УДК 591.5 598.279.23 + 599.742.2

DOI 10.21685/2500-0578-2020-4-2

НЕПРЯМОЕ ВОЗДЕЙСТВИЕ ХИЩНИЧЕСТВА БУРЫХ МЕДВЕДЕЙ НА ВОСПРОИЗВОДСТВО ПОПУЛЯЦИИ БЕЛОПЛЕЧИХ ОРЛАНОВ

М. С. Романов¹, В. Б. Мастеров²

¹ Институт математических проблем биологии РАН – филиал Института прикладной математики им. М. В. Келдыша Российской академии наук, Россия, 142290, г. Пушкино, ул. проф. Виткевича, 1
E-mail: romanov.eagle@gmail.com

² Московский государственный университет им. М. В. Ломоносова, Россия, 119234, г. Москва, ул. Ленинские Горы, 1
E-mail: haliaeetus@yandex.ru

Аннотация. Актуальность и цели. Ранее сообщалось, что сахалинская популяция белоплечего орлана в последние годы страдает от хищничества бурых медведей, уничтожающих около 19 % производимого потомства (от 3 до 43 % в разные годы). Однако было обнаружено, что, помимо непосредственного ущерба, наносимого популяции орланов, хищничество оказывает ещё и косвенное, отложенное по времени воздействие. **Материалы и методы.** Исследование содержит анализ дальнейшей судьбы гнездовых территорий, подвергшихся хищничеству. Мы оценили эффективность размножения пар орланов на следующий год после разорения гнезда хищниками ($n = 114$), а также после потери птенцов по иным причинам («птенцовая смертность», $n = 38$), и сравнили ее с производительностью территорий, где гнездование было успешным ($n = 472$). Для этого производительность гнездовых территорий разложили на четыре компонента: занятость территорий, доля размножающихся пар, успех размножения и размер выводка. **Результаты.** На территориях, где была зарегистрирована птенцовая смертность, снижение производительности происходило в основном за счет низкого успеха размножения и меньшего размера выводка, что можно связать с низким качеством самих территорий. После хищничества медведей снижение производительности происходило за счет уменьшения занятости территорий (с 89 до 72 %), доли размножающихся пар (с 62 до 51 %), а также успеха размножения (с 78 до 57 %). В итоге на следующий год после неудачной (из-за хищничества или птенцовой смертности) попытки гнездования территории произвели вдвое меньше потомства (соответственно 0.32 и 0.26 птенца на территорию), чем после успешного размножения (0.60 птенцов на территорию). **Выводы.** Таким образом, косвенный ущерб от хищничества, проявляющийся через негативный опыт гнездования и разрушение гнезд орланов, может значительно превышать прямой. Наличие непрямого, в т.ч. отложенного по времени, ущерба следует учитывать при оценке состояния и устойчивости популяций, подвергающихся негативным воздействиям.

Ключевые слова: белоплечий орлан, *Haliaeetus pelagicus*, Сахалин, бурый медведь, *Ursus arctos*, пресс хищничества.

Для цитирования: Романов, М. С. Непрямое воздействие хищничества бурых медведей на воспроизводство популяции белоплечих орланов / М. С. Романов, В. Б. Мастеров // Russian Journal of Ecosystem Ecology. – 2020. – Vol. 5 (4). – <https://doi.org/10.21685/2500-0578-2020-4-2>

INDIRECT INFLUENCE OF BEAR PREDATION ON THE PERFORMANCE OF THE STELLER'S SEA EAGLE POPULATION

M. S. Romanov¹, V. B. Masterov²

¹ Institute of Mathematical Problems of Biology, Keldysh Institute of Applied Mathematics, Russian Academy of Sciences, 1 prof. Vitkevicha str., Pushchino, 142290, Russia
E-mail: romanov.eagle@gmail.com

² Lomonosov Moscow State University, 1 Leninskie Gory str., Moscow, 119234, Russia
E-mail: haliaeetus@yandex.ru

Abstract. Background. Earlier it was reported that the Sakhalin population of Steller's Sea Eagles in recent years has been suffering from predation by Brown Bears which take 19 % of the offspring produced. However, we found that in addition to the direct damage to the population, bear predation also has an indirect, delayed effect. Mate-

rials and methods. The study contains an analysis of the further fate of the nesting territories due to predation. We estimated the reproduction efficiency of the eagles on nesting territories suffering predation ($n = 114$) or affected by nestling mortality ($n = 38$), and compared it with the performance of territories after nesting success ($n = 472$). For a more detailed analysis, we decomposed breeding performance into four components: the territory occupancy, the proportion of breeding pairs, breeding success, and brood size. *Results.* On territories with nestling mortality, the decline in productivity was mainly due to lower breeding success and smaller brood size, which can be associated with the poor quality of the territories. Following bear predation, the decline in performance was due to the decrease in the territory occupancy (from 89 to 72 %), the proportion of breeding pairs (from 62 to 51 %), and the breeding success (from 78 to 57 %). Ultimately, on the year following either nest failure due to bear predation or nestling mortality, territories produced half the number of offspring (respectively 0.32 and 0.26 fledglings per territory) compared to previous success (0.60 fledglings per territory). *Conclusions.* Therefore, the indirect damage from predation, operating through negative breeding experience of the eagles and destruction of their nests, can significantly exceed the direct effect. The presence of indirect, including delayed, damage should always be taken into account when assessing the state and stability of populations exposed to negative impacts.

Keywords: Steller's Sea Eagle, *Haliaeetus pelagicus*, Sakhalin Island, Brown Bear, *Ursus arctos*, predation pressure.

For citation: Romanov M.S., Masterov V.B. Indirect influence of bear predation on the performance of the steller's sea eagle population. Russian Journal of Ecosystem Ecology. 2020;5(4). Available from: <https://doi.org/10.21685/2500-0578-2020-4-2>

Введение

Многолетние исследования состояния популяции белоплечего орлана на севере Сахалина в 2004–2014 гг. выявили ряд негативных факторов, в результате действия которых ее продуктивность в последние годы снижается [1]. Одним из них является хищничество бурых медведей, ежегодно уничтожающих 3–43 % птенцов орланов (в среднем 19 %) [2]. Это намного выше птенцовой смертности от других причин, которая в среднем составляет около 8 % [2].

Если исключить птенцов, погибших от иных причин (т.е. считать только готовых к вылету слетков), то прямое воздействие пресса хищничества медведей приводит к снижению продуктивности на 20 % [1]. Однако было замечено, что во многих случаях после неудачного гнездования орланы на следующих год не гнездятся. Кроме того, пытаясь добраться до птенцов, медведи нередко разбирают или обрушивают гнезда орланов (рис. 1), что отрицательно сказывается на состоянии гнездового фонда.

Рис. 1. Последствия хищничества медведей: частично или полностью разрушенные гнезда. Атакую активное гнездо, медведь нередко частично разбирает его с краю или проделывает дыру в его основании. Иногда зверь ломает поддерживающие гнездо ветви, в результате чего гнездо падает вместе с выводком.

Фото В. Мастерова

Fig. 1. Consequences of bear predation: partly or completely destroyed nests. Approaching an in-use nest, the bear often partly dismantles it from one side, or makes a hole through its basement. Sometimes the bear breaks supporting branches, so that the nest falls down together with the brood. Photo by V. Masterov

Поэтому в исследованиях были поставлены две задачи: 1) проверка гипотезы о том, что хищничество медведей оказывает не только непосредственное, но и косвенное, отложенное по времени, воздействие на эффективность воспроизводства популяции; 2) количественная оценка этого непрямого воздействия.

Методы и материалы

Белоплечий орлан – крупный вид дневных хищных птиц, чей образ жизни связан с питанием рыбой (и другими морскими животными). Основные места его гнездования находятся вблизи крупных и средних богатых рыбой водоемов: это побережья морей, берега морских заливов, озер и рек.

На Сахалине белоплечие орланы гнездятся, как правило, на деревьях. Типичные их гнезда – это крупные конструкции 1.5–2 м в диаметре, сделанные из ветвей и расположенные в верхней части или даже на самой верхушке дерева. Довольно часто пара орланов строит несколько гнезд, причем размножение происходит только в одном, а остальные (так называемые альтернативные) могут использоваться для разных других целей (как присады, «столовые», наблюдательные пункты и т.п.).

Кладка состоит из 1–3 яиц, но, поскольку третий птенец практически никогда не выживает, в выводке обычно бывает один или два птенца.

Гнезда, принадлежащие одной паре, составляют гнездовую территорию. Пары орланов могут занимать свои территории по многу лет, иногда пропуская размножение. К этому могут приводить суровые условия зимовки, плохое состояние гнезд, неблагоприятные погодные и кормовые условия сезона, воздействие фактора беспокойства и т.п. При этом птицы, как правило, продолжают держаться на своих территориях до середины – конца лета.

Полевые методы. Данные о воспроизводстве белоплечего орлана были собраны в 2004–2014 гг. на северо-востоке о. Сахалин в ходе многолетнего мониторингового исследования состояния популяции этого вида (описание методики см. в [2]).

Термины и определения. Мы придерживаемся общепринятой в международной орнитологической среде терминологии [3]. *Гнездовая территория* – это область пространства, на которой имеется одно или несколько гнезд, принадлежащих одной паре орланов. *Попытка размножения* – любая активность, связанная с производством и выращиванием потомства, от

кладки яиц до выращивания птенцов. Попытка размножения может быть *успешной* или *неудачной*. Гнездо, в котором происходит размножение, называется *активным*. Активные гнезда, в которых хотя бы один птенец поднялся на крыло, называются *успешными*. В соответствии с этими терминами находятся их количественные характеристики.

Занятость территорий – доля занятых территорий от общего числа территорий. Снижение занятости территорий может свидетельствовать о сокращении численности популяции или других неблагоприятных процессах; например, орланы могут бросить территорию, размножение на которой часто приводит к неудаче. *Доля размножающихся пар* – отношение числа размножающихся пар к общему числу территориальных пар, или отношение числа территорий, на которых происходит размножение, к общему числу занятых территорий. *Успех размножения* – доля успешных попыток размножения. *Размер выводка* – число выживших птенцов на успешное гнездо. Эти четыре показателя характеризуют отдельные компоненты процесса размножения, а их произведение дает интегральную характеристику эффективности воспроизводства – среднее *число птенцов на одну (любую) территорию*. Эту характеристику мы используем вместо традиционного показателя продуктивности (число птенцов на занятую территорию), так как она лучше соответствует целям нашего исследования. Она показывает, какое количество потомства произвела одна территория, независимо от ее занятости.

Анализ данных. Если прямое воздействие хищничества медведей сказывается непосредственно в данный гнездовой сезон, то непосредственное воздействие является отложенным по времени. Под ним мы понимаем влияние случаев хищничества на судьбу территориальной пары и гнездовой территории в последующие годы.

Помимо хищничества существуют и другие причины неудачного размножения (гибель кладок, гибель птенцов от болезней, голода, переохлаждения и т.п.), которые также могут приводить к отложенным последствиям [4]. Эти случаи составляют около 10 % всех попыток размножения. Мы включили их в анализ под названием *птенцовая смертность*.

Для изучения влияния опыта гнездования на последующее размножение мы отобрали из общего массива данных сведения о территориях, на которых была попытка гнездования и чья судьба была прослежена на следующий год. Среди этих попыток были как успешные, так и

неудачные, причем последние делились на две категории: пострадавшие от хищничества или птенцовой смертности.

Дальнейшее исследование строилось на сравнении судьбы этих территорий на следующий год. Данные представляли собой пропорции: доля занятых территорий, доля размножающихся пар, доля успешных попыток размножения.

Для сравнения пропорций использовали тест пропорций [5], а также рандомизационные методы [6].

Обработку и хранение этих данных осуществляли в свободной объектно-реляционной системе управления базами данных PostgreSQL. Пространственный анализ и визуализацию данных выполняли с помощью программы QGIS [7]. Расчеты выполняли в среде статистического программирования R [8].

Результаты

Из основного массива мы отобрали 624 попытки гнездования на гнездовых территориях, обследованных в течение двух лет подряд, и проследили, как успех гнездования отражается на вероятности загнеститься на следующий год. Из этого числа 472 попытки были успешными, т.е. птицы произвели потомство, 114 подверглись хищничеству медведей, и 38 закончились неудачей из-за гнездовой смертности, не связанной с хищничеством (еще одну попытку, где имели место и хищничество, и гнездовая смертность, исключили из анализа).

Далее мы сравнили эффективность размножения орланов в этих трех категориях (табл. 1). После неудачной попытки размножения на следующий год наблюдается снижение по всем четырем показателям, однако оно сказывается по-разному.

Таблица 1

Влияние предыдущего опыта гнездования на дальнейшую судьбу гнездовых территорий

Table 1

Influence of previous nesting experience on the subsequent fate of nesting territories

Показатели территории на следующий год	Предыдущий опыт размножения		
	Успех	Птенцовая смертность	Хищничество медведей
<i>Занятость территорий</i>	89 %	84 %	72 %
Число занятых	421	32	82
Число незанятых	51	6	32
Всего	472	38	114
<i>Доля размножающихся пар</i>	62 %	53 %	51 %
Есть размножение	259	17	42
Нет размножения	162	15	40
Всего	421	32	82
<i>Успех размножения</i>	78 %	53 %	57 %
Успешные попытки	203	9	24
Неудачные попытки	56	8	18
Всего	259	17	44
<i>Размер выводка</i>	1.40	1.22	1.50
Гнезда с двумя птенцами	81	2	12
Гнезда с одним птенцом	122	7	12
Всего	203	9	24
<i>Число птенцов на территорию</i>	0.60	0.26	0.32

Занятость территорий после успешного гнездования составляла 89 %, после неудачи из-за птенцовой смертности снизилась лишь незначительно – 84 %. В наибольшей степени на нее повлияло хищничество медведей – 72 %.

Доля размножающихся пар. После успешного гнездования на следующий год приступили к размножению 63 % территориальных пар. Неудачное размножение привело к снижению этого показателя до 51–53 %, причем независимо от причины неудачи.

Успех размножения. После успешного размножения на следующий год 78 % попыток размножения оказались успешными. Неудачное размножение снижает вероятность последующего успеха до 53–57 %, примерно одинаково для территорий, подвергшихся птенцовой смертности и хищничеству.

Размер выводка на следующий год после успешного гнездования составил 1.40 птенцов. После неудачи он понизился только на тех территориях, где наблюдалась птенцовая смерт-

ность (1.22). На территориях, ранее подвергшихся хищничеству медведей, он оказался даже немного выше, чем в контроле (1.50), хотя эта разница статистически незначима.

При всех различиях неудачное размножение, независимо от причины неудачи, приводит примерно к одному результату: снижению числа птенцов на одну территорию примерно вдвое (с 0.60 до 0.26 после птенцовой смертности и 0.32 после хищничества).

Тест пропорций. В этом тесте мы исследовали влияние опыта гнездования (успех, птенцовая смертность, хищничество медведей) на вероятность размножения на территории на следующий год.

После успешного гнездования орланы в 54.6 % случаев загнездились на следующий год (рис. 2). После неудачной попытки размножения из-за птенцовой смертности на следующий год размножались только 44.7 % пар, т.е. вероятность последующего гнездования была уже на 10 % ниже, хотя разница не была статистически значимой, возможно, из-за малого объема выборки. На территориях, подвергшихся хищничеству, на следующий год размножались только 36.6 % пар, что на 18 % меньше по сравнению с успешными парами, причем эта разница уже является достоверной (двухсторонний тест пропорций, $p < 0.001$).

Рис. 2. Влияние опыта гнездования (успех, разорение гнезда медведем, неудача по другим причинам) на вероятность размножения орланов на следующий год. После успешной попытки орланы более склонны гнездиться на следующий год (вероятность гнездования 54.6 %). Гнездовая смертность (не связанная с хищничеством) снижает эту вероятность на 10 %, а хищничество медведей – еще больше, на 18 %, предположительно из-за ущерба, вызванного разрушением гнезд

Fig. 2. Influence of breeding experience of territorial pairs (success, failure, bear predation) on the probability to nest the next year. After successful breeding eagles are more inclined to breed the next year (the probability of nesting 54.6 %). Nesting failure by other reasons reduces probability to breed by 10 %, bear predation reduces it even more, by 18 %, presumably due to the physical damage of nests

Пространственное распределение продуктивности, пресса хищничества медведей и птенцовой смертности от прочих причин крайне неравномерно (рис. 3). Из рисунков видно, что можно выделить кластеры территорий с высокой и низкой продуктивностью, очаги хищничества медведей и птенцовой смертности. Хищничество наиболее сильно выражено в северной половине района исследований, особенно в средней части зал. Чайво и

на юге зал. Пильтун. Области повышенной птенцовой смертности не совпадают с очагами хищничества и образуют несколько кластеров меньшего размера, наиболее крупный из которых находится севернее зал. Лунский, следующий по размеру – в северной части зал. Чайво. Причины именно такого пространственного распределения показателей эффективности размножения еще предстоит выяснить.

Рис. 3. Пространственное распределение характеристик размножения белоплечего орлана: продуктивности, пресса хищничества медведей, птенцовой смертности от прочих причин. Диаграммы представляют собой интерполяционные карты, построенные по методу интерполяции обратных взвешенных расстояний (inverse distance weighed interpolation) точечного слоя. Карты построены с использованием плагина IDW Interpolation программы QGIS

Fig. 3. Spatial distribution of characteristics of breeding performance of the Steller's Sea Eagle: productivity, bear predation pressure, and nestling mortality due to other causes. The diagrams are interpolation maps, constructed by inverse distance weighed interpolation of a point vector layer (IDW Interpolation Plugin of QGIS)

Обсуждение

Анализ данных показывает, что неудачное размножение приводит к снижению числа производимого потомства примерно вдвое, с 0.60 до 0.32 птенца после случаев хищничества и до 0.26 птенца после неудачи от иных причин (см. табл. 1). Таким образом, последствия не-

удачи при любых причинах примерно одинаковые. Однако влияние этих факторов происходит на разных этапах.

Последствия хищничества сказываются преимущественно в снижении занятости территорий и доли размножающихся пар. Наиболее показательную эту разницу демонстрирует тест пропорций (см. рис. 2). Из его результатов вид-

но, что хищничество медведей оказывает более сильное воздействие на вероятность размножения орланов, чем птенцовая смертность от прочих причин. Возможно, это связано с дополнительным ущербом, который медведи наносят через разрушение гнездового фонда (см. рис. 1). Чаще всего орланы не восстанавливают разоренные медведем гнезда, предпочитая строить новые. Строительство нового гнезда занимает один-два сезона и сопровождается значительными затратами времени и энергии. Как правило, в год строительства нового гнезда орланы не размножаются.

Размер этого дополнительного ущерба можно оценить, сравнивая влияние хищничества медведей и птенцовой смертности от прочих причин на вероятность гнездования орланов в следующем сезоне (см. рис. 2). Оба этих фактора влекут за собой негативный опыт гнездования, причем хищничество медведей нередко сопровождается разрушением гнезд, а птенцовая смертность, как правило – нет. Хищничество уменьшает вероятность последующего размножения на гнездовой территории на дополнительные 8 %, что можно считать приблизительной оценкой ущерба от разрушения гнездового фонда.

Что касается птенцовой смертности, то она сильнее всего сказывается на двух последующих показателях – успехе размножения и размере выводка. Эти показатели характеризуют вторую половину гнездового сезона, когда важным становится количество приносимого родителями корма, т.е. фактически зависят от качества гнездовых территорий. Ранее [2] было показано, что гнездовые территории белоплечих орланов могут сильно различаться по качеству в зависимости от различных факторов, в первую

очередь – обилия кормовых ресурсов, которое в свою очередь сильно зависит от типа кормового водоема. Наиболее продуктивными являются территории, расположенные вблизи моря и побережья морских заливов, наименее продуктивными – территории, удаленные от крупных водоемов и расположенные на берегах небольших рек и водоразделах. Тем не менее, орланы могут продолжать держаться и на таких маргинальных территориях, занимая их в гнездовой период, но эффективность их размножения будет крайне мала. В результате в популяции могут возникать «стоковые» группировки (sink populations) [9].

Заключение

Наши результаты показывают, что хищничество медведей, помимо непосредственного воздействия на популяцию орланов через изъятие примерно 20 % потомства, оказывает еще и косвенное, отложенное по времени воздействие, уменьшая производительность гнездовых территорий почти вдвое, т.е. косвенное воздействие хищничества превышает прямое.

Таким образом, ясно, что воздействие медведей на популяцию белоплечего орлана ранее значительно недооценивалось. При этом нет гарантии, что последствия хищничества сказываются только в течение одного года, а не целого ряда лет.

Возможно, именно этот фактор отвечает за снижение гнездовой активности с 60–70 % в 1990-е гг. до $\approx 40\%$ в последнюю декаду [10]. До 2005 г. доля размножающихся пар всегда была выше 50 %, но после 2006 г. она никогда не превышала этого значения (рис. 4).

Рис. 4. Динамика доли размножающихся пар в 1997–2019 гг.

Fig. 4. Dynamics of the proportion of laying pairs in 1997–2019

Это приводит нас к пониманию необходимости принятия мер по снижению пресса хищничества и защите гнезд орланов от медведей. В качестве временных мер можно порекомендовать установку на гнездовые деревья специальных защитных приспособлений, препят-

ствующих залезанию хищников. Однако полное устранение проблемы требует понимания причин возросшего пресса хищничества, для чего необходимы дальнейшие целенаправленные исследования.

Библиографический список

1. Romanov, M. S. Low breeding performance in the Steller's sea eagle (*Haliaeetus pelagicus*) causes the populations to decline. / M. S. Romanov, V. B. Masterov // *Ecological Modelling*. – 2020. – Vol. 420, 108877. – DOI 10.1016/j.ecolmodel.2019.108877.
2. Masterov, V. B. Steller's Sea Eagle / V. B. Masterov, M. S. Romanov, R. G. Sale. – Coberley, UK : Snowfinch Publishing, 2018.
3. Steenhof, K. Coming to terms about describing Golden Eagle reproduction / K. Steenhof, M. N. Kochert, C. L. McIntyre, J. L. Brown // *Journal of Raptor Research*. – 2017. – Vol. 51. – P. 378–390.
4. León-Ortega, M. Factors influencing territorial occupancy and reproductive success in a Eurasian Eagle-owl (*Bubo bubo*) population / M. León-Ortega, M. V. Jiménez-Franco, J. E. Martínez, J. F. Calvo // *PLoS ONE*. – 2017. – Vol. 12 (4). – e0175597. – URL: <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0175597>
5. Newcombe, R. G. Interval Estimation for the Difference Between Independent Proportions: Comparison of Eleven Methods / R. G. Newcombe // *Statistics in Medicine*. – 1998. – Vol. 17, № 8. – P. 873–890. – DOI 10.1002/(SICI)1097-0258(19980430)17:8<873::AID-SIM779>3.0.CO;2-I
6. Manly, B. F. J. Randomization, bootstrap and Monte Carlo methods in biology / B. F. J. Manly. – 3rd ed. – Boca Raton, FL : Chapman & Hall/CRC, 2007.
7. QGIS Development Team. 2018. QGIS Geographic Information System. Open Source Geospatial Foundation Project. <http://qgis.osgeo.org>.
8. R Development Core Team. R: A Language and Environment for Statistical Computing, R Foundation for Statistical Computing. – Vienna, Austria, 2019.
9. Potapov, E. Source-sink populations of the Steller's Sea Eagles (*Haliaeetus pelagicus*) in the Northern part of the Sea of Okhotsk: ecological traps and their conservation implications / E. Potapov, I. Utekhina, M. McGrady, D. Rimlinger // *Ornis Mongolica*. – 2012. – № 1. – P. 20–25.
10. Мастеров, В. Б. Тихоокеанский орлан *Haliaeetus pelagicus*: экология, эволюция, охрана / В. Б. Мастеров, М. С. Романов. – Москва : Тов-во научных изданий КМК, 2014. – 384 с.

References

1. Romanov M. S., Masterov V. B. *Ecological Modelling*. 2020, vol. 420, 108877. DOI 10.1016/j.ecolmodel.2019.108877.
2. Masterov V. B., Romanov M. S., Sale R. G. *Steller's Sea Eagle*. Coberley, UK: Snowfinch Publishing, 2018.
3. Steenhof K., Kochert M. N., McIntyre C. L., Brown J. L. *Journal of Raptor Research*. 2017, vol. 51, pp. 378–390.
4. León-Ortega M., Jiménez-Franco M. V., Martínez J. E., Calvo J. F. *PLoS ONE*. 2017, vol. 12 (4), e0175597. Available at: <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0175597>
5. Newcombe R. G. *Statistics in Medicine*. 1998, vol. 17, no. 8, pp. 873–890. DOI 10.1002/(SICI)1097-0258(19980430)17:8<873::AID-SIM779>3.0.CO;2-I
6. Manly B. F. J. *Randomization, bootstrap and Monte Carlo methods in biology*. 3rd ed. Boca Raton, FL: Chapman & Hall/CRC, 2007.
7. *QGIS Development Team*. 2018. *QGIS Geographic Information System. Open Source Geospatial Foundation Project*. Available at: <http://qgis.osgeo.org>.
8. *R Development Core Team*. *R: A Language and Environment for Statistical Computing, R Foundation for Statistical Computing*. Vienna, Austria, 2019.
9. Potapov E., Utekhina I., McGrady M., Rimlinger D. *Ornis Mongolica*. 2012, no. 1, pp. 20–25.
10. Masterov V. B., Romanov M. S. *Tikhookeanskiy orlan Haliaeetus pelagicus: ekologiya, evolyutsiya, okhrana* [Steller's sea eagle *Haliaeetus pelagicus*: ecology, evolution, preservation]. Moscow: Tov-vo nauchnykh izdaniy KMK, 2014, 384 p. [In Russian]