

- Меньшиков А.Г., 2019. Материалы к орнитофауне Удмуртской Республики // Фауна Урала и Сибири. № 2. – С. 153-163. DOI 10.24411/2411-0051-2019-10216.
- Павлов Ю.И., 1995. Сапсан (*Falco peregrinus*) // Красная книга Республики Татарстан. – Казань. – С.56-57.
- Павлов Ю.И., 2005. Современное состояние популяций соколообразных (Falconiformes) в Татарстане и пути сохранения их видового разнообразия (разведение в неволе и реинтродукция).- Автореф. дисс. ...канд. биол. наук. – Казань. – 20 с.
- Рахимов И.И., Павлов Ю.И., 1999. Хищные птицы и совы Татарстана. – Казань: Татполиграф. – 133 с.
- Ханов Р.А., Волкова А.В., 2005. Новые данные о гнездовании сапсана в Республике Татарстан // ПERNАТЫЕ хищники и их охрана. №3. – С. 66–67.
- Шепель А.И., 2015. Сапсан *Falco peregrinus* Tunstall, 1771 в Волжско-Камском крае // Вестник Пермского ун-та. Биология. Вып. 3. – С. 219-227.
- Karyakin I.V., Pazhenkov A.S., 2007. Population trends of the Peregrine Falcon in Volga-Ural region (Russia) for twenty years // Abstracts of the Peregrine Conference, Poland 19–23 September 2007. – Piotrowo. – P. 26–27.
-

**Трофические связи сапсана
в горнотаежных лесах Среднего Урала**
The Peregrine Falcon food connections in the mountain taiga
of the Middle Urals

В.А. Коровин¹, А.Е. Некрасов², Т.А. Суслова³

¹Уральский федеральный университет

им. первого Президента России Б.Н. Ельцина;

²Институт экологии растений и животных УРО РАН;

³Уральское орнитологическое общество, г. Екатеринбург,

E-mail: vadim_korovin@mail.ru; nekrasov@ipae.uran.ru; tасuslova@mail.ru

Судьба сапсана *Falco peregrinus* на Среднем Урале, как и в большинстве других регионов России, складывалась в 20-м столетии весьма драматично. Будучи сравнительно обычным во второй половине XIX в. (Сабанеев, 1874), уже в середине XX в. он стал редким, а к 1980-м годам исчез из большинства известных ранее мест гнездования (Данилов, 1969; 1983; Шепель, 1992). И только с начала нового столетия началось быстрое восстановление его популяций (Ляхов и др., 2016; Хлопотова и др., 2016; Шепель, Фучачев, 2015).

Большинство работ по биологии сапсана содержит сведения о его питании, поэтому в целом этот вопрос можно считать неплохо изученным. Однако трофические связи вида имеют подвидовые, геогра-

фические, биотопические и хронологические (годовые и сезонные) особенности, детальное исследование которых сохраняет свою актуальность как в теоретическом отношении, так и в плане оценки конкретных условий существования и перспектив восстановления популяций этого редкого сокола. Цель настоящей работы – анализ трофических связей и особенностей пищедобывательного поведения сапсана в условиях горно-таежных лесов Среднего Урала.

Район работ, материал и методы

Материалы по питанию сапсана собраны в Невьянском районе Свердловской области (57° с.ш., 60° в.д.) в 2010-2019 гг. Рельеф района исследований представлен невысокими сглаженными хребтами, разделёнными заболоченными понижениями. Наиболее высокая отметка – г. Черничная (508 м н.у.м.), расположенная на водораздельном кряже, отделяющем бассейны рек Чусовой (приток р. Камы) и Исети (приток Тобола). По гребням и склонам хребтов многочисленны выходы на поверхность скальных пород в виде глыб, плит, каменных палаток, местами встречаются высокие скальные останцы. Основную часть территории занимают лесные ландшафты – сосновые леса на возвышенностях и склонах, пихтово-еловые – в заболоченных низинах. Практически все леса представлены вторичными сообществами, имеющими значительную примесь лиственных пород, главным образом, берёзы. Большие площади занимают вырубки и молодые насаждения разного возраста. На исследуемой территории расположены сравнительно крупные озёра – Таватуй (21 км²) и Исетское (25 км²). Населённые пункты района представлены несколькими посёлками городского типа, а также пристанционными посёлками.

Гнездовье наблюдаемой пары размещается на скальном останце в полосе горнотаежных лесов, поблизости от осевого кряжа. Наблюдаемые особенности поведения и гнездования соколов (Коровин и др., 2017) дают основания полагать, что в данном случае имело место длительное гнездование постоянной пары сапсанов, хотя нельзя исключить и возможность замены одного из партнеров. При этом верность постоянному месту гнездования поддерживалась благодаря консерватизму оставшегося члена пары. В 2019 г., судя по всему, имело место повторное гнездование. Птицы появились у гнездовой скалы 23 марта, в апреле приступили к размножению, но в конце этого месяца пара покинула гнездо вследствие сильного стресса, вызванного длительным пребыванием на останце большой группы туристов. В летние месяцы гнездование, предположительно, той же пары сапсанов отмечено на соседнем останце, на расстоянии по прямой 0,7 км.

Пищевые остатки – недоеденные тушки, перья, кости, погадки

собирали в местах разделки добычи – на гнездовых карнизах и камнях вершины утеса, а также в нижерасположенных ярусах, куда они сдуваются ветром. Замеченные остатки собирали при каждом посещении гнезда, но основной сбор их проводили уже после откочевки выводка – в первой половине августа. Небольшая часть останков собрана на скальных выходах в ближних окрестностях гнезда. В период выкармливания птенцов проводили прямые наблюдения за приносом корма родителями и его поеданием птенцами. Для определения видовой принадлежности костных остатков использовали эталонную остеологическую коллекцию ИЭРиЖ УрО РАН, перьев – орнитологические коллекции зоологического музея УрФУ, а также Атлас-определитель перьев птиц (Корепова, 2016). За отдельные годы идентифицировано от 25 до 114 экземпляров жертв, суммарно за весь период наблюдений – 514. Сведения о средней массе пищевых объектов заимствованы из литературных источников.

Результаты и их обсуждение

Характеристики спектра питания наблюдаемой пары сапсанов представлены в таблице 1. За период исследований в добыче выявлено 48 видов жертв – все они относятся к птицам. Преобладают представители отрядов Воробьеобразных (17 видов) и Ржанкообразных (13), значительно уступают им Голубеобразные и Дятлообразные (по 4 вида), Гусеобразные и Журавлеобразные (по 3), еще 4 отряда – Хищные, Курообразные, Кукушкообразные и Совеобразные – представлены одним видом.

Таблица 1

Спектр питания наблюдаемой пары сапсанов (2010-2019 гг.)

Вид	Доля от суммарного количества жертв, %	Доля от суммарной массы жертв, %	Число лет регистрации	Доля от всех жертв в годы регистрации, %
<i>Anas crecca</i>	3,5	4,9	9*	1-11
<i>Anas querquedula</i>	0,2	0,3	1	1
<i>Anas clypeata</i>	0,6	1,4	3	1-2
<i>Falco subbuteo</i>	0,2	0,2	1	1
<i>Tetrastes bonasia</i>	0,2	0,3	1	4
<i>Porzana porzana</i>	0,2	0,09	1	2
<i>Crex crex</i>	1,2	0,8	6	1-3
<i>Gallinula chloropus</i>	0,2	0,2	1	1
<i>Vanellus vanellus</i>	4,7	4,1	9	2-11
<i>Tringa ochropus</i>	0,2	0,06	1	1
<i>Tringa glareola</i>	0,2	0,05	1	1
<i>Tringa nebularia</i>	1,6	1,0	8	1-4

<i>Tringa totanus</i>	0,4	0,2	2	1-2
<i>Actitis hypoleucos</i>	0,2	0,05	1	2
<i>Philomachus pugnax</i>	1,4	0,8	6	1-5
<i>Gallinago gallinago</i>	1,2	0,6	5	1-4
<i>Scolopax rusticola</i>	10,5	13,2	10	7-21
<i>Limosa limosa</i>	1,0	1,2	5	1-3
<i>Larus ridibundus</i>	21,4	27,6	10	11-41
<i>Larus canus</i>	3,3	6,0	8	1-8
<i>Sterna hirundo</i>	1,9	0,9	6	1-5
<i>Columba palumbus</i>	1,0	2,5	4	1-4
<i>Columba oenas</i>	1,4	1,7	2	2-4
<i>Columba livia</i>	14,2	17,9	10	3-44
<i>Streptopelia orientalis</i>	1,9	2,0	7	1-4
<i>Cuculus canorus</i>	1,0	0,5	4	2-3
<i>Asio flammeus</i>	0,2	0,3	1	1
<i>Dryocopus martius</i>	0,2	0,3	1	2
<i>Dendrocopos major</i>	5,8	2,3	10	2-11
<i>Dendrocopos leucotos</i>	0,8	0,4	2	1-4
<i>Picoides tridactylus</i>	0,6	0,2	2	2-3
<i>Oriolus oriolus</i>	0,4	0,1	2	2-3
<i>Sturnus vulgaris</i>	0,4	0,1	2	1-2
<i>Garrulus glandarius</i>	0,2	0,1	1	2
<i>Pica pica</i>	0,4	0,4	2	1-2
<i>Nucifraga caryocatactes</i>	1,2	0,9	4	2-4
<i>Corvus monedula</i>	0,2	0,2	1	2
<i>Turdus pilaris</i>	11,3	4,7	10	2-31
<i>Turdus iliacus</i>	0,6	0,1	2	2-4
<i>Turdus philomelos</i>	0,6	0,2	2	2-2
<i>Turdus viscivorus</i>	1,6	0,7	6	1-4
<i>Zoothera varia</i>	0,2	0,1	1	2
<i>Parus major</i>	0,2	0,01	1	2
<i>Passer montanus</i>	0,2	0,02	1	1
<i>Fringilla coelebs</i>	0,4	0,04	2	2-2
<i>Chloris chloris</i>	0,2	0,03	1	2
<i>Loxia curvirostra</i>	0,8	0,1	2	2-3
<i>Coccothraustes coccothr.</i>	0,2	0,04	1	1
Всего	100	100		

* Полу жирным выделены показатели наиболее значимых объектов питания, составляющих не менее 10% от их суммарного количества и суммарной массы, а также по регулярности присутствия в пищевом спектре (не менее 8 лет).

При значительном разнообразии спектра питания, основных объектов, составляющих не менее 10% всех жертв, сравнительно немного – от 1 до 3 в разные годы, 4 – по обобщенной выборке (см. табл. 1). На протяжении 10 лет в эту группу входила озерная чайка, 6 – сизый голубь и 5 лет – вальдшнеп. Эти же виды преобладали и по суммарной массе добытых объектов. Только в отдельные годы к основным кормовым объектам принадлежали чирок-свистун, чибис, большой пестрый дятел и рябинник. Соотношение в добыче разных видов жертв, в том числе основных, подвержено значительным годовым изменениям. Так, доля вальдшнепа в спектре питания за 10-летний период варьировала в 3 раза, озерной чайки – в 3,7, большого пестрого дятла и чибиса – в 5,5, сизого голубя – почти в 15 раз (см. табл. 1). Подобные колебания обусловлены не только изменениями численности видов жертв (у сизого голубя, например, она относительно стабильна), но и сменой охотничьих предпочтений хищника. Наряду с разнообразием трофического спектра, его изменчивость – еще один критерий пластичности пищедобывательного поведения вида.

Представляет интерес анализ спектра питания сапсана по биотопической приуроченности видов жертв (табл. 2). Около половины из них составляют лесные виды, за ними следуют водно-болотные и синантропные. Доли лесных и водно-болотных птиц от суммарного количества жертв различаются незначительно, синантропных – почти втрое ниже. С точки зрения удовлетворения пищевых потребностей выводка более информативна оценка биомассы добытых объектов. Половину суммарной их массы составляют водно-болотные птицы, оставшуюся часть – лесные и синантропные. Таким образом, несмотря на то, что гнездовье наблюдаемой пары расположено среди обширного лесного массива, в спектре питания лесные виды составляют менее половины от всего количества кормовых объектов и около трети их суммарной биомассы. Эти факты находят свое объяснение в различии условий кормодобывания для сапсана в разных биотопах.

Таблица 2

Распределение видов жертв сапсана по экологическим группам

Экологическая группа	Количество видов	Суммарное количество жертв	%	Суммарная биомасса, г	%
Лесные	25	214	41,6	36846	31,1
Водно-болотные	19	223	43,4	60027	50,7
Синантропные	4	77	15,0	21548	18,2
Всего	48	514	100	118421	100

Главными факторами при выборе сапсаном района гнездования являются наличие подходящих мест для устройства гнезда, обилие и доступность кормовых ресурсов. На Среднем Урале сапсаны гнездятся по скальным береговым обрывам и скалистым останцам среди леса, гнездование их на деревьях не отмечено. Выходы скальных пород наиболее обычны по берегам рек – так, на реке Чусовой, пересекающей Уральский хребет с востока на запад, только в пределах Свердловской области, на территории природного парка «Река Чусовая», имеется более 100 скальных обнажений. Именно здесь выявлена наиболее крупная гнездовая группировка сапсана в Свердловской области, насчитывающая не менее 20 пар (Хлопотова и др., 2016). Сравнительно равномерно распределены среди горнотаежных лесов и одиночные утесы-останцы. В Свердловской области этот тип местообитаний используется сапсаном втрое реже береговых скал (Коровин и др., 2017); подобная тенденция отмечена также для Южного Урала (Алексеев, 2016). В Пермском крае практически все гнёзда найдены на скалах по берегам рек и водохранилищ (Шепель, Фуфачев, 2015). В основе подобной диспропорции лежат не столько разная степень обследованности этих местообитаний (по сравнению с береговыми скалами контроль останцов осуществляется менее полно), сколько различия в обилии и доступности кормовых объектов в этих типах местообитаний (Коровин и др., 2017). В речных долинах, по берегам рек и озер концентрация доступных сапану объектов, как правило, выше, чем в лесу. Принципиальное значение имеет и более открытый характер местности этих станций, позволяющий этому соколу использовать основной для него способ охоты – воздушные атаки на летящих птиц. В лесных биотопах основная часть потенциальных жертв держится ниже вершин деревьев и становится доступной соколу только в случае полета над кронами, а также при пересечении открытых участков – вырубок, полей, болот. Сапсан активно использует подобные «окна возможностей», однако выпадают они нечасто. Лесных видов, которые могут быть отнесены к основным кормовым объектам этого хищника, немного. Одним из них является вальдшнеп, присутствующий в добыче сапсана в большинстве лесных регионов, и нередко в значительном количестве. Очевидно, охота на этих куликов происходит во время их вечернего токового полета – тяги. Обычно вальдшнепы летят выше крон деревьев, придерживаясь внутренних экотонов – мелколесья, зарастающих вырубок, лесных дорог, долин небольших рек и ручьев, где легко могут быть обнаружены и добыты сапсаном. Повышает успешность такой охоты постоянство маршрутов и времени токовых перемещений куликов, что делает возможными как поисковые полеты, так

и подкарауливание добычи на присаде с последующей атакой. К июню – июлю интенсивность тяги вальдшнепа заметно ослабевает, и в силу невысокой встречаемости он теряет роль основного объекта питания. Помимо вальдшнепа, в один из сезонов зарегистрирована сравнительно высокая доля в добыче большого пестрого дятла и рябинника (соответственно 11 и 31%). В период распада выводков у большого пестрого и других видов дятлов молодые птицы отличаются высокой территориальной подвижностью и часто заметны в полете над лесом, вырубками и полянами, где могут подвергаться атакам сапсана. Избирательное добывание этих объектов могло быть обусловлено как более высокой концентрацией (в частности, наличием на охотничьем участке больших гнездовых колоний рябинника), так и тем обстоятельством, что выводок сапсанов состоял в этом году только из 1 птенца, что позволяло родителям охотиться в ближних окрестностях гнезда и приносить более мелких жертв.

Выше полога крон происходят транзитные перемещения голубей, стаяк и одиночных особей кедровок, дроздов, клестов и других вьюрковых. Все эти виды периодически становятся жертвами сапсана. Однако встречи таких потенциальных жертв эпизодичны. Кроме того, заметив сокола, многие виды могут оперативно реагировать на опасность, скрываясь в кронах деревьев. Таким образом, при всем разнообразии спектра потенциальных жертв, лесные птицы обычно характеризуются невысокой концентрацией и ограниченной доступностью для сапсана, в связи с чем добываются им сравнительно редко, попутно или случайно, о чем свидетельствуют невысокие показатели их присутствия в спектре питания (см. табл. 1).

Очевидно, добываемые лесные виды не могут полностью удовлетворить пищевые потребности выводка, и сапсан вынужден расширять спектр питания за счет водно-болотных и синантропных птиц, несмотря на значительную удаленность их местообитаний. Чайки, утки, основная часть куликов и пастушковых добыты соколами на озерах, удаленных от места гнездования на 10-15 км. Сравнимую удаленность имеют и поселки, где обитают сизые голуби. Нахождение в остатках добычи лапок голубей с маркированными кольцами позволило установить, что питомники, где они содержались, тоже находились в 11-13 км от гнездовой скалы. Следовательно, значительную часть – около половины всех кормовых объектов – сапсаны добывали на удалении более 10 км от гнезда. При этом за утренний период кормления птенцов такие дальние вылеты могли совершаться неоднократно. Благодаря сильному и быстрому полету подобная тактика охотничьего поведения для сапсана вполне осуществима. Однако при повышении

энергозатрат становится актуальной задача их оптимизации. Именно в этом контексте могут быть интерпретированы различия средней массы жертв в разных экологических группах: если для лесных видов она составила 172 г, то для водно-болотных – 269, а синантропных – 280 г. То есть при охоте в лесных биотопах, где вероятность встречи доступных объектов ниже, а расстояние от гнезда в среднем меньше, сокол атакует любую «подвернувшуюся» ему добычу, включая и мелких воробьиных птиц, в то время как при дальних вылетах предпочитает добывать объекты, обеспечивающие оптимальное соотношение энергетических затрат на добычу и транспортировку и «выигрыша» – энергии, идущей на удовлетворение пищевых потребностей выводка. С этих же позиций может быть интерпретирован и максимальный вес добычи наблюдаемой пары: наиболее крупные ее жертвы – широконоска, вяхирь и сизая чайка, в то время как вид способен успешно добывать и более крупные объекты, величиной до краквы, тетеревины, канюка, самок глухаря и др. (Алексеев, 2008; Байдавлетов, 2015; Егоров, 2018; и др.).

Заключение

Анализ трофических связей пары сапсанов, гнездящихся в обширном массиве горнотаежных лесов, позволяет констатировать характерные для вида особенности – разнообразие спектра питания и пластичность в выборе жертв. Сапсан – специализированный орнитофаг, успешно добывающий птиц величиной от мелких воробьиных до уток, весьма разнообразных по своей экологической специализации. Основу его питания составляют наиболее массовые виды птиц среднего размера, весом 200-300 г. Типичен для Уральского региона и состав основных кормовых объектов, включающий озерную чайку, вальдшнепа и сизого голубя. В числе редких объектов отмечены чеглок и болотная сова.

Лесные виды, в силу невысокой концентрации и ограниченной доступности, составляют менее половины всей добычи наблюдаемой пары. Оставшаяся часть приходится на водно-болотных и синантропных птиц, которые добываются сапсаном на значительном удалении от места гнездования. В период выкармливания птенцов, наиболее напряженный в плане поддержания энергетического баланса, расстояние до основных мест охоты – крупных водоемов, населенных пунктов – может приобретать роль лимитирующего фактора, определяющего распределение гнездящихся пар этого вида в горнотаежных лесах. Оптимальные кормовые условия для сапсана складываются на территориях, имеющих сложную мозаику природных и антропогенных элементов ландшафта, включающую естественные водоемы, пруды, водохранилища, населенные пункты. Очевидно, поэтому восстановле-

ние его популяции после периода многолетней депрессии началось не с удаленных северных территорий Среднего Урала, наименее затронутых деятельностью человека, а с наиболее освоенных его районов, что наглядно отражает современная картина распределения гнездовых нахонок сапсана (Красная книга..., 2018).

Литература

- Алексеев В.Н., 2008. К экологии сапсана в горно-лесной зоне Южного Урала // Изучение и охрана хищных птиц Сев. Евразии: Мат-лы V международн. конф. по хищным птицам Сев. Евразии. - Иваново. - С. 170-172.
- Алексеев В.Н., 2016. Сапсан на Южном Урале // Хищные птицы Северной Евразии: Проблемы и адаптации в современных условиях: Мат-лы VII Международ. конф. - Ростов-н/Д. - С. 296-300.
- Байдавлетов Р.Ж., 2015. О добывании сапсаном *Falco peregrinus* глухаря *Tetrao urogallus* на Западном Алтае // Русский орнитол. журнал. Т. 24, № 1093. - С. 116-117
- Данилов Н.Н., 1969. Птицы Среднего и Северного Урала. Ч. 1 // Бюлл. Урал. отд-ния МОИП. Вып. 3. - С. 3-123.
- Данилов Н.Н., 1983. Изменения в распространении хищных птиц на Среднем Урале // Экология хищных птиц: материалы I совещ. по экологии и охране хищных птиц. - М. - С. 118-119.
- Егоров О.В., 2018. Материалы по экологии сапсана *Falco peregrinus* в Верхоянье // Русский орнитол. журнал. Т. 27, № 1659. - С. 4173-4179.
- Коровин В.А., Некрасов А.Е., Сулова Т.А., 2017. К экологии сапсана *Falco peregrinus* в низкогорье Среднего Урала // Русский орнитол. журнал. Т.26, № 1396. - С. 265-283.
- Корепова Д.А., 2016. Атлас-определитель перьев птиц. - Ульяновск. - 320 с.
- Красная книга Свердловской области: животные, растения, грибы / отв. ред. Н.С. Корытин, 2018. - Екатеринбург. - 450 с.
- Сабанеев Л.П., 1874. Позвоночные Среднего Урала и географическое распространение их в Пермской и Оренбургской губерниях. - М. - 204 с.
- Хлопотова А.В., Шершнев М.Ю., Рудацкая А.Д., 2016. Результаты мониторинга гнездовой группировки сапсана на реке Чусовой // Хищные птицы Северной Евразии: Проблемы и адаптации в современных условиях: Мат-лы VII Международ. конф. - Ростов-н/Д. - С. 350-354.
- Шепель А.И., 1992. Хищные птицы и совы Пермского Прикамья.- Иркутск.- 262 с.
- Шепель А.И., Фуфачев И.А., 2015. Сапсан в Пермском крае // 14-я Международный орнитол. конф. Сев. Евразии. I. Тезисы. - Алматы. - С. 539-540.
-