



УДК 598.288.5

ОСОБЕННОСТИ ВЫБОРА МЕСТ ДЛЯ ГНЕЗДОВАНИЯ ПЕВЧИМ (*TURDUS PHILOMELOS*) И ЧЕРНЫМ (*T. MERULA*) ДРОЗДАМИ В ЛЕСАХ РАЗЛИЧНОГО ТИПА В УСЛОВИЯХ БИОТОПИЧЕСКОЙ СИМПАТРИИ

В. В. Сахвон¹, В. В. Гричик²

1 - Белорусский государственный университет, биологический факультет, кафедра зоологии

2 - Белорусский государственный университет, биологический факультет, кафедра общей экологии и методики преподавания биологии

e-mail: sakhvon@gmail.com



Различия в выборе мест для размещения гнезд является одним из механизмов разделения близкородственных видов птиц, таких как певчий и черный дрозды, в условиях биотопической симпатрии. Особенности устройства гнезд данными видами в различных группах лесных формаций в Беларуси (сосновые, еловые, смешанные хвойно-лиственные, дубовые и черноольховые) изучались на протяжении 1990–2009 гг. Всего проанализирована

информация о 724 случаях гнездования певчего и черного дроздов (430 и 294 соответственно). Все многообразие мест размещения гнезд обоими видами сводится к 9 типам, хотя большинство гнезд располагалось в подлесочном ярусе и подросте. При этом певчий дрозд для размещения гнезд отдавал явное предпочтение ели обыкновенной, тогда как для черного дрозда велико было значение сухостойных элементов и вывороченных с корнем деревьев в структуре лесного биотопа. Плотность гнездования певчего и черного дроздов находится в прямой зависимости от структурной сложности лесной формации, что обуславливает в свою очередь многообразие выбора мест для расположения гнезд данными видами. По мере уменьшения структурной сложности лесов в градиенте

лесных биотопов дубовый лес – черноольховый лес – смешанный хвойно-лиственный лес – еловый лес – сосновый лес наблюдается уменьшение типов расположения гнезд (для певчего дрозда: 8 – 7 – 3 – 2 – 3 и для черного дрозда: 7 – 7 – 6 – 4 – 4 типов соответственно).

Ключевые слова: певчий дрозд, *Turdus philomelos*, черный дрозд, *Turdus merula*, гнездование, симпатрия, лесная формация, Беларусь.

Nest sites selection by sympatric Song Thrush (*Turdus philomelos*) and Blackbird (*Turdus merula*) in different forests. V. V. Sakhvon¹, V. V. Gritchik². 1 – Belarusian State University, Faculty of Biology, Department of Zoology. 2 – Belarusian State University, Faculty of Biology, Department of General Ecology and Methods of Biology Teaching.

We studied the nest sites selection by sympatric Song Thrush (*Turdus philomelos*) and Blackbirds (*Turdus merula*) in the different types of forests (oak, black alder, spruce, pine and mixed forests). Data was collected in 1990–2009 mainly in southern and central Belarus. In total 724 nests of Song Thrush and Blackbirds (430 and 294 nests respectively) were analyzed. The vast majority (84%) of nests of Song Thrush located on the living trees and shrubs (total 21 species of plants). In general, the maximum number of nests (63.6%) was placed on the shrub layer and only 9.8% of nests – below the undergrowth. In contrast to Song Thrush, only 68.8% of Blackbird nests were located on the living trees and shrubs (total 16 species of plants). In addition, 40, 30.2 and 29.8% of Blackbird nests were placed in the forest stand, shrubland herbaceous layers respectively. We classified all the nest sites of thrushes (in the forest stand, undergrowth and ground cover) into nine types. For both species all types of nest locations were registered. It was confirmed that the presence of suitable nest sites is one of the most important limiting factors determining the distribution of Song Thrush and Blackbirds in forests. The observed increasing of the nest densities of both species of thrushes in the gradient of forests (pine forest – spruce forest – mixed forest – black alder forest – oak forest) could be explained by the increase of structural complexity of these biotopes. This suggestion is supported by the increased diversity of the types of nest sites occurrence along this gradient (Song Thrush: 3 – 2 – 3 – 7 – 8 and Blackbirds: 4 – 4 – 6 – 7 – 7 types of the nest sites).

Keywords: Song Thrush, *Turdus philomelos*, Blackbird, *Turdus merula*, nest sites selection, sympatry, coexistence, forest, Belarus.

Особливості вибору місць для гніздування співочим (*Turdus philomelos*) і чорним (*T. merula*) дроздами в лісах різного типу в умовах біотопічної симпатрії. В. В. Сахвон¹, В. В. Гричік². 1 – Білоруський державний університет, біологічний факультет, кафедра зоології. 2 – Білоруський державний університет, біологічний факультет, кафедра загальної екології та методики викладання біології.

Відмінності у виборі місць для розміщення гнізд є одними з механізмів поділу близькоспоріднених видів птахів, таких як співочий і чорний дрозд.



ди, в умовах біотопічної симпатрії. Особливості влаштування гнізд даними видами в різних групах лісових формацій в Білорусі (соснові, ялинові, змішані хвойно-листяні, дубові і ліси з чорної вільхи) вивчалися протягом 1990-2009 рр. Проаналізована інформація про 724 випадки гніздування співочого та чорного дроздів (430 і 294 відповідно). Все різноманіття місць розміщення гнізд обома видами зводиться до 9 типів, хоча більшість гнізд була розташована в підлісковому ярусі та серед молодих дерев. При цьому співочий дрізд для розміщення гнізд віддавав явну перевагу ялині звичайній, тоді як для чорного дрозда мала велике значення наявність сухостійних елементів і вивернутих з корінням дерев у структурі лісового біотопу. Щільність гніздування співочого та чорного дроздів знаходиться в прямій залежності від структурної складності лісової формації, що зумовлює в свою чергу різноманіття вибору місць для розташування гнізд даними видами. У міру зменшення структурної складності лісів у градієнті лісових біотопів дубовий ліс – ліс з чорної вільхи – змішаний хвойно-листяний ліс – ялиновий ліс – сосновий ліс спостерігається зменшення типів розташування гнізд (для співочого дрозда: 8 – 7 – 3 – 2 – 3 і для чорного дрозда: 7 – 7 – 6 – 4 – 4 типів відповідно).

Ключові слова: співочий дрізд, *Turdus philomelos*, чорний дрізд, *Turdus merula*, гніздування, симпатрія, лісова формація, Білорусь

Одним из эффективных механизмов сосуществования близкородственных видов птиц в зонах симпатрии является разделение их по разным экологическим нишам за счет формирования специфических адаптивных черт биологии и экологии. В свою очередь многообразие экологических ниш определяется характером биотопической структуры, что особенно ярко прослеживается на примере лесных экосистем. Видовое разнообразие гнездящихся птиц в лесах детерминировано структурой древостоя, подростом и подлеском (Tomiałojć, 1984; Wesolowski et al., 2002), возрастом древостоя (Waliczky, 1991), степенью его фрагментированности (Cieslak, Dombrowski, 1993; Báldi, 1996; Brotons et al., 2003), а также особенностями напочвенного покрова (Kujawa, 1997; Bradbury, 2005).

Певчий (*Turdus philomelos*) и черный дрозды (*T. merula*) являются удобными модельными видами птиц, которые весьма схожи между собой по многим чертам гнездовой биологии и экологии, и, тем не менее, успешно сосуществующие друг с другом. Оба вида широко распространены в Европе, населяют самые разнообразные леса, а также древесные насаждения в населенных пунктах, и нередко входят в состав доминантов в ассамблеях гнездящихся птиц (Dyrzcz, 1969; Wesolowski, Czapulak, 1986; Schnack, 1991; Головань, 2004). При симпатрическом обитании у данных видов дроздов выявлены различия в биотопическом преферендуме (Dyrzcz, 1969), отдельных сторонах гнездовой биологии (Hill et al., 1999; Paradis, 2000), кормовом поведении (Greenwood, Harvey, 1978; Schnack, 1991), в выборе мест для устройства гнезд (Graczyk, Klejnotowski, 1966). Однако эти различия установлены преимущественно для популяций дроздов из Западной и Центральной Европы, тогда как восточнее данных регионов исследования такого рода остаются единичными (Березанцева, 1997; Головань, 2004; Барановский и др., 2007), а с территории Беларуси отсутствуют вовсе.

В данной работе, с одной стороны, мы проанализировали особенности размещения гнезд певчим и черным дроздами при симпатрическом обитании в основных лесных

формациях в условиях Беларуси. С другой – проследили связь между многообразием способов устройства гнезд у данных видов и типом лесной формации. Общеизвестно, что наличие мест для гнездования является одним из ключевых факторов, обуславливающих пространственное распределение птиц. С увеличением емкости лесной экосистемы наблюдается усложнение структуры гнездового населения птиц (Laiolo, 2002), что связано, в первую очередь с увеличением возможностей выбора мест для гнездования (Newton, 2003). В орнитологической литературе широко рассмотрено влияние количества гнездопригодных дупел (Wesołowski, 1989; Carlson et al., 1998; Mazgajski, 2000, 2007; Aitken, Kathy, 2007) или мертвых и усыхающих деревьев (Mikusinski, 2006; Wesołowski, Tomiałojć, 1986; Angelstam, Mikusinski, 1994; Kosiński, Kempa, 2007) на обилие дуплогнездников и полудуплогнездников. В тоже время исследования характера распространения птиц, населяющих подрост и подлесок, в зависимости от присутствия мест для гнездования малочисленны (Fuller, 2000). Мы предполагаем, что одним из способов оценки емкости лесного биотопа может выступать многообразие способов размещения гнезд у таких пластичных видов, как певчий и черный дрозды.

Материал и методика

Проанализированы данные о 724 случаях гнездования певчего и черного дроздов (430 и 294 соответственно), полученные в период с 1990 по 2009 гг. на территории Беларуси. Исследованиями были охвачены основные группы лесных формаций: сосновые, еловые, смешанные хвойно-лиственные, дубовые и черноольховые леса. Данные, полученные в молодых лесах или лесопосадках, были исключены.

Все многообразие мест расположения гнезд этими видами было объединено в группы по степени сходства. Всего было выделено 9 типов расположения гнезд.

Гнезда в древостое, устроенные:

1) у главного ствола дерева (при этом опорой гнезду могли служить трутовые грибы, отходящая от ствола ветвь дерева, либо прислоненные к стволу упавшие стволы и ветви) или между стволами близко растущих деревьев; 2) сверху, на боковой ветви дерева на некотором удалении от ствола, а также на наклоненных либо упавших стволах деревьев; 3) в месте расхождения нескольких стволов дерева у его основания; 4) в нише-расщелине ствола живого дерева.

Гнезда в подросте и подлеске, устроенные:

5) на кустарниках подлеска, чаще всего лещине обыкновенной (*Corylus avellana*), как у ее основания, так и в развилке одного из стволов в лиственных лесах, либо можжевельнике обыкновенном (*Juniperus communis*) в хвойных лесах; 6) на молодых деревьях подроста, чаще всего ели обыкновенной (*Picea abies*).

Гнезда в промежуточном ярусе между напочвенным покровом и подростом/подростом, устроенные:

7) в корнях упавших деревьев (выворотнях); 8) на вершине или в нише трухлявого обломанного ствола дерева; 9) на земле или в валежнике у самой земли.

Все статистические расчеты выполнены в программе StatXact4.0 (Гланц, 1998).

Результаты и их обсуждение

Из всего количества (n=430) имеющихся находок гнезд певчего дрозда 140 (32.5%) приходится на дубравы, 106 (24.7%) – на черноольшаники, 83 (19.3%) – на со-



сняки, 69 (16%) – на ельники и 32 (7.5%) – на смешанные хвойно-лиственные леса. При этом 84% (352 из 419 гнезд) обследованных гнезд располагалось на живых деревьях и кустарниках (в сумме 21 вид; по мере убывания участия): дубе черешчатом (*Quercus robur*), черной ольхе (*Alnus glutinosa*), лещине обыкновенной, ели обыкновенной, дикой груше (*Pyrus communis*) и яблоне (*Malus sylvestris*), можжевельнике обыкновенном, черемухе обыкновенной (*Padus racemosa*), березе (*Betula sp.*), сосне обыкновенной (*Pinus sylvestris*), грабе обыкновенном (*Carpinus betulus*), осине (*Populus tremula*), вязе (*Ulmus sp.*), ясене обыкновенном (*Fraxinus excelsior*), клене остролистном (*Acer platanoides*), иве (*Salix sp.*), бересклете (*Euonymus sp.*), рябине обыкновенной (*Sorbus aucuparia*), жостере слабительном (*Rhamnus cathartica*), ирге круглолистной (*Amelanchier ovalis*) и крушине ломкой (*Frangula alnus*).

В целом по всем биотопам максимальное количество гнезд (63.6%) было устроено в подлеске и подросте, и всего 9.8% – в промежуточном ярусе между подлеском или подростом и напочвенным покровом (табл. 1).

Таблица 1. Характер расположения гнезд певчего дрозда (*Turdus philomelos*) ($n=418$) в условиях различных лесов Беларуси

Table 1. The nest sites of Song Thrush nests (*Turdus philomelos*) ($n=418$) in different forests of Belarus

Тип устройства гнезда Type of nest location	Тип леса / Type of forest										Всего Total	%
	СО		ЕЛ		СМ		ДЛ		ЧЛ			
	Количество гнезд Number of nests											
	Всего Total	%	Всего Total	%	Всего Total	%	Всего Total	%	Всего Total	%		
1	9	10.8	8	11.8	4	14.8	27	19.9	13	12.9	61	14.6
2	1	1.2	–	–	1	3.7	8	5.9	1	1	11	2.6
3	1	1.2	–	–	–	–	3	2.2	28	27.7	32	7.7
4	1	1.2	–	–	–	–	6	4.4	–	–	7	1.7
5	13	15.7	1	1.5	2	7.4	52	38.2	4	4	72	17.2
6	58	69.9	59	86.7	18	66.7	25	18.4	34	33.7	194	46.4
7	–	–	–	–	1	3.7	–	–	11	10.9	12	2.9
8	–	–	–	–	1	3.7	15	11	7	6.9	23	5.5
9	–	–	–	–	–	–	3	2.2	3	3	6	1.4
Всего Total	83	100	68	100	27	100	139	100	101	100	418	100

Примечания: СО – Сосновый лес; ЕЛ – Еловый лес; СМ – Смешанный лес; ДЛ – Дубовый лес; ЧЛ – Черноольховый лес. Тип размещения гнезда: 1 – у главного ствола дерева; 2 – сверху на ветви дерева; 3 – у основания расходящихся стволов дерева; 4 – в нише-расщелине ствола дерева; 5 – в кустарнике подлеска; 6 – на молодом дереве подроста; 7 – в корнях упавшего дерева; 8 – на вершине или в нише обломанного ствола дерева; 9 – на земле. Подробнее – смотреть в тексте.

Notes: СО – Pine forest; ЕЛ – Spruce forest; СМ – Mixed forest; ДЛ – Oak forest; ЧЛ – Black alder forest. Type of nest location: 1 – at the main trunk of the tree; 2 – on the tree branch; 3 – at the base of few live tree trunks; 4 – in the natural cavity; 5 – in the shrub of undergrowth; 6 – on the young tree of undergrowth; 7 – in the roots of fallen tree; 8 – on the dead tree trunk; 9 – on the ground. For more information look through the text.

Для певчего дрозда отмечены все 9 типов расположения гнезд, согласно выше-приведенной классификации. Наибольшее количество типов зарегистрировано в дубовых лесах и черноольшаниках (по 8), а наименьшее – в ельниках (3). При этом, в ельниках при минимальном значении типов (3) подавляющее большинство гнезд (86.7%) было устроено в молодом подросте ели (тип 6). В смешанных лесах при 6 отмеченных типах более 81.5% гнезд располагалось в подросте ели и на деревьях верхнего яруса (2 типа из 5 отмеченных); в сосновых лесах более 95% гнезд приходится на 3 типа из 6. Установлены статистически значимые различия между лесными формациями по наличию и частоте встречаемости типов расположения гнезд ($P < 0.001$; двухсторонний точный тест Фишера) (рис.).

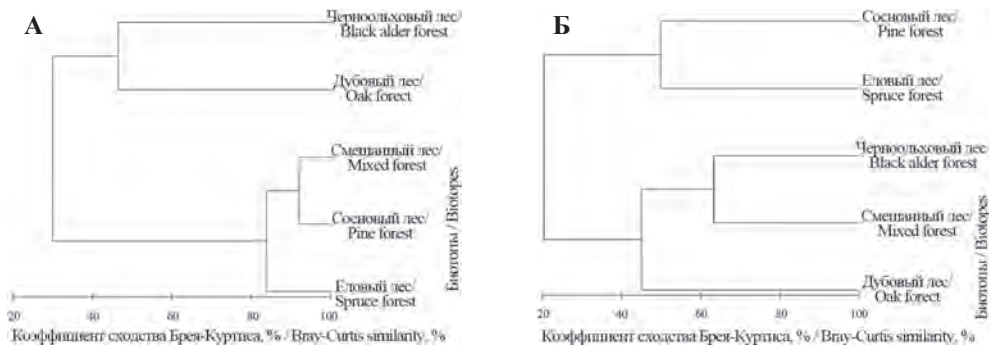


Рис. Сходство лесных формаций по многообразию расположения гнезд у А) певчего (*Turdus philomelos*) и Б) черного дроздов (*Turdus merula*).

Fig. The similarity of forest formations according to the diversity of nest sites in А) Song thrush (*Turdus philomelos*) В) Blackbird (*Turdus merula*).

Из общего числа гнезд черного дрозда ($n=294$) данные о 119 из них (40.5%) получены в черноольшаниках, 84 (28.6%) – дубравах, 37 (12.6%) – смешанных, 36 (12.2%) – еловых и 18 (6.1%) – сосновых лесах. В сумме 68.8% (196 из 285 гнезд) обследованных гнезд располагалось на живых деревьях и кустарниках (всего 16 видов; по мере убывания участия): ольхе черной, дубе черешчатом, лещине обыкновенной, ели обыкновенной, сосне обыкновенной, березе (*Betula sp.*), черемухе обыкновенной, грабе обыкновенном, дикой яблоне и груше, иве (*Salix sp.*), клене остролистном, осине, ясене обыкновенном, можжевельнике обыкновенном и ольхе серой (*Alnus incana*).

Для черного дрозда отмечены все 9 типов расположения гнезд согласно выше-приведенной классификации (табл. 2). Наибольшее количество типов зарегистрировано для дубрав (8), а наименьшее – для ельников (3). Имеются статистически значимые различия между лесными формациями по присутствию и частоте встречаемости типов расположения гнезд ($P < 0.001$; двухсторонний точный тест Фишера) (рис.). По аналогии с певчим дроздом, не смотря на многообразие типов расположения гнезд в отдельной лесной формации, более половины всех гнезд представлено всего лишь несколькими типами. Например, в ельниках при 7 зарегистрированных типах расположения гнезд более 80% гнезд было устроено в подросте из молодых деревьев и на трухлявых



обломанных стволах деревьев (типы 6 и 9 соответственно); в черноольшаниках, в свою очередь, 90.4% всех гнезд приходится на 4 типа из 7 отмеченных. В отличие от певчего у черного дрозда не наблюдалось значительных различий по характеру гнездования: на деревьях, в подлеске и подросте, а также в промежуточном ярусе между подлеском и напочвенном покровом была устроена приблизительно равная доля гнезд (40.0, 30.2 и 29.8% соответственно).

Таблица 2. Характер расположения гнезд черного дрозда (*Turdus merula*) ($n=285$) в условиях различных лесов Беларуси.

Table 2. The nest sites of Blackbird nests (*Turdus merula*) ($n=285$) in different forests of Belarus.

Тип устройства гнезда Type of nest location	Тип леса / Type of forest										Всего Total	%
	СО		ЕЛ		СЛ		ДО		ЧЛ			
	Количество гнезд / Number of nests											
	Всего Total	%	Всего Total	%	Всего Total	%	Всего Total	%	Всего Total	%		
1	3	17.6	2	5.5	1	2.7	12	14.7	5	4.4	23	8.1
2	–	–	1	2.8	3	8.1	1	1.2	–	–	5	1.8
3	–	–	2	5.5	7	19	8	9.8	54	47.8	71	24.9
4	–	–	1	2.8	–	–	11	13.4	3	2.6	15	5.3
5	4	23.5	1	2.8	3	8.1	15	18.3	3	2.6	26	9.1
6	7	41.2	20	55.6	12	32.4	6	7.3	15	13.3	60	21.1
7	–	–	–	–	6	16.2	6	7.3	18	16	30	10.5
8	1	5.9	9	25	4	10.8	22	26.8	15	13.3	51	17.9
9	2	11.8	–	–	1	2.7	1	1.2	–	–	4	1.4
Всего Total	17	100	36	100	37	100	82	100	113	100	285	100

Примечания: СО – Сосновый лес; ЕЛ – Еловый лес; СМ – Смешанный лес; ДЛ – Дубовый лес; ЧЛ – Черноольховый лес. Тип размещения гнезда: 1 – у главного ствола дерева; 2 – сверху на ветви дерева; 3 – у основания расходящихся стволов дерева; 4 – в нише-расщелине ствола дерева; 5 – в кустарнике подлеска; 6 – на молодом дереве подросте; 7 – в корнях упавшего дерева; 8 – на вершине или в нише обломанного ствола дерева; 9 – на земле. Подробнее – смотреть в тексте.

Notes: СО – Pine forest; ЕЛ – Spruce forest; СМ – Mixed forest; ДЛ – Oak forest; ЧЛ – Black alder forest. Type of nest location: 1 – at the main trunk of the tree; 2 – on the tree branch; 3 – at the base of few live tree trunks; 4 – in the natural cavity; 5 – in the shrub of undergrowth; 6 – on the young tree of undergrowth; 7 – in the roots of fallen tree; 8 – on the dead tree trunk; 9 – on the ground. For more information look through the text.

Певчий и черный дрозды являются весьма близкими по своей экологии и биологии размножения видами и в целом предъявляют схожие требования к местообитаниям в условиях Беларуси (Никифоров и др., 1989). В наших исследованиях статистически значимых различий между двумя видами по характеру устройства гнезд в различных группах лесных формаций не установлено ($P=0.899$, двухсторонний точный тест Фи-

шера). Оба вида своим гнездованием были связаны с живыми деревьями и кустарниками, хотя доля таких гнезд у черного дрозда оказалась несколько ниже. Предпочтение отдается гнездованию в подросте и подлесочном ярусе леса, при этом молодым деревьям ели обыкновенной принадлежит основная роль во всех лесах, где она присутствовала. Наиболее тесные связи с елью обыкновенной прослеживаются у певчего дрозда – 56.6% всех гнезд в подросте и подлеске были устроены на молодых деревьях данного вида (у черного дрозда 42% соответственно). В целом, в 36.6% случаев певчий дрозд предпочитал гнездиться на ели обыкновенной, тогда как у черного дрозда доля таких гнезд составила всего 13.3%. В биотопах, где участие в подросте ели сведено к минимуму, или она отсутствовала вовсе, большое число гнезд размещалось в кустах лещины обыкновенной или можжевельника обыкновенного. Полученные данные свидетельствуют об избирательности деревьев и кустарников при выборе мест для размещения гнезд у обоих видов, на что указывалось и в других исследованиях, например, для черного дрозда (Tomiałojć, 1993).

Черный дрозд в большей степени, чем певчий, устраивал гнезда на вершинах либо в нишах трухлявых обломанных стволов деревьев, особенно березовых. В дубравах, где присутствие таких элементов велико, на этот способ размещения гнезда приходилось максимальное количество случаев гнездования (26.8%). В свою очередь, певчий дрозд значительно реже был связан с сухостойными элементами в структуре биотопа, и суммарное количество таких гнезд по всем биотопам составило всего 5.5%, причем в сосняках и ельниках гнезда данного вида на трухлявых обломанных стволах деревьев вообще не отмечены. Еще одна особенность гнездования черного дрозда – более частое размещение гнезд в нишах-расщелинах крупных живых деревьев и среди корней упавших деревьев при их наличии в биотопической структуре (в сумме 15.8% всех гнезд). Следует указать, что в дубово-ясеневых лесах Беловежской Пущи доля гнезд, располагавшихся в дуплах и трещинах крупных деревьев, у данного вида доходила до 48% (Tomiałojć, 1993).

Анализ особенностей выбора мест для гнездования у обоих видов свидетельствует о тесной связи между биотопической структурой леса и количеством типов расположения гнезд. Так, плотность гнездования певчего и черного дроздов в различных лесных формациях хотя и неодинакова, однако имеет общие закономерности. В условиях Беларуси оба вида наибольшей плотности гнездования достигают в пойменных дубравах и черноольшаниках, реже встречаются в ельниках и минимальные значения данного показателя характерны для сосновых лесов (Тарлецкая, 1978; Сахвон, 2007, 2008а, 2008б; Sakhvon, 2009). В лесах польской части Беловежской Пущи плотность гнездования обоих видов также уменьшается в градиенте биотопов от черноольшаников и дубово-грабовых к смешанным хвойно-лиственным и сосновым лесам (Tomiałojć et al., 1984). Можно предположить, что многообразие сложившихся топических условий в дубовых лесах и черноольшаниках (многоярусность, разнообразный по видовому составу древостой, подлесок и подрост, большое число мертвых деревьев и т. д.) создает благоприятные условия для гнездования как певчего, так и черного дроздов, и их численность здесь высока. На кладограммах, показывающих степень сходства лесных формаций по количеству типов расположения гнезд обоими видами, дубрава и черноольшаник формируют отдельный кластер, резко отличный от других (рис.). В то же время отсутствие разнообразия в биотопической структуре в сосновых лесах, и, в несколько меньшей степени, в ельниках ограничивает данные виды птиц в выборе мест для устройства гнезд. Количество типов расположения гнезд, зарегистри-



рованных для певчего и черного дроздов в различных лесных формациях в условиях Беларуси, подтверждает это. Так, по мере уменьшения структурной сложности лесов в градиенте биотопов дубрава – черноольшаник – смешанный хвойно-лиственный лес – ельник – сосновый лес наблюдается уменьшение типов расположения гнезд (за исключением единичных случаев расположения гнезд, для певчего дрозда: 8 – 7 – 3 – 2 – 3 и для черного дрозда: 7 – 7 – 6 – 4 – 4 типов соответственно).

Выводы

Анализ полученных материалов позволил установить, что в условиях лесных формаций Беларуси при симпатрическом обитании черной и певчей дрозды связаны гнездованием преимущественно с подлесочным ярусом и подростом. Тем не менее, оба вида дроздов проявляют четкую избирательность в выборе мест для размещения гнезд, ослабляя конкурентное межвидовое взаимодействие. Избирательность в характере расположения гнезд у певчего дрозда проявляется в выборе ели обыкновенной, как основного субстрата для устройства гнезд, тогда как для черного дрозда велико значение сухостойных элементов и вывороченных с корнем деревьев в структуре лесного биотопа. Плотность гнездования певчего и черного дроздов находится в прямой зависимости от структурной сложности лесной формации, которая обуславливает все многообразие выбора мест для расположения гнезд данными видами.

Литература

- Барановский А. В., Хлебосолов Е. И., Марочкина Е. А., Ананьева С. И., Чельцов Н. В., Лобов И. В., Хлебосолова О. А., Бабкина Н. Г. Механизмы экологической сегрегации четырёх совместно обитающих видов дроздов – рябинника *Turdus pilaris*, белобровика *T. iliacus*, певчего *T. philomelos* и чёрного *T. merula* // Русский орнитол. журнал. – 2007. – №16 (377). – С. 1219–1230.
- Березанцева М. С. Питание гнездовых птенцов черного дрозда *Turdus merula* и сравнение его с питанием птенцов певчего дрозда *Turdus philomelos* в лесостепной дубраве «Лес на Ворскле» // Русский орнитол. журнал. – 1997. – № 20. – С. 12–20.
- Гланц С. Медико-биологическая статистика. Пер. с англ. – М.: Практика, 1998. – 459 с.
- Головань В. И. О расположении гнезд дроздов (*Turdus merula*, *T. pilaris*, *T. iliacus*, *T. philomelos*) во вторичных лиственных лесах Себежского Поозерья // Русский орнитол. журнал. – 2004. – Т. 13, № 268. – С. 713–722
- Никифоров М. Е., Яминский Б. В., Шкляров Л. П. Птицы Белоруссии: справочник-определитель гнезд и яиц. – Мн.: Вышэйшая школа, 1989. – 479 с.
- Сахвон В. В. Структура гнездового населения воробьиных птиц пойменных дубовых лесов Белорусского Полесья // Беркут. – 2007. – Т. 16 (2). – С. 169–176.
- Сахвон В. В. Структура сообществ птиц пойменных черноольховых лесов Белорусского Полесья // Бранта. – 2008. – № 10. – С. 27–36.
- Сахвон В. В. Организация населения гнездящихся птиц пойменных черноольховых лесов у северного предела их распространения в Беларуси // Вестник БГУ. Сер. 2. Химия, биология, география. – 2008. – Вып. 2. – С. 38–41.

- Тарлецькая Р. Ю. Структура насельніка ў вераб'іных птушаку лясах Беларускага Палесся // Весці АН БССР. Сер. біял. навук. – 1978. – № 3. – С. 92–97.
- Aitken K, Kathy M. The importance of excavators in hole-nesting communities: availability and use of natural tree holes in old mixed forests of western Canada // J. of ornithol. – 2007. – Vol. 148, № 2. – P. 425–434.
- Angelstam P., Mikusinski G. Woodpecker assemblages in natural and managed boreal and hemiboreal forest – a review // Annal. Zool. Fennici. – 1994. – Vol. 31. – P. 157–172.
- Báldi A. Edge effects in tropical versus temperate forest bird communities: three alternative hypotheses for the explanation of differences // Acta Zool. Academ. Scient. Hung. – 1996. – Vol. 42, № 3. – P. 163–172.
- Bradbury R. B. et al. Modelling relationship between birds and vegetation structure using airborne LIDAR data: a review with case studies from agricultural and woodland environments // Ibis. – 2005. – Vol. 147. – P. 443–452.
- Brotons L., Mönkkönen M., Huhta E., Nikula A., Rajasärkkä A. Effects of landscape structure and forest reserve location on old-growth forest bird species in Northern Finland // Landscape Ecology. – 2003. – Vol. 18. – P. 377–393.
- Carlson A., Sandström U., Olsson K. Availability and use of natural tree holes by cavity nesting birds in a Swedish deciduous forest // Ardea. – 1998. – Vol. 86, № 1. – P. 109–119.
- Cieslak M., Dombrowski A. The effect of forest size on breeding bird communities // Acta Ornithologica. – 1993. – Vol. 27, № 2. – P. 98–111.
- Dyrzc A. The ecology of the Song Thrush (*Turdus philomelos* Br.) and Blackbird (*Turdus merula* L.) during the breeding season in an area of their joint occurrence // Ecol. Pol. A. – 1969. – Vol. 17. – P. 735–793.
- Fuller R. J. Influence of treefall gaps on distributions of breeding birds within interior old-growth stands in Białowieża Forest, Poland // The Condor. – 2000. – Vol. 102. – P. 267–274.
- Graczyk R., Klejnotowski Z. Comparative researches on ecology of Merle (*Turdus merula* L.) and Song Thrush (*Turdus philomelos* Br.) in forest habitats // Roczniki WSR-Poznań. – 1966. – Vol. 32. – P. 157–173.
- Greenwood P. J., Harvey P. H. Foraging and territory utilization of Blackbirds (*Turdus merula*) and Song thrushes (*Turdus philomelos*) // Animal behaviour. – 1978. – Vol. 26. – P. 1222–1236.
- Hill K., Cresaswell B., Kenward R. Comparison of brooding patterns between Blackbird *Turdus merula* and Song Thrush *T. philomelos* // Bird study. – 1999. – Vol. 46. – P. 122–126.
- Kosiński Z., Kempa M. Density, distribution and nest-sites of woodpeckers Picidae in a managed forest of Western Poland // Polish J. of Ecol. – 2007. – Vol. 55, № 3. – P. 519–533.
- Kujawa K. Relationships between the structure of mid-field woods and their breeding bird communities // Acta Ornithologica. – 1997. – Vol. 32, № 4. – P. 175–184.
- Laiolo P. Effects of habitat structure, floral composition and diversity on a forest bird community in north-western Italy // Folia zoologica. – 2002. – Vol. 51, № 2. – P. 121–128.



- Mazgajski T. D. Competition for nest sites between the Starling *Sturnus vulgaris* and other cavity nesters – study in forest park // *Acta Ornithologica*. – Vol. 35, № 1. – 2000. – P. 103–107.
- Mazgajski T. D. Effect of old nest material on nest site selection and breeding parameters in secondary hole nesters – a review // *Acta Ornithologica*. – 2007. – Vol. 42, № 1. – P. 1–14.
- Mikusinski G. Woodpeckers: distribution, conservation and research in a global perspective // *Annal. Zool. Fennici*. – 2006. – Vol. 43. – P. 86–95.
- Newton I. Population limitation in birds: is there anything new since David Lack? // *Avian Science*. – 2003. – Vol. 3, № 2–3. – P. 75–84.
- Paradis E. et al. Large-scale spacial variation in the breeding performance of Song thrushes *Turdus philomelos* and Blackbirds *T. merula* in Britain // *J. of Applied Ecol.* – 2000. – Vol. 37. – P. 73–87.
- Sakhvon V. V. Composition and diversity of passerine bird assemblages in the floodplain deciduous forests during the breeding season (Belarus) // *Branta*. – 2009. – № 12. – P. 29–39.
- Schnack S. The breeding biology and nestling diet of the Blackbird *Turdus merula* and the Song Thrush *Turdus philomelos* in Vienna and in an adjacent wood // *Acta Ornithologica*. – 1991. – Vol. 26, № 2. – P. 85–106.
- Tomiałojć L., Wesołowski T., Walankiewicz W. Breeding bird community of a primaeval temperate forest (Białowieża National Park, Poland) // *Acta Ornithologica*. – 1984. – Vol. 20, № 3. – P. 241–310.
- Tomiałojć L. Breeding ecology of the Blackbird *Turdus merula* studied in the primaeval forest of Białowieża, Poland. Part.1. Breeding numbers, distribution and nest site // *Acta Ornithologica*. – 1993. – Vol. 27, № 2. – P. 131–157.
- Waliczky Z. Bird community changes in different-aged oak forest stands in the Buda-hills (Hungary) // *Ornis Hungar.* – 1991. – Vol. 1. – P. 1–9.
- Wesołowski T. Nest-sites of hole-nesters in a primaeval temperate forest (BP) // *Acta Ornithologica*. – 1989. – Vol. 25, № 3. – P. 321–351.
- Wesołowski T., Czapulak A. Breeding biology of Blackbird and Song Thrush in Poland – a preliminary analysis of nest cards // *Notatki ornithol.* – 1986. – Vol.27. – P. 31–60.
- Wesołowski T., Tomiałojć L. The breeding ecology of woodpeckers in a temperate primaeval forest – preliminary data // *Acta Ornithologica*. – 1986. – Vol. 22, № 1. – P. 1–21.
- Wesołowski T., Tomiałojć L., Mitrus C., Rowiński P., Czeszczewik D. The breeding bird community of a primaeval temperate forest (Białowieża National Park, Poland) at the end of the 20th century // *Acta Ornithologica*. – 2002. – Vol. 37, № 1. – P. 27–45.

References

- Aitken, K., & Kathy, M. (2007). The importance of excavators in hole-nesting communities: availability and use of natural tree holes in old mixed forests of western Canada. *Journal of ornithology*, 148 (2), 425–434.
- Angelstam, P., & Mikusinski, G. (1994). Woodpecker assemblages in natural and managed boreal and hemiboreal forest – a review. *Annales Zoologici Fennici*, 31, 157–172.
- Báldi, A. (1996). Edge effects in tropical versus temperate forest bird communities: three alternative hypotheses for the explanation of differences. *Acta Zoologica Academiae Scientiarum Hungaricae*, 42 (3), 163–172.

- Baranovskij, A. V. (2007). Mechanisms of ecological segregation of four coexisting species of thrushes – fieldfare *Turdus pilaris*, redwing *T. iliacus*, song thrush *T. philomelos* and blackbird *T. merula*. *Russkij ornitologicheskij zhurnal*, 16 (377), 1219–1230. [in Russian]
- Berezantzeva, M. S. (1997). Diet of nestlings of blackbird *Turdus merula* and its comparison with diet of song thrush *Turdus philomelos* in forest-steppe oak stands «Forest in Vorskla». *Russkij ornitologicheskij zhurnal*, (20), 12–20. [in Russian]
- Bradbury, R. B. (2005). Modelling relationship between birds and vegetation structure using airborne LIDAR data: a review with case studies from agricultural and woodland environments. *Ibis*, 147, 443–452.
- Brotons, L., Mönkkönen, M., Huhta, E., Nikula, A., & Rajasärkkä, A. (2003). Effects of landscape structure and forest reserve location on old-growth forest bird species in Northern Finland. *Landscape Ecology*, 18, 377–393.
- Carlson, A., Sandström, U., & Olsson, K. (1998). Availability and use of natural tree holes by cavity nesting birds in a Swedish deciduous forest. *Ardea*, 86 (1), 109–119.
- Cieslak, M., & Dombrowski, A. (1993). The effect of forest size on breeding bird communities. *Acta Ornithologica*, 27 (2), 98–111.
- Dyrzcz, A. (1969). The ecology of the Song Thrush (*Turdus philomelos* Br.) and Blackbird (*Turdus merula* L.) during the breeding season in an area of their joint occurrence. *Polish Journal of Ecology*, 17, 735–793.
- Fuller, R. J. (2000). Influence of treefall gaps on distributions of breeding birds within interior old-growth stands in Białowieża Forest, Poland. *The Condor*, 102, 267–274.
- Graczyk, R., & Klejnotowski, Z. (1966). Comparative researches on ecology of Merle (*Turdus merula* L.) and Song Thrush (*Turdus philomelos* Br.) in forest habitats. *Roczniki WSR-Poznań*, 32, 157–173.
- Glantz, S. (1998). *Medical and biological statistics*. Moscow: Praktika. [in Russian]
- Golovan', V.I. (2004). Nest location of thrushes (*Turdus merula*, *T. pilaris*, *T. iliacus*, *T. philomelos*) in secondary deciduous forests of Sebezhsk Poozer'e. *Russkij ornitologicheskij zhurnal*, 13 (268), 713–722. [in Russian]
- Greenwood, P. J., & Harvey, P.H. (1978). Foraging and territory utilization of Blackbirds (*Turdus merula*) and Song thrushes (*Turdus philomelos*). *Animal behaviour*, 26, 1222–1236.
- Hill, K., Cresaswell, B., & Kenward, R. (1999). Comparison of brooding patterns between Blackbird *Turdus merula* and Song Thrush *T. philomelos*. *Bird study*, 46, 122–126.
- Kosiński, Z., & Kempa, M. (2007). Density, distribution and nest-sites of woodpeckers Picidae in a managed forest of Western Poland. *Polish Journal of Ecology*, 55(3), 519–533.
- Kujawa, K. (1997). Relationships between the structure of mid-field woods and their breeding bird communities. *Acta Ornithologica*, 32(4), 175–184.
- Laiolo, P. (2002). Effects of habitat structure, floral composition and diversity on a forest bird community in north-western Italy. *Folia zoologica*, 51(2), 121–128.
- Mazgajski, T. D. (2000). Competition for nest sites between the Starling *Sturnus vulgaris* and other cavity nesters – study in forest park. *Acta Ornithologica*, 35(1), 103–107.
- Mazgajski, T. D. (2007). Effect of old nest material on nest site selection and breeding parameters in secondary hole nesters – a review. *Acta Ornithologica*, 42(1), 1–14.
- Mikusinski, G. (2006). Woodpeckers: distribution, conservation and research in a global perspective. *Annales Zoologici Fennici*, 43, 86–95.



- Newton, I. (2003). Population limitation in birds: is there anything new since David Lack? *Avian Science*, 3 (2–3), 75–84.
- Nikiforov, M. E., Yaminskij, B. V., & Shklyarov, L. P. (1989). *Birds of Belarus: guide of nest sand eggs*. Minsk: Vyshejshaya shkola. [in Russian]
- Paradis, E. (2000). Large-scale spacial variation in the breeding performance of Song thrushes *Turdus philomelos* and Blackbirds *T. merula* in Britain. *Journal of Applied Ecology*, 37, 73–87.
- Sakhvon, V. V. (2009). Composition and diversity of passerine bird assemblages in the floodplain deciduous forests during the breeding season (Belarus). *Branta: Transactions of the Azov-Black Sea Ornithological Station*, 12, 29–39. [in Russian]
- Sakhvon, V. V. (2007). Structure of breeding passerine bird assemblages in floodplain oak forests of Belarusian Polesye. *Berkut*, 16 (2), 169–176. [in Russian]
- Sakhvon, V. V. (2008). Structure of bird communities of floodplain forests of the black alder of Belarussian Polesye. *Branta: Transactions of the Azov-Black Sea Ornithological Station*, 10, 27–36. [in Russian]
- Sakhvon, V. V. (2008). Structure of breeding bird assemblages of floodplain black alder forests at northern limit their distribution in Belarus. *Vestnik BGU*, 2, 38–41. [in Russian]
- Schnack, S. (1991). The breeding biology and nestling diet of the Blackbird *Turdus merula* and the Song Thrush *Turdus philomelos* in Vienna and in an adjacent wood. *Acta Ornithologica*, 26(2), 85–106.
- Tarletskaia, R. Y. (1978). Structure of passerine bird assemblages of forests of Belarussian Polesye. *Vesti AN BSSR. Series of biol. science*, 3, 92–97. [in Belarussian]
- Tomiałojć, L., Wesołowski, T., & Walankiewicz, W. (1984). Breeding bird community of a primaeval temperate forest (Białowieża National Park, Poland). *Acta Ornithologica*, 20(3), 241–310.
- Tomiałojć, L. (1993). Breeding ecology of the Blackbird *Turdus merula* studied in the primaeval forest of Białowieża, Poland. Part.1. Breeding numbers, distribution and nest site. *Acta Ornithologica*, 27(2), 131–157.
- Waliczky, Z. (1991). Bird community changes in different-aged oak forest stands in the Buda-hills (Hungary). *Ornis Hungarica*, 1, 1–9.
- Wesołowski, T. (1989). Nest-sites of hole-nesters in a primaeval temperate forest (BP). *Acta Ornithologica*, 25(3), 321–351.
- Wesołowski, T., & Czapulak, A. (1986). Breeding biology of Blackbird and Song Thrush in Poland – a preliminary analysis of nest cards. *Notatki ornithol.*, 27, 31–60.
- Wesołowski, T., & Tomiałojć, L. (1986). The breeding ecology of woodpeckers in a temperate primaeval forest – preliminary data. *Acta Ornithologica*, 22(1), 1–21.
- Wesołowski, T., Tomiałojć, L., Mitrus, C., Rowiński, P., & Czeszczewik, D. (2002). The breeding bird community of a primaeval temperate forest (Białowieża National Park, Poland) at the end of the 20th century. *Acta Ornithologica*, 37(1), 27–45.