

УДК 574.3

ВЫБОР МЕСТООБИТАНИЙ ЛЕСНЫМИ СОВАМИ: РОЛЬ СТРУКТУРЫ ЛЕСНОЙ РАСТИТЕЛЬНОСТИ, КОРМОВОЙ БАЗЫ И МЕЖВИДОВЫХ ВЗАИМОДЕЙСТВИЙ

© 2024 г. А. В. Шариков^{1, *}, Е. В. Тихонова^{2, **}

¹Московский педагогический государственный университет
Малая Пироговская, 1/1, Москва, 119435 Россия

²Центр по проблемам экологии и продуктивности лесов РАН
Профсоюзная, 84/32, стр. 14, Москва, 117997 Россия

*E-mail: avsharikov@ya.ru

**E-mail: tikhonova@nm.ru

Поступила в редакцию 20.02.2023 г.

После доработки 01.07.2023 г.

Принята к печати 14.01.2024 г.

Настоящая работа посвящена изучению сезонного распределения токующих самцов воробьиного сыча (*Glaucidium passerinum*) и серой неясыти (*Strix aluco*) в зависимости от структуры лесных местообитаний, обилия мелких млекопитающих и присутствия других сов, а также определению соотношения значимости этих трех компонентов среды в зависимости от сезона года. Сбор полевых материалов проводился ежегодно с 2001 по 2011 г. на юго-западе Московской области (55.4594° с. ш., 37.1795° в. д.). Учеты сов и отловы мелких млекопитающих проводились дважды в год — весной и осенью. Для характеристики лесных местообитаний были использованы материалы лесной таксации, собственные данные геоботанических описаний и другие источники. Модельный участок был разделен на 105 квадратов со стороной 200 м. По результатам исследований для каждого квадрата была дана оценка присутствия сов в разные сезоны, а также описаны характеристики местообитаний и состояния кормовой базы. Анализ влияния характеристик местообитаний на токующих самцов сов был проведен с применением алгоритма машинного обучения дерева решений (Boosted Tree Classifier). Нами были построены четыре модели с четырьмя разными зависимыми переменными: ежегодное занятие выделенных квадратов двумя видами сов (есть или нет) отдельно весной и осенью. В качестве независимых переменных выступали: 20 параметров, описывающих структуру леса; характеристики обилия мелких млекопитающих на каждом участке в определенный сезон (15 параметров); нахождение в квадрате или рядом с ним своего или другого вида сов, а также обоих видов в предшествующий сезон (6 параметров). Распределение и максимальная численность токующих сов весной в локальных популяциях определялась прежде всего наличием наиболее благоприятных участков в подходящих лесных местообитаниях. Общий вклад в окончательную модель распределения переменных, связанных с различными параметрами лесных местообитаний, составлял у обоих видов более 55%. Среди них характеристики верхнего древесного яруса были самыми значимыми для обоих видов. Распространенное мнение, что для хищных птиц главный фактор, влияющий на вероятность занятия подходящих территорий, — это высокая численность основных видов жертв, наше исследование не подтвердило. По-видимому, совы ориентируются в первую очередь на определенные параметры местообитаний, а потом уже на благоприятность кормовой базы с последующей коррекцией на присутствие других хищников-миофагов.

DOI: 10.31857/S0044459624010037, EDN: wghqsg

Все ландшафты неоднородны, и это проявляется в разных пространственных масштабах (Forman, 1995). Соотношение и качество местообитаний оказывают влияние на благополучие видов, обитающих в них (Komdeur, 1992; Newton, 2003). Отдельные особи могут получить преимущество, распознав пространственные различия в качестве среды обитания и распределившись

соответствующим образом по территории (Orians, Wittenberger, 1991; Hanski, 1998). Пространственная структура местообитаний влияет на локальные популяции видов в той же степени, что и средние параметры рождаемости и смертности, уровень конкуренции и хищничества (Hanski, 1998).

Лесные виды-генералисты можно найти в самых разных средах обитания. Хотя особи могут

быть равномерно распределены в пространстве, их успех может колебаться в зависимости от наличия ресурсов или других факторов, определяющих качество среды обитания (Harrison, 1993). Таким образом, чтобы лучше понимать требования вида в неоднородном ландшафте, важно определить, какие характеристики среды обитания имеют наибольшее значение.

Особенности пространственных предпочтений описаны для многих видов птиц, обитающих в открытых и в лесных местообитаниях (Sergio, Newton, 2003). Группа ночных хищных птиц в этом отношении изучена значительно меньше. Среди видов сов, обитающих в открытых местообитаниях, такие исследования проводились на ушастых (*Asio otus*) и болотных совах (*A. flammeus*), домовых сычах (*Athene noctua*) и некоторых других (Nieuwenhuys, Leysen, 2001; Волков и др., 2005; Rodriguez et al., 2006). Среди лесных видов наиболее подробные исследования проводились в первую очередь для пятнистой совы (*Strix occidentalis*), что связано с широкомасштабной программой сохранения этого вида в США (Lahaye, Gutiérrez, 1999; May, Gutiérrez, 2002; Seamans, Gutiérrez, 2007).

Оценка доли участков, занятых видом, важна как в программах долгосрочного мониторинга отдельных видов, так и в исследованиях их метапопуляций (Hanski, 1998). В контексте мониторинга вероятность занятия территории может использоваться как показатель, отражающий текущее состояние населения (MacKenzie et al., 2003). Не менее важно изучать факторы, влияющие на вероятность того, что конкретные участки будут заняты. Но здесь возникают методические сложности с определением достоверно значимых для птиц элементов местообитаний, а также сравнение их силы влияния между собой. Дело в том, что большая часть показателей параметров среды коррелирует между собой и их совместное использование в традиционном статистическом анализе (например, построение обобщенных линейных моделей) является сложной задачей. В то же время сейчас разработан широкий спектр алгоритмов (методы машинного обучения — Machine Learning), оптимально подходящих для такого рода анализа, например нейронные сети, ансамбли деревьев решений и другие опорные векторные сети. Один из таких методов — алгоритм машинного обучения дерева решений (Boosted Tree Classifier), который определяет относительную важность различных предикторов, включая нелинейные и интерактивные связи (Ridgeway, 2007; Elith et al., 2008). Подобные деревья решений широко используются в интеллектуальном анализе данных. Цель состоит

в том, чтобы создать модель, которая предсказывает значение целевой переменной на основе нескольких переменных на входе (Амаева, 2015). В нашем случае она позволяет оценить и сравнить значимость множества факторов среды, одновременно воздействующих на пространственную структуру изучаемых видов.

Распределение и численность хищных птиц связаны с наличием кормовой базы в традиционных для них местообитаниях (Галушин, 1966; Wendland, 1972; Зубков, 1986). Особенно это важно для пернатых хищников, которые могут отсутствовать в оптимальных местообитаниях в годы с низкой численностью жертв или в присутствии на территории более крупных конкурентов (Newton, 2010). Но на занятие территорий животными влияет не только доступность и обилие пищи, но и особенности местообитаний, а также наличие видов-конкурентов (Newton, 2003; Демянчик, 2009). Эти параметры могут значимо влиять на ежегодные изменения в пространственной структуре локальных популяций.

Воробьиный сыч (*Glaucidium passerinum*) и серая неясыть (*Strix aluco*) являются одними из самых обычных лесных сов Северной Евразии. Эти два вида питаются преимущественно мелкими млекопитающими, но среди жертв воробьиного сыча в отдельные периоды может сильно увеличиваться доля птиц (Шариков и др., 2009). Различаются эти виды по токовой и кормодобывающей активности: сычи, прежде всего, сумеречные животные, а неясыти — ночные. Воробьиный сыч распространен в широкой полосе хвойных лесов Евразии и обитает в перестойных лесах с преобладанием ели (*Picea abies*), с развитым подростом пихты (*Abies alba*) или ели с кустарниками в нижнем ярусе (Птушенко, Иноземцев, 1968; Mikkola, 1983; Cramp, 1985; Волков и др., 2005). Ряд авторов отмечают важность для сыча наличия разреженного лесного покрова — старых, хорошо развитых древостоев, перемежающихся открытыми и зарастающими полянами (Kloubec, 1987; Scherzinger, 2004). Серая неясыть населяет очень разнообразные леса, но чаще с доминированием лиственных деревьев и, как правило, наличием старых деревьев, где есть крупные дупла для гнездования (Mikkola, 1983; Cramp, 1985). Эти два вида часто обитают совместно, при этом более крупные неясыти ведут себя достаточно агрессивно по отношению к сычам, вплоть до прямого их поедания (Mikkola, 1983).

Целью нашего исследования стало: 1) изучение сезонного распределения токующих самцов серой неясыти и воробьиного сыча в зависимости от структуры лесных местообитаний, обилия мелких

млекопитающих и присутствия другого вида сов; 2) определение соотношения значимости этих трех компонентов среды в зависимости от сезона года для каждого из видов.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Район исследований. Сбор полевых материалов проводился на территории площадью 20 км² на юге Московской области (55.4594° с. ш., 37.1795° в. д.). При этом большая часть токующих самцов воробьиного сыча и серой неясыти регулярно отмечалась только на одном локальном участке площадью 4.2 км². В дальнейшем в работе обсуждается именно эта территория. Этот участок был разделен на 105 квадратов со стороной 200 м. Расположение квадратов сетки исходно было выбрано случайным образом, без каких-либо привязок к местности. Это сделано для более точного описания особенностей структуры лесных местообитаний, где регистрировались территориальные крики сов.

Сбор данных. Ежегодно с 2001 по 2011 г. исследования проводились с февраля по июнь весной и с сентября по ноябрь — осенью. В итоге каждый из 105 квадратов для определения присутствия сов посещался от двух до шести раз дважды в год. Учеты проводили в сумеречные и ночные часы методом воспроизведения фонограмм сов как на постоянных, так и на дополнительных маршрутах (Шариков, 2016). Отмечались только сидящие токующие самцы или точки первого обнаружения летящей птицы. По результатам учетов была дана качественная оценка присутствия сов в квадрате (есть или нет).

Для характеристики современного состояния лесов изучаемой территории были использованы материалы лесной таксации по Малинскому лесничеству Краснопахорского лесхоза за 1990 и 2000 г., данные геоботанических описаний авторов 1996–2002 гг., литературные и картографические источники (Заугольнова и др., 2000; Тихонова, 2006). В последующие годы данные корректировались в связи с изменениями, происходящими в период исследований. Для уточнения конкретных параметров лесного покрова использовались геоботанические описания, выполненные на квадратной площадке площадью 100 м², с выявлением полного флористического списка сосудистых растений и указанием обилия видов по шкале Браун-Бланке (Тихонова, 2006).

Описание характеристик местообитаний проводили по 41 параметру, которые определялись для каждого квадрата. Все они были поделены на шесть больших категорий (табл. 1). Обилие

конкретных видов деревьев определяли через долю этого вида в квадрате, умноженную на его проективное покрытие. Это более точно описывает не только встречаемость, но и общую густоту полога разных видов деревьев. При обсуждении результатов основное внимание уделялось самым значимым параметрам из каждой категории. Всю территорию можно поделить на три крупных местообитания: из 105 выделенных нами квадратов на исследуемой площадке 31 представляли собой опушки лесов, 21 — лесную пойму небольшой реки Жилетовки, 53 — смешанный лес.

Численность мелких млекопитающих исследовали методом отлова ловушками Геро в весенний (начало марта — начало апреля) и осенний (конец октября — начало ноября) периоды (Наумов, 1963). Линии ловушек выставлялись в трех основных местообитаниях территории исследования: лесной опушке, смешанном лесу и пойме лесной реки. Соответственно, в дальнейшем все выделенные квадраты были соотнесены с этими тремя местообитаниями для оценки численности мелких млекопитающих в разные сезоны года (табл. 1). За все время на территории стационара отработано 4685 ловушко-суток. Ввиду сложности идентификации по останкам видов-двойников обыкновенной полевки (*Microtus arvalis* и *M. rossiaemeridionalis*) сведения о них объединены.

Статистический анализ. Анализ влияния характеристик местообитаний на сов был проведен в программе R версия 3.6.3 (<https://www.r-project.org/>) с использованием модулей gbm версия 2.1.8 и dismo версия 1.3–3 с применением алгоритма машинного обучения дерева решений — Boosted Tree Classifier (Ridgeway, 2007; Hijmans et al., 2017). Примененный подход предполагает, что отношения между зависимой переменной и предикторами являются сложными, и определяет относительную важность различных предикторов, включая нелинейные и интерактивные связи (Elith et al., 2008). Был применен метод 10-кратной перекрестной проверки (Elith et al., 2008) для определения общих характеристик данных (De'ath, 2007), построения моделей и составления прогнозов по всем параметрам. Окончательные настройки модели ВТС использовали долю пакетирования 0.5 и скорость обучения 0.005 для построения по меньшей мере 1000 деревьев, а также допускали сложные взаимодействия между предикторами, используя сложность дерева 5 (Elith et al., 2008).

Нами были построены четыре модели с четырьмя разными зависимыми переменными: ежегодное занятие выделенных квадратов двумя видами сов (есть или нет) отдельно весной и летом.

Таблица 1. Независимые переменные, использованные при моделировании пространственного распределения воробьиного сыча (*Glaucidium passerinum*) и серой неясыти (*Strix aluco*)

Переменная	Код переменной	Единицы измерения
Общие характеристики лесных местообитаний		
Доля площади квадрата, занятая лесом	For	%
Расстояние до ближайшей опушки	Edge	Метры
Разнообразие типов растительности	Htype	5-балльная шкала
Наличие просек	Cut	Категорийная переменная “0” — нет или “1” — есть
Суммарная доля квадрата, занятая сухостоем	Dtre	Число, относительная величина*
Верхний древесный ярус		
Доля площади квадрата, занятая посадками от площади леса	Cult	Число, относительная величина*
Общая сомкнутость деревьев	Cov	%
Средний возраст леса	Age	Годы
Разнообразие возрастов в древесном ярусе	Hage	4-балльная шкала
Обилие сосны	Pin	Число, относительная величина*
Обилие ели	Spr	
Обилие березы	Bir	
Обилие осины	Asp	
Обилие ольхи (черной и серой)	Ald	
Обилие широколиственных пород (дуб и липа)	Oak	
Подрост (европейская ель)		
Возраст подроста ели	UgA	Годы
Высота подроста ели	UgH	Метры
Доля площади квадрата, занятая подростом ели	Sugr	%
Подлесок		
Сомкнутость подлеска	UsC	%
Доля площади квадрата, занятая подлеском	Sust	
Относительная численность мелких млекопитающих		
Рыжая полевка (весна)	MyoGIS	Особи на 100 ловушек в сутки
Рыжая полевка (осень)	MyoGIA	
Рыжая полевка (осень прошлого года)	MyoGIA2	
Малая лесная мышь (весна)	ApUrS	
Малая лесная мышь (осень)	ApUrA	
Малая лесная мышь (осень прошлого года)	ApUrA2	
Суммарно все виды серых полевков (весна)	MicS	
Суммарно все виды серых полевков (осень)	MicA	

Таблица 1. Окончание

Суммарно все виды серых полевков (осень прошлого года)	MicA2	Особи на 100 ловушек в сутки
Суммарно все виды грызунов (весна)	RodS	
Суммарно все виды грызунов (осень)	RodA	
Суммарно все виды грызунов (осень прошлого года)	RodA2	
Суммарно все виды мелких млекопитающих (весна)	MamS	
Суммарно все виды мелких млекопитающих (осень)	MamA	
Суммарно все виды мелких млекопитающих (осень прошлого года)	MamA2	
Присутствие других сов своего или другого вида		
Воробьиный сыч (весна)	GPs2	Категорийная переменная “0” — нет, “1” — есть в соседнем квадрате, “2” — есть в этом же квадрате
Воробьиный сыч (осень)	GPa2	
Серая неясыть (весна)	SAs2	
Серая неясыть (осень)	SAa2	
Воробьиный сыч (осень прошлого года)	GPaN	Категорийная переменная “0” — нет или “1” — есть
Серая неясыть (осень прошлого года)	SAaN	

Примечание. Данные о наличии/отсутствии встречаемости видов сов определяли по общим и специфическим параметрам лесных местообитаний, плотности мелких млекопитающих и наличие сов. * — величина рассчитана как доля квадрата, покрытая этим видом деревьев или кустарников, и скорректирована с учетом густоты их крон.

В качестве независимых переменных выступали 20 параметров, описывающих структуру леса (табл. 1). Также использовались параметры обилия мелких млекопитающих на каждом участке в определенный сезон (15 параметров): численность рыжей полевки (*Myodes glareolus*), малой лесной мыши (*Sylvaemus uralensis*), всех представителей рода серых полевков (*Microtus*), общая численность грызунов и млекопитающих (грызунов и бурозубок) в целом. Указанные виды были выбраны в связи с тем, что они являются основными видами жертв изучаемых сов в этом регионе (Шарикив и др., 2009). Помимо этого, в анализе оценивалось влияние на присутствие в квадрате сов в зависимости от нахождения в нем или рядом своего или другого вида, а также обоих видов в предшествующий сезон (табл. 1). Модели сравнивали на предмет их прогностической способности с использованием характеристики площади рабочей кривой (area under curve, AUC) и прогностического отклонения, т.е. объясненной дисперсии модели (Elith et al., 2008). Использовали функцию упрощения для выявления и исключения переменных, которые не улучшали предсказание модели (Elith et al., 2008). Качество модели с AUC более 0.7 считается хорошим. Относительную важность переменных-предикторов визуализировали с помощью подогнанных функций на графиках (Elith et al.,

2008). Сравнение характеристик местообитаний в квадратах при отдельном и совместном обитании сов проводили при помощи непараметрического критерия Манна—Уитни.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Численность сов и основные характеристики лесных местообитаний. Результаты 11-летних исследований территории площадью 20 км² показали, что большая часть воробьиных сычей держалась на небольшой территории площадью 4.2 км². Численность токующих самцов здесь в отдельные годы доходила до 9 особей весной (медиана — 6) и до 8 особей — осенью (медиана — 4) (рис. 1). Число известных гнезд равнялось 4, но, возможно, их было больше, так как полного поиска гнезд специально не проводилось. Серая неясыть более равномерно располагалась на всей территории, в том числе и на упомянутом небольшом участке тоже. На нем численность токующих самцов в отдельные годы доходила до 5 особей весной (медиана — 3) и до 9 особей — осенью (медиана — 2). Число известных гнезд равнялось 2, но, возможно, их тоже было больше. В дальнейшем мы будем обсуждать результаты распределения сов именно на этом небольшом участке, так как там оба вида сов встречались одновременно во все годы исследований.

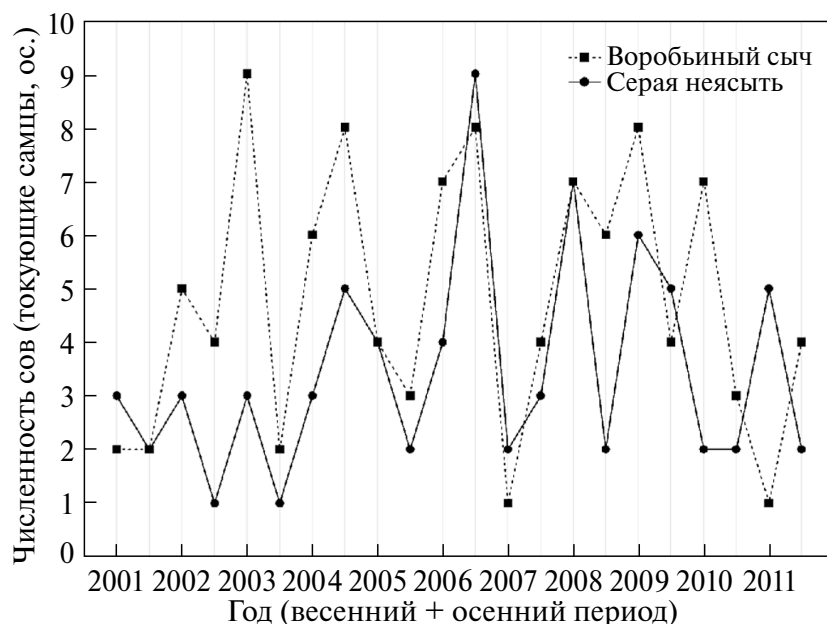


Рис. 1. Динамика численности (для каждого года весной и осенью) токующих самцов обоих видов сов изучаемой территории (основной участок 4.2 км²) в 2001–2011 гг.

Распределение весенних и осенних токующих самцов обоих видов сов на этом участке было неравномерным. Были квадраты более часто используемые, а занятие других зависело от количества сов в каждый данный год.

Большая часть исследуемого участка представлена хвойными и смешанными хвойно-широколиственными лесами с небольшими по площади открытыми участками (мелкие вырубki, валежник и лесные поляны). Основные древесные породы на исследуемой территории представлены елью европейской (*Picea abies*) и сосной обыкновенной (*Pinus sylvestris*). Также встречаются липа мелколистная (*Tilia cordata*), дуб черешчатый (*Quercus robur*), береза повислая и белая (*Betula pendula* и *B. alba*), ольха черная и серая (*Alnus glutinosa* и *A. incana*) и осина обыкновенная (*Populus tremula*). Лесной подрост представлен исключительно елью возрастом от 17 до 50 лет. Подлесок состоял из различных растений, но абсолютным доминантом являлась лещина (*Corylus avellana*). Возраст основных древесных пород, как правило, был более 80 лет. Лесные массивы занимали 88% территории, а 12% приходилось на вырубki, окраины полей и лугов, а также других открытых участков.

Численность мелких млекопитающих. Результаты отловов на изучаемой территории выявили присутствие восьми видов мелких млекопитающих: обыкновенной бурозубки (*Sorex araneus*), малой бурозубки (*S. minutus*), рыжей полевки, обыкновенной полевки, пашенной полевки (*Microtus agrestis*), полевки-экономки (*M. oeconomus*), малой лесной

мыши и желтогорлой мыши (*Apodemus flavicollis*). Наиболее многочисленными в уловах были рыжая и обыкновенная полевки, а также полевка-экономка. Численность видов и основных групп млекопитающих, важных как потенциальных жертв сов, в трех основных местообитаниях представлена в табл. 2. Общая численность мелких млекопитающих весной была выше в лесных местообитаниях, а осенью — на открытых пространствах, примыкающих к лесу.

Параметры местообитаний и вероятность их использования совами. За все годы исследований сычи из 105 квадратов занимали 56 (53%) в весенний период и 40 (38%) — в осенний. Неясыти наблюдались в 42 квадратах (40%) весной и 32 (31%) — осенью. Помимо этого, оба вида встречались в 17 квадратах (16%) весной и в 11 (10%) — осенью.

Нами были построены четыре модели, описывающие вероятность встречи токующих самцов двух видов сов весной и осенью (табл. 3). Проверка итоговых моделей показала их достаточно хорошую прогностическую силу. Прогностическое отклонение моделей было довольно схожим как для сычей ($AUC_{\text{весна}} = 0.80$ и $AUC_{\text{осень}} = 0.85$) и неясытей ($AUC_{\text{весна}} = 0.76$ и $AUC_{\text{осень}} = 0.72$).

Результаты анализа показали, что вклады параметров структуры леса, численности потенциальных жертв и присутствия своего или другого

Таблица 2. Численность мелких млекопитающих (особи на 100 ловушек в сутки) на исследуемой территории в трех основных типах местообитаний в 2001–2011 гг.

Виды/Группы	Местообитания					
	опушка леса		лесная пойма		смешанный лес	
	медиана	процентиль ($\pm 25\%$)	медиана	процентиль ($\pm 25\%$)	медиана	процентиль ($\pm 25\%$)
Весна						
<i>Myodes glareolus</i>	—*	—*	2.7	1.3 ± 8	6	4 ± 6.7
<i>Sylvaeetus uralensis</i>	—*	—*	0	$0 \pm 0^{**}$	0	0 ± 2.7
Все полевки р. <i>Microtus</i>	0	0 ± 1.3	0	0 ± 2.7	0	$0 \pm 0^{**}$
Суммарно грызуны	0.7	0 ± 1.3	2.7	1.3 ± 9.3	6.7	5 ± 9.3
Суммарно мелкие млекопитающие	0.7	0 ± 1.3	3.4	2.7 ± 12	6.7	5 ± 9.3
Осень						
<i>Myodes glareolus</i>	0	$0 \pm 0^{**}$	11.7	1.7 ± 18.7	6.7	1.3 ± 12
<i>Sylvaeetus uralensis</i>	0	$0 \pm 0^{**}$	0	$0 \pm 0^{**}$	0	0 ± 5.3
Все полевки р. <i>Microtus</i>	4	0 ± 14	0	$0 \pm 0^{**}$	0	$0 \pm 0^{**}$
Суммарно грызуны	4	0 ± 16	13.3	1.7 ± 21.3	10	4 ± 17.4
Суммарно мелкие млекопитающие	18	0 ± 28	13.3	1.7 ± 26.7	10	4 ± 17.4

Примечание. * — вид полностью отсутствовал в отловах во все годы. ** — единичные особи ловились только в один или два года.

вида совы на территории на распределение сов имеют примерное соотношение 6 : 3 : 1 (табл. 3). И в этом оба вида оказались похожи. Общий вклад в окончательную модель распределения переменных, связанных с характеристиками лесных местообитаний, у воробьиного сыча составлял 55.8 и 58%, а у серой неясыти — 60 и 61.5%. Общий вклад переменных, связанных с численностью мелких млекопитающих, равнялся у воробьиного сыча 25 и 33.4%, а у серой неясыти — 30.6 и 31.3%. Значимость присутствия своего или другого вида совы составляла у воробьиного сыча от 10.8 и 16.9%, а у серой неясыти — 7.1 и 9.3%.

Основной переменной, связанной с распределением воробьиного сыча весной, была общая плотность грызунов прошлой осенью, которая внесла 8.6% в прогноз модели (рис. 2). При плотностях мелких грызунов в предшествующую осень до 12–13 особей на 100 ловушек в день (т.е. при низких и средних значениях) вероятность весеннего занятия территории была достаточно высока

(рис. 2). Вероятность встречи токующего самца сыча также увеличивалась, если: сомкнутость подлеска в квадрате была более 50%; обилие ели в верхнем ярусе было более 3; подрост ели занимал менее 55% площади квадрата, а разнообразие типов растительности имело средние или максимальные значения.

Еще одним положительно значимым параметром стало непосредственное присутствие в квадрате серой неясыти в этот же весенний период. При этом выявлены статистически достоверные отличия параметров местообитаний в квадратах, где встречались только сычи, и в квадратах, где были отмечены одновременно во время одного сезона оба вида (табл. 4). Квадраты при совместном обитании отличались меньшим обилием ели в верхнем ярусе, увеличением количества ольхи и уменьшением площади, занятой подростом ели, т.е. лес сычами выбирался более разреженный и более лиственный, который в целом менее характерен для этого вида.

Таблица 3. Оценка значимости различных параметров, описывающих пространственное распределение воробьиного сыча и серой неясыти, на основе четырех моделей с применением алгоритма машинного обучения дерева решений (Boosted Tree Classifier); значения в таблице показывают процентные вклады переменных в прогнозирование появления сов

Параметры	Воробьиный сыч		Серая неясыть	
	весна	осень	весна	осень
Общие характеристики лесных местообитаний				
For	2.3	2.0	4.9	3.1
Edge	2.3	3.0	1.3	1.8
Htype	4.0	4.6	5.5	3.2
Cut	2.2	0.8	0.6	0.3
Dtre	1.2	2.0	0.7	0.6
Суммарно	12.1	12.4	13.1	8.9
Верхний древесный ярус				
Cult	2.8	2.5	2.0	2.8
Cov	3.3	5.4	4.0	4.7
Age	2.3	2.9	1.9	4.2
Hage	2.5	2.1	3.3	2.9
Pin	3.9	5.7	4.6	5.4
Spr	5.1	4.7	2.3	3.4
Bir	3.3	5.3	2.0	2.5
Asp	2.7	2.1	0.8	1.5
Ald	1.5	2.2	10.1	11.1
Oak	0.1	0.0	0.1	0.0
Суммарно	27.4	32.9	31.1	38.4
Подрост				
UgA	3.0	3.0	2.5	1.0
UgH	1.4	2.3	7.7	2.9
Sugr	4.7	1.8	1.8	4.2
Суммарно	9.1	7.1	12.0	8.2
Подлесок				
Sust	1.8	1.5	2.4	2.1
UsC	5.5	4.2	2.9	2.4
Суммарно	7.2	5.7	5.3	4.5
Суммарно по всем лесным характеристикам	55.8	58.0	61.5	60.0
Относительная численность мелких млекопитающих				
MyoGlS	2.0	5.4	3.6	2.0
MyoGlA	—	1.9	—	3.7
MyoGlA2	5.3	—	3.4	—
ApUaS	0.7	1.2	0.1	0.1
ApUrA	—	1.6	—	1.8

Таблица 3. Окончание

ApUrA2	1.5	—	2.6	—
MicS	1.1	2.4	1.1	0.9
MicA	—	1.3	—	4.8
MicA2	0.5	—	0.6	—
RodS	3.7	2.0	5.9	4.3
RodA	—	2.5	—	5.6
RodA2	8.6	—	3.7	—
MamS	4.2	3.2	3.7	3.4
MamA	—	3.6	—	4.1
MamA2	5.9	—	6.6	—
Суммарно	33.4	25.0	31.3	30.6
Присутствие сов своего или другого вида				
GPs2	—	9.1	3.3	0.7
GPa2	—	—	—	4.5
GPaN	4.4	—	2.4	—
SAs2	5.0	3.2	—	4.1
SAa2	—	4.6	—	—
SAaN	1.4	—	1.5	—
Суммарно	10.8	16.9	7.1	9.3

Примечание. Прочерк означает, что данный параметр в модели не использовался. Расшифровка кодов параметров приведена в табл. 1. Полужирным шрифтом выделены самые значимые параметры в каждой из групп признаков.

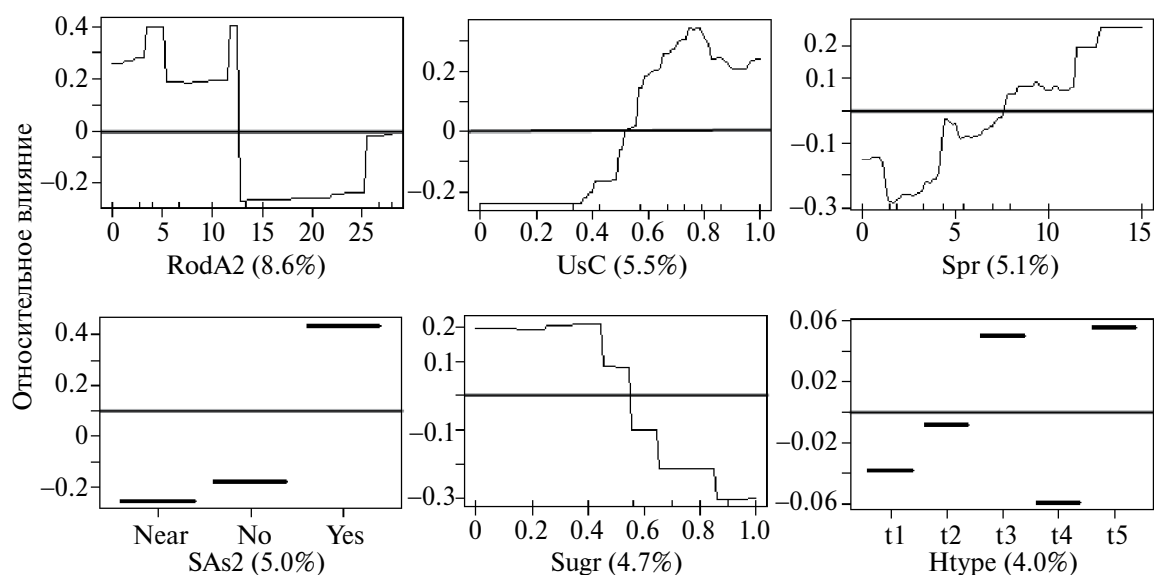


Рис. 2. Графики, показывающие влияние выбранных независимых переменных на весеннюю встречаемость то-кующих самцов воробьиного сыча в квадратах. Процент в скобках указывает на относительный вклад каждой переменной в конечную модель. Оси Y находятся на логит-шкале, а жирные горизонтальные линии указывают на эффект нуля (все что выше нее — положительная вероятность встречи, а все что ниже — отрицательная). По оси X отложены значения независимой переменной. Прямая горизонтальная линия графика указывает на отсутствие данных. Расшифровка кодов параметров приведена в табл. 1.

В осенний период сычи чаще отмечались в квадратах, где они были обнаружены этой же весной, и вклад этой переменной в конечную модель составил 9.1% (рис. 3). Никаких различий в осенних местообитаниях у сычей, живущих отдельно, и сычей, живущих совместно с неясытями, не выявлено (табл. 4). Среди параметров верхнего яруса леса наиболее значимым оказалось обилие сосны, при этом вероятность заселения квадрата осенью увеличивалась, если этот показатель был более 14. Из общих характеристик лесных местообитаний наиболее значимым оказалось высокое значение разнообразия типов растительности. Среди параметров, связанных с подростом ели, важным был показатель его возраста. При этом высокие вероятности заселения квадрата сычом были характерны для участков и с молодым подростом (около 20 лет), и со старым (более 40 лет, т.е. по сути уже елями в верхнем ярусе). Сычи чаще токовали на участках с большой сомкнутостью подлеска — более 55%. Из параметров, связанных с кормовой базой сычей, наиболее значимой для занятия участка осенью оказались низкие и средние значения предшествующей весенней численности рыжей полевки (до 4.5 особей на 100 ловушек в день).

Основным параметром, влияющим на весеннюю встречаемость токующих серых неясытей, стало обилие ольхи (серой и черной). Вклад этой переменной в конечную модель составил 10.1% (рис. 4). При этом вероятность заселения квадрата увеличивалась, если показатель был более 14. Оба эти вида ольхи на территории исследования представлены спелыми деревьями, в которых достаточно много дупел подходящего размера для гнездования сов. Среди общих параметров лесных местообитаний наиболее значимым для вероятности заселения квадрата осенью оказалось максимальное значение разнообразия типов растительности. Также высокие вероятности заселения участка серой неясытью были характерны для участков с подростом ели высотой более 6.5 м. Совы чаще встречались на участках с большой сомкнутостью подлеска (более 60%). Из параметров, связанных с кормовой базой серых неясытей, занятие участка было сопряжено с низкой и средней общей численностью мелких млекопитающих в осень, предшествующую данной весне (до 14 особей на 100 ловушек в день). Также было значимым присутствие на участке воробьиного сыча в этот весенний период, но при этом участки при отдельном и совместном обитании отличались незначительно (табл. 4). Разница есть только в уменьшении площади, занятой подростом ели.

Осеннее распределение токующих самцов неясытей так же, как и весной, в большей степени было связано с обилием ольхи в квадрате. Вклад этой переменной в модель составил 11.1% (рис. 5). При этом вероятность заселения квадрата аналогично весне увеличивалась, если показатель был более 14. Отличительной особенностью осеннего распределения неясытей оказалось сравнительно низкое разнообразие типов растительности в квадратах и небольшой площадью, занятой подростом ели (до 55%), т.е. птицы предпочитали обитать в более однородных лесах. Вероятность встречи серой неясыти увеличивалась на участках со средней сомкнутостью подлеска — от 50 до 80%. Из параметров, связанных с кормовой базой сычей, наиболее значимой для занятия участка оказалась высокая (более 6 особей на 100 ловушек в день) осенняя общая численность грызунов. Также было

Таблица 4. Сравнение характеристик лесных местообитаний (только количественные признаки) в квадратах при отдельном обитании воробьиного сыча (BC) или серой неясыти (CH) с квадратами при совместном обитании (BC + CH); использовался критерий Манна—Уитни (значения в таблице; полужирным шрифтом выделены статистически достоверные различия)

	Весна		Осень	
	BC/ (BC + CH)	CH/ (BC + CH)	BC/ (BC + CH)	CH/ (BC + CH)
For	1.6	0.2	1.3	0.7
Edge	1.8	1.1	0.9	1.1
Dtre	0.6	0.2	0.3	0.9
Cult	0.4	−0.2	0.6	1.1
Cov	−0.7	−0.9	−0.9	0.0
Age	1.6	0.9	−0.4	−1.8
Pin	0.3	−0.1	−1.2	−1.9
Spr	3.0	1.0	1.0	0.1
Bir	−0.9	−0.9	1.2	0.0
Asp	0.5	0.3	0.8	0.2
Ald	−2.1	−0.8	0.5	1.1
Oak	−0.3	−0.4	−0.1	−0.3
UgA	0.1	1.2	0.8	−0.3
UgH	0.2	1.3	0.4	−0.2
Sugr	2.1	2.1	1.0	−0.1
UsC	−0.5	−1.1	−0.5	−2.3
Sust	1.8	1.0	0.7	0.1

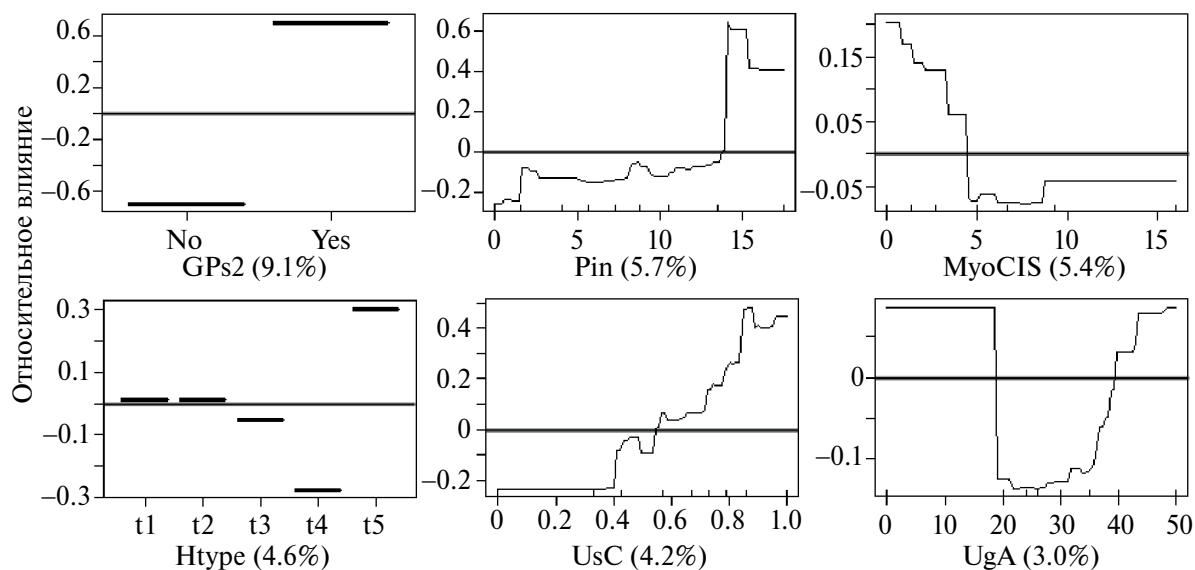


Рис. 3. Графики, показывающие влияние выбранных независимых переменных на осеннюю встречаемость токующих самцов воробьиного сыча в квадратах. Описание графиков как на рис. 2. Расшифровка кодов параметров приведена в табл. 1.

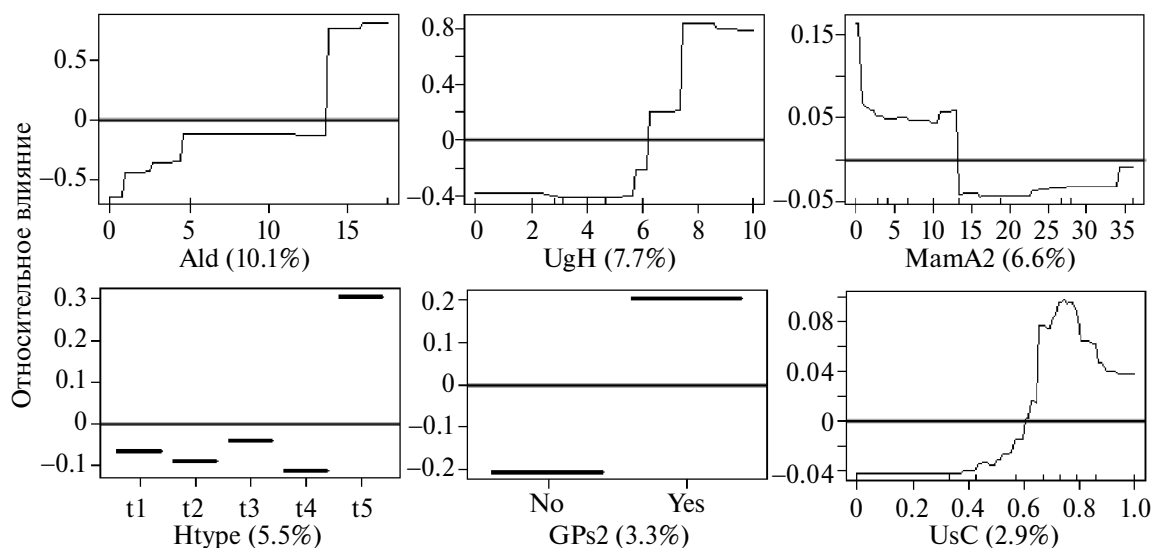


Рис. 4. Графики, показывающие влияние выбранных независимых переменных на весеннюю встречаемость токующих самцов серой неясыти в квадратах. Описание графиков как на рис. 2. Расшифровка кодов параметров приведена в табл. 1.

значимым присутствием на участке воробьиного сыча в этот осенний период. Но, как и весной, участки при отдельном и совместном обитании отличались незначительно (табл. 4). Разница есть только в уменьшении сомкнутости подлеска.

ОБСУЖДЕНИЕ

Средняя межгодовая плотность воробьиного сыча и серой неясыти на модельной территории

в Южном Подмоскowie, в сравнении с данными из Западной Европы и России, была достаточно высокой (см. обзоры Mikkola, 1983; Cramp, 1985; Волков и др., 2005). Такую высокую численность сов на этих территориях мы связываем прежде всего с наличием оптимальных для этого вида местообитаний, представленных крупными старовозрастными смешанными лесами с доминированием ели и сосны. Благоприятность таких местообитаний подтверждается и исследованиями

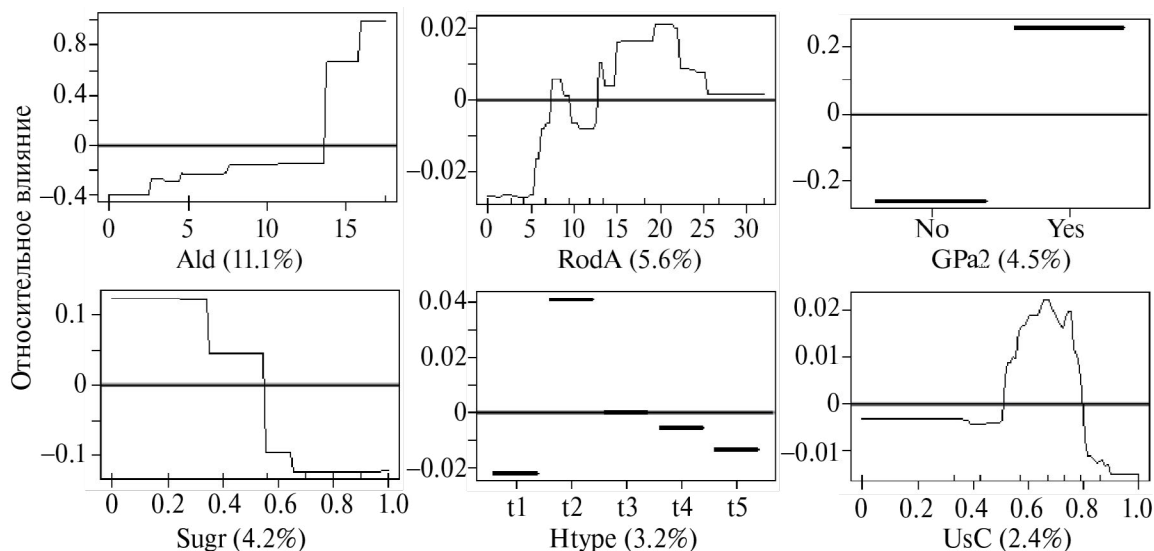


Рис. 5. Графики, показывающие влияние выбранных независимых переменных на осеннюю встречаемость токующих самцов серой неясыти в квадратах. Описание графиков как на рис. 2. Расшифровка кодов параметров приведена в табл. 1.

в других частях Европы (Voous, 1960; Lörrpenthin, 1967; Федюшин, Долбик, 1967; Пчелинцев, 2004; Пукинский, 2005).

Токующие самцы обоих видов в весенний период чаще отмечались в сильно гетерогенных местообитаниях (с высоким разнообразием типов растительности) с хорошо выраженным подлеском ели. Воробьиный сыч чаще встречался в более густых ельниках с небольшой долей подроста ели. Серая неясыть чаще отмечалась в лиственных участках леса с высоким обилием ольхи и развитым подростом ели. Похожую картину отмечают и в других частях ареала этого вида, где неясыть предпочитает средне- и старовозрастные леса, видовой состав которых, видимо, не имеет значения. В мозаичных местообитаниях ее численность заметно возрастает (Волков и др., 2005). Наличие другого вида на данном участке тоже было значимо для сов, но в большей степени для воробьиного сыча весной. Вероятность встречи обоих видов заметно повышалась при невысокой или средней численности мелких млекопитающих в предзимний период, предшествующий весеннему сезону. В качестве примера можно привести ситуацию осени — начала зимы 2004–2005 гг., когда наблюдалась значительная инвазия воробьиных сычей в Швеции и, по-видимому, в целом в Западной Европе вследствие низкой численности грызунов (Polakowski et al., 2008). На нашей модельной территории, как возможное следствие таких перемещений, весной 2005 г. тоже наблюдалась высокая численность территориальных самцов воробьиного сыча.

В осенний период идет активное расселение и занятие территорий молодыми совами (Mikkola, 1983). Если в конце лета — начале осени наблюдается низкая численность основных видов жертв, то активно перемещаться начинают и взрослые исходно территориальные птицы (Птушенко, Иноземцев, 1968; Mikkola, 1983). Локальное увеличение числа токующих самцов в такие годы связано не столько с высоким обилием жертв, сколько с количеством подходящих свободных участков. По-видимому, параметры местообитаний становятся более значимыми для их выбора, чем обилие кормовой базы. При этом осенью занятые сычом квадраты часто совпадают с весенними, т.е. птицы явно стараются держаться на участках, которые были заняты этим же видом весной либо на этих местах их сменяют кочующие сородичи. Так же, как и весной, сычи предпочитают сильно гетерогенные местообитания с присутствием хвойных пород в древесном ярусе и подросте и с сильно выраженным подлеском. Важность такой структуры для выбора местообитаний воробьиного сыча подтверждается и другими исследованиями в Западной Европе (Kloubec, 1987; Scherzinger, 2004). Исследования в лесах Юрских гор Швейцарии показали, что большинство занятых дупел воробьиных сычей находились на деревьях, окруженных обильным лесным подростом (Henrioux et al., 2003). Это исследование показало, что сычи в целом избегают лесов, лишенных развитого подроста. Наиболее вероятной причиной этого может быть их стратегия охоты на птиц, компенсирующая

потенциальный недостаток основных жертв (мелких млекопитающих). В лесу с большим количеством молодых деревьев птиц больше, чем в местообитаниях с отсутствием подроста. Подобную картину отмечали и в Ленинградской области, где лесных массивов, состоящих исключительно из ели или сосны без подроста и подлеска, сычи также, по-видимому, избегают (Мальчевский, Пукинский, 1983). Низкая весенняя численность рыжей полевки способствует увеличению интенсивности локальных перемещений сычей, а значит, число токующих самцов, осваивающих новые участки, заметно увеличивается. И здесь важная роль отводится рыжей полевке как обычному виду жертвы воробьиного сыча: она может занимать до 50% в спектре питания (Kellomäki, 1977; Jedrzejewska, Jedrzejewski, 1993; Шариков и др., 2009).

Серая неясыть осенью, в отличие от сычей, наоборот, предпочитает держаться в слабогетерогенных участках мелколиственных (ольховых) лесов, со слабо и средне выраженным подростом ели, и хорошо представленным подлеском. Это, скорее всего, связано с тем, что такие местообитания обладают хорошей “укрывающей” способностью, особенно для неясытей, более крупных, чем сычи. Высокая осенняя общая численность грызунов, а также присутствие воробьиного сыча тоже способствуют вероятности встречи осенью самцов серой неясыти в квадрате. Более однообразные и разреженные лесные местообитания, по-видимому, необходимы прежде всего с точки зрения охоты на грызунов, а не на птиц.

Таким образом, распределение и максимальная численность токующих сов весной в локальных популяциях определялась прежде всего наличием наиболее благоприятных участков в подходящих лесных местообитаниях. Правильный выбор подходящих местообитаний — важное условие выживаемости локальных популяций видов (Hanski, 1998; Laaksonen et al., 2004). Общий вклад в окончательную модель распределения переменных, связанных с различными параметрами лесных местообитаний, составлял у обоих видов более 55%. При этом среди них характеристики верхнего древесного яруса в целом были самыми значимыми для обоих видов. Численность потенциальных жертв, прежде всего мелких млекопитающих, тоже, безусловно, влияет на пространственное распределение сов, но уже после оценки птицами характеристик местообитаний. При этом выраженным эффектом обладает как низкая, так и высокая численность потенциальной добычи. Первая стимулирует кочевки сов и в то же время занятие новых (с большей вероятностью свободных от потенциальных конкурентов)

территорий, а вторая влияет на закрепление птиц на данной территории.

Для того чтобы разобраться с состоянием потенциальной кормовой базы на конкретном участке, хищнику требуется потратить достаточно много времени. И здесь для правильной оценки ситуации может помочь наличие своего или другого, сходного по трофическим требованиям вида. В нашем случае у сычей повышалась вероятность заселения квадрата при наличии неясыти (в весенний период) или если в этом квадрате уже присутствовал ранее свой вид (в осенний период). Серая неясыть также реагировала весной и осенью на присутствие сычей. При этом сычи в весенний период при совместном обитании на одном участке с неясытями даже изменяли свои предпочтения параметров лесных местообитаний, как бы “подстраиваясь” под другой вид. У неясытей во все сезоны и у сычей осенью таких подвижек не происходило. Для сычей соседство с более крупной совой весьма опасно, но агрессивное поведение со стороны неясытей и даже возможность погибнуть, по-видимому, значительно компенсируются плюсами от эффективности кормодобычания и расхождением этих видов по времени активности (как токовой, так и охотничьей).

Наблюдаемые закономерности пространственного распределения могут указывать на развитый механизм сосуществования у этих сов, который регулируется качеством и количеством элементов среды обитания, доступностью пищи и видами сов, участвующих во взаимодействиях в масштабе ландшафта (Šotnár et al., 2020). Распространенное мнение, что для хищных птиц самый главный фактор, влияющий на вероятность занятия подходящих территорий, — это высокая численность основных видов жертв, наше исследование не подтвердило. Похожие идеи были высказаны при изучении пространственного распределения ушастой совы на севере Московской области и мохноногого сыча (*Aegolius funereus*) на юге Чешской Республики (Ševčík et al., 2022; Шариков и др., 2023). По-видимому, совы ориентируются в первую очередь на определенные параметры местообитаний, а потом уже на благоприятность кормовой базы с последующей коррекцией на присутствие других хищников-миофагов.

БЛАГОДАРНОСТИ

Мы глубоко благодарны студентам и аспирантам Московского педагогического государственного университета, участвовавшим в полевых исследованиях, в особенности С.А. Карасёву, С.Ф. Крашенинниковой,

А.С. Кузьмицкому, П.А. Макееву и А.А. Шукурову. Отдельное спасибо О.В. Бурскому, С.Е. Черенкову за творческое и плодотворное обсуждение идей и результатов, изложенных в статье, а также заведующему биостанцией ИПЭЭ РАН “Малинки” И.Ю. Попову за возможность проведения исследований.

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Авторы заявляют, что у них нет конфликта интересов.

СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

Настоящая статья не содержит каких-либо исследований с использованием животных в качестве лабораторных объектов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Амаева Л.А., 2015. Использование методов интеллектуального анализа данных для моделирования пользователя // Вестн. Казан. технол. ун-та. Т. 18. № 1. С. 320–322.
- Волков С.В., Шариков А.В., Иванов М.Н., Свиридова Т.В., Гринченко О.С., 2005. Распределение и численность совообразных в Московской области // Сопы Северной Евразии. М. С. 163–186.
- Галушин В.М., 1966. Синхронный и асинхронный типы движения системы хищник–жертва // Журн. общ. биологии. Т. 27. № 2. С. 196–208.
- Демянчик В.Т., 2009. Численность и биотопическое распределение сов в Западной Белоруссии // Сопы Северной Евразии: экология, пространственное и биотопическое распределение. М. С. 274–278.
- Заугольнова Л.Б., Истомина И.И., Тихонова Е.В., 2000. Анализ растительного покрова лесной катены в антропогенном ландшафте (на примере бассейна р. Жилетовки, Подольский район Московской области) // Бюлл. МОИП. Отд. Биол. Т. 104. Вып. 6. С. 42–52.
- Зубков Н.И., 1986. Трофические связи и роль ушастой совы в биогеоценозах антропогенного ландшафта // Млекопитающие и птицы антропогенного ландшафта Молдавии, и их практическое значение. Кишинев: Штиница. С. 41–59.
- Мальчевский А.С., Пушкинский Ю.Б., 1983. Птицы Ленинградской области и сопредельных территорий: История, биология, охрана. Л.: Изд-во Ленингр. ун-та. Т. 1. 480 с.
- Наумов Р.Л., 1963. Организация и методы учета птиц и вредных грызунов. М.: Изд-во АН СССР. 137 с.
- Птушенко Е.С., Иноземцев А.А., 1968. Биология и хозяйственное значение птиц Московской области и сопредельных территорий. М.: Изд-во МГУ. 461 с.
- Пчелинцев В.Г., 2004. Распределение и численность некоторых видов сов в пригородных парках Санкт-Петербурга // Птицы и млекопитающие Северо-Запада России (эколого-фаунистические исследования). СПб.: Изд-во СПбГУ. С. 121–126.
- Пушкинский Ю.Б., 2005. Воробьиный сыч. Отряд Сопыобразные // Птицы России и сопредельных регионов: Сопыобразные, Козодоеобразные, Стрижеобразные, Ракшеобразные, Удодообразные, Дятлообразные. М.: Т-во науч. изд. КМК. С. 28–41.
- Тихонова Е.В., 2006. Структура лесного покрова водосборного бассейна малой реки в подзоне хвойно-широколиственных лесов центра русской равнины. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М.: Изд-во РАН. 16 с.
- Федюшин А.В., Долбик М.С., 1967. Птицы Белоруссии. Минск: Наука и техника. 520 с.
- Шариков А.В., 2016. Методы учета сов // Рус. орнитол. журн. Т. 25. № 1243. С. 363–368.
- Шариков А.В., Массальская Т.С., Волков С.В., Ковинька Т.С., 2023. Структура и неоднородность местообитаний определяют вероятность успешного гнездования ушастой совы (*Asio otus*, Strigidae, Strigiformes, Aves) // Зоол. журн. Т. 102. № 3. С. 325–334.
- Шариков А.В., Холопова Н.С., Волков С.В., Макарова Т.В., 2009. Обзор питания сов в Москве и Подмоскowie // Сопы Северной Евразии: экология, пространственное и биотопическое распределение. М. С. 188–203.
- Crampe S., 1985. The Birds of the Western Palearctic. V. 4. Oxford: Oxford Univ. Press. 787 p.
- De'ath G., 2007. Boosted trees for ecological modeling and prediction // Ecology. V. 88. P. 243–251. [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(2007\)88\[243:BTFFEMA\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(2007)88[243:BTFFEMA]2.0.CO;2)
- Elith J., Leathwick J.R., Hastie T., 2008. A working guide to boosted regression trees // J. Anim. Ecol. V. 77. № 4. P. 802–813. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2656.2008.01390.x>
- Forman R.T.T., 1995. Land Mosaics: The Ecology of Landscapes and Regions. Cambridge: Cambridge Univ. Press. 610 p.
- Hanski I., 1998. Metapopulation dynamics // Nature. V. 396. P. 41–49. <https://doi.org/10.1038/23876>
- Harrison S., 1993. Metapopulations and conservation // Large Scale Ecology and Conservation Biology. Oxford: Blackwell Scientific Publishing. P. 111–128.
- Henrioux F., Henrioux J.-D., Walder P., Chopard G., 2003. Effects of forest structure on the ecology of Pygmy Owl *Glaucidium passerinum* in the Swiss Jura Mountains // Vogelwelt. V. 124. P. 309–312.
- Hijmans R.J., Phillips S., Leathwick J.R., Elith J., 2017. dismo: Species distribution modeling. R package version 1.1–4. <https://cran.r-project.org/package=dismo>
- Jedrzejewska B., Jedrzejewski W., 1993. Summer food of the pygmy owl *Glaucidium passerinum* in Bialowieza

- National Park, Poland // *Ornis Fennica*. V. 70. № 4. P. 196–201.
- Kellomäki E., 1977. Food of the Pygmy Owl *Glaucidium passerinum* in the breeding season // *Ornis Fennica*. V. 54. P. 1–29.
- Kloubec B., 1987. Rozšíření, početnost a ekologické nároky kulíška nejmenšího *Glaucidium passerinum* L. v jižních Čechách // *Avifauna Již. Čech a její změny*: Sb. přednáš. České Budějovice. T. 1. S. 116–136.
- Komdeur J., 1992. Importance of habitat saturation and territory quality for evolution of cooperative breeding in the Seychelles warbler // *Nature*. V. 358. P. 493–495. <https://doi.org/10.1038/358493a0>
- Laaksonen T., Hakkarainen H., Korpimäki E., 2004. Lifetime reproduction of a forest-dwelling owl increases with age and area of forests // *Proc. R. Soc. Lond. Biol. Sci.* V. 271. Suppl. 6. P. 461–464. <https://doi.org/10.1098/rsbl.2004.0221>
- Lahaye W.S., Gutiérrez R.J., 1999. Nest sites and nesting habitat of the Northern Spotted Owl in Northwestern California // *Condor*. V. 2. P. 324–330. <https://doi.org/10.2307/1369995>
- Löppenthin B., 1967. Danske ynglefugle i fortid og nutid. Odense: Odense Univ. Press. 609 p.
- MacKenzie D.I., Nichols J.D., Hines J.E., Knutson M.G., Franklin A.D., 2003. Estimating site occupancy, colonization, and local extinction when a species is detected imperfectly // *Ecology*. V. 84. P. 2200–2207. <https://doi.org/10.1890/02-3090>
- May C.A., Gutiérrez R.J., 2002. Habitat association of Mexican spotted owl nest and roost sites in central Arizona // *Wilson Bull.* V. 4. № 4. P. 457–466. [https://doi.org/10.1676/0043-5643\(2002\)114\[0457:HAOMSO\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1676/0043-5643(2002)114[0457:HAOMSO]2.0.CO;2)
- Mikkola H., 1983. Owls of Europe. Calton: Poyser. 397 p.
- Newton I., 2003. Population Limitation in Birds. L.: Academic Press. 597 p.
- Newton I., 2010. Population Ecology of Raptors. L.: T & AD Poyser Ltd. 399 p.
- Orians G.H., Wittenberger J.F., 1991. Spatial and temporal scales in habitat selection // *Am. Nat.* V. 137. P. 29–49. <https://doi.org/10.1086/285138>
- Polakowski M., Broniszewska M., Skierczyński M., 2008. Sex and age composition during autumn migration of Pygmy Owl *Glaucidium passerinum* in Central Sweden in 2005 // *Ornis Svecica*. V. 18. P. 82–86.
- Ridgeway G., 2007. Generalized Boosted Models: A guide to the gbm package. <http://www.saedsayad.com/docs/gbm2.pdf>
- Rodriguez A., Garcia A.M., Cervera F., Palacios V., 2006. Landscape and anti-predation determinants of nest-site selection, nest distribution and productivity in a Mediterranean population of Long-eared Owls *Asio otus* // *Ibis*. V. 148. № 1. P. 133–145. <https://doi.org/10.1111/j.1474-919X.2006.00492.x>
- Scherzinger W., 2004. Raufußkauz, Sperlingskauz and Co.—Wie reagieren waldbewohnende Eulenarten auf eine durch Forstwirtschaft verändertes Lebensraumangebot? // *Vogelwelt*. № 3–4. P. 297–307.
- Seamans M.E., Gutiérrez R.J., 2007. Habitat selection in a changing environment: The relationship between habitat alteration and spotted owl territory occupancy and breeding dispersal // *Condor*. V. 109. P. 566–576. <https://doi.org/10.1093/condor/109.3.566>
- Sergio F., Newton I., 2003. Occupancy as a measure of territory quality // *J. Anim. Ecol.* V. 72. P. 857–865. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2656.2003.00758.x>
- Ševčík R., Kloubec B., Riegert J., Šindelář J., Kouba M., Zárybnická M., 2022. Forest structure determines nest box use by Central European boreal owls // *Sci. Rep.* V. 12. № 1. Art. 4735. <https://doi.org/10.1038/s41598-022-08792-y>
- Šotnár K., Obuch J., Pačenovský S., Jarčuška B., 2020. Spatial distribution of four sympatric owl species in Carpathian montane forests // *Raptor J.V.* 14. № 1. P. 1–13. <https://doi.org/10.2478/srj20200002>
- Van Nieuwenhuyse D., Leysen M., 2001. Habitat typology of the Little Owl *Athene noctua* territories in Flanders. Focusing on what really matters Principal Component Analysis and Cluster Analysis // *Oriolus*. V. 67. № 2–3. P. 72–83.
- Voous K.H., 1960. Atlas of European Birds. N.-Y.: Nelson. 284 p.
- Wendland V., 1972. 14-jährige Beobachtungen zur Vermehrung des Waldkauzes (*Strix aluco* L.) // *J. Ornith.* V. 113. № 3. P. 276–286.

Habitat selection in forest owls: The roles of vegetation structure, prey density and competitors

A. V. Sharikov^{a, *}, E. V. Tichonova^{b, **}

^a*Moscow Pedagogical State University*

Malaya Pirogovskaya Str., 1/1, Moscow, 119991 Russia

^b*Center for forest ecology and productivity, RAS*

Profsoyuznaya Str., 84/32, bldg. 14, Moscow, 117997 Russia

**E-mail: avsharikov@ya.ru*

***E-mail: tikhonova@nm.ru*

The study was aimed to the seasonal distribution of calling males of the Pygmy Owl (*Glaucidium passerinum*) and the Tawny Owl (*Strix aluco*) depending on the structure of forest habitats, the abundance of small mammals and the presence of other owls. Moreover, the ratio of the significance of these three predictors depending on the season was determined. The materials were collected annually from 2001 to 2011 in the southwest of Moscow Region (55.4594 N, 37.1795 E). Owls counts and captures of small mammals were carried out twice a year — in spring and autumn. To characterize forest habitats, we used forest inventory materials, own data of geobotanical descriptions and other sources. The model plot was divided into 105 squares with a side of 200 meters. Thus, we determined the presence of owls in different seasons, small mammals' abundance and habitats characteristics for each square. We used a machine learning technique (Boosted Tree Classifier) for estimation of different predictors' influence on the seasonal distribution of calling owls. We created four models with different dependent variables: the annual occupation of the selected squares by Pygmy Owl in spring (1) and autumn (2); the annual occupation of the selected squares by Tawny Owl in spring (3) and autumn (4). The independent variables for each model were: 20 parameters describing the forest structure; the abundance of small mammals at each site in a certain season (15 parameters); presence in the square or next to it of one's own or another species of owls as well as both species in the previous season (6 parameters). The distribution and maximum number of calling males of owls in spring in local populations was determined primarily by the presence of the most favorable sites in suitable forest habitats. The total contribution to the final model of the distribution of variables associated with various parameters of forest habitats was more than 55% for both species. At the same time, among them, the upper tree layer characteristics were the most significant for both species. The widespread suggestion that the main factor influencing on territory occupation by birds of prey is high main prey abundance was not confirmed by our study. Apparently, owls are guided primarily by certain parameters of habitats and then by the favorable food supply, and all this is corrected by the presence of other myophagous predators.