. Результаты мониторинга гнездовых группировок крупных пернатых хищников в Республике Алтай в 2010 году, Россия. – Пернатые хищники и их охрана. 2010б. № 20. С. 54–67.
- Карякин И.В., Николенко Э.Г., Важов С.В., Бекмансуров Р.Х. Могильник в горах Алтая: результаты 2009 года, Россия. – Пернатые хищники и их охрана. 2009. № 16. С. 129–138.
- Карякин И.В., Николенко Э.Г., Важов С.В., Митрофанов О.Б. Результаты мониторинга популяции балобана в Алтае-Саянском регионе в 2009–2010 годах, Россия. – Пернатые хищники и их охрана. 2010а. № 19. С. 136–151.
- Карякин И.В., Николенко Э.Г., Барашкова А.Н., Смелянский И.Э., Коновалов Л.И., Грабовский М.А., Важов С.В., Бекмансуров Р.Х. Беркут в Алтае-Саянском регионе, Россия. – Пернатые хищники и их охрана. 2010б. № 18. С. 82–152.
- Карякин И.В., Смелянский И.Э., Бакка С.В., Грабовский М.А., Рыбенко А.В., Егорова А.В. Крупные пернатые хищники Алтайского края. – Пернатые хищники и их охрана. 2005. № 3. С. 28–51.
- Лакин Г.Ф. Биометрия. – М., 1990. 352 с.
- Наследов А.Д. Математические методы психологического исследования. Анализ и интерпретация данных. – СПб., 2004. 392 с.
- Николенко Э.Г., Важов С.В. Встречи редких пернатых хищников в Республике Алтай и Алтайском крае в сентябре 2009 г., Россия. – Пернатые хищники и их охрана. 2010. № 18. С. 153–162.
- Одум Ю. Основы экологии. М., 1975. 741 с.
- Смелянский И.Э., Карякин И.В., Егорова А.В., Гончарова О., Томиленко А.А. О состоянии некоторых нуждающихся в охране видов крупных пернатых хищников в степных предгорьях российского Западного Алтая (Алтайский край). – Горные экосистемы Южной Сибири: изучение, охрана и рациональное природопользование. Материалы I межрегиональной научно-практической конференции, посвященной 5-летию организации Тигирекского заповедника. Тр. ГПЗ «Тигирекский». Вып. 1. Барнаул, 2005. С. 345–347.
- Уиттекер Р.Х. Сообщества и экосистемы. М., 1980. 328 с.
- Халафян А.А. STATISTICA 6. Статистический анализ данных. 3-е изд. М., 2007. 512 с.