

Papers СТАТЬИ

Trophic Links Between Birds of Prey and Their Preys and Their Competitors in Wetlands During Nesting Period

АДАПТИВНЫЕ ОСОБЕННОСТИ КРУПНЫХ ХИЩНЫХ ПТИЦ К РАЗДЕЛЕНИЮ ТРОФИЧЕСКИХ НИШ В ЛЕСОБОЛОТНЫХ КОМПЛЕКСАХ В ГНЕЗДОВОЙ ПЕРИОД

Ivanovsky V. V. (Masherov Vitebsk State University, Vitebsk, Belarus)

Ивановский В.В. (Витебский госуниверситет им. Машерова, Витебск, Беларусь)

Контакт:

Владимир
Валентинович
Ивановский
Кафедра экологии
и охраны природы
УО «Витебский
государственный
университет имени
П.М. Машерова»
210038, Беларусь,
Витебск, Московский
проспект, 33
ivanovski.46@mail.ru

Contact:

Vladimir V. Ivanovsky
Masherov Vitebsk State
University
Moskovskiy ave., 33,
Vitebsk, 210038,
Belarus
ivanovski.46@mail.ru

Резюме

Статья посвящена анализу трофических связей крупных хищных птиц и изучению адаптивных механизмов уменьшения межвидовой трофической конкуренции. В работе анализируются адаптивные механизмы, используемые хищными птицами для ослабления трофической конкуренции между собой в гнездовой период в лесоболотных комплексах в Северной Беларуси. В исследовании показано, что в этот период года реальной трофической конкуренции между хищными птицами не наблюдается, несмотря на перекрытие трофических ниш у некоторых видов более 0,6 единицы.

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

Поступила в редакцию: 21.11.2018 г. **Принята к публикации:** 15.03.2019 г.

Abstract

The article is dedicated to the analysis of trophic relations of large birds of prey and adaptive mechanisms they use to reduce interspecific trophic competition during the breeding period in wetlands in Northern Belarus. The study shows that during this period, no significant trophic competition is present between raptors despite the overlap of trophic niches in some species.

Keywords: birds of prey, competition, food niche overlap, trophic resources, mechanisms of partitioning, wetlands, Northern Belarus.

Received: 21/11/2018. **Accepted:** 15/03/2019.

DOI: 10.19074/1814-8654-2019-38-15-22

Актуальность исследуемой проблемы

Анализ конкурентных отношений в многовидовом сообществе позвоночных хищников и их жертв является предметом исследования целого ряда зарубежных и некоторых отечественных групп учёных (Martí et al., 1993; Jędrzejewska, Jędrzejewski, 1998; Sidorovich, 2011; Ивановский и др., 2018). Тем не менее, в данной области биологии остаётся ряд нерешённых задач, как теоретического, так и практического характера. Обширный отряд хищных птиц, как часть этого единого сообщества, остаётся слабо изученным (Newton, 1976; 1979; Ивановский, 2012 и др.).

Целью данного исследования является выявление адапционных реакций и механизмов ослабления трофической конкуренции между крупными хищными птицами.

Материал и методика исследований

Материалы для анализа собраны в период с 1972 по 2017 годы. Всего в добыче

Introduction

Analysis of predator-prey relationship in multispecies vertebrate communities is the subject of many studies (Martí et al., 1993; Jędrzejewska, Jędrzejewski, 1998; Sidorovich, 2011; Ivanovskiy et al., 2018). However, birds of prey are poorly studied in this concern (Newton, 1976; 1979; Ivanovskiy et al., 2012).

The purpose of this study is to identify adaptive reactions and mechanisms for reducing the trophic competition between large birds of prey.

Methods

Samples were collected between 1972 and 2017. A total of 2,672 specimens of prey (100%) were identified in pellets and prey remains in nests and near the perches. For the analysis, we divided all prey species into 22 categories and calculated the percentage of each category in raptor's diet. To evaluate the rates of different prey category



крупных хищных птиц определено 2672 экземпляра добычи.

Питание хищных птиц изучалось путём сбора остатков пищи и погадок на гнёздах и на территории гнездовых участков под присадами. Остатки собирались 1–2 раза в сезон, а на контрольных гнёздах – раз в неделю. Osteологический материал определялся путём сравнения с контрольной остеологической коллекцией. Перья объектов питания определялись путём сравнения с перьями коллекционных тушек зоологического музея Витебского университета имени П.М. Машерова, с учётом специальных рекомендаций (Brown, Ferguson, 1999; März, 1987). Идентификацию остатков мелких млекопитающих в пищевых пробах выполняли двумя методами: (1) по черепам, зубам и другим частям скелета (Шепель, Маяков, 1986; Шепель, Шохрин, 1985; Русек, 1981), (2) по особенностям микроскопической структуры десяти случайно взятых из погадки 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, 1972). Количество экземпляров животных определяли путём подсчёта всех непарных и парных (отдельно, левых и правых) костей скелета с учётом их размеров и степени свежести.

Процедура расчёта состава рациона была следующей. Общее количество всех особей жертв, выявленных во всех пищевых пробах, было взято за 100% при расчёте встречаемости разных кормовых категорий. Для оценки соотношения в рационе разных кормовых объектов по потреблённой биомассе (% ПБ) использовали стандартный подход, заключающийся в пересчёте встречаемости разных кормо-

Osteological material from remains of prey of the Golden Eagle (*Aquila chrysaetos*): upper row – тетеревиные птицы (*Tetraonidae sp.*), lower row – зайцы-беляки (*Lepus timidus*). Фото В.В. Ивановского.

Osteological material obtained from remains of prey of the Golden Eagle (*Aquila chrysaetos*): upper row – *Tetraonidae sp.*, lower row – Mountain Hares (*Lepus timidus*). Photo by V.V. Ivanovskiy.

ries in the diet according to consumed biomass (% CB) we used a standard approach by multiplying the percentage of the given category by the average biomass of the prey species in the category (Sidorovich, 2011; 2014).

For every species, we calculated the width of the trophic niche according to Levin's formula (Krebs, 1990).

$$B = (\sum p_i^2)^{-1},$$

where p_i – is a percentage of a specific category of prey in the species diet.

A cluster analysis was conducted for the selection of guilds and visualization of results. The input data for the dendrograms were represented as a symmetric matrix of trophic niches overlapping calculated using the Morisita-Horn formula (C_{MH}) (Krebs, 1999).

$$C_{MH} = \frac{2 \sum_{ij} p_{ij} p_{ik}}{\sum_{ij} p_{ij}^2 + \sum_{ik} p_{ik}^2},$$

where p_{ij} and p_{ik} – the percentage of the studied prey category in the diet of two species. The value of $C_{MH} \geq 0.6$ was considered ecologically and statistically significant.

For the cluster analysis and dendrograms we used Bray-Curtis and Jaccard metrics.

Statistical analysis was run in Microsoft Excel and PAST 3.06.

Results

The study was conducted in the Vitebsk Region of Belarus on the area of 40.1 thousand km². Forests cover around 34% of the area, marshes – around 9%. The area is dominated by 5 species of large birds of prey: Goshawk (*Accipiter gentilis*), Greater (*Aquila [Clanga] clanga*) and Lesser Spotted Eagles (*Aquila [Clanga] pomarina*), Golden Eagle (*Aquila chrysaetos*), Short-Toed Eagle (*Circaetus gallicus*) (Fedyushkin, Dolbik, 1967; Ivanovskiy, 2012).

A diet of these species is represented in table 1.

вых категорий в потреблённую биомассу (% ПБ) путём 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. Подробно вопрос расчёта потреблённой биомассы и средней массы жертв рассмотрен в монографии В.Е. Сидоровича (Sidorovich, 2011) и в обзоре А.А. Сидорович (2014).

Для удобства расчётов, анализа и выделения гильдий было выделено 22 категории пищевых ресурсов, процент содержания которых рассчитывался в питании каждого хищника. Также для каждого вида хищной птицы рассчитывалась ширина трофической ниши по формуле Левинса (Krebs, 1990):

$$B = (\sum p_i^2)^{-1},$$

где p_i – доля кормовой категории в питании вида.

The main role in the diet of large birds of prey in Vitebsk Region plays small mammals, birds, reptiles and tailless amphibians (*Anura*).

The group of large birds of prey under study includes both focused specialists (ornithophagous Goshawk and herpetophagous Short-Toed Eagle) and generalists (polyphagous Greater and Spotted Eagles). The intermediate position in this row is occupied by the Golden Eagle (*Aquila chrysaetos*), whose diet consists of mammals and birds in almost equal parts.

During the breeding season mammals (especially small- and medium-sized) are the main part of the diet of large birds of prey. Polyphagous species (Spotted Eagles) has the widest trophic niche (fig. 1).

To analyze the adaptive mechanisms of distributing trophic sources between the raptors species during the breeding season we made a dendrogram of trophic niche overlapping between species (table 2, fig. 2). The dendrogram built according to Brey-Curtis method

Самка ястреба-тетеревятника (*Accipiter gentilis*) на гнезде с птенцами (вверху слева), самка малого подорлика (*Aquila [Clanga] pomarina*) кормит птенца (вверху справа) и взрослый змеяк (*Circaetus gallicus*) и птенца с добычей в гнезде (внизу). Фото Д.И. Шамовича и В.М. Федосенко.

Female Northern Goshawk (*Accipiter gentilis*) with nestlings in the nest (top left); female Lesser Spotted Eagle (*Aquila [Clanga] pomarina*) feeding her nestling (top right); adult Short-toed Eagle (*Circaetus gallicus*) and a nestling with prey in a nest (at the bottom). Photos by D.I. Shamovich and V.M. Fedosenko.



Беркут с добытым зайцем-беляком (*Lepus timidus*).
Фото С.М. Плыткевича.

Golden Eagle with prey (*Hare Lepus timidus*).
Photo by S.M. Plytkevich.

Для выделения гильдий и наглядного представления результатов был проведён кластерный анализ. Исходные данные для построения дендрограмм представлены в виде симметричной матрицы перекрытия трофических ниш на основе индекса трофического сходства. Перекрытие трофических ниш рассчитывалось по формуле Мориситы – Хорна (Krebs, 1999):

$$C_{MH} = \frac{2 \sum_{ij} p_{ij} p_{ik}}{\sum_{ij} p_{ij}^2 + \sum_{ik} p_{ik}^2},$$

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

В качестве статистических тестов использовали следующие: G-критерий максимального правдоподобия для сравнения процентов или долей из различных пропорций и t -критерий Стьюдента для сравнения средних значений (Лакин, 1990; Песенко, 1982; Sokal, Rohlf, 1995). При проведении кластерного анализа и построении дендрограмм использовались метрика Брея-Кёртиса и метрика Жаккара.

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 исследований и их обсуждение

Настоящая публикация подводит итог многолетнему изучению трофической конкуренции между хищными птицами в лесоболотных комплексах Северной Беларуси. Под «лесоболотными комплексами» мы понимаем крупные по площади комплексы, включающие леса и болота различных типов в разных сочетаниях.

В результате исследований выявлены механизмы адаптаций, которые используют хищные птицы для ослабления трофической конкуренции и разделения трофических ресурсов.

Исследования проведены на территории Витебской области Беларуси, которая



clearly divided species under study into two guilds. The first guild includes three species (the Golden Eagle, the Greater Spotted Eagle, and the Goshawk), the second guild includes two species (the Short-Toed Eagle and the Lesser Spotted Eagle). Table 2 revealed pairs of species that could compete for the main food resources, since they have a C_{MH} index ≥ 0.6 or close to this value (0.56, 0.58).

In the first guild, the Goshawk escapes from the competition with other species by preying predominantly in the forests, in contrast to the Golden Eagle (the main preying biotope – upland bogs) and the Greater Spotted Eagle (the main preying biotope – lowland bogs and bottomland meadows).

The Short-Toed Eagle and the Lesser Spotted Eagle have insignificant overlapping of trophic niches – it is statistically and ecologically insignificant. They both share interests only for amphibians as a prey: in the diet of the Lesser Spotted Eagle amphibians make 25.5% of CB, and in the Short-Toed Eagle – 14.4% of CB.

Conclusions

The obtained results bring us to the conclusion that during the nesting period in the forest-bog complexes of Northern Belarus, there are examples of both generalization and extreme specialization in diet among large birds of prey. Both Greater and Lesser Spotted Eagles are typical generalists, the Short-Toed Eagle and the Goshawk are specialists.

To reduce trophic competition large birds of prey most often use the following adaptation mechanisms:

- adaptation to certain hunting biotopes leads to a difference in prey (the Goshawk and other birds of prey, the Golden Eagle and Greater Spotted Eagle);
- adaptation to prey on different age categories of prey (for instance, the Golden Eagle prey mostly on adult hares, while the Greater Spotted Eagle – on leverets).

Табл. 1. Питание (в % ПБ) крупных хищных птиц в гнездовой период в лесоболотных комплексах (Белорусское Поозерье).

Table 1. Diet (in % CB) of large birds of prey in the nesting period in forest-swamp complexes of the Belorussian Lakeland.

Пища / Prey categories	<i>Aquila chrysaetos</i>	<i>Aquila [Clanga] clanga</i>	<i>Aquila [Clanga] pomarina</i>	<i>Circaetus gallicus</i>	<i>Accipiter gentilis</i>
Лягушки / Frogs		3	25.5	14.4	
Жабы / Toads			7.8		
Ящерицы / Lizards		0.1	0.4	28.7	
Змеи / Snakes		3	8.1	51.9	
Землеройки / Shrews		0.3	0.3		
Крот / Moles	0.1	4	4.4		
Водяная полёвка / Water Voles	0.8	18.7	2.2		0.1
Полёвки рода <i>Microtus</i> / Voles	0.1	1.0	8.6	3.1	
Мыши рода <i>Apodemus</i> / Mice		0.3	0.8		0.4
Рыжая полёвка / Bank Vole		0.5	1.2		
Другие мелкие грызуны / Other small rodent species		0.1	11.8		
Белка, ондатра, ёж / Squirrel, Muskrat, Hedgehog	2	18.7	15		1.2
Зайцы / Hares	40.1	40.7	0.7	1.9	4.4
Косуля / Roe Deer	7.4				
Дикий кабан / Wild Boar	2.3				
Ласка, горноста́й / Weasel, Stoat	0.1	0.4	0.3		0.2
Норки, хорёк, лесная куница / Minks, Polecat, Pine Marten	2.6	2.9	3.1		0.9
Лисица, енотовидная собака, барсук / Red Fox, Raccoon Dog, Badger	1.8				
Домашние животные / Domestic animals	0.4				
Падаль / Carrion	7.6				
Мелкие птицы до дрозда / Small sized birds	2.2	2.2	6		5.9
Птицы крупнее дрозда / Medium sized birds	32.5	4.1	3.8		86.9
Ширина ниши / Trophic niche width	2.65	4.0	5.52	1.49	1.31

имеет площадь 40,1 тыс. кв. км и исторически носит название Белорусского Поозерья. Леса составляют от общей площади области около 34%. Болота области представлены тремя типами (низинные, переходные и верховые) и занимают около 9% территории.

В лесоболотных комплексах постоянно охотятся 5 видов крупных хищных

птиц, а именно: ястреб-тетеревятник (*Accipiter gentilis*), большой подорлик (*Aquila [Clanga] clanga*), малый подорлик (*Aquila [Clanga] pomarina*), беркут (*Aquila chrysaetos*), змеяяд (*Circaetus gallicus*) (Федюшин, Долбик, 1967; Ивановский, 2012).

Состав питания этих хищных птиц представлен в таблице 1.



Взрослый малый подорлик принёс птенцу травяную лягушку (*Rana temporaria*) – слева и молодой малый подорлик поедает обыкновенную полёвку (*Microtus arvalis*) – справа. Фото В.И. Козловского.

Adult Lesser Spotted Eagle bringing a Common Frog (*Rana temporaria*) to his youngster – on the left; juvenile Lesser Spotted Eagle eating a Common Vole (*Microtus arvalis*) – on the right. Photos by V.I. Kozlovskiy.

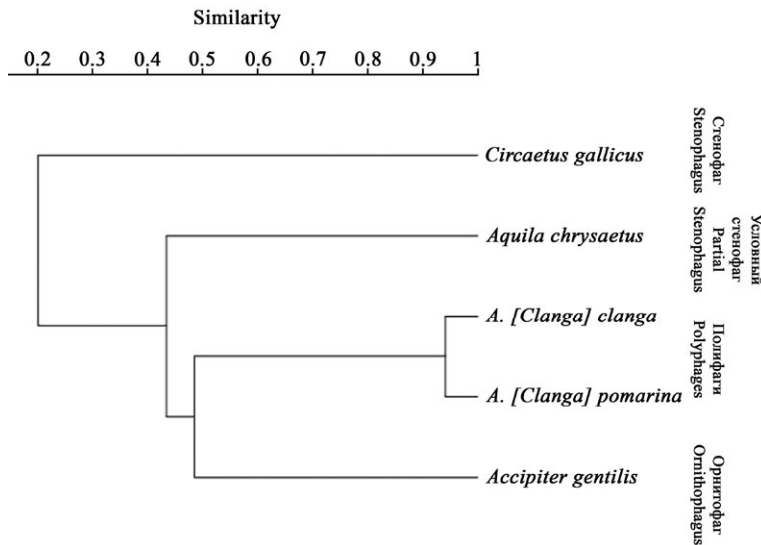


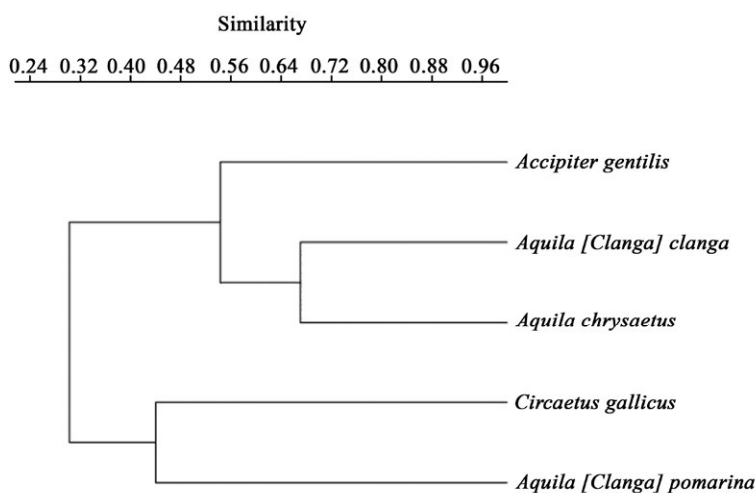
Рис. 1. Дендрограмма разбиения крупных хищных птиц на группы трофических специалистов в лесоболотном комплексе в гнездовой период.

Fig. 1. A dendrogram separating large species of raptors into guilds according to their food specialization.

Табл. 2. Перекрывание трофических ниш крупных хищных птиц в гнездовой период в лесоболотных комплексах (Белорусское Поозерье).

Table 2. Overlapping of trophic niches of large species of birds of prey during the nesting period in forest-swamp complexes of the Belorussian Lakeland.

ВИДЫ / SPECIES	<i>Aquila chrysaetos</i>	<i>Aquila [Clanga] clanga</i>	<i>Aquila [Clanga] pomarina</i>	<i>Circaetus gallicus</i>	<i>Accipiter gentilis</i>
<i>Aquila chrysaetos</i>	1	0.7	0.1	0.02	0.58
<i>Aquila [Clanga] clanga</i>	0.7	1	0.56	0.09	0.11
<i>Aquila [Clanga] pomarina</i>	0.1	0.56	1	0.34	0.14
<i>Circaetus gallicus</i>	0.02	0.09	0.34	1	0
<i>Accipiter gentilis</i>	0.58	0.11	0.14	0	1



Наибольшее значение в питании крупных хищных птиц Белорусского Поозерья имеют млекопитающие, птицы, пресмыкающиеся и бесхвостые амфибии.

Анализ таблицы 1 показывает, что группа крупных хищных птиц, анализируемая нами, представлена полным спектром, от узких специалистов (орнитофаг – тетеревятник и герпетофаг – змеяда) до генералистов (полифаги – малый и большой подорлики). Промежуточное положение в этом ряду занимает беркут, основу питания которого составляют почти поровну млекопитающие и птицы.

В гнездовой период млекопитающие, особенно мелкие и средние, являются наиболее важным трофическим ресурсом для ряда крупных хищных птиц. Группа явных полифагов (подорлики) характеризуется наиболее широкими значениями ширины трофической ниши.

Продемонстрируем это, построив специальную дендрограмму, используя метрику Жаккара, которая позволяет, исходя из трофических связей, разбить наш список на группы относительных специалистов (рис. 1).

Таким образом, мы видим, что среди крупных хищных птиц имеются примеры как генерализации, так и специализации в кормодобывании.

Для проведения анализа адаптивных механизмов разделения трофических ресурсов между крупными хищными птицами в гнездовой период в лесоболотных комплексах построим дендрограмму перекрывания трофических ниш (в % ПБ), используя таблицу 2.

Дендрограмма, построенная по методу Брея-Кёртиса, (рис. 2) разбила анализируемый нами список хищных птиц на две гильдии. Согласно таблице 2, у некоторых пар хищных птиц возможна конкуренция за основные пищевые ресурсы, так как $S_{\text{min}} \geq 0,6$ или близок к этой цифре (0,56; 0,58). Первая гильдия включает три вида (беркут, большой подорлик и тетеревятник). Вторая гильдия включает два вида (змеяда и малый подорлик). Наша задача состоит в том, чтобы выяснить, в результа-

Рис. 2. Дендрограмма перекрывания трофических ниш (в % ПБ) крупных хищных птиц в лесоболотных комплексах в гнездовой период.

Fig. 2. Dendrogram of overlapping of trophic niches of large birds of prey during the nesting period in forest-swamp complexes of the Belorussian Lakeland.

Птенец беркута (*Aquila chrysaetos*) с добычей – четырьмя молодыми куницами (*Martes martes*) – вверху слева, добыча в гнезде беркута – большой кроншнеп (*Numenius arquata*), средний кроншнеп (*N. phaeopus*), большой веретенник (*Limosa limosa*) и тетерев (*Tetrao tetrix*) – вверху справа, птенец беркута с остатками ворона (*Corvus corax*) – внизу. Фото В.В. Ивановского и В.А. Пушкина.

Nestling of the Golden Eagle (*Aquila chrysaetos*) and four dead young Pine Martens (*Martes martes*) as a prey (top left); prey from the Golden Eagle's nest – Eurasian Curlew (*Numenius arquata*), Whimbrel (*N. phaeopus*), Black-tailed Godwit (*Limosa limosa*) and Black Grouse (*Tetrao tetrix*) (top right); nestling of Golden Eagle with Raven's (*Corvus corax*) remains (at the bottom). Photos by V.V. Ivanovskiy and V.A. Pushkin.



те каких компромиссов эти виды снижают трофическую конкуренцию.

В первой гильдии тетеревиатник ограждает себя от конкуренции тем, что охотится в подавляющем большинстве случаев в лесу, в отличие от беркута (основной охотничий биотоп – верховые болота) и большого подорлика (основной охотничий биотоп – низинные болота и пойменные луга). Возникает вопрос, почему в одну гильдию попали беркут и большой подорлик, которые, во-первых, охотятся в разных биотопах, во-вторых, средний вес их добычи значительно различается. Почему расчётная программа компьютера определила их в одну гильдию? Обратимся к таблице 1, 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 белки *Lepus timidus*) составляют 40,1% ПБ, а у большого подорлика зайцы (исключительно зайчата русака *Lepus eurgoraеus*) составляют 40,7% ПБ. Не стоит также забывать, что подорлики очень пластичны в плане трофических связей, у них самые широкие трофические ниши среди рассматриваемых хищных птиц, а именно: 5,52 единицы у малого и 4,0 – у большого (табл. 1).

Подорлики довольно быстро могут изменять свою трофическую ориентацию

при изменении относительного обилия основных пищевых ресурсов, что также уменьшает трофическую конкуренцию.

У змеяда и малого подорлика перекрытие трофических ниш незначительно, статистически и экологически незначимо. Их интересы пересекаются только при добыче земноводных: у малого подорлика они составляют в питании 25,5% ПБ, у змеяда – 14,4% ПБ (табл. 1).

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

Выводы

Полученные результаты позволяют сделать вывод, что в гнездовой период в лесоболотных комплексах Северной Беларуси среди крупных хищных птиц имеются примеры как генерализации, так и крайней специализации в кормодобывании. Типичными генералистами являются оба вида подорликов, среди специалистов следует отметить змеяда и ястреба-тетеревиатника.

Для ослабления трофической конкуренции крупные хищные птицы чаще всего применяют следующие адаптации:

– адаптация к определённым охотничьим биотопам приводит к различию добычи (тетеревики и другие хищники);

– адаптация к питанию не только разными видами, но и разными возрастными категориями жертв (беркут и большой подорлик при добыче зайцев).

Резюмируя всё вышеизложенное, следует констатировать, что, в результате исторической параллельной эволюции, крупные хищные птицы смогли рационально «скомпоновать» и «встроить» свои трофические ниши в многовидовое сообщество крупных лесоболотных комплексов.

Литература

Ивановский В.В. Хищные птицы Белорусского Поозерья: монография. Витебск: УО «ВГУ им. П.М. Машерова», 2012. 209 с. [Ivanovskiy V.V. The Birds of Prey in the Belorussian Poozerie. Vitebsk, 2012: 1–209. (in Russian).] URL: <http://ptcpn.ru/ru/archives/24498> Дата обращения: 20.11.2018.

Ивановский В.В., Сидорович В.Е., Сидорович А.А. Механизмы разделения трофических ресурсов в открытых биотопах между хищными птицами и их конкурентами в гнездовой период на территории Беларуси. – Вестник Чувашского государственного педагогического университета им. И.Я. Яковлева. 2018. № 2(98). – С. 33–42. [Ivanovskiy V.V., Sidorovich V.E., Sidorovich A.A. Mechanisms of trophic resources partitioning between birds of prey and their competitors in open habitats during nesting period in Belarus. – I. Yakovlev Chuvash State Pedagogical University Bulletin. 2018. 2(98): 33–42. (in Russian).] URL: <http://vestnik.chggu.edu.ru/?do=archive&vid=2&nom=737> Дата обращения: 20.11.2018.

Лакин Г.Ф. Биометрия. Издание 4-е, переработанное и дополненное. М.: Высшая школа, 1990. 351 с. [Lakin G.F. Biometrics. 4th edition, revised and enlarged. Moscow, 1990: 1–351. (in Russian).]

Песенко Ю.А. Принципы и методы количественного анализа в фаунистических исследованиях. М.: Наука, 1982. 286 с. [Pesenko Yu.A. Principles and methods of quantitative analysis in faunistic studies. Moscow, 1982: 1–286. (in Russian).]

Сидорович А.А. Методология исследования позвоночных хищников: изучение питания. Учебно-методическое пособие. Минск: БГУ, 2014. 88 с. [Sidorovich A.A. The methodology of the study of vertebrate predators: the study of nutrition. Teaching manual. Minsk, 2014: 1–88. (in Russian).]

Федюшин А.В., Долбик М.С. Птицы Белоруссии. Минск: Наука и техника, 1967. 520 с. [Fedyushin A.V., Dolbik M.S. Birds of Belarus. Minsk. 1967: 1–520. (in Russian).]

Шепель А.И., Маяков А.А. Видоспецифические признаки костей таза, голени и бедра некоторых млекопитающих. – IV съезд Всесоюзного териологического общества: тезисы докладов. Т. 1. М., 1986. С. 105. [Shepel A.I., Mayakov A.A. Species-specific signs of the bones of the pelvis, lower leg and thigh of some mammals. – IV Congress of the All-Union Teriological Society: Abstracts. Vol. 1. Moscow, 1986: 105. (in Russian).]

Шепель А.И., Шохрин В.А. Реконструкция размера и веса обыкновенных полёвок из погадок пернатых хищников. – Региональные проблемы экологии: Тезисы докладов конференции экологов Волжско-Камского края. Казань, 1985. С. 132. [Shepel A.I., Shokhrin V.A. Reconstruction of the size and weight of common voles from the pellets of feathered predators. – Regional problems of ecology: Abstracts of the conference of environmentalists of the Volga-Kama region. Kazan, 1985: 132. (in Russian).]

Böhme G. Zur Bestimmung quartärer Anuren Europas an Hand von Skelettelementen. – Wissenschaftliche Zeitschrift der Humboldt-Universität zu Berlin. 1977. 26(3): 283–300.

Brown R., Ferguson J., Lees D. Tracks and Signs of the Birds of Britain and Europe. London: Christopher Helm Publishers Ltd, 1999: 1–232.

Jedrzejewska B., Jedrzejewski W. Predation in Vertebrate Communities. The Bialowieza Primeval Forest as a Case Study. Berlin: Springer, 1998: 1–450.

Krebs J.K. Ecological Methodology. 2nd Ed. Oslo: Addison – Welsey Longman, Inc., 1999: 1–620.

Marti C.D., Steenhof K., Kochert M.N. & Marks J.S. Community trophic structure: the roles of diet, body size, and activity time in vertebrate predators. – Oikos, 1993. 67(1): 6–18. DOI: 10.2307/3545090 URL: <https://www.jstor.org/stable/3545090> Дата обращения: 20.11.2018.

März R. Prey Remnants in Pellets and ScatsofPredators. Berlin: Akademie Verlag, 1987: 1–288.

März R. Gewöll – und Rundfunkkunde. XIII. Berlin: Akad. Verlag, 1972: 1–288.

Newton I. Population Ecology of Raptors. London: T&A D Poyser Ltd., 1979: 1–399.

Newton I. Population limitation in diurnal raptors. – Canadian Field-Naturalist, 1976. 90(3): 274–300.

Pucek Z. Keys to Vertebrates of Poland Mammals. Warsaw: Polish Scientific Publishers, 1981: 1–367.

Sidorovich V.E. Analysis of vertebrate predator – prey community. Minsk: Tesey, 2011: 1–736.

Sokal R.R., Rohlf F.J. Biometry. 4th ed. N.Y.: W.H. Freeman, 2011: 1–937.

Teerink B.J. Hair of West – European Mammals. Cambridge: Cambridge University Press, 1991: 1–224.