

УДК 57.055:591.526:599.742

АНАЛИЗ ТРОФИЧЕСКОЙ КОНКУРЕНЦИИ МЕЖДУ ХИЩНЫМИ ПТИЦАМИ И ИХ КОНКУРЕНТАМИ В ЛЕСОБОЛОТНЫХ КОМПЛЕКСАХ В ГНЕЗДОВОЙ ПЕРИОД

В.В. Ивановский¹, В.Е Сидорович², И.А. Соловей²

¹Витебский государственный университет им. П.М. Машерова,
Витебск (Беларусь)

²Научно-практический центр НАН Беларуси по биоресурсам,
Минск (Беларусь)

Статья посвящена анализу трофических связей в трех ассамблеях позвоночных хищников – дневных хищных птиц Falconiformes, сов Strigiformes, хищных млекопитающих Carnivora, и изучению особенностей ослабления трофической конкуренции. В работе анализируются механизмы, используемые дневными хищными птицами для ослабления трофической конкуренции между собой и другими таксономическими хищниками (хищными млекопитающими и совами) в гнездовой период в лесоболотных комплексах в Северной Беларуси. В исследовании показано отсутствие реальной трофической конкуренции между хищными птицами, хищными млекопитающими и совами в период размножения.

Ключевые слова: трофическая конкуренция, пищевые ресурсы, механизмы разделения, хищные птицы, совы, хищные млекопитающие, лесоболотные комплексы, Северная Беларусь.

DOI: 10.26456/vtbio70

Введение. В области биологии, изучающей анализ конкурентных отношений в многовидовом сообществе позвоночных хищников и их жертв, остается ряд нерешенных задач, как теоретического, так и практического характера. Обширная группа хищных птиц, как часть этого единого сообщества, остается в этом плане слабо изученной (Newton, 1976; Marti et al., 1993; Jędrzejewska, Jędrzejewski, 1998; Sidorovich, 2011; Ивановский, 2012).

Данная публикация является продолжением серии работ авторов по этой тематике (Ивановский, 2014; Ивановский, Сидорович, Сидорович, 2018; Ivanovskij, Sidorovich, 2018 и др.).

Целью данного исследования является выявление адаптационных реакций и механизмов ослабления трофической конкуренции между хищными птицами, хищными млекопитающими и совами в лесоболотных ландшафтах Северной Беларуси в гнездовой период.

Методика. Исследования проведены на территории Витебской области Беларуси (Белорусского Поозерья), площадь которой составляет 40,1 тыс. км². Озёрность области составляет 2,5 %, лесистость – около 34 % от общей площади области. Болота области представлены тремя типами (низинные, переходные и верховые) и занимают около 9 % территории.

Материалы для анализа собраны в период с 1972 по 2017 годы. Всего в питании хищных птиц определено 6183 экземпляра жертв, а у хищных млекопитающих – 15543 экземпляра.

Питание хищных птиц изучалось путем сбора остатков пищи и погадок на гнездах и на территории гнездовых участков под присадами. Остатки собирались 1–2 раза в сезон, а на контрольных гнёздах – раз в неделю. Osteологический материал определялся путем сравнения с контрольной osteологической коллекцией. Часть osteологического материала по птицам любезно определена кандидатом биологических наук А.С. Уманской в отделе палеонтологии института зоологии АН Украины. Перья в объектах питания определялись путем сравнения с перьями коллекционных тушек зоологического музея Витебского университета им. П.М. Машерова, с учетом специальных рекомендаций (Brown et al., 1999; März, 1972). Идентификацию остатков мелких млекопитающих в пищевых пробах выполняли двумя методами: 1) по черепам, зубам и другим частям скелета (Pusek, 1981; Шепель, Шохрин, 1985; Шепель, Маяков, 1986) и 2) по особенностям микроскопической структуры десяти случайно взятых из пищевых проб (погадки, экскременты) волос (Teerink, 1991). Таксономическую принадлежность земноводных определяли по костям с использованием специальных ключей и атласов, рептилий – по костям и покровам, птиц – по костям и перьям (Böhme, 1977; März, 1987). Наличие насекомых выявляли по остаткам хитинового покрова и крыльям (стрекозы). Размеры и масса рыб из остатков добычи хищных птиц восстанавливались на основе измерений костей жаберной крышки или зубной кости по специальным таблицам (Ковалев, 1958; Häkkinen, 1978). Количество экземпляров животных определялось путем подсчета всех непарных и парных (отдельно левых и правых) костей скелета с учетом их размеров и степени свежести.

Процедура расчета рациона была следующей. Общее количество всех особей жертв, выявленных во всех пищевых пробах, было взято за 100 % при расчете встречаемости (% В) разных кормовых категорий. Для оценки соотношения в рационе разных кормовых объектов по потребленной биомассе (% ПБ) использовали стандартный подход, заключающийся в пересчете встречаемости разных кормовых категорий в потребленную биомассу (% ПБ) путем умножения встречаемости на среднюю массу жертвы. В том случае, если масса жертвы превышает

суточную потребность в корме, то встречаемость умножали на суточную потребность в корме.

Было выделено 23 категории пищевых ресурсов, процент содержания которых рассчитывался в питании каждого хищника.

При подобном анализе возникает методическая проблема, связанная с широким размерным спектром объектов питания, например, насекомых, мелких птиц и мышевидных грызунов. Обычно при подобном анализе рассчитывается или процент встречаемости (%В) или процент потреблённой биомассы (%ПБ), который рассчитать значительно сложнее, так как нужно знать среднюю массу жертвы, а для хищных млекопитающих ещё и коэффициент перевариваемости. Подробно этот вопрос рассмотрен в монографии В.Е. Сидоровича (Sidorovich, 2011) и в обзоре А.А. Сидорович (Сидорович, 2014). Например, для насекомых будет высокое значение процента встречаемости, однако, ввиду очень маленьких размеров и массы тела насекомых, значение процента потреблённой биомассы будет незначительным. С потреблением крупных жертв и падали все наоборот: в рационе это корм может быть и меньше по встречаемости, но при пересчете на потреблённую биомассу в соответствии с суточной потребностью в пище, даст большую пропорцию.

Для выделения гильдий и наглядного представления результатов был проведён кластерный анализ. Исходные данные для построения дендрограмм были представлены или в виде таблиц состава рациона (в %ПБ), или в виде симметричной матрицы перекрытия рационов на основе индекса трофического сходства.

Ширина трофической ниши рассчитывалась с помощью индекса Левинса: $V = (\sum p^2)^{-1}$, а перекрытие трофических ниш рассчитывалось по формуле Морисита – Хорна (Krebs, 1999):

$$C_{\text{МН}} = \frac{2 \sum_i^n p_{ij} p_{ik}}{\sum_i^n p_{ij}^2 + \sum_i^n p_{ik}^2},$$

где p_{ij} и p_{ik} – доля исследуемых ресурсов экологической ниши для двух видов. Значение $C_{\text{МН}} > 0,6$ считалось экологически и статистически значимым.

Поскольку не всегда была возможность в определении жертв до уровня вида или рода, то существует большая вероятность, что полученные данные могут несколько преувеличивать перекрытие трофических ниш позвоночных хищников.

В качестве статистических тестов использовали следующие тесты: G-критерий максимального правдоподобия для сравнения процентов из различных пропорций и t -критерий Стьюдента для сравнения средних значений (Песенко, 1982; Лакин, 1990; Sokal, Rohlf,

1995). При проведении кластерного анализа и построении дендрограмм использовались метрика Брея-Кёртиса и метрика на основе коэффициента корреляции Спирмена (r_s).

Статистические расчёты производились на персональном компьютере с использованием программ Microsoft Excel и PAST 3.06. Для хранения, оперативной первичной информации и статистической обработки полученных данных использована проблемно ориентированная база данных коллективного пользования FEEDCARN.

Результаты и обсуждение. Настоящая публикация подводит итог многолетнему изучению трофической конкуренции между хищными птицами, совами и хищными млекопитающими в лесоболотных комплексах Северной Беларуси. В результате исследований выявлены механизмы адаптаций, которые применяют позвоночные хищники для ослабления трофической конкуренции и успешного разделения трофических ресурсов.

В Белорусском Поозерье хищные млекопитающие, хищные птицы и совы используют в качестве трофических ресурсов все классы позвоночных животных, а также довольно широкий круг насекомых. Наибольшее значение в их спектрах питания имеют млекопитающие, птицы, амфибии и рыбы.

1.1 Механизмы разделения трофических ниш между хищными птицами в лесоболотных комплексах в весенне-летний период.

Рассмотрим механизмы разделения трофических ниш только между хищными птицами в гнездовой период.

Под «лесоболотными комплексами», мы понимаем крупные по площади комплексы, включающие леса и болота различных типов в разных сочетаниях.

В лесоболотных комплексах постоянно охотятся 12 видов хищных птиц, а именно: осоед – *Pernis apivorus*, чёрный коршун – *Milvus migrans*, ястреб-тетеревятник – *Accipiter gentilis*, ястреб-перепелятник – *Accipiter nisus*, канюк – *Buteo buteo*, большой подорлик – *Aquila clanga*, малый подорлик – *Aquila pomarina*, беркут – *Aquila chrysaetus*, змеяяд – *Circaetus gallicus*, болотный лунь – *Circus aeruginosus*, дербник – *Falco columbarius*, чеглок – *Falco subbuteo* (Федюшин, Долбик, 1967; Ивановский, 2012).

Для проведения анализа механизмов разделения трофических ресурсов между хищными птицами в гнездовой период в лесоболотных комплексах построили дендрограмму перекрывания трофических ниш (по %ПБ) (рисунок 1), на которой чётко выявляются 5 гильдий. Гильдия потребителей пресмыкающихся включает только один вид – змеяяда. При этом змеяяд имеет очень узкую трофическую

нишу (1,49). Гильдии потребителей насекомых (чеглок и осоед) и мелких воробьиных птиц (перепелятник и дербник) включают всего по два вида. Но в пределах этих гильдий между видами возможна серьёзная конкуренция за основные пищевые ресурсы – индекс перекрывания 0,92 и 0,99 ($D_{\text{Mx}} > 0,6$). О возможной сильной конкуренции свидетельствует и довольно специализированный рацион, ширина трофических ниш довольно узкая, соответственно, 1,36 и 2,06 у видов гильдии потребителей насекомых, и 1,01 и 1,21 у видов гильдии потребителей мелких птиц. Гильдия потребителей крупных птиц и среднеразмерных млекопитающих в тёплый сезон включает три вида (беркут, большой подорлик и тетереvyтник). Конкуренция внутри этой гильдии возможна только между беркутом и большим подорликом (индекс перекрывания=0,70), беркутом и ястребом-тетереvyтником (0,58). При этом, учитывая наибольшую специализацию тетереvyтника на птиц (ширина трофической ниши 1,31 против 2,65 и 4,0), беркуту и большому подорлику проще найти другие виды жертв и избежать конкуренции.

Гильдия потребителей мелких млекопитающих включает 4 вида: канюк, малый подорлик, болотный лунь и чёрный коршун. У всех членов этой гильдии, как видно из таблицы 1, самые высокие и очень сходные по величине индексы ширины трофической ниши (5,42-6,34), за исключением болотного луня (2,67). Поэтому в данной гильдии наиболее уязвимым к конкуренции может оказаться болотный лунь, имеющий большую специализацию, и конкурентами ему могут быть канюк, чёрный коршун и малый подорлик (ширина перекрывания, соответственно, 0,64, 0,60 и 0,41). Относительно большие перекрывания трофических ниш выявлены у канюка и малого подорлика (0,56). В целом, внутри гильдии потребителей мелких млекопитающих выявлено относительно небольшое перекрывание трофических ниш, особенно при учете довольно широкой трофической ниши этих видов.

Как показано, внутри гильдий в определённых ситуациях может возникать серьёзная конкуренция. Наша задача состоит в том, чтобы выяснить, в результате каких компромиссов эти виды снижают трофическую конкуренцию.

Рассмотрим конкуренцию за пищевые ресурсы между перепелятником и дербником с точки зрения биологии этих видов. Дело в том, что компьютерная программа рассчитала пищевой ресурс «мелкие воробьиные птицы» в целом, не учитывая видовой состав жертв. Если взглянуть на подробные спектры питания этих хищных птиц, то станет понятно, что реально трофическая конкуренция у этих видов очень мала. Перепелятник ловит лесных птиц, а дербник птиц верховых болот, за пределами которых он не гнездится.

Точно такая же ситуация наблюдается и в гильдии потребителей насекомых. При более близком рассмотрении оказывается, что фактически этот индекс очень мал и близок к нулю, так как чеглок ловит в воздухе стрекоз и крупных жуков, а осоед питается личинками общественных насекомых, разыскивая и разоряя их гнёзда.

В гильдии потребителей крупноразмерных птиц и среднеразмерных млекопитающих, куда попали тетеревятник, большой подорлик и беркут, лесной вид – тетеревятник оградил себя от конкуренции тем, что охотится в лесу. Возникает вопрос, почему в одну гильдию попали беркут и большой подорлик, которые, во-первых, охотятся в разных биотопах: беркут, в основном, на верховых болотах, большой подорлик, в основном, на низинных и пойменных болотах, и на лугах. Во-вторых, средний вес их добычи значительно различается. Так в чём же дело, почему расчётная программа компьютера определила их в одну гильдию? Обратимся к таблице 2, в которой приведён спектр питания в %ПБ этих хищников. И наши недоумения разрешаются. Оказывается, что всё дело в зайцах. В питании беркута зайцы (в основном, взрослые беляки) составляют 40,1 %ПБ, а у большого подорлика зайцы (в основном, зайчата русака) составляют 40,7 %ПБ.

Таблица 2

Рацион (в %ПБ) беркута и большого подорлика
в лесоболотных комплексах в гнездовой период

Категории пищи	Беркут	Большой подорлик
Лягушки, змеи, ящерицы	0	6,1
Мелкие млекопитающие	1,0	24,9
Белка, ондатра, ёж	2	18,7
Зайцы	40,1	40,7
Косуля	7,4	0
Дикий кабан	2,3	0
Ласка, горностай, норки, хорёк, куница	2,7	3,3
Лиса, енотовидная собака, барсук	1,8	0
Домашние животные	0,4	0
Падаль	7,6	0
Мелкие птицы до дрозда	2,2	2,2
Средние и крупные птицы	32,5	4,1

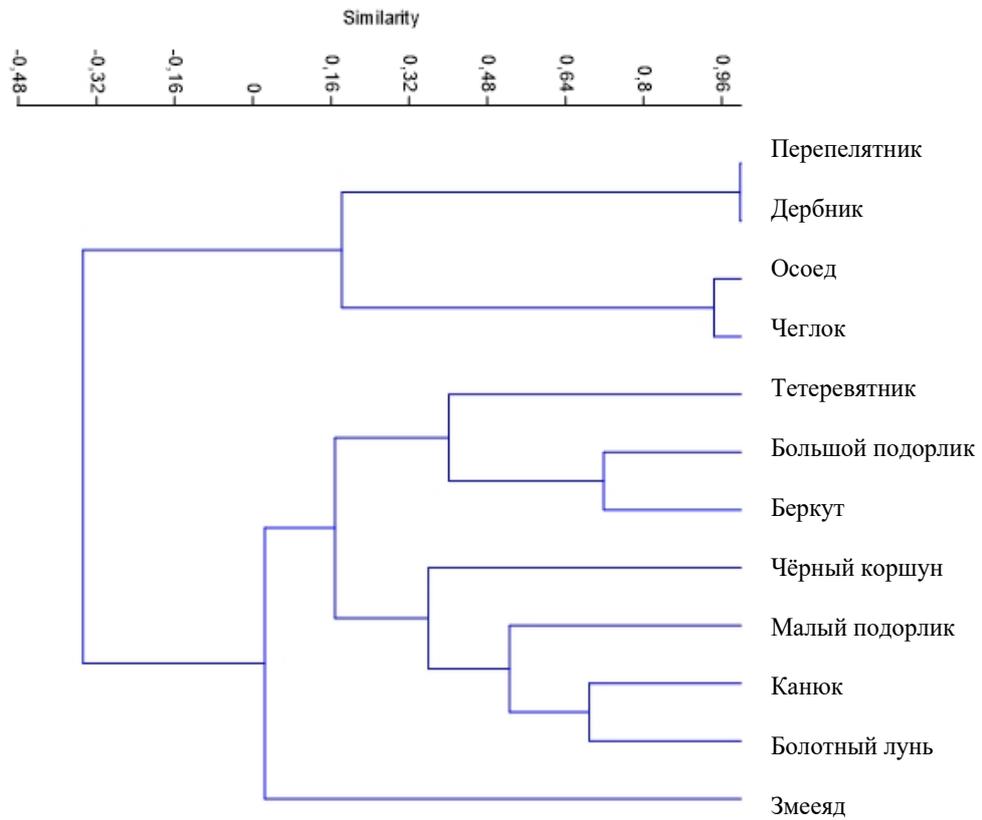


Рис. 1. Дендрограмма перекрытия трофических ниш (в %ПБ) хищных птиц в лесоболотных комплексах в гнездовой период

Рассмотрим гильдию потребителей мелких млекопитающих, у двух пар которых (канюк – болотный лунь и чёрный коршун – болотный лунь) показатель перекрывания трофических ниш почти превышает критический порог конкуренции в 0,60. При разделении пищевых ресурсов эти виды находят компромисс в различной структуре используемых охотничьих биотопов. Механизм снижения трофической конкуренции заключается в том, что, в отличие от канюка, болотный лунь охотится не только на сельхозугодьях, но и на озёрах, и на низинных болотах вдали от леса. Канюк же, в связи с его биологией гнездования, привязан к лесу, в котором часто и охотится. Следствием этого, является то, что у болотного луня в питании водяная полёвка составляла 15,6 %ПБ, полёвки рода *Microtus* – 31,2 %ПБ, а у канюка соответственно 5 и 11,4 %ПБ.

Таблица 1

Матрица перекрытий трофических ниш хищных птиц в лесоболотных комплексах в гнездовой период

Виды	Беркут	Большой подорлик	Малый подорлик	Змеяд	Тетеревятник	Перепелятник	Канюк	Осоед	Чеглок	Дербник	Чёрный коршун	Болотный лунь
Беркут	1	0,7	0,1	0,02	0,58	0,07	0,39	0	0,02	0,03	0,23	0,35
Большой подорлик	0,7	1	0,56	0,09	0,11	0,04	0,27	0,01	0,02	0,04	0,26	0,33
Малый подорлик	0,1	0,56	1	0,34	0,14	0,08	0,56	0,03	0,05	0,07	0,32	0,41
Змеяд	0,02	0,09	0,34	1	0	0	0,51	0,01	0	0	0,06	0,08
Тетеревятник	0,58	0,11	0,14	0	1	0,12	0,38	0,01	0,03	0,07	0,13	0,33
Перепелятник	0,07	0,04	0,08	0	0,12	1	0,18	0,1	0,04	0,09	0,41	0,25
Канюк	0,39	0,27	0,56	0,51	0,38	0,18	1	0,03	0,1	0,14	0,46	0,64
Осоед	0	0,01	0,03	0,01	0,01	0,1	0,03	1	0,92	0,1	0,15	0,05
Чеглок	0,02	0,02	0,05	0	0,03	0,4	0,1	0,92	1	0,39	0,33	0,17
Дербник	0,03	0,04	0,07	0	0,07	0,99	0,14	0,1	0,39	1	0,37	0,2
Чёрный коршун	0,23	0,26	0,32	0,06	0,13	0,41	0,46	0,15	0,33	0,37	1	0,60
Болотный лунь	0,35	0,33	0,41	0,08	0,33	0,25	0,64	0,05	0,17	0,2	0,6	1
Ширна трофической ниши	2,65	4,0	5,52	1,49	1,31	1,21	6,34	1,36	2,06	1,01	5,42	2,67

Пара болотный лунь – чёрный коршун снижает трофическую конкуренцию также за счёт отличий в структуре охотничьих биотопов. Основной охотничий биотоп луня – это сельхозугодья и небольшие болотца среди них. Чёрный коршун – это истинный обитатель озёр эвтрофного и мезотрофного типов, а также постоянный посетитель свалок около крупных населённых пунктов.

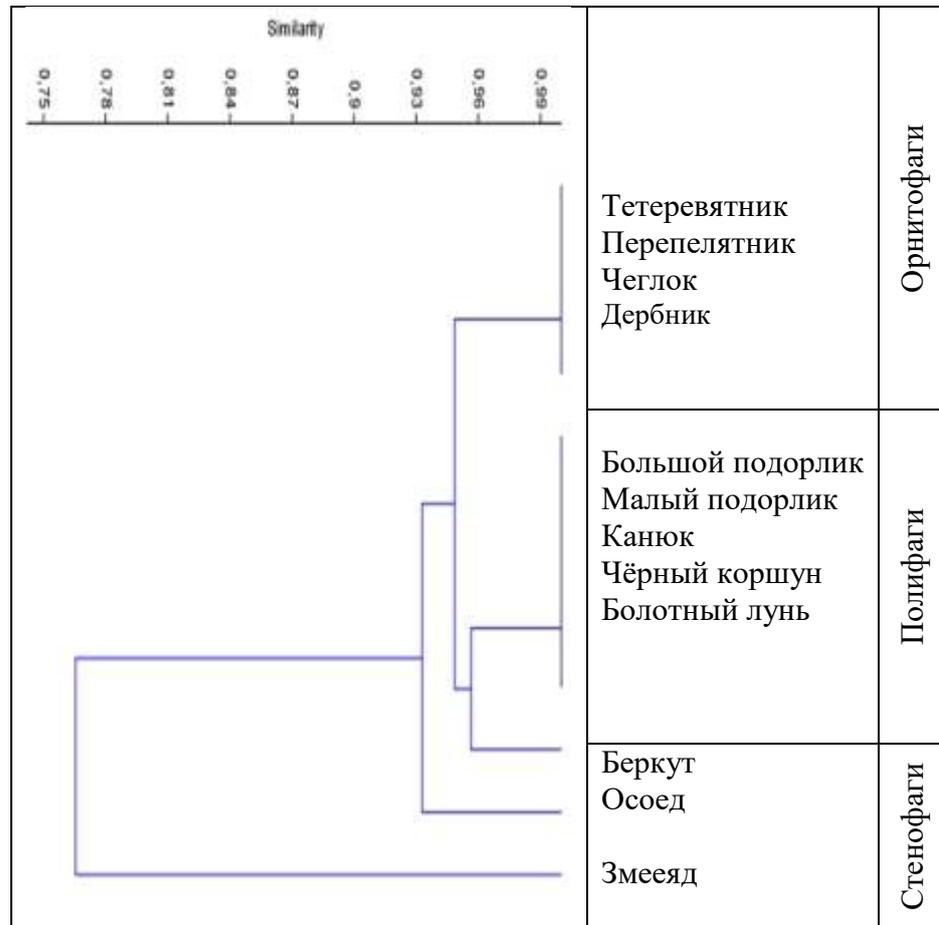


Рис. 2. Дендрограмма разделения хищных птиц на группы трофических специалистов в лесоболотном комплексе в гнездовой сезон

Не стоит также забывать, что многие виды хищных птиц очень пластичны в плане трофических связей, особенно виды с широкой трофической нишей. Они довольно быстро могут изменять свою трофическую ориентацию при изменении обилия основных пищевых ресурсов, что также уменьшает трофическую конкуренцию.

В летне-осенний период млекопитающие, особенно мелкие и средние по величине, являются наиболее важным трофическим

ресурсом для ряда хищных птиц. Также велико значение этих групп жертв в рационе (более 20%) у некоторых менее специализированных хищных птиц, таких как, канюк, чёрный коршун, малый и большой подорлики, болотный лунь. Перечисленная группа объединяет полифагов с наиболее широкими значениями ширины трофической ниши. Для примера наглядно продемонстрируем это, построив специальную дендрограмму, используя метрику Жаккара, которая позволяет, исходя из трофических связей, разбить наш список на группы специалистов (рис. 2).

Птицы также являются важным кормовым ресурсом. Поэтому весьма характерно существование группы пернатых хищников, специализированных в питании птицами. Эта группа включает оба вида ястребов, дербника и чеглока. Трофически сходен с ними крупный пернатый хищник с более генерализованным спектром питания - беркут, добывающий около 50% птиц.

Несмотря на то, что амфибии (в основном лягушки) регулярно регистрируются в питании многих видов хищных птиц, можно констатировать, что среди хищных птиц лишь малый подорлик является относительно специализированным на их добыче.

Таким образом, среди дневных хищных птиц имеется ряд примеров, как генерализации, так и крайней специализации в потреблении кормов. Например, типичными генералистами являются канюк и чёрный коршун. Среди специалистов следует отметить осоеда, ястребов, дербника, чеглока и змеяда.

У видов, попавших в определённую группу «специалистов», примерно сходные по величине индексы разнообразия пищевых ресурсов (ширина трофической ниши). Например, члены гильдии «полифагов», не испытывая серьёзной конкуренции, могут использовать одни и те же охотничьи биотопы, а в период «неурожая» основного трофического ресурса быстро переключаются на замещающие корма.

1.2 Механизмы разделения трофических ниш между хищными птицами и ассамблеями сов и хищных млекопитающих в лесоболотных комплексах в весенне-летний период.

В лесоболотных комплексах Белорусского Поозерья в гнездовой период, помимо хищных птиц, постоянно охотятся пять видов ассамблеи сов Strigiformes: филин – *Bubo bubo*, серая неясыть – *Strix aluco*, бородатая неясыть – *Strix nebulosa*, длиннохвостая неясыть – *Strix uralensis* и болотная сова – *Asio flammeus*. В этот же период здесь обитают и охотятся восемь видов хищных млекопитающих Carnivora: волк – *Canis lupus*, енотовидная собака – *Nyctereutes procyonoides*, ласка – *Mustela nivalis*, горноста́й – *Mustela erminea*,

хорёк – *Mustela putorius*, американская норка – *Mustela vison*, барсук – *Mele mele*, рысь – *Lynx lynx* и бурый медведь – *Ursus arctos*.

Дендрограмма перекрывания трофических ниш хищных птиц Falconiformes, хищных млекопитающих Carnivora и сов Strigiformes в гнездовой период в лесоболотных комплексах представлена на рисунке 3. Таблица, по которой построена эта дендрограмма, нами не приводится ввиду её громоздкости. Из рисунка 3 видно, что значимая конкуренция возможна только в гильдиях «чеглок – осоед – медведь – барсук», «рысь – беркут – большой подорлик – филин – тетеревиный» и «перепелятник – дербник», где перекрывание трофических ниш более 0,60 единицы.

У беркута и рыси возможна конкуренция при добыче зайца-беляка и тетеревиных птиц. Но рысь охотится в лесу и в жердняках по зарастающим вырубкам, а беркут – на открытых территориях верховых болот и на свежих вырубках. По структуре охотничьих биотопов разделён беркут с тетеревиным (лесной пернатый хищник) и большим подорликом (охотится исключительно на низинных болотах и пойменных лугах). С филином при охоте хищные птицы разделены по времени суток (день - ночь).

Дербник и перепелятник охотятся в разных биотопах. Перепелятник сугубо лесной пернатый хищник, а дербник – типичный обитатель верховых болот и выработанных торфяных карьеров.

Пара чеглок – осоед рассмотрена нами выше. Пара чеглок – барсук практически вне трофической конкуренции, так как чеглок ловит летающих насекомых. А вот у пары осоед – барсук напряжённая трофическая конкуренция должна иметь место, так как оба вида хищников питаются в значительной мере личинками насекомых. Но, если проанализировать их питание насекомыми более детально, то оказывается, что по видовому составу оно различно. У осоеда в питании преобладают личинки общественных насекомых, а барсук поедает в основном личинок жуков навозников и майских хрущей. Таким образом, в паре осоед – барсук, трофическая конкуренция снижается за счёт потребления ими личинок разных родов насекомых.

В следующей рассматриваемой четвёрке бурый медведь добывает личинок насекомых там, где их не могут достать остальные хищники. Медведь разрушает пни, переворачивает брёвна, добирается иногда даже до поселений диких пчёл, расширяя щели и дупла в занятых ими стволах деревьев.

Таким образом, мы выяснили, что в гнездовой период в лесоболотных комплексах, хищные птицы для ослабления трофической конкуренции между собой, а также между хищными млекопитающими и совами чаще всего используют следующие механизмы:

- разные виды позвоночных хищников охотятся или днём, или ночью, в результате чего они добывают жертв с разной суточной активностью;
- разные виды позвоночных хищников питаются разными стадиями развития насекомых: личинками или имаго (осоед, чеглок);
- разные виды позвоночных хищников питаются личинками насекомых разных родов (осоед, барсук);
- медведь добывает личинок насекомых там, где их не могут достать остальные хищники;
- незначительные различия в их охотничьих биотопах приводят к различию добычи (большинство видов позвоночных хищников);
- различие в способах охоты, которое приводит к тому, что добываются разные по физиологическому состоянию и возрасту особи жертв (болотный лунь и пустельга, американская норка – чёрный коршун и другие).

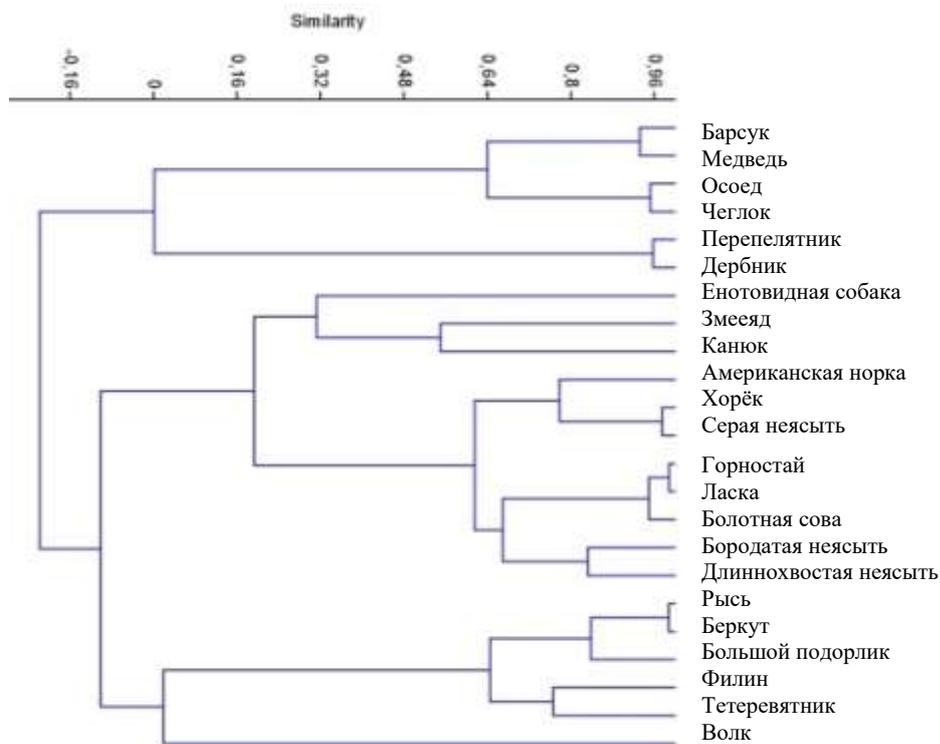


Рис. 3. Дендрограмма перекрытия трофических ниш (в %ПБ) между наземными позвоночными хищниками в лесоболотных комплексах в весенне-летний период

Заключение. Полученные результаты позволяют сделать вывод, что в гнездовой период в лесоболотных комплексах Северной Беларуси значимой трофической конкуренции между хищными птицами, совами и хищными млекопитающими не наблюдается.

Резюмируя всё вышеизложенное, следует констатировать, что, в результате исторической коэволюции, позвоночные хищники выработали ряд адаптаций и механизмов по снижению трофической конкуренции между собой, смогли рационально «скомпоновать» и «встроить» свои трофические ниши в поливидовое сообщество, а также освоить для охоты практически все типы угодий.

Список литературы

- Ивановский В.В.* 2014. Займёт ли орлан-белохвост *Haliaeetus albicilla* экологическую нишу беркута *Aquila chrysaetos* в Северной Белоруссии? // Русский орнитологический журнал. Т. 23. Экспресс-выпуск № 1063. С. 3331-3341.
- Ивановский В.В., Сидорович В.Е., Сидорович А.А.* 2018. Механизмы разделения трофических ресурсов в открытых биотопах между хищными птицами и их конкурентами в гнездовой период на территории Беларуси // Вестник ЧГПУ им. И. Я. Яковлева. № 2(98). С. 33-43.
- Ивановский В.В.* 2012. Хищные птицы Белорусского Поозерья. Витебск: УО ВГУ им. П. М. Машерова. 209 с.
- Ковалев И.Н.* 1958. Справочные материалы по определению веса и длины тела некоторых видов рыб дельты Волги по нижнеглоточным и нижнечелюстным костям // Труды Астраханского заповедника. Вып. IV. С. 237-267.
- Лакин Г.Ф.* 1990. Биометрия. Издание 4-е, переработанное и дополненное. М.: Высшая школа. 351 с.
- Песенко Ю.А.* 1982. Принципы и методы количественного анализа в фаунистических исследованиях. М.: Наука. 286 с.
- Сидорович А.А.* 2014. Методология исследования позвоночных хищников: изучение питания. Учебно-методическое пособие. Минск: БГУ. 88 с.
- Федюшин А.В., Долбик М.С.* 1967. Птицы Белоруссии. Минск: Наука и техника. 620 с.
- Шепель А.И., Маяков А.А.* 1986. Видоспецифические признаки костей таза, голени и бедра некоторых млекопитающих // IV съезд Всесоюзного териологического общества: тезисы докладов. М. Т. 1. С. 105.
- Шепель А.И., Шохрин В.А.* 1985. Реконструкция размера и веса обыкновенных полевок из погадок пернатых хищников // Региональные проблемы экологии: Тезисы докл. конф. экологов Волжско-Камского края. Казань. С. 132.
- Böhme G.* 1977. Zur Bestimmung quartärer Anuren Europas an Hand von Skelettelementen // Wiss. Z. Humboldt-Univ. Berlin. Math. Nat. R. 26. S. 283-300.
- Brown R., Ferguson J., Lees D.* 1999. Tracks and Signs of the Birds of Britain and

- Europe. London: Christopher Helm Publishers Ltd. 232 p.
- Häkkinen I.* 1978. Diet of the Osprey *Pandion haliaetus* in Finland // *Ornis Scand.* 9. № 1. P. 111-116.
- Ivanovskij V.V., Sidorovich A.A.* 2018. Niche separation between the merlin (*Falco columbarius*) and the eurasian hobby (*Falco subbuteo*) nested on pine bogs of Northern Belarus // *Вестник Тверского Государственного Университета.* Серия: Биология и экология. № 1. С. 103-112.
- Jedrzejewska B., Jedrzejewski W.* 1998. Predation in Vertebrate Communities. The Bialowieza Primeval Forest as a Case Study. Berlin: Springer. 450 p.
- Krebs J.K.* 1999. Ecological Methodology. 2-nd Ed. Oslo: Addison Welsey Longman, Inc. 620 p.
- Marti C.D., Steenhof K., Kochert M.N., Marks J.S.* 1993. Community trophic structure: the roles of diet, body size, and activity time in vertebrate predators // *Oikos.* 67. P. 6-18.
- März R.* 1987. Prey Remnants in Pellets and Scats of Predators. Berlin: Akademie Verlag. 288 p.
- März R.* 1972. *Gewöll – und Rundfunkkunde.* Berlin: Akad. Verlag. XIII, 288 s.
- Newton I.* 1976. Population limitation in diurnal raptors // *Can. Field – Natur.* 90. № 3. P. 274-300.
- Pucek Z.* 1981. Keys to Vertebrates of Poland Mammals. Warsaw: Polish Scientific Publishers. 367 p.
- Sidorovich V.E.* 2011. Analysis of vertebrate predator – prey community. Minsk: Tesey. 736 p.
- Sokal R.R., Rohlf F.J.* 1995. Biometry. The Principles and Practice of Statistics in Biological Research. New York: W.H. Freeman and company. 887 p.
- Teerink B.J.* 1991. Hair of West – European Mammals. Cambridge: Cambridge University Press. 224 p.

ANALYSIS OF TROPHIC COMPETITION BETWEEN PREDATORY BIRDS AND THEIR COMPETITORS IN THE FOREST-MARSH COMPLEXES DURING THE NESTING PERIOD

V.V. Ivanovskij¹, V.E.Sidorovich², I.A. Solovej²

¹Vitebsk Masherov State University, Vitebsk (Belarus)

²Scientific and Practical Center for Biological Resources
of National Academy of Sciences of Belarus, Minsk (Belarus)

The article deals with the analysis of trophic relations between three assemblages of vertebrate predators - diurnal birds of prey Falconiformes, the owls, and the carnivorous mammals. Special attention is paid to the features that weaken the trophic competition. We describe mechanisms used by diurnal raptors in forest-swamp complexes in Northern Belarus to weaken trophic competition with other predators during the nesting. We displayed the

absence of real trophic competition between diurnal birds of prey, carnivorous mammals and owls during the breeding season.

Keywords: *vertebrate predators, competition, food niche overlap, trophic resources, mechanisms of partitioning, wetlands in Northern Belarus.*

Об авторах:

ИВАНОВСКИЙ Владимир Валентинович – кандидат биологических наук, доцент, доцент кафедры экологии и охраны природы Учреждения Образования «Витебский государственный университет имени П.М. Машерова», 210038, Витебск, Московский проспект, 33, e-mail: ivanovski.46@mail.ru.

СИДОРОВИЧ Вадим Евгеньевич – доктор биологических наук, профессор, главный научный сотрудник ГНПО «Научно-практический центр НАН Беларуси по биоресурсам», 220072, Минск, ул. Академическая, 27, e-mail: vadim.sidorovich@gmail.com.

СОЛОВЕЙ Ирина Александровна – кандидат биологических наук, ведущий научный сотрудник ГНПО «Научно-практический центр НАН Беларуси по биоресурсам», 220072, Минск, ул. Академическая, 27, e-mail: soloveji@tut.by.

Ивановский В.В. Анализ трофической конкуренции между хищными птицами и их конкурентами в лесоболотных комплексах в гнездовой период / В.В. Ивановский, В.Е. Сидорович, И.А. Соловей // Вестн. ТвГУ. Сер. Биология и экология. 2019. № 2(54). С. 44-58.