

ХАРКІВСЬКИЙ НАЦІОНАЛЬНИЙ УНІВЕРСИТЕТ ІМЕНІ В. Н. КАРАЗІНА  
МІНІСТЕРСТВО ОСВІТИ І НАУКИ УКРАЇНИ

ІНСТИТУТ ЗООЛОГІЇ ІМ. І. І. ШМАЛЬГАУЗЕНА  
НАЦІОНАЛЬНА АКАДЕМІЯ НАУК УКРАЇНИ

Кваліфікаційна наукова праця  
на правах рукопису

**БАНИК МИХАЙЛО ВІКТОРОВИЧ**

УДК: 591.5:598.288(477.52/.54)

**ДИСЕРТАЦІЯ**  
**ТРАВ'ЯНКИ (AVES: SAXICOLA) ПІВНІЧНОГО СХОДУ УКРАЇНИ:**  
**ПОШИРЕННЯ, БІОЛОГІЯ, ПОВЕДІНКА**

Спеціальність 03.00.08 – Зоологія  
(Біологія)

Подається на здобуття наукового ступеня кандидата біологічних наук

Дисертація містить результати власних досліджень. Використання ідей, результатів і текстів інших авторів мають посилання на відповідне джерело

\_\_\_\_\_ М. В. Банік

Науковий керівник Кошелєв Олександр Іванович, доктор біологічних наук

Київ – 2021

## АНОТАЦІЯ

**Банік М. В. Трав'янки (*Aves: Saxicola*) Північного Сходу України: поширення, біологія, поведінка.** – Кваліфікаційна наукова праця на правах рукопису.

Дисертація на здобуття наукового ступеня кандидата біологічних наук (доктора філософії) за спеціальністю 03.00.08 «Зоологія» (Біологія). – Харківський національний університет імені В. Н. Каразіна; Інститут зоології ім. І. І. Шмальгаузена, Київ 2021.

Трав'янки лучна *Saxicola rubetra* (Linnaeus, 1758) та європейська чорноголова *Saxicola rubicola* (Linnaeus, 1766) – представники дрібних комахоїдних горобцеподібних птахів родини Muscicapidae, що заселяють відкриті ландшафти Європи. Їхня близька спорідненість проявляється у схожості спектрів живлення та засобів кормодобування. Упродовж ХХ століття трав'янка європейська чорноголова суттєво розширила свій ареал в Європі, зокрема й в Україні, де заселила майже всю її територію. Зрештою утворилася чимала зона симпатрії двох видів, зосібна на території Північно-Східної України, де у минулому трав'янка європейська чорноголова була відсутня на гніздуванні.

У орнітологічній літературі донедавна не було зведення, у якому був би проаналізований хід експансії трав'янки європейської чорноголової на території Європи, зокрема і в Україні. Виявлення передумов та причин розширення її ареалу є важливим, оскільки йдеться про розселення відносно нечисленного виду, до того ж непов'язаного явно із біотопами, що створені людиною. Важливим є також виявлення тих особливостей біотопних уподобань, життєвих циклів, поведінки двох видів трав'янок, які дозволяють їм співіснувати у складі одних і тих самих угруповань птахів. Дослідження спільного існування близьких видів дозволяє краще зрозуміти принципи формування угруповань, а виявлення передумов та причин розселення дає

змогу пояснити походження регіональних фаун, а також прогнозувати зміни чисельності та поширення окремих видів на тлі глобальних кліматичних змін та процесів перетворення середовища людиною.

Дослідження екології та поведінки двох видів трав'янок здійснено на території Північно-Східної і Східної України (переважно у Харківській, а також у Сумській, Луганській, Донецькій областях). Основний масив даних щодо фенології етапів гніздового циклу та поведінки обох видів зібрано на стаціонарній ділянці у заплаві р. Муром, притоки р. Харкова, у 1992–2008 рр. шляхом спостережень за особинами, що були помічені індивідуальними комбінаціями кольорових кілець. Біотопний розподіл і чисельність трав'янок вивчали на території Північно-Східної і Східної України у 1991–2018 рр. Динаміку чисельності двох видів в умовах крейдяних степів досліджували за даними щорічних обліків на трьох стаціонарних ділянках на території національного природного парку «Дворічанський» (Харківська область) у 2010–2018 рр. Хід експансії трав'янки європейської чорноголової у Європі, зокрема і в Україні, вивчали за літературними даними із залученням власних польових матеріалів.

Результати дослідження свідчать, що в зоні симпатрії двох видів трав'янок на території Північно-Східної України трав'янці лучній притаманна протандрія, тобто суттєві відмінності між строками прильоту самців і самок до місць гніздування. Самці навесні з'являються, у середньому, на 7 днів раніше за самок, а середній проміжок часу між зайняттям території самцем та прильотом самки й утворенням пари становить близько 11 днів. Водночас, у трав'янки європейської чорноголової значущих відмінностей між строками прильоту на місця гніздування самців і самок немає. Протандрія трав'янки лучної виникає завдяки неодновременності початку весняної міграції у самців і самок цього дальнього мігранта. У ближнього мігранта, трав'янки європейської чорноголової, самці і самки лишають місця зимівлі у схожі строки. Відсутність протандрії у цього виду свідчить про нещодавній розвиток у нього міграційної поведінки та ймовірно

походження українських перелітних популяцій від осілих середземноморських.

Провідною відмінністю між трав'янками європейською чорноголовою і лучною слід вважати наявність кількох нормальних циклів розмноження протягом одного гніздового сезону у першого виду (поліциклічність) і тільки одного нормального циклу у другого (моноциклічність). Спостереження за міченими птахами на стаціонарній ділянці у заплаві р. Муром засвідчили, що в нормі трав'янки європейські чорноголові реалізують два цикли гніздування, але деякі пари спроможні й до третього циклу. Для більшості пар трав'янок лучних нормою є лише один цикл гніздування за сезон, проте значна частина птахів, що втратили кладки, розпочинають повторне гніздування, внаслідок чого виникає другий пік розмноження. Нами встановлено, що деякі пари трав'янок лучних здатні до другого циклу гніздування після успішного завершення першого, й вони дають суттєвий внесок до збільшення успішності розмноження популяції.

Дані щодо фенології розмноження свідчать, що всі етапи першого циклу розмноження обох видів майже повністю розділені у часі через те, що трав'янки європейські чорноголові прилітають до місць розмноження майже на місяць раніше за лучних. Часовий розрив між датами появи перших яєць у перших кладках обох видів становить 25 днів. Асинхронність розмноження може полегшувати спільне існування обох видів у складі одних і тих самих угруповань птахів.

Площа гніздової території трав'янки європейської чорноголової в середньому становить 3,2 га, а площа території трав'янки лучної є значно меншою – 0,7 га. Для цих двох видів явище міжвидової територіальності не є властивим взагалі, й часом територія однієї пари трав'янки європейської чорноголової включає кілька гніздових ділянок трав'янки лучної. Велику площу гніздових територій першого виду може зумовлювати походження його перелітних популяцій від осілих європейських, у яких вона зазвичай є значною.

Аналіз особливостей структурних елементів гніздових територій трав'янок свідчив про наявність значущих відмінностей у відстанях між місцем розташування гнізда та тими присадами, з яких птахи контролюють гніздо та злітають до нього. В усіх випадках відстані були приблизно вдвічі більшими для трав'янки європейської чорноголової, що, ймовірно, пов'язано із підвищеними потребами виду щодо величини гніздової території.

Просторова структура популяції трав'янки європейської чорноголової лишається сталою упродовж сезону розмноження, бо пари птахів намагаються реалізувати усі цикли гніздування в межах постійної території. Просторова структура популяції трав'янки лучної суттєво змінюється під час переходу від першого до повторного циклу розмноження, оскільки після втрати перших кладок більшість пар обирає для гніздування нові території.

Пташенята трав'янки європейської чорноголової, якщо їх не турбують, перебувають у гнізді щонайменше 12 днів, а пташенята трав'янки лучної – 11 днів, й ці відмінності є значущими. Більша тривалість перебування пташенят першого виду у гніздах, ймовірно, пов'язана із їх кращими захисними властивостями. У нормальних умовах вихід пташенят із гнізда не є одномоментним явищем: деякі з них лишають гніздо раніше за інших. Ця неодноразовість виходу є однією з передумов розділення виводку.

Розділення виводку між самцем і самицею, що первісно проявляється під час виходу пташенят із гнізда, є характерним явищем для трав'янки лучної і дуже рідкісним для європейської чорноголової. Зібрані дані неспростовно свідчать, що, окрім неодноразовості виходу пташенят з гнізда, розділення виводку залежить від того, чи лишаються дорослі птахи на гніздовій території, як це найчастіше буває у трав'янки європейської чорноголової, чи покидають її (трав'янка лучна).

Молоді трав'янки лучні опановують основні методи кормодобування до віку 21–26 діб, молоді трав'янки європейські чорноголові – до віку 29–31 доби. Сімейні групи трав'янки лучної востаннє реєстрували у повному складі, коли молоді особини досягали віку в середньому 23 діб для виводків

перших кладок і 24 діб – для виводків повторних кладок. Виводки трав'янки європейської чорноголової не розпадаються, поки молоді птахи не досягнуть в середньому віку 34 діб для тих, які походять з перших кладок, та 42 діб – для тих, що походять з других кладок. Виводки трав'янок європейських чорноголових розпадаються у вірогідно старшому віці, ніж сімейні групи трав'янок лучних. Зібрані дані свідчать, що чим довше дорослі птахи зберігають зв'язки із гніздовою територією, тим довше підтримується цілісність виводку або сімейної групи й це є характерним для обох видів.

Дані спостережень за міченими самостійними молодими трав'янками лучними свідчать, що ті з них, які походять з виводків повторних кладок, затримуються у місцях народження на дещо довший час, ніж ті, що походять з виводків перших кладок (у середньому 38 та 34 доби, відповідно). У трав'янки європейської чорноголової молоді птахи з виводків других кладок лишаються у районі народження на вірогідно триваліший час: вік птахів з виводків других та перших кладок під час останнього спостереження становить у середньому 47 та 36 діб, відповідно. Ці суттєві відмінності між різними когортами молодих птахів можуть слугувати джерелом мінливості у популяціях трав'янки європейської чорноголової, забезпечуючи як процеси розселення, так і закріплення на нових територіях.

Вивчення процесу формування післягніздових скупчень трав'янок дало можливість розкрити його механізм, що є однаковим для обох видів: це приєднання самостійних молодих птахів та блукаючих дорослих особин до виводків або сімейних груп (організаторів скупчення), які пересуваються у межах власної гніздової ділянки або у її околицях. У формуванні пізньолітніх скупчень трав'янок беруть участь обидва види і в цьому проявляється низький ступінь агресивності між ними.

Аналіз біотопного розподілу та чисельності обох видів трав'янок на території Північно-Східної України засвідчив суттєві вірогідні відмінності у рівнях чисельності. У більшості досліджених біотопів середні значення чисельності трав'янки лучної сягали  $50 \text{ ос/км}^2$ , а показники чисельності

трав'янки європейської чорноголової – лише 6–9 ос/км<sup>2</sup>. Щільність населення трав'янки лучної набуває найбільших значень в умовах позазаплавних і короткозаплавних лук та різнотравно-злакових лучних степів. Щільність населення трав'янки європейської чорноголової була найбільшою в умовах крейдяних степів по схилах та короткозаплавних лук. Чисельність трав'янки європейської чорноголової може лімітувати потреба цих птахів у більшій величині гніздових територій, порівняно з трав'янкою лучною.

Аналіз зібраних автором в Україні даних у ширшому контексті біотопного розподілу обох видів в Європі засвідчує історичний зв'язок трав'янки лучної з альпійськими та субальпійськими луками, а європейської чорноголової – із середземноморською чагарниковою рослинністю та похідними від неї угрупованнями, як-от крейдяними степами. Обидва види також залежать від біотопів, що їх створила або трансформувала людина, зокрема від стану заплавних лук, перелогів тощо.

Широкомасштабне дослідження розподілу та чисельності трав'янок в умовах схилів з виходами крейди засвідчило, що між рівнями гніздової чисельності цих видів немає значущих взаємозалежностей. Чисельність обох видів залежала від різних чинників: для трав'янки лучної – від ступеня пасовищного навантаження, куту схилу, географічного положення пунктів обліку; для трав'янки європейської чорноголової – від проективного покриття, наявності насаджень дерев, експозиції схилу (результати регресійного аналізу та тесту Крускала-Уолліса). Спільними чинниками, що впливали на показники чисельності обох видів, були лише показники ерозії.

Вивчення змін чисельності трав'янок у крейдяних степах національного природного парку «Дворічанський» у 2010–2018 рр. свідчило про відсутність синхронії між ними, що вказує на різну природу факторів динаміки чисельності обох видів. Тренд змін чисельності трав'янки лучної був класифікований як значуще стрімке падіння чисельності (не менше 5 % за рік;  $p < 0,01$ ), що узгоджується із загальноєвропейським трендом, а тренд

змін чисельності трав'янки європейської чорноголової був класифікований як мінливий, без її значущого вираженого підвищення або падіння ( $p > 0,05$ ).

У ХХ столітті повсюдно в Європі, й особливо на території України, відбувалося розширення ареалу трав'янки європейської чорноголової. В Україні воно проходило хвилями – у 1920-ті та 1960–1980-ті роки. Під час останнього епізоду розселення межа поширення зсунулася у північному та північно-східному напрямках на 400–750 км й сягнула південної частини лісової зони на території європейської частини Росії. Наприкінці ХХ та на початку ХХІ століть також відбувалося розширення ареалів двох підвидів трав'янки азійської *Saxicola maurus* (Pallas, 1773), зокрема, трав'янка білохвоста азійська *Saxicola maurus variegatus* (S. G. Gmelin, 1774) заселила Донецький кряж й значну частину степової зони на захід до Дніпра.

Ймовірними передумовами розширення ареалу трав'янки європейської чорноголової можна вважати особливості стратегій післягніздової поведінки молодих птахів, що є закономірним наслідком поліциклічності цього виду. Молоді особини першої генерації завдяки майже неминучій участі у дисперсійному розльоті через неможливість лишатися поблизу батьківських територій можуть ставати зачинателями розселення.

Виявлений зв'язок між частотою реєстрацій трав'янки європейської чорноголової за межами гніздового ареалу та частотою позитивних аномалій середньої температури жовтня у Східній Європі, під час періоду осінньої міграції виду, вказує на те, що безпосередніми причинами експансії можна вважати кліматичні зміни, які сприяють збільшенню виживаності птахів у критичні стадії життєвого циклу. Значення кліматичних змін у розселенні виду підкреслює виразна хвилеподібність цього процесу.

Другою групою причин експансії були сприятливі для трав'янки європейської чорноголової зміни гніздових біотопів: осушення заплав у лісовій та лісостеповій зонах України у 1960–1970-ті роки і поширення дачного будівництва та приватного городництва у 1980–1990-ті роки. Обидва процеси зумовили виникнення оптимальних оселищ: збільшення площ сухих



ділянок у заплавах і утворення численних лінійних об'єктів – огорож, рівчаків тощо.

**Ключові слова:** трав'янка лучна (*Saxicola rubetra*), трав'янка європейська чорноголова (*Saxicola rubicola*), симпатрія, розширення ареалу, поведінка, біотопний розподіл, чисельність, динаміка чисельності

## ABSTRACT

**Banik M. V. Chats (Aves: *Saxicola*) of the North-eastern Ukraine: distribution, biology, behaviour.** – Qualification scientific paper, manuscript.

A thesis submitted for the degree of Candidate in Biology (Doctor of Philosophy) by speciality 03.00.08 – zoology. – V. N. Karazin Kharkiv National University; I. I. Schmalhausen Institute of Zoology of National Academy of Sciences of Ukraine, Kyiv, 2021.

The Whinchat *Saxicola rubetra* (Linnaeus, 1758) and the European Stonechat *S. rubicola* (Linnaeus, 1766) are small insectivorous passerine species of Muscicapidae family. Both inhabit open landscapes in Europe. The species are also quite similar in their diet spectrum and foraging habits. In the 20<sup>th</sup> century the range of the European Stonechat expanded considerably in Europe including Ukraine where the species colonised almost all the territory of the country. As a result, a vast sympatry zone has developed including North-eastern Ukraine where the European Stonechat was once completely absent as a breeding bird.

So far no review has undertaken in ornithological literature to analyse the expansion of the European Stonechat in Europe and in Ukraine specifically. Uncovering the preconditions and the causes of the range expansion of the European Stonechat is intriguing because the species is comparatively not numerous and not tied closely to the habitats created by humans. It is essential also to identify those aspects of the habitat preferences, life cycles, and behaviour of the Whinchat and European Stonechat which facilitate their co-existence in the same bird communities. The study of the co-existence of the related species enables understanding the principles of the formation of the communities while the investigation of the preconditions and the causes of the expansion gives clues for the origin of regional faunas and for the prediction of the changes of the numbers and distribution of certain species in the midst of global climatic changes and human-induced habitat transformation.

The study of the ecology and behaviour of the Whinchat and European Stonechat was accomplished in North-eastern and Eastern Ukraine (mainly in Kharkiv region but also in Sumy, Luhansk, Donetsk regions). The bulk of the data on the timing of breeding cycle events and on the behaviour of both species was gathered on the study plot in the Murom river (a tributary of the Kharkiv river) flood-plain in 1992–2008 by means of the observations on the colour-marked individuals. The habitat distribution and the numbers of the Whinchat and European Stonechat were studied in North-eastern and Eastern Ukraine in 1991–2018. The changes in the numbers of both species were analysed through the data obtained by the annual censuses on three permanent plots in the national nature park ‘Dvorichanskyi’ (Kharkiv region) in 2010–2018. The course of the expansion of the European Stonechat in Europe and in Ukraine specifically was studied from the literature data with adds of the own field data.

The results of the research showed an apparent protandry (the arrival of males prior to females to the breeding grounds) in the Whinchat in the sympatry zone of the two species in North-eastern Ukraine. The males arrived for 7 days earlier than the females and these differences were significant. The mean interval between the establishment of a territory by a male and a female arrival and pair formation was about 11 days. Meanwhile, there were no significant differences between the arrival dates for the European Stonechat males and females. The origin of the protandry in the Whinchat can be traced to the sex differences in the onset of spring migration in this long-distance migrant. The European Stonechat (short-distance migrant) males and females start to abandon their wintering grounds at nearly the same dates. The absence of the protandry in the latter species points to a recent development of a migratory behaviour and to a likely origin of migratory Ukrainian populations from sedentary Mediterranean ones.

The presence of multiple breeding cycles within a season in the European Stonechat and the usualness of only one such cycle in the Whinchat must be considered as the predominant difference between these species. The data on the individually marked birds on the study plot in the Murom river flood-plain

evidenced that the European Stonechats usually had two breeding cycles while occasionally some pairs were engaged in a third one. The majority of the Whinchat pairs had only one breeding cycle and the second late peak of breeding represented the attempts of repeated nesting after the first broods have been lost. However, some Whinchat pairs were able to start a second breeding attempt after the young of the first brood successfully fledged. Such pairs contributed considerably to the overall breeding success of the population.

The data on the timing of breeding showed that there was almost no overlap between all the stages of the first breeding attempt in both species because the European Stonechats arrived to the breeding grounds about one month earlier than the Whinchats. The time interval between the mean dates of laying of the first egg in the first clutches of both species was 28 days. The asynchrony of the breeding may facilitate coexistence of both species in the same communities.

The breeding territories of the European Stonechats were on average 3,2 ha while the size of the Whinchat territories was much smaller (0,7 ha). The interspecific territoriality wasn't observed in these species at the study plot and often big territories of the European Stonechats included one or several smaller territories of the Whinchats. The greater size of the territories of migratory European Stonechats may be a remnant traced to sedentary habits in ancestral European populations.

The study of the structural elements of the breeding territories of the Whinchat and European Stonechat revealed significant differences in the distances between the nest and those perches from which the birds either fly into the nest or control it. In all the cases the distances were almost twice greater in the European Stonechat than in the Whinchat that probably reflects the enhanced demands for the size of the territory in the former species.

The spatial structure of the European Stonechat population remained comparatively stable throughout the breeding season as the pairs tried to accomplish all the breeding attempts within one permanent territory. The spatial structure of the Whinchat population changed significantly at the transition from

the first to the repeated breeding cycle because if the pairs lost their first clutches they usually moved and established new territories.

The nestlings of the European Stonechat if undisturbed stayed in the nest at least for 12 days while this period in the Whinchat nestlings was 11 days and the differences between the two species were significant. Probably, the longer period of staying in the nest in the European Stonechat is due to the better protective quality of its nests. Normally the nestlings left the nest non-simultaneously: some fledged earlier than others. Such non-simultaneous fledging is a kind of a background for the brood division behaviour.

The brood division between male and female that initially manifests itself at the leaving of the nest is widespread in the Whinchat and only rarely observed in the European Stonechat. The gathered data indisputably evidenced that the brood division depends not only on the non-simultaneous fledging but is owed much to weakening the bonds of the adult birds with the breeding territory as in the Whinchat. Otherwise, when both parents tend to stay within the initial breeding territory the brood division is very rare as observed in the European Stonechat.

The young Whinchats adopted the main foraging skills by the age of 21–26 days while the young European Stonechats became experienced in self-foraging to the age of 29–31 days. The Whinchat family groups were last observed in intact state when the juveniles were at the age of 23–24 days. The European Stonechat broods dispersed when the young birds are at a higher age. Besides, there are significant differences between the times of the break-up of the first-clutch broods (last seen intact when the young are on average at 34 days' age) and the second-clutch broods (at the age of 42 days). The age of young birds is significantly higher at the time of brood/family group break-up in the European Stonechat as compared to the Whinchat. The results of the study testify that the longer the parent birds retain their bonds with the breeding territory the longer the broods or the family groups remain intact and this is true for both species.

The observations on the marked independent young Whinchats showed that the birds of the repeated-clutch broods stayed nearby their places of origin for a

somewhat longer time than those of the first-clutch broods (on average, to the age of 38 and 34 days, accordingly). But the similar differences in the time the juvenile birds stay nearby birth-places were even greater and highly significant in the European Stonechat. In this species the mean last observation of the marked young birds nearby birth-places was at the age of 47 and 36 days in the juveniles of second-clutch broods and first-clutch broods, accordingly. These significant differences between certain cohorts of the young birds may serve as a source of variability in the European Stonechat populations that contributes both to the process of expansion and to the settlement on newly colonised territories.

The study of the post-breeding gatherings of the Whinchat and European Stonechat gave clues to the mechanism of their formation that appeared to be quite similar in both species. The gatherings were formed when independent young birds and wandering adult individuals adjoined broods or family groups (organisers of the gatherings) which move within their own breeding territory or in its outskirts. Both species participated in the formation of the late-summer gatherings that reflected a low level of aggressiveness between them.

The analysis of the habitat distribution and the numbers of both species in North-eastern Ukraine showed sizable and significant differences. The mean breeding density of the Whinchat was about 50 ind./sq. km while similar values for the European Stonechat proved to be much lower e.g. 6–9 ind./sq.km. The Whinchat breeding density is at the highest level in short-term-flooding riparian meadows and in meadow steppes in hilly terrain. The European Stonechat breeding density was at the highest point in chalk steppes and in short-term-flooding riparian meadows. The European Stonechat abundance may be limited by the demands for the greater size of the breeding territories in this species.

The analysis of the habitat distribution of both species in Europe showed that the Whinchat relies on alpine and sub-alpine meadows, while the European Stonechat is well adapted to Mediterranean sclerophyllous vegetation and its derivatives elsewhere on the continent including chalk steppe in Ukraine. Both

species demonstrate the dependence on those habitats which were either transformed or created by humans e.g. on flood-plain meadows and fallow lands.

The wide-scale survey of the distribution and numbers of the Whinchat and European Stonechat in hilly terrain with chalk outcrops showed that there were no significant interrelationships between the abundances of both species. The abundance of both species depends on different factors e.g. on grazing impact, slope angle, geographical co-ordinates of the points of counts in the Whinchat, and on cover percentage, presence of tree stands, slope aspect in the European Stonechat as evidenced by the results of regression analysis and Kruskal-Wallis test. Only erosion factors influenced the abundance of both species.

The analysis of the numbers of the Whinchat and European Stonechat in chalk steppes in national nature park 'Dvorichanskyi' in 2010–2018 demonstrated that there was no synchrony in their dynamics that arguably points to the rather distinct set of factors which underlie the changes. The Whinchat numbers experienced significant steep decline of about 15,9–16,0 % per year that is similar to the negative trend observed in Europe. The trend of the European Stonechat abundance was classified as non-significant uncertain i.e. the absence of the apparent and consistent rise or fall.

The European Stonechat expanded its range everywhere in Europe and especially in Ukraine in the 20<sup>th</sup> century. In Ukraine the range of the species expanded in waves e.g. in 1920s and in 1960s – 1980s. The margin of the range shifted for 400–750 km to the north and north-east during the last episode of the expansion reaching the southern parts of the forest zone in European Russia. At the end of the 20<sup>th</sup> century and at the start of the 21<sup>st</sup> century the ranges of two subspecies of the Eastern Stonechat *Saxicola maurus* (Pallas, 1773) also expanded and notably Caspian Stonechat *Saxicola maurus variegatus* (S. G. Gmelin, 1774) colonised the Donetsk Upland and vast areas of the steppe zone in Ukraine to the Dnieper river in the west.

The possible preconditions for the expansion of the range of the European Stonechat may be the different strategies in post-fledging behaviour of the young

birds of certain cohorts that is a predictable aftermath of the multi-broodiness of the species. The young birds which originated from the first-clutch broods may serve as agents of the expansion because the difficulties of staying nearby their parent's territories almost inevitably lead to the engagement of such individuals into dispersal.

The correlation between the rate of the occurrences of the European Stonechat outside the breeding range and the frequency of the positive anomalies of the mean October temperature in Eastern Europe when the southward migration of the species is at its peak implies that the proximate causes of the expansion may be those climatic changes which favour the survival of the birds at critical stages of their life cycles. The engagement of the climatic changes in the process of expansion is confirmed by the wave-like nature of the timing of this process.

The transformations of breeding habitats which were favourable for the European Stonechat may be considered as a second set of the causes of the expansion. Such changes were the drainage of the river flood-plains in forest and forest-steppe zones of Ukraine in 1960s – 1970s and the spread of summer residence construction and individual vegetable gardening in 1980s – 1990s. Both processes contributed to the creation of optimal habitats e.g. to the emergence of drier areas in flood-plains and to the development of numerous linear structures e.g. fences, ditches etc.

**Keywords:** Whinchat (*Saxicola rubetra*), European Stonechat (*Saxicola rubicola*), sympatry, range expansion, behaviour, habitat distribution, numbers, dynamics of numbers



**Наукові праці, в яких опубліковані основні наукові результати дисертації:**

1. Банік, М. В. (2000). Розширення ареалу чорноголової трав'янки (*Saxicola torquata* L.) в Україні та його можливі причини. *Біологія та валеологія*, 3, 36–49.
2. Банік, М. В. (2000). Явление смены территории на ранних стадиях репродуктивного цикла у черноголового чекана (*Saxicola torquata* (L.)). *Биол. вестн.*, 4(1–2), 103–104.
3. Банік, М. В. (2003). Оцінка залежності чисельності лучної та чорноголової трав'янок від структури біотопу та впливу антропогенних факторів в умовах крейдяних схилів Лівобережної України. *Уч. зап. ТНУ ім. В. И. Вернадского. Сер. «Биология»*, 16 (55), (2), 14–18.
4. Банік, М. В. (2003). Пространственная структура популяций и поведение лугового и черноголового чеканов (Aves, Passeriformes: *Saxicola torquata*, *S. rubetra*). *Вісн. Дніпропетр. ун-ту. Біологія. Екологія*, 11(1), 136–142.
5. Банік, М. В. (2007). Численность и биотопическое распределение лугового и черноголового чеканов на территории Северо-восточной и Восточной Украины. *Бранта. Сб. научн. трудов Азово-Черноморской орнитологической станции*, 10, 50–64.
6. Банік, М. В. (2015). Особенности взаимоотношений двух подвидов черноголового чекана (*Saxicola torquata*) на Северном Кавказе. *Вісн. Харківського нац. ун-ту імені В.Н. Каразіна. Сер. «Біологія»*, 25, 137–144.
7. Banik, M. V. (2017). Breeding bird communities in hills with chalk outcrops in national nature park “Dvorichanskyi”. *Вісн. Харківського нац. ун-ту імені В.Н. Каразіна. Сер. «Біологія»*, 28, 110–115.
8. Banik, M. V. (2019). Trends and synchrony in fluctuations of the numbers of Whinchat (*Saxicola rubetra*) and European Stonechat (*S. rubicola*) in chalk

steppe of North-eastern Ukraine. *Вісн. Харківського нац. ун-ту імені В. Н. Каразіна. Сер. «Біологія», 32, 45–51.*

9. Banik, M.V. (2019). Sharp differences in the timing of male and female spring arrival in the European Stonechat, *Saxicola rubicola*, and the Whinchat, *S. rubetra* (Passeriformes, Muscicapidae), in North-eastern Ukraine. *Vestn. Zool.*, 53(6), 483–490.

10. Fay, R., Schaub, M., **Banik, M.V.**, Border, J.A., Henderson, I.G., Fahl, G., Feulner, J., Horch, P., Korner, F., Müller, M., Michel, V., Rebstock, H., Shitikov, D., Tome, D., Vögeli, M., Gruebler, M.U. (2020). Whinchat survival estimates across Europe: can excessive adult mortality explain population declines? *Anim. Conserv.* Advance online publication. <https://doi.org/10.1111/acv.12594>

Особистий внесок здобувача: участь у формулюванні задач дослідження та збиранні матеріалу.

#### **Наукові праці, які засвідчують апробацію матеріалів дисертації:**

11. Banik, M. V. (1998). Remains of resident territorial behaviour in migratory populations of the Common Stonechat *Saxicola torquata*. In Adams, N. J. & Slotow, R.H. (eds.), *Proc. of the 22<sup>nd</sup> Int. Ornithol. Congr.* August 16–22, 1998, Durban, South Africa. [Poster abstracts]. *Ostrich*, 69(3-4), 241–242.

12. Баник, М. В., & Вергелес, Ю.И. (2001). Численность и биотопическое распределение лугового и черноголового чеканов на территории Северо-востока Украины. *Актуальные проблемы изучения и охраны птиц Восточной Европы и Северной Азии*. Материалы межд. конф. (XI орнитол. конф.), Республика Татарстан (29 янв. – 3 фев. 2001 г.) (с. 67–69). Казань.

Особистий внесок здобувача: участь у формулюванні задач дослідження, збиранні матеріалу, інтерпретації результатів.

13. Banik, M. (2001). Distinctive behavioural traits of early stages of reproductive cycle in migratory populations of the Common Stonechats (*Saxicola torquata* (L.)) in Kharkiv region, Ukraine. *The avian calendar: exploring*

*biological hurdles in the annual cycle*. Programme and abstracts. Third EOU Conf., 21–25 August 2001, Haren/Groningen, the Netherlands (p. 26). University of Groningen.

14. Баник, М. В. (2001). Роль популяций лугового и черноголового чеканов в структуре населения птиц меловых склонов Восточной Украины. Пахомов, А. Е., & Булахов, В. Л. (отв. ред.), *Структура и функциональная роль животного населения в природных и трансформированных экосистемах*. Тез. Первой межд. научн. конф., 17–20 сент. 2001 г., Днепропетровск (с. 115–116). Днепропетровский нац. ун-т.

15. Баник, М. В. (2001). Пространственная структура популяций лугового и черноголового чеканов в Харьковской области. Сметана, М. Г. (відп. ред.), *Зоологічні дослідження в Україні на межі тисячоліть*. Тези Всеукр. зоол. конф., 13–14 листопада 2001 р., Кривий Ріг (с. 121–123). Криворізький держ. пед. ун-т.

16. Банік, М. В. (2003). Оцінка залежності чисельності лучної та чорноголової трав'янок від структури біотопу та впливу антропогенних факторів в умовах крейдяних схилів Лівобережної України. *Актуальніе вопросы современного естествознания – 2003*. Тез. Всеукр. конф. молодых ученых. 11–13 апр. 2003 г., Симферополь (с. 14). Таврійський нац. ун-т імені В. І. Вернадського.

17. Баник, М. В. (2003). Взаимосвязь территориального поведения и пространственной структуры популяций лугового и черноголового чеканов в Харьковской области. Пахомов, А. Е., & Булахов, В. Л. (отв. ред.), *Биоразнообразие и роль зооценоза в естественных и антропогенных экосистемах*. Вторая межд. научн. конф., 28–31 окт. 2003 г., Днепропетровск (с. 184–186). Днепропетровский нац. ун-т.

18. Banik, M. V. (2004). The structure of bird communities of chalk steppe in North-eastern and Eastern Ukraine. *Int. Symp. on Ecology and Conservation of Steppe-land Birds*. Abstracts. 3<sup>rd</sup> – 7<sup>th</sup> December, 2004, Lleida, Spain (p. 97). Centre Tecnològic Forestal de Catalunya.

19. Banik, M. (2006). Brood division: One more difference between Whinchat and Common Stonechat. In Schodde, R., Hannon, S., Scheiffarth, G., & Bairlein, F. (eds.), *24<sup>th</sup> Int. Ornith. Congr.*, 13–19 August, 2006, Hamburg, Germany. [Abstracts]. *J. Orn.*, 147(suppl. iss. 1), 131–132.

20. Баник, М. В. (2006). Поведение выводков и семейных групп у лугового и черноголового чеканов: сходство и различия. *Орнитологические исследования в Северной Евразии*. Тез. XII Межд. орнитол. конф. Северной Евразии, 31 янв. — 5 февр. 2006 г., Ставрополь (с. 64–66). Ставропольский гос. ун-т.

21. Баник, М. В. (2007). Роль коллекции музея природы Харьковского национального университета в выяснении особенностей распространения двух форм черноголового чекана на Восточном Кавказе. *Музейні експозиції та виховний процес у формуванні особистості як невід'ємної частини екосистеми*. Матеріали Всеукр. наук.-практ. конф. 18–19 квітня 2007 р., Харків (с. 39–40). Харківський нац. ун-т імені В. Н. Каразіна.

22. Баник, М. В., & Брезгунова, О. А. (2007). Дериваты образа жизни предковых популяций в современных особенностях экологии и поведения некоторых видов птиц. *Современные проблемы биологической эволюции*. Материалы конф. к 100-летию Гос. Дарвиновского музея. 17–20 сент. 2007, г. Москва (с. 223–225). Гос. Дарвиновский Музей.

Особистий внесок здобувача: участь у формулюванні задач дослідження, збиранні матеріалу, інтерпретації результатів та їхній презентації.

23. Баник, М. В. (2007). Социальное поведение лугового (*Saxicola rubetra*) и черноголового (*S. torquata*) чеканов в послегнездовой период. *IV Всеросс. конф. по поведению животных*. 29 окт. – 1 нояб. 2007 г., Москва. Сб. тезисов (с. 343–344).

24. Баник, М. В. (2009). Роль присад в жизни лугового (*Saxicola rubetra*) и черноголового (*S. torquata*) чеканов. Пахомов, А. Е. (отв. ред.), *Биоразнообразие и роль животных в экосистемах*. Zoocenosis-2009. V Межд.

научн. конф. 12–16 окт. 2009 г., Днепропетровск (с. 284–286).  
Днепропетровский нац. ун-т имени Олеся Гончара.

**25.** Баник, М. В. (2010). Послегнездовые скопления лугового (*Saxicola rubetra*) и черноголового (*S. torquata*) чеканов. Курочкин, Е. Н., & Давыгора, А. В. (отв. ред.), *Орнитология в Северной Евразии*. Материалы XIII Межд. орнитол. конф. Северной Евразии. Тез. докл. (с. 50). Оренбургский гос. пед. ун-т.

**26.** Banik, M. V. (2010). Territorial and social behaviour is different in young birds originated from first vs. replacement broods in whinchat (*Saxicola rubetra*) and first vs. second broods in common stonechat (*S. torquata*). *25<sup>th</sup> Int. Ornithol. Congr.*, 22–28 August 2010, Campos do Jordao, SP, Brasil. Abstracts (p. 462).

**27.** Баник, М. В. (2012). Разделение выводков у птиц. *V Всеросс. конф. по поведению животных*. 20–23 ноября 2012 г., Москва. Сб. тезисов (с. 9).

**28.** Баник, М. В. (2014). Различия в поведении и сроках послегнездовых перемещений у молодых луговых (*Saxicola rubetra*) и черноголовых (*S. torquata*) чеканов, происходящих из выводков первых и повторных (вторых) кладок. *Современные проблемы биологической эволюции*. Материалы II Межд. конф. 11–14 марта 2014 г., Москва (с. 316–318). Гос. Дарвиновский Музей.

**29.** Баник, М. В. (2015). Выход из гнезда как ключевое событие в жизни молодых луговых и черноголовых чеканов. *XIV Межд. орнитол. конф. Северной Евразии*, 18–24 августа 2015 г., Алматы, Республика Казахстан. I. Тезисы (с. 53–54).

**30.** Баник, М. В., & Высочин, М. О. (2015). Сообщества гнездящихся птиц склоновых местностей с выходами мела на территории национального парка «Двуречанский», Харьковская область. *XIV Межд. орнитол. конф. Северной Евразии*, 18–24 августа 2015 г., Алматы, Республика Казахстан. I. Тезисы (с. 54–55).

Особистий внесок здобувача: участь у формулюванні задач дослідження, збиранні матеріалу, інтерпретації результатів.

**31.** Банік, М. (2019). Тренди змін чисельності фонових видів птахів схилів з виходами крейди у національному природному парку «Дворічанський». *Фауна України на межі ХХ–ХХІ ст. Стан і біорізноманіття екосистем природоохоронних територій*. Матеріали міжнар. зоол. конф., присвяч. 220 річниці від дня народження О. Завадського. 12–15 вересня 2019 р., м. Львів – смт Шацьк (с. 32–34).

**Наукові праці, які додатково відображають наукові результати дисертації:**

**32.** Баник, М. В. (2003). Вторые кладки у лугового чекана в Харьковской области. Кривицкий, И. А. (ред.), *Птицы бассейна Северского Донца*. Вып. 8. Материалы 7–10 совещаний «Изучение и охрана птиц бассейна Северского Донца» (с. 89–95). Харьковский нац. ун-т им. В. Н. Каразина.

**33.** Баник, М. В. (2006). Расширение ареала черноголового чекана на Украине и в соседних регионах: этапы экспансии и её возможные причины. *Орнитология*, 33, 7–28.

**34.** Банік, М. В. (2007). Порівняльний аналіз біотопічних вимог лучної та чорноголової трав'янок на території Європи. *Беркут*, 16(1), 87–97.

**35.** Баник, М. В. (2009). Выход из гнезда у лугового (*Saxicola rubetra*) и черноголового (*S. torquata*) чеканов. Токарский, В. А. (отв. ред.), *Чтения памяти А. П. Крапивного*. Материалы междунауч. конф., посвящ. 80-летию со дня рождения профессора Александра Павловича Крапивного (Харьков, 4–5 декабря 2009 г.) (с. 26–32). Харьковский нац. ун-т имени В. Н. Каразина.

**36.** Баник, М. В. (2012). Ювенильная социальность и проблема колониальности у птиц. Лебедева, Н. В. (отв. ред.), *Теоретические аспекты колониальности у птиц* (с. 34–44). Южный научный центр, Российская Академия наук.

## ЗМІСТ

АНОТАЦІЯ.....	2
ABSTRACT.....	10
ЗМІСТ.....	23
ВСТУП.....	25
РОЗДІЛ 1. ПОРІВНЯЛЬНИЙ АНАЛІЗ БІОЛОГІЇ СПОРІДНЕНИХ ВИДІВ ПТАХІВ: ОГЛЯД ЛІТЕРАТУРИ.....	33
РОЗДІЛ 2. ФІЗИКО-ГЕОГРАФІЧНА ХАРАКТЕРИСТИКА РАЙОНУ ДОСЛІДЖЕНЬ.....	44
2.1 Рельєф та рослинність.....	44
2.2 Клімат.....	49
2.3 Вплив діяльності людини на стан ландшафтів та рослинності.....	50
2.4 Характеристика стаціонарної ділянки у заплаві р. Муром.....	54
РОЗДІЛ 3. МАТЕРІАЛ ТА МЕТОДИ ДОСЛІДЖЕНЬ.....	58
3.1 Матеріал дисертаційної роботи.....	58
3.2 Методика досліджень.....	63
3.3 Зауваги щодо використання наукових латинських і українських назв птахів.....	73
РОЗДІЛ 4. ФЕНОЛОГІЯ ГНІЗДОВОГО ПЕРІОДУ, ТЕРИТОРІАЛЬНА ПОВЕДІНКА, ВНУТРІШНЬОВИДОВІ ТА МІЖВИДОВІ ВЗАЄМОДІЇ ТРАВ'ЯНОК ЛУЧНОЇ І ЄВРОПЕЙСЬКОЇ ЧОРНОГОЛОВОЇ.....	75
4.1 Фенологія гніздового періоду.....	76
4.1.1 Весняний приліт та утворення пар.....	76
4.1.2 Кількість циклів розмноження.....	84
4.1.3 Асинхронність основних фаз життєвого циклу.....	97
4.2 Територіальна поведінка.....	100
4.2.1 Гніздові території.....	100
4.2.2 Використання присад як основних структурних елементів гніздових територій.....	106
4.3 Внутрішньовидові та міжвидові взаємодії у післягніздовий період.....	109

	24
4.3.1 Вихід пташенят із гнізда.....	109
4.3.2 Розділення виводка між самцем і самицею.....	114
4.3.3 Розпад виводків та сімейних груп .....	120
4.3.4 Відмінності у строках післягніздових переміщень молодих особин, що походять з виводків перших, повторних і других кладок .....	132
4.3.5 Післягніздові скупчення .....	135
<b>РОЗДІЛ 5. ОСОБЛИВОСТІ БІОТОПНОГО РОЗПОДІЛУ ТА ДИНАМІКИ ЧИСЕЛЬНОСТІ ТРАВ'ЯНОК ЛУЧНОЇ І ЄВРОПЕЙСЬКОЇ ЧОРНОГОЛОВОЇ .....</b>	<b>143</b>
5.1 Зв'язки із біотопами та чисельність.....	143
5.1.1 Біотопний розподіл і чисельність трав'янок на території Північно-Східної та Східної України.....	143
5.1.2 Залежність чисельності трав'янок від структури біотопу та впливу антропогенних факторів в умовах крейдяних степів .....	153
5.2 Тренди змін чисельності трав'янок в умовах крейдяних степів Північно-Східної України .....	156
<b>РОЗДІЛ 6. РОЗШИРЕННЯ АРЕАЛУ ТРАВ'ЯНКИ ЄВРОПЕЙСЬКОЇ ЧОРНОГОЛОВОЇ В УКРАЇНІ ТА В ЄВРОПІ .....</b>	<b>161</b>
6.1 Етапи розширення ареалу .....	162
6.2 Передумови та причини розширення ареалу.....	172
<b>ВИСНОВКИ.....</b>	<b>180</b>
<b>СПИСОК ВИКОРИСТАНИХ ДЖЕРЕЛ.....</b>	<b>182</b>
<b>ДОДАТКИ.....</b>	<b>232</b>



## ВСТУП

Визначення особливостей біології і поведінки, що забезпечують спільне існування близькоспоріднених видів птахів у одних і тих самих угрупованнях, дозволяє краще зрозуміти принципи структури останніх (Егорова и др., 2007; Закала, 2008; Зимин, 1988; Alatalo, Alatalo, 1979; Qvarnström et al., 2009). Спільність походження видів накладає обмеження на їхню здатність до розділення ресурсів в угрупованні. Тож дуже важливо визначити головні передумови і особливості спільного існування близьких за походженням видів (Forstmeier et al., 2001; Freshwater et al., 2014; Laughlin et al., 2013; Lovette, Hochachka, 2006). Дослідження з біології близьких видів дозволяють суттєво доповнити уявлення про закономірності їхньої еволюції (Панов, 1989, 1999, 2008). Вони також необхідні для розуміння структури біологічного різноманіття і факторів її змін (Webb et al., 2002), тобто тих питань, які набули особливої актуальності і важливості в останній час (Zeigler, 2007).

**Актуальність теми.** Група дрібних мухоловкових птахів підродини Saxicolinae (Muscicapidae, Passeriformes) дає досліднику прекрасний матеріал для порівняльного вивчення біології і поведінки близьких видів (Іваницький, 1980; Панов, 1989). Представники цієї підродини посідають важливе місце у структурі угруповань птахів відкритих, безлісних просторів (від степових та лучних до гірських) як за своєю чисельністю, так і за різноманіттям життєвих форм (Collar, 2005; Zuccon, Ericson, 2010). Серед них одні з найменш вивчених належать до роду Трав'янка (*Saxicola* Bechstein, 1803). Великі ареали трав'янки лучної *Saxicola rubetra* (Linnaeus, 1758) та комплексу видів, які ще донедавна розглядалися у межах єдиного політипного виду, трав'янки чорноголової *Saxicola torquatus* (Linnaeus, 1766), охоплюють більшу частину Палеарктики. У західних частинах Палеарктики, де поширені трав'янки лучна та європейська чорноголова *S. rubicola* (Linnaeus, 1766), їхні ареали значною мірою перекриваються.

В Україні трав'янка лучна – один із найчисленніших видів лучних угруповань птахів на всій території, окрім Криму, де лише нещодавно були зареєстровані вірогідні поодинокі випадки її гніздування (Цвельх, 2006). На відміну від лучної, трав'янка європейська чорноголова – вид із суттєво меншим рівнем чисельності. Проте саме цей нечисленний вид виявився здатним у ХХ столітті суттєво розширити межі свого ареалу в Європі, зокрема в Україні. Причини, що зумовили експансію трав'янки європейської чорноголової, у сучасній орнітологічній і екологічній літературі ще не проаналізовано. Це питання мало би привернути пильну увагу дослідників, оскільки йдеться про вид, який важко назвати синантропним, на відміну від більшості тих видів птахів, розселення яких спостерігали у минулі століття.

Для виявлення причин розширення ареалу трав'янки європейської чорноголової, оцінки ролі історичних і сучасних факторів у процесі розселення необхідне всебічне дослідження ареалів, чисельності, біотопного розподілу, а також територіальної поведінки та внутрішньовидових і міжвидових взаємодій обох видів трав'янок у зоні симпатрії, що недавно утворилася на території Північно-Східної України.

Дослідження причин розширення ареалу трав'янки європейської чорноголової, а також проблеми спільного існування двох видів трав'янок в одних і тих самих угрупованнях допомагає виявити передумови, причини та наслідки швидких змін ареалів інших видів і суттєво доповнює уявлення про загальні закономірності еволюції близьких за походженням видів птахів.

**Зв'язок роботи з науковими програмами, планами, темами.** Дисертаційна робота виконана у рамках науково-дослідних держбюджетних тем Групи прикладних проблем екології тварин НДІ біології ХНУ імені В. Н. Каразіна: «Структура угруповань тварин та її динаміка в умовах Північно-Східної України» (2003–2005 рр.; державний реєстраційний номер 0103U004271), «Оцінка впливу кліматичних та антропогенних факторів на динаміку угруповань тварин в Північно-Східній Україні» (2006–2008 рр.; державний реєстраційний номер 0106U001580), «Оцінка факторів, що

визначають просторову, етологічну та генетичну структуру популяцій тварин» (2009–2010 рр.; державний реєстраційний номер 0109U001443).

**Мета і завдання дослідження.** Мета роботи – встановити причини розширення ареалу трав'янки європейської чорноголової у Східній Європі та особливості біології і поведінки, які забезпечують її спільне існування із близьким видом, трав'янкою лучною, у зоні їхнього вторинного контакту на території Північно-Східної України.

*Завдання дослідження:*

– порівняти фенологію гніздового періоду та територіальну поведінку трав'янок європейської чорноголової і лучної у місцях їхнього спільного існування у Північно-Східній Україні;

– проаналізувати особливості внутрішньовидових та міжвидових взаємодій двох видів трав'янок;

– виявити зв'язки трав'янок європейської чорноголової і лучної із біотопами та особливості їхнього біотопного розподілу на території Північно-Східної України;

– оцінити сучасний стан та тренди чисельності трав'янок європейської чорноголової і лучної на території Північно-Східної України;

– визначити особливості розширення ареалу трав'янки європейської чорноголової у Європі, зокрема в Україні, за останнє століття;

– встановити передумови та причини швидкого розселення трав'янки європейської чорноголової.

*Об'єкт дослідження* – трав'янки європейська чорноголова *Saxicola rubicola* (Linnaeus, 1766) і лучна *Saxicola rubetra* (Linnaeus, 1758) у місцях їхнього спільного існування у Північно-Східній Україні.

*Предмет дослідження* – фенологія гніздового періоду, територіальна поведінка, внутрішньовидові і міжвидові взаємодії, чисельність і біотопні зв'язки трав'янок європейської чорноголової і лучної, що співіснують в умовах симпатрії на території Північно-Східної України.

*Методи дослідження.* Завдання дослідження вирішували за допомогою методів наук про поведінку тварин (Иваницкий, 1986; Панов, 1999; Diamond, 1986). Для збирання даних з чисельності обох видів трав'янок у різних типах біотопів використано загальноприйнятні методи обліку на маршрутах та облікових ділянках (Равкин, 1967; Bibby et al., 1992; Steward, Kantrud, 1972). Дані щодо фенології гніздового періоду і поведінки збирали за допомогою методу довгострокових спостережень за особинами, яких можна було індивідуально розпізнавати завдяки міченню кольоровими пластиковими кільцями (Бардин, 1977; Винокуров, Кищинский, 1976). Для аналізу даних використано, переважно, методи непараметричної статистики (Никитина, 1990).

**Наукова новизна отриманих результатів.** Уперше здійснено довгострокові дослідження біології та поведінки трав'янок європейської чорноголової і лучної у місцях їхнього спільного існування. Установлено, що ключові особливості біології гніздового періоду, територіальної поведінки і внутрішньовидових взаємодій трав'янки європейської чорноголової пов'язані із недавнім походженням перелітних східноєвропейських популяцій виду від осілих західноєвропейських популяцій. Продемонстровано, яким чином відмінності у рівнях чисельності, вимогах до структури гніздових біотопів, типі міграційної поведінки (ближній і дальній мігранти) і кількості циклів розмноження за один сезон полегшують спільне існування двох видів трав'янок в одних і тих самих угрупованнях. Уперше проаналізовано явище розділення виводку між самцем і самицею у обох видів трав'янок та встановлені причинні відносини між зв'язками дорослих птахів із гніздовою територією і утворенням сімейних груп. Уперше з'ясовано процес формування післягніздових скупчень трав'янок. Установлено відмінності у зв'язках із районом народження та у внутрішньовидових взаємодіях між молодими особинами трав'янки європейської чорноголової, які походять з виводків перших і других кладок, що можуть проявлятися у їхній ролі у процесах розселення і закріплення на нових територіях. Доведено існування

значних відмінностей між рівнем чисельності двох видів трав'янок у всіх досліджених типах біотопів на території Північно-Східної України. Доведено, що в умовах крейдяних степів регіону рівень чисельності кожного з двох видів трав'янок залежить від окремого набору чинників, а її зміни є різноспрямованими та асинхронними. Визначено передумови та причини швидкого розширення ареалу трав'янки європейської чорноголової, зокрема виявлено сукупний вплив кліматичних чинників і антропогенного перетворення біотопів на процеси її розселення.

**Практичне значення отриманих результатів.** Положення дисертаційної роботи придатні для розробки методів обліку трав'янок як видів-індикаторів стану природних екосистем. Теоретичні положення і результати можуть слугувати основою для планування порівняльних досліджень біології інших споріднених видів птахів, моделювання розселення видів, а також досліджень післягніздового періоду життя птахів. Результати роботи можуть бути використані для підготовки лекційних курсів та написання навчальних посібників і методичних рекомендацій із загальної орнітології, проведення навчальних практик студентів тощо.

**Особистий внесок здобувача.** Дисертаційна робота є самостійним оригінальним дослідженням. Положення дисертації, які винесено на захист, є результатом дослідницьких робіт автора, що були проведені у 1991–2018 рр. Автором особисто були підготовані програма і методика дослідження, зібрані і проаналізовані польові матеріали, обґрунтовані теоретичні положення дисертаційної роботи.

**Апробація результатів дисертації.** Основні положення дисертаційної роботи обговорено на XXII Міжнародному орнітологічному конгресі (Дурбан, Південно-Африканська Республіка, 1998), XI орнітологічній конференції «Актуальні проблеми вивчення і охорони птахів Східної Європи і Північної Азії» (Казань, Російська Федерація, 2001), III конференції Європейського Орнітологічного Союзу (Гронінген, Голландія, 2001), I Міжнародній конференції «Структура і функціональна роль тваринного

населення у природних і трансформованих екосистемах» (Дніпропетровськ, Україна, 2001), Всеукраїнській зоологічній конференції «Зоологічні дослідження в Україні на рубежі тисячоліть» (Кривий Ріг, Україна, 2001), Всеукраїнській конференції молодих учених «Актуальні питання сучасного природознавства – 2003» (Сімферополь, Україна, 2003), II Міжнародній конференції «Біорізноманіття і роль зооценозу у природних і антропогенних екосистемах» (Дніпропетровськ, Україна, 2003), Міжнародному симпозиумі з екології та охорони степових птахів (Ллейда, Іспанія, 2004), XII Міжнародній орнітологічній конференції «Орнітологічні дослідження у Північній Євразії» (Ставрополь, Російська Федерація, 2006), XXIV Міжнародному орнітологічному конгресі (Гамбург, Німеччина, 2006), Всеукраїнській науково-практичній конференції «Музейні експозиції і виховальний процес у формуванні особистості як невід’ємної частини екосистеми» (Харків, Україна, 2007), конференції «Сучасні проблеми біологічної еволюції: до 100-річчя Державного Дарвіновського музею» (Москва, Російська Федерація, 2007), IV Всеросійській конференції з поведінки тварин (Москва, Російська Федерація, 2007), V Міжнародній науковій конференції «Біорізноманіття і роль тварин в екосистемах» (Дніпропетровськ, Україна, 2009), Читаннях пам’яті О. П. Кропивного (Харків, Україна, 2009), XIII Міжнародній орнітологічній конференції Північної Євразії «Орнітологія у Північній Євразії» (Оренбург, Російська Федерація, 2010), XXV Міжнародному орнітологічному конгресі (Кампос до Жордао, Бразилія, 2010), V Всеросійській конференції з поведінки тварин (Москва, Російська Федерація, 2012), III Міжнародній нараді з теоретичних аспектів колоніальності у птахів, що присвячена 100-річчю із дня народження В. М. Модестова (Ростов-на-Дону, Російська Федерація, 2012), 9–20 конференціях Робочої групи з вивчення та охорони птахів басейну р. Сів. Донець (Україна, 2001–2013 рр.), II Міжнародній конференції «Сучасні проблеми біологічної еволюції» (Москва, Російська Федерація, 2014), XIV Міжнародній орнітологічній конференції Північної Євразії

(Алмати, Казахстан, 2015), Читаннях пам'яті професора І. Б. Волчанецького (Харків, Україна, 2015), I і II Регіональних науково-практичних конференціях «Наукові дослідження на територіях і об'єктах природно-заповідного фонду Харківщини» (Харків, Україна, 2017, 2019), Симпозіумі Робочої групи з вивчення перелітних наземних птахів (Турку, Фінляндія, 2017), Міжнародній зоологічній конференції «Фауна України на межі ХХ–ХХІ ст. Стан і біорізноманіття екосистем природоохоронних територій», присвяченій 220 річниці від дня народження О. Завадського (Львів, Україна, 2019). У закінченому вигляді дисертаційну роботу розглянуто на розширеному засіданні кафедри зоології та екології тварин біологічного факультету Харківського національного університету імені В. Н. Каразіна.

**Публікації.** Результати дисертаційного дослідження викладено у 36 друкованих працях, з яких 9 – статті в наукових фахових виданнях України (з яких 1 – у виданні, що реферується у наукометричній базі Scopus), 1 – у закордонному спеціалізованому виданні, що індексується міжнародними наукометричними базами Scopus та Web of Science; 21 – тези доповідей у матеріалах конференцій; 5 – статті, які додатково відображають наукові результати дисертації.

**Структура та обсяг дисертації.** Дисертація складається зі вступу, 6 розділів, висновків, списку використаної літератури і 6 додатків. Роботу викладено на 272 друкованих сторінках (з них – 152 основного тексту), вона містить 25 рисунків і 8 таблиць. Список використаних літературних джерел налічує 459 найменувань, з них 210 – латиницею.

**Подяки.** Автор глибоко вдячний своєму першому керівникові, Кривицькому І. О., за активне сприяння у здійсненні цього дослідження на його початкових етапах, а також висловлює щирю вдячність науковому керівнику, Кошелеву О. І., за всебічну підтримку, пропозиції і зауваження, які суттєво покращили роботу. Неоціненну допомогу в опануванні методів пошуку гнізд, відлову і кільцювання птахів надав Бабкін Л. П. Автор вдячний також усім тим, хто допомагав відловлювати, фотографувати птахів і

спостерігати за ними, а саме, Колеснікову І. В., Чернікову В. Ф., Влащенко А. С., Скоробогатову Є. В. Хотілося б зауважити роль Вергелеса Ю. І., що посприяв формулюванню загальної ідеї дослідження, завдяки якому автор опанував методики маршрутного обліку птахів і разом із яким було зібрано частину даних з чисельності трав'янок. Цінну допомогу у здійсненні цього дослідження надали також Джамірзоев Г. С. та Тищенко О. О. Висловлюю подяку жителю с. Руські Тишки, любителю природи, Москалю Л., повідомлення якого про історію перетворень ландшафту у долині р. Муром були дуже важливими для формування власних оцінок таких змін автором. Роботи на території національного природного парку «Дворічанський» було виконано за широкого сприяння з боку його директора, Височина М. О., а також із поміччю співробітників парку Тупікова А. І., Новікова О. О., Кравченко А. А., Терехової В. В. Важливу допомогу в оформленні роботи надали Тупіков А. І. та Атемасов А. А. Висловлюю щирі вдячності Панченкові П. С, без допомоги якого авторіві було би дуже важко знайти рідкісні літературні джерела, а також Фесенкові Г. В., поради якого допомогли суттєво покращити остаточний варіант рукопису. Загалом це дослідження не могло б бути здійснене без постійної підтримки моєї родини, передовсім, матері, Демірської О. В., а також батька, Баніка В. В., та моєї дружини Брезгунової О. О., яка радо брала участь у спостереженнях за міченими птахами.



## РОЗДІЛ 1

### ПОРІВНЯЛЬНИЙ АНАЛІЗ БІОЛОГІЇ СПОРІДНЕНИХ ВИДІВ ПТАХІВ: ОГЛЯД ЛІТЕРАТУРИ

Порівняльний метод займає одну з центральних позицій у методології біологічних наук. Час його постання збігається із розвитком еволюційної біології у першій половині XIX століття та навіть дещо випереджає його. Можна сміливо стверджувати, що історія еволюційної біології йшла по кроках порівняльного методу. Добре відомі результати його застосування у вивченні особливостей анатомії та морфології тварин, а також їхнього онтогенезу, що відбилися у славетних працях Ж. Кюв'є, Ж. Сент-Ілера, К. Бера, Р. Оуена та інших вчених (Шмальгаузен, 1947).

Перші спроби застосування порівняльного методу у дослідженні біології тварин є маловідомими (Северцов, 1855/1950), проте у минулому столітті він стає однією з основ розвитку орнітології (Lack, 1968), та, після появи піонерських праць Ч. Уітмена, О. Хейнрота та К. Лоренца, – наук про поведінку тварин (Lorenz, 1981). У цьому аспекті застосування порівняльного методу дає можливість оцінити, чи є певні ознаки біології споріднених видів успадкованими від їхніх спільних предків або вони виникли як результат адаптації до певних умов існування у нещодавньому минулому (Harvey, Pagel, 1991; Martins, 2000).

Як справедливо зазначав К. Лоренц (Lorenz, 1981), порівняльний метод не є просто виявленням відмінностей та подібностей у біології та поведінці споріднених видів, але являє собою спробу реконструкції можливого ходу еволюційного розвитку на основі аналізу таких ознак. Інший видатний орнітолог і етолог, Френк МакКінні, підкреслював, що «порівняння близьких видів лишається природною і найважливішою компонентою дослідження причин еволюційних змін» (McKinney, 1978). Квінтесенція застосування порівняльного методу полягає саме в цьому: він дає змогу зрозуміти хід еволюції найважливіших екологічних особливостей та ознак поведінки

близьких видів, зважаючи, зокрема, на ймовірну взаємодію споріднених видів у складі одних і тих самих угруповань (Pennell, Harmon, 2013). Дані щодо відмінностей між рецентними спорідненими видами допомагають зробити висновки відносно наявності певних ознак у їхніх предків (Ord, Martins, 2003). Взагалі ж усвідомлення того, як відбувається еволюція екологічних ознак та особливостей поведінки, які майже не лишають слідів у палеонтологічному літопису, є неможливим без порівняння близьких видів.

У сучасній орнітологічній літературі можна знайти багато яскравих прикладів застосування порівняльного методу для аналізу біотопного розподілу і зв'язків птахів із рослинними угрупованнями, аналізу ключових характеристик життєвих циклів, дослідження всіх аспектів спільного існування близькоспоріднених видів в умовах симпатрії, аналізу соціальної і територіальної поведінки, біології гніздового періоду, вивчення особливостей післягніздового періоду життя та линяння, оцінки ролі споріднених видів у структурі угруповань та функціонуванні екосистем і їхньої вразливості до дії антропогенних факторів тощо.

За останню чверть століття опубліковано чимало робіт, у яких представлено філогенетичні реконструкції для певних таксонів птахів за результатами застосування методу молекулярних маркерів, зокрема аналізу послідовності нуклеотидів ядерної та мітохондріальної ДНК (Aliabadian et al., 2007, 2012; Johnson, Cicero, 2002; Lovette, Bermingham, 2000; Wink et al., 2002; Wittmann et al., 1995 та ін.). Безумовно, поява цих робіт, – величезний крок вперед у сучасній орнітології, що дозволяє переглянути усталені уявлення про рівень спорідненості між різними таксонами та стимулює подальші дослідження. На перших етапах розвитку робіт із застосуванням методів аналізу послідовностей ДНК для реконструкції філогенії найчастіше використовували дані стосовно мітохондріального геному і лише зрідка – дані щодо як мітохондріальної, так і ядерної ДНК (Lovette, Bermingham, 2000). Останніми роками таких досліджень більше, а їхні результати варто вважати надійнішими (Aliabadian et al., 2012; Sangster et al., 2010).

Проте іще з початку розвитку методів філогенетичних реконструкцій із застосуванням аналізу послідовностей ДНК дослідники дуже зрідка використовували для підтвердження отриманих результатів дані порівняльної екології (Johnson, Cicero, 2002; Pasquet et al., 2014), аналізу сучасних ареалів та ймовірного географічного походження певних видів (Liebers, Helbig, 2002), і, що дуже важливо, – палеонтології (Price et al., 2000). До проблем сучасних методів філогенетичних реконструкцій за допомогою молекулярних маркерів можна віднести і помилки секвенування, які інколи призводять до хибних висновків. Зокрема, помилка у секвенуванні ДНК двох особин трав'янок європейських чорноголових з Піренейського півострову призвела до їх поєднання із східнопалеарктичними представниками комплексу трав'янок чорноголових та, як наслідок, до висунення низки абсурдних припущень щодо причин їхньої подібності (Illera et al., 2008). Лише згодом помилку було виправлено (Illera et al., 2013).

Абсолютизація реконструкцій філогенії за результатами застосування методу молекулярних маркерів неприпустима хоча б тому, що положення про відносно постійну та приблизно однакову швидкість молекулярних перетворень в геномах будь-яких видів та на будь-яких етапах їхнього еволюційного розвитку (так звана жорстка модель молекулярного годинника; Ho, 2014) не є реалістичним (Pagel, 1999). Справді, нині не викликає сумнівів те, що для різних систематичних груп та різних частин геному еволюційні швидкості заміни послідовностей нуклеотидів у генах є неоднаковими (Ho, 2014; Nguyen, Ho, 2016). Окрім того, всі моделі філогенетичних реконструкцій залежать від калібрації за геологічними, біогеографічними чи палеонтологічними даними (Ho, 2014; Lovette, 2004; Maug, 2017), а останніх часом бракує, особливо для таких груп, як дрібні горобині птахи (Lovette, 2004). Тож результати аналізу молекулярної еволюції слід завжди корегувати за висновками з порівняльних досліджень поширення, біології та поведінки.

Велика кількість досліджень із використанням порівняльного методу стосується аналізу біотопного розподілу, екологічних зв'язків, екологічних

ніш близьких видів птахів. Неможливо оминати піонерські праці Р. Мак-Артура, в яких вперше було розкрито проблему співіснування близьких видів в одних і тих самих угрупованнях (MacArthur, 1958) і показано відмінності між ними у використанні простору. Розбіжності між спорідненими видами у використанні ресурсів можуть відбивати відмінності у їхній еволюційній історії (Martin, 2001).

Класичний порівняльний аналіз комплексу ознак, зокрема даних щодо біології та поведінки (репертуар комунікативної поведінки, особливості гніздобудування тощо), був виконаний Є. М. Пановим (1999, 2008) на прикладі двох груп горобиних птахів – кам'янок роду *Oenanthe* та сорокопудів (родина Laniidae). Результати цього аналізу дозволили запропонувати оригінальні схеми спорідненості та філогенії вказаних груп та підштовхнули до проведення нових подібних досліджень. Зокрема, нещодавно дані з порівняльної біології та поведінки кам'янок з успіхом використано для підтвердження висновків про існування трьох окремих груп видів у межах роду *Oenanthe*, що впливали з аналізу мітохондріальної ДНК (Aliabadian et al., 2007). Серед ознак були враховані тип міграції (осілі птахи та ближні або дальні мігранти), найпоширеніші варіанти поведінки кормодобування, використання різних типів присад, особливості будови гнізд. Пізніше ті самі автори розширили свої дослідження та представили аналіз філогенії усіх родів кам'янкових птахів відкритих біотопів світу за результатами аналізу послідовностей ядерної і мітохондріальної ДНК (Aliabadian et al., 2012). У цьому дослідженні інформацію стосовно екологічних ознак і поведінки представників різних груп (основний тип біотопу, стратегія міграції, особливості гніздобудування, наприклад викопування нір) так само використано для підтвердження висновків генетичного аналізу.

Порівняльний аналіз ознак поведінки споріднених видів дозволяє виявити залежність між ними та проаналізувати ймовірні шляхи еволюції стратегій шлюбної поведінки. Зокрема, на прикладі європейських

представників очеретянок роду *Acrocephalus*, у яких існує значна міжвидова мінливість систем розмноження (від цілковитої моногамії до факультативної полігінії та проміскуїтету), було продемонстровано їхню залежність від низки видоспецифічних особливостей біології (Leisler, 1985). У цій групі, на думку автора дослідження, еволюція полігінії залежала від тривалості життя, тривалості сезону розмноження, відносного розміру гніздових територій, а також непрямо визначалася типом розподілу та рівнем відносного багатства кормових ресурсів у межах улюбленого біотопу (Leisler, 1985; Leisler, Catchpole, 1992).

Порівняльний метод нещодавно було застосовано для аналізу комплексу морфологічних та біологічних ознак дроздів роду *Turdus* в Українському Поліссі (Франчук, 2018). Зокрема, автор дослідження зазначає, що до складу одних і тих самих угруповань лісових птахів можуть входити види дроздів, відмінності між якими у вимогах до гніздового біотопу, у фенології гніздування і просторовому розподілі гнізд є незначними. Морфологічні ознаки різних видів дроздів (пропорції кінцівок, розміри голови та дзьоба) пов'язані із відмінностями у способах добування корму і пересування по субстрату. Важливим є виявлення міжвидових відмінностей у перебігу стадій гніздового етапу розвитку пташенят дроздів у залежності від тривалості їхнього перебування у гнізді. Автор продемонстрував, що на тлі принципової подібності характеристик алометричного росту у всіх досліджених видів за кілька днів перед вильотом пташенят з гнізда відбувається прогресивне формування відмінностей між ними.

Дослідники феномену колоніальності на багатьох прикладах виявили суттєві розбіжності за цією ознакою між спорідненими видами птахів, а інколи навіть між різними популяціями одного виду (Кошелев, Пересадько, 1990). Порівняльний аналіз на прикладі систематичних груп, різні представники яких використовують поодинокі-територіальний, факультативно-колоніальний та облігатно-колоніальний типи розмноження (наприклад, чистикові *Alcidae*), дозволяє оцінити ту роль, яку у розвитку

колоніальності відіграють екологічні фактори, а саме тип просторового розподілу та часової динаміки кормових ресурсів, тип просторового розподілу придатних місць гніздування тощо (Конюхов, 1990; Стишов, 1990).

Зусилля багатьох орнітологів були зосереджені також на порівняльних дослідженнях линяння (Рымкевич, 1983; Рымкевич, 1990). Особливу увагу приділяли проблемі пов'язаності линяння, післягніздової дисперсії молодняка та міграції у життєвих циклах споріднених видів. Результати досліджень свідчать про велику міжвидову мінливість параметрів постювенального та післяшлюбного линяння. Більшість цих параметрів видоспецифічні (Рымкевич, 1990). Між різними і навіть спорідненими видами існують суттєві відмінності за тривалістю та повнотою линяння, строками линяння у дорослих птахів або віком, у якому воно починається у молодих особин. Наприклад, для вівсянки садової (*Emberiza hortulana*) характерні дуже ранні, а для вівсянки звичайної (*E. citrinella*), – дуже пізні строки закінчення постювенального линяння (Рымкевич, 1990). Крім того, зазвичай існує і значна внутрішньовидова мінливість параметрів линяння.

Нещодавно здійснено порівняльні дослідження стратегії линяння видів птахів, що належать до родини Кропив'янкові (Sylviidae) та поширені у Західній Палеарктиці (Svensson, Hedenstrom, 1999). Дослідники спробували реконструювати можливі еволюційні шляхи виникнення різних стратегій линяння у цій родині. Для дорослих особин кропив'янкових відомі дві головні стратегії заміни оперення: післяшлюбне линяння поблизу місць розмноження (у більшості видів) або линяння на місцях зимівлі (деякі дальні мігранти). У результаті детального аналізу виявилось, що линяння влітку є первинною, еволюційно давнішою ознакою. Линяння ж на місцях зимівлі розвивалося незалежно у різних видів дослідженої групи 7–10 разів. Коли певні види поступово розширювали свої ареали у північному напрямку, зростала відстань міграції й післяшлюбне линяння на місцях зимівлі заступало линяння на місцях розмноження. Рідкісні стратегії линяння (перерване линяння та линяння двічі на рік) також можуть бути похідними

від первісної стратегії післяшлюбного линяння влітку. Окрім того, вдалося встановити, що у деяких випадках види втрачали здатність до линяння у місцях зимівлі та знову розвивали стратегію линяння влітку перед міграцією. Здатність кропив'янкових до швидкої еволюції стратегії линяння підтверджують наукові пошуки й інших дослідників. Зокрема, нещодавно доведено існування декількох стратегій линяння дорослих птахів у очеретянки лучної (*Acrocephalus schoenobaenus*) (Закала, 2008), що може зумовлювати швидкі еволюційні зміни. Автори дослідження підкреслюють важливість порівняльного методу для розуміння еволюційного розвитку стратегій линяння у птахів (Svensson, Hedenstrom, 1999).

Одним із найважливіших положень, що впливають з аналізу сучасних праць із використанням порівняльного методу, є твердження про можливість швидких еволюційних змін найсуттєвіших ознак життєвих циклів та поведінки птахів. Виявляється, що споріднені види, навіть різні географічні популяції одного виду, можуть кардинально відрізнитися за такими провідними ознаками, як здатність до осілого або міграційного способу життя, кількість репродуктивних циклів за один сезон розмноження, здатність до колоніального або поодинокого гніздування, пов'язаність післяшлюбного линяння з певними фазами міграційних переміщень. Отримано докази швидких еволюційних змін деяких із цих ознак, як на основі спостережень за природними популяціями птахів, так і за результатами експериментальних досліджень. Іншими словами, одні й ті самі ознаки (наприклад, комплекс міграційної поведінки) виникали у певних групах птахів неодноразово внаслідок незалежних еволюційних подій (Outlaw et al., 2003). Все це свідчить про здатність видів та окремих популяцій дуже швидко реагувати на зміни довкілля. Зважаючи на динаміку кліматичних змін та пов'язаних із ними змін рослинного покриву у помірних широтах у плейстоцені і голоцені (Tallis, 1991), можна стверджувати, що зміни найважливіших екологічних ознак багатьох видів птахів відбувалися в ці часи неодноразово. Такі види виробили у плейстоцені специфічні

механізми адаптації до швидких змін навколишнього середовища. Тож вони певною мірою преадаптовані до змін клімату та рослинних угруповань, які відбуваються нині та пов'язані з діяльністю людини.

Можна зробити й інший важливий висновок із праць, у яких застосовано порівняльний метод. Вони доводять, що деякі ознаки поведінки певних видів, які здаються незрозумілими й невідповідними умовам середовища (неадаптивними, у загальному сенсі), успадковані від предкових форм (Ord, Martins, 2003). Отже, всі види мають власну еволюційну історію, яка може проявлятися у вигляді певного «вантажу» ознак з більш-менш давнього минулого. Тож сучасні функції поведінки певних видів слід обов'язково оцінювати з урахуванням їхньої ймовірної філогенії.

Як свідчать результати огляду сучасної літератури, попри відносну численність праць з порівняльного аналізу деяких аспектів біології близьких видів птахів, ще й досі бракує комплексних досліджень з урахуванням особливостей їхнього географічного поширення, історичних і сучасних зв'язків із рослинними угрупованнями, структури життєвих циклів, особливостей територіальної поведінки, внутрішньовидових і міжвидових взаємодій тощо. Серед праць порівняльного плану дуже невелику частку займають також такі, що містять результати довгострокових польових досліджень в зонах симпатрії близьких видів птахів, хоча саме вони дозволяють враховувати вплив міжрічних коливань чисельності, змін просторової структури популяції та інших факторів на особливості біології і поведінки досліджуваних видів. Довгострокові популяційні дослідження, як правило, стосуються лише одного виду й вкрай нечасто торкаються декількох споріднених видів, що входять до складу одних і тих самих угруповань (Black, 1996). Окрім того, нині є мало праць, в яких у порівняльному аспекті розглянуто взаємні зв'язки між територіальною поведінкою та внутрішньовидовими взаємовідносинами споріднених видів, особливості післягніздового життя сімейних груп (Симонов, 2010), ознаки поведінки молодих особин, зокрема відмінності між ювенільними птахами,



що належать до різних вікових груп. Представлена нижче праця з дослідження особливостей біології та поведінки двох видів трав'янок на території Північно-Східної України, що є результатом багаторічних комплексних досліджень, покликана частково заповнити наявні прогалини.

Спеціальних досліджень з порівняльної біології трав'янок майже не проводили. Два головних зведення по цих видах (Frankevoort, Hubatsch, 1966; Urquhart, 2002) є прекрасно укладеними компіляціями, але власні польові дослідження їхніх авторів стосуються тільки трав'янки європейської чорноголової. Важливим зведенням є дисертаційна праця В. М. Лоскота (1973), в якій певні аспекти екології видів трав'янок, а також представників близького роду Кам'янка *Oenanthe*, проаналізовано для території колишнього Радянського Союзу. Серед інших опублікованих праць можна вказати лише на декілька невеликих робіт, що присвячені окремим питанням – особливостям біотопного розподілу та живлення дорослих птахів у Центральній Україні (Кузьменко, 1977), висотному та біотопному розподілу, а також фенології гніздового періоду у Чехії (Hudec, 1957), біотопному розподілу в Австрії (Schuster, 1994), біотопному розподілу і гніздовій біології у Великобританії за матеріалами карток опису гнізд Британського тресту орнітологів (Fuller, Glue, 1977), екології гніздування у Німеччині (Groebbels, 1950), просторовій структурі популяцій і способам розміщення гнізд у Передкавказзі (Найданов, 2008а,б), агресивним взаємодіям між двома видами трав'янок в Англії (Greig-Smith, 1982), конкуренції між ними у Південній Шотландії (Phillips, 1970).

Автори цих праць звертають увагу на відмінності у рівнях чисельності двох видів в умовах заплавних лук; тяжіння трав'янки європейської чорноголової до ділянок, що включають межі між різними типами біотопів і зв'язок її поступового поширення з осушувальною меліорацією у Центральній Україні (Кузьменко, 1977); відмінності у вертикальному розподілі двох видів і певне біотопне розмежування, що проявляється у гніздуванні трав'янки європейської чорноголової по прибережних та

низинних верешатниках, а лучної – по сільськогосподарських землях та верхових болотах у Великобританії (Fuller, Glue, 1977); схильність трав'янки європейської чорноголової до оселення на менших відносних висотах над рівнем моря (де раніше сходить весною сніговий покрив) та її тяжіння до сухіших біотопів у Чехії (Hudec, 1957); можливий вплив міжвидової конкуренції на біотопний розподіл трав'янок в Австрії (Schuster, 1994). Крім того, К. Худец (Hudec, 1957) та В. М. Лоскот (1973) підкреслювали відмінності між трав'янкою лучною та європейською чорноголовою у кількості репродуктивних циклів за один гніздовий сезон. Дані, що були отримані у Центральній Україні, свідчать про суттєву подібність обох видів за спектрами живлення (Кузьменко, 1977), а дослідження у Центральній Богемії (Чехія) – про відсутність значущих відмінностей між ними у використанні різних стратегій кормодобування (Pudil, Exnerová, 2015).

Дослідження просторової структури популяції трав'янок лучної та білохвостої азійської *Saxicola maurus variegatus* (S. G. Gmelin, 1774) (останню донедавна вважали підвидом у межах великого політипного виду разом із трав'янкою європейською чорноголовою) у Передкавказзі (Найданов, 2008а) засвідчили, що для першої є характерним мозаїчний, контагіозний тип розподілу: утворення скупчень гніздових територій, що розділені незаселеними ділянками. На відміну від трав'янки лучної для білохвостої азійської частіше властивий суцільний, або рівномірний розподіл гніздових територій, а також гніздування поодиноких пар (Найданов, 2008а).

Дослідження екології гніздування трав'янок лучної та європейської чорноголової у межах одного біотопу в Німеччині виявили розбіжності між ними щодо місць влаштування гнізд і строків перебування пташенят у гнізді та, особливо, щодо стратегії поведінки гніздових пташенят у випадку, коли вони налякані (Groebbels, 1950). У праці І. С. Найданова (2008б) продемонстровано, як відмінності у біотопах, що їм надають перевагу два види трав'янок у Передкавказзі, спричиняють міжвидові відмінності у типах улаштування гнізд. Дуже цікавими є дані згаданого автора про те, що

трав'янка білохвоста азійська частіше, ніж лучна, вдається до напівзакритого гніздування, зокрема до влаштування гнізд у нішах, а трав'янка лучна здатна будувати гнізда на нижніх гілках чагарників.

Дослідження взаємовідносин птахів свідчили, що у місцях спільного гніздування трав'янки європейські чорноголові беруть участь в агресивних конфліктах з іншими видами птахів (не тільки в ролі агресорів, але й як переслідувані) частіше, ніж трав'янки лучні (Greig-Smith, 1982). Чи не єдиною спробою вивчення можливої конкуренції між трав'янками лучною та європейською чорноголовою стало дослідження у Південній Шотландії (Phillips, 1970). Так, Дж. Філіпс подає опис агресивних взаємодій між двома видами, в яких зазвичай домінувала трав'янка європейська чорноголова, та звертає увагу на певне біотопне розділення трав'янок під час кормодобування. Проте ці спостереження охоплювали лише два гніздові сезони та мали невеликий обсяг матеріалу (одна пара трав'янок європейських чорноголових та дві-чотири пари трав'янок лучних; Phillips, 1970).

Таким чином, у сучасній орнітологічній літературі немає дослідження, в якому порівняльний метод було би використано для комплексного вивчення різних аспектів біології та поведінки трав'янок лучної та європейської чорноголової на основі довгострокових спостережень у місцях співіснування обох видів. Першим прикладом такого дослідження з використанням індивідуального кольорового кільцювання птахів і є пропонована праця.

## РОЗДІЛ 2

### ФІЗИКО-ГЕОГРАФІЧНА ХАРАКТЕРИСТИКА РАЙОНУ ДОСЛІДЖЕНЬ

#### 2.1 Рельєф та рослинність

Територія Північно-Східної України взагалі, і Харківської області зокрема, є унікальною через розміщення на межі двох природно-кліматичних зон, Лісостепу і Степу, а також на межі басейнів двох великих річок, Дніпра і Дону, та трьох орографічних областей, Середньоруської височини, Придніпровської низовини і Донецького кряжу (Голиков, Сидоренко, 1997). Пограничне розташування визначає глибоке взаємопроникнення на території регіону компонентів ландшафту і рослинності Лісостепу і Степу, а також видів тварин, що пов'язані з певними зональними ландшафтами. Пограниччя між природно-кліматичними зонами є ареною постійних зсувів ареалів тварин, циклів розширення та звуження області їхнього поширення (Банник, Коршунов, 2014; Кондратенко, Загороднюк, 2006;). Визначну роль у цих процесах відіграють азональні та інтразональні ландшафти долини Сіверського Дінця, які види південного походження використовують для розселення у північному напрямку, а види, ареали яких лежать північніше і західніше, – у південному та південно-східному напрямках.

У регіоні дослідження значні відмінності у природно-кліматичних умовах існують між територіями, що розташовані на південних відрогів Середньоруської височини (південно-східна частина Сумської області, північні і північно-західні частини Харківської області) і на Придніпровській низовині (більша частина решти регіону). Передовсім, ці території відрізняються за рельєфом. Для Середньоруської височини характерною є висока розчленованість рельєфу: балки і яруги на вододілах зближені, розгалужені, відзначаються суттєвим падінням висот. На Придніпровській низовині густота яружно-балкової мережі є значно меншою, а вододіли відзначаються одноманітним рельєфом. Але в цілому вся територія регіону є

добре дренованою: безстічні території займають лише мізерні площі на терасах річкових долин та на вододілах (Голиков, Сидоренко, 1997).

Центрами різноманіття рельєфу повсюдно слугують широкі і глибоко врізані долини річок – найхарактерніша ознака регіону (Краснов, 1893). Багатьом із цих долин притаманна виражена асиметрія: підвищений і добре розчленований правий берег та порівняно пологий, терасований лівий берег. Високі праві береги великих річок характеризуються крутими схилами, прорізані численними яругами із стрімкими стінками та балками. Подекуди тут на поверхню виходять корінні породи, наприклад крейда у долинах річок Вовчої, Осколу, Верхньої Дворічної, Сіверського Дінця.

У заплавах великих річок, Ворскли, Сіверського Дінця, Осколу, простежується виразна мінливість умов у різних за віддаленістю від річища їх частинах. Уздовж річища внаслідок осідання під час водопілля завислих у воді частинок розвиваються прируслові вали. Особливо добре вони виражені у місцях, де уздовж річища зростають ліси. На безлісних ділянках вали часто відсутні і замість них тут чергуються гриви і улоговини (Соболев, 1936б). У центральній частині заплави буває чимало стариць і озер, решток старого річища, а також пласких ділянок, де розвинені заплавні луки. Перед піщаною надзаплатною терасою, у притерасній частині заплави, на поверхню виходять ґрунтові води і утворюються смуги заболочених понижень.

У долинах великих річок добре виражені надзаплатні тераси лівобережжя (Соболев, 1936а), зокрема чітко вирізняється своєю висотою над заплавою перша надзаплатна або друга тераса, що утворена пісками давньоалювіального походження. Рельєф піщаних терас має риси типового алювіального акумулятивного процесу, внаслідок чого утворилися улоговини та гриви із пологими схилами (Соболев, 1936б).

Третя (друга надзаплатна) тераса великих річок зазвичай вирізняється плоским, рівнинним рельєфом і часто буває відділена від другої тераси приступком. У пониженнях третьої тераси ближче до її межі із піщаною

терасою або із уступом четвертої тераси розвинені найбільші у регіоні природні озера та болотні урочища, зокрема Лиманська озерна система у Харківській області. Плоский рельєф третьої тераси та брак задовільного дренажу призводять до процесів засолення ґрунтів у пониженнях. Решті терас лівобережжя також властивий рівний рельєф із незначною кількістю блюдцеподібних понижень, але на них уже відчутний вплив ерозійних процесів і подекуди трапляються балки і яруги.

У лісостеповій частині району досліджень зональними типами рослинності є широколистяні ліси (діброви) та лучні степи. Перші займають значні площі у схилових місцезонах по правих корінних берегах долин річок, особливо уздовж Сіверського Дінця та його правих приток, а також прилеглі вододільні підвищені ділянки. На лесових породах тут під впливом лісової рослинності сформовані темно-сірі опідзолені ґрунти.

Лучні степи на вододільних ділянках у лісостеповій частині регіону досліджень майже повністю перетворені на орні поля, лишилися хіба невеличкі ділянки по узліссях лісів та у деяких балках. Степи вирізняються своєю винятковою насиченістю видами, багатством представників родин бобові Fabaceae і губоцвітні Lamiales. У їхньому складі роль домінантів рослинного покриву відіграють щільнодерновинні злаки, зокрема костриця валіська (*Festuca valesiaca*), кипець гребінчастий (*Koeleria cristata*), ковила пірчаста (*Stipa pennata*), але значну частку мають і кореневищні злаки.

У степовій частині району досліджень зональним типом рослинності на вододілах є типчакково-ковилові степи, які також майже повністю знищені під час оранки придатних для сільського господарства земель у XIX і XX століттях. Це область із переважанням звичайних чорноземів із потужністю гумусового горизонту у 70–100 см (Макаровський та ін., 2005).

На ділянках, де ще збереглися типчакково-ковилові степи, зокрема на території Дворічанського національного парку у Харківській області, головну роль у складі рослинного покриву відіграють види ковили: пірчаста,

найкрасивіша (*Stipa pulcherrima*) і волосиста (*S. capillata*), а також костриця валіська. По схилах корінних берегів річок та великих яруг і балок поширені також чагарникові степи із переважною часткою участі у складі покриву карагани кущової (*Caragana frutex*). Проте повсюдно у регіоні чагарникові степи поступаються за площею степам із домінуванням трав'янистих рослин.

Так звані байрачні ліси із переважанням у складі деревного ярусу дуба звичайного і значною участю бересту (*Ulmus minor*) та клену польового (*Acer campestre*) (бересто-пакленові діброви) досить чітко прив'язані до великих яруг та балок, де значне розчленування поверхні відбивається у кращому дренажу, збереженні та накопиченні запасів вологи у ґрунтах, формуванні сприятливих для лісової рослинності мікрокліматичних умов.

У степовій частині району досліджень на виходах на поверхню гірських порід (крейда, мергель) сформовані два головні типи рослинних угруповань: на ділянках із вираженим шаром ґрунту – крейдяні степи з переважанням у складі покриву дернинних злаків і осок, переважно видів ковила (*Stipa* sp.) та осоки низької (*Carex humilis*), і власне на відслоненнях крейди чи мергелю – угруповання гірсько-пустельного типу із домінуванням напівчагарничків (часто – у формі «подушок») і стрижневокоренових багаторічників (Горелова, Алєхин, 2002; Саїдахмедова та ін., 2012).

У долинах річок завдяки строкатості умов зволоження, зосереджено значне різноманіття типів рослинності. У заплавах більших річок на слабо розвинених лучних ґрунтах поширені прируслові ліси із переважанням в'язів (*Ulmus* sp.), верби білої (*Salix alba*), тополі білої (*Populus alba*), а також у центральній частині заплави по підвищеннях рельєфу на лучно-лісових ґрунтах – ліси із домінуванням дубу звичайного. По пониженнях притерасної частини заплави зростають ліси з вільхи чорної (*Alnus glutinosa*) із щільним надґрунтовим покривом з вологолюбних трав'янистих рослин.

У центральній частині заплави великих річок, а також по всій заплавної терасі менших річок в умовах слабого дренажу на лучних і лучно-

чорноземних ґрунтах поширені луки із домінуванням високих злаків, як-от костриці лучної (*Festuca pratensis*) на заході і костриці східної (*Festuca orientalis*) – на решті території регіону. По підвищеннях та гривах зростають луки, до складу домінантів яких входять толерантніші до посушливих умов види: костриця валіська, тонконіг вузьколистий (*Poa angustifolia*) тощо (Горелова, Алєхин, 2002). Внаслідок більшої строкатості умов луки у заплавах малих і середніх річок різноманітніші за складом, а на пласких ділянках заплав великих річок значні площі займають луки з виразним домінуванням окремих видів. Береги стариць та всіякі пониження у заплавах зайняті болотяною рослинністю.

У південному та південно-східному напрямках на території регіону у заплавах виразно збільшуються площі лучних ґрунтів із ознаками засолення. На солонцюватих лучних ґрунтах розвиваються луки із значною участю у покриві толерантних до засолення видів, наприклад костриці східної, бекманії звичайної (*Beckmannia eruciformis*) тощо.

По других піщаних терасах річок до корінного втручання людини у перебіг природних процесів були розвинені піщані степи із домінуванням ковили дніпровської (*Stipa borysthenica*). Подекуди на піщаній терасі Сіверського Дінця, а також інших річок (Мож, Уди тощо) на легко-супіщаних та дерново-опідзолених піщаних ґрунтах зростали природні ліси із сосни звичайної (*Pinus sylvestris*), а на багатших ґрунтах (глинясто-піщаних чорноземах), у суборевих умовах, ліси з різною часткою участі у складі насадження сосни звичайної та дуба звичайного (субори). Нині майже всі площі піщаних терас використано для створення штучних лісів із сосни звичайної, які, певною мірою, замінили й природні ділянки соснового лісу.

Лесові тераси лівобережжя великих річок у минулому вкривали степи, які, фактично, були повністю знищені людиною під час освоєння земель під сільськогосподарські угіддя у XVIII–XIX століттях. У пониженнях третьої тераси довкола невеликих за площею озер на солонцюватих чорноземах



поширені солончакові та солонцюваті луки із домінуванням костриці східної, китника тростинового (*Alopecurus arundinaceus*), покісниць розставленої (*Puccinellia distans*) та Білика (*P. bilykiana*) тощо. Невеличкі площі займають справжні солончаки та солонці (Горелова, Друлєва, Гамуля, 1995).

На території регіону у будь-яких позиціях у рельєфі розвинені також угруповання бур'янистої рослинності, що заступають природні рослинні угруповання на місцях із порушеним внаслідок господарської діяльності людини ґрунтовим покривом. Площі, що зайняті такими вторинними угрупованнями, постійно змінюються услід за припиненням чи відновленням господарської діяльності на певних територіях.

## 2.2 Клімат

Клімат регіону досліджень – помірно континентальний, що виражається у значній амплітуді середньомісячних температур (сягає 27 °С), а також у великих значеннях добових коливань температури, особливо на північному сході регіону (Голиков, Сидоренко, 1997). Яскраво виявленим є тренд зростання континентальності з заходу на схід: зокрема, у Дворічанському районі Харківської області амплітуда середньомісячних температур сягає 29,5 °С, що на кілька градусів вище, ніж на заході регіону.

Регіон досліджень належить до області з максимумом опадів у весняно-літній, теплий період року. Власне, більшість опадів припадає на літо, а саме на червень. Річна сума опадів становить приблизно 550 мм і значно різниться у різних частинах регіону: сягає максимуму на півночі і північному заході (понад 600 мм) та мінімуму – у його центральних частинах (менше 500 мм). Різниця між кількістю опадів на північному заході і південному сході регіону (між лісостеповою і степовою частинами) становить приблизно 100 мм (20 %) (Голиков, Сидоренко, 1997; Макаровський та ін., 2005).

Головною особливістю клімату регіону слід вважати оптимальний баланс тепла і зволоженості: протягом значної частини вегетаційного періоду величина випаровування приблизно відповідає кількості атмосферних опадів

(Мигунова, 1993). Тривалість вегетаційного періоду (з температурою вище 5 °С) становить приблизно 200 днів (Рудышина и др., 1983). На півдні і південному сході регіону відчутною стає тривалість періодів без дощу (до 50–70 днів, тоді як на північному заході – менше 30 днів), упродовж яких майже вичерпуються запаси ґрунтової вологи. Цей фактор є провідним у заміні лісової рослинності степовою по вододілах (Мигунова, 1993).

В останні десятиліття відбуваються виразні зміни клімату регіону. Вони добре узгоджуються із даними про глобальне потепління клімату Землі. Зокрема, за останні два десятиріччя відбувається суттєве підвищення зимових та ранньовесняних температур повітря (Решетченко, Куценко, 2014). Перехід до весняного сезону у період 1991–2005 рр. проходив раніше на 9–10 днів, порівняно із стандартною кліматологічною нормою (1961–1990 рр.) (Бабіченко та ін., 2009). У Харківській області за останні 20 років також склалася тенденція до зменшення кількості опадів (Мельник та ін., 2011).

### **2.3 Вплив діяльності людини на стан ландшафтів та рослинності**

Ландшафти і, більшою мірою, рослинні угруповання району досліджень докорінно змінені внаслідок впливу господарської діяльності людини упродовж останніх трьох з половиною століть. У XVIII та XIX століттях найбільше постраждали степи по вододілах, які були майже повністю розорані до середини позаминулого сторіччя. Наприклад, у сусідній Белгородській області Росії степи розорали на 99,92 % площі, яку вони займали до початку господарського освоєння краю (Чендев и др., 2008). Частка від загальної площі території, що її займали орні землі у Харківському намісництві, вже у 1780-ті рр. коливалася у різних повітах від 48,5 до 85,5 % (Кириков, 1979). У XX столітті зникли останні осередки степів на вододілах.

Іншим потужним впливом на стан ландшафтів регіону стало поступове вирубання лісів з початку освоєння Слобожанщини у середині XVII століття. Показник лісистості у лісостеповій частині регіону до заселення краю становив приблизно 40–45 %, що підтверджено дослідженнями на території

сусідньої Белгородської області Росії (Чендев и др., 2008), а у межах верхніх частин окремих річкових басейнів він доходив до 58 % (Украинский и др., 2017). Найвищі темпи знищення лісів були характерними для перших 100 років з початку господарського освоєння регіону (Чендев и др., 2008).

Головні причини швидкого вирубань лісів у XVII–XVIII століттях – використання деревини для будівництва укріплень та будівель у нових населених пунктах, видобування поташу, попелу і смоли, винокуріння (Чендев и др., 2008). Знищення лісів тривало і у XIX столітті й різко прискорилося у його другій половині, у пореформені часи після відміни кріпацтва. Зокрема, за чверть століття, між 1860-ми рр. та кінцем 1880-х рр. лісистість Харківської губернії скоротилася з 12 % до 8,5 % (Сомов, 1897).

Знищення лісів у верхів'ях річок призводило до зменшення їх річного стоку та обміління, що повною мірою проявилось вже у XIX столітті (Сомов, 1897). Опосередковано, через зменшення стоку річок, знищення лісів впливало також на стан всіх нелісових рослинних угруповань у долинах рік. Для сусідніх із регіоном досліджень районів півдня Середньоруської височини на території Росії доведено зменшення до кінця XX століття довжини і густоти річкової мережі на 30–50 % порівняно із станом на кінець XVIII століття, що пов'язано із зменшенням площі, які займали у регіоні лісові масиви (Чендев и др., 2008). Важливо зазначити, що вплив господарчої діяльності людини на стан гідрологічної мережі та процеси перетворення водно-болотних угідь у дорадянський період значно поступався за масштабністю тим трансформаціям, якими були охоплені степи і ліси.

У XX столітті у регіоні досліджень на перший план вийшли інші процеси перетворення природних ландшафтів людиною. Зокрема, у середині – другій половині XX століття головними факторами антропогенної трансформації біотопів у регіоні стали гідробудівництво та осушувальна меліорація, створення нових лісових насаджень на піщаних терасах річкових долин і зміни інтенсивності суцільних рубок лісів (Банник, Коршунов, 2014).

Темпи вирубування лісових масивів по вододілах і у заплавах річок у ХХ столітті скоротилися. Проте, характерним для цього періоду були різкі зміни інтенсивності суцільних рубок в залежності від політичної кон'юнктури, зокрема, катастрофічними за наслідками виявилися рубки у період індустріалізації у Радянському Союзі у 1930-х рр.

Важливим фактором трансформації ландшафтів і рослинних угруповань із середини ХХ століття стає створення штучних соснових лісів на піщаних терасах долин рік. Збільшення їхніх площ відбилося у зростанні чисельності популяцій багатьох видів птахів, що пов'язані із ними, зокрема денних хижаків. Водночас штучне залісення призвело до майже повного зникнення у регіоні піщаних степів (Банник, Коршунов, 2014).

Майже одночасно із насадженням великих масивів штучних соснових лісів на піщаних терасах річкових долин відбувалося не менш масштабне створення полезахисних лісосмуг, що призвело до змін складу угруповань тварин у сільськогосподарських ландшафтах, зокрема до появи специфічних, неповних угруповань лісових птахів, які заселяють штучні лісосмуги.

Ймовірно, найпотужнішим впливом на структуру ландшафтів та, відповідно, й біоти у середині – другій половині ХХ століття стало створення великих водосховищ на найбільших річках регіону. Зокрема, у 1958 р. було заповнене Червонооскільське водосховище на р. Оскіл площею 125 км<sup>2</sup>, у 1962 р. – Печенізьке водосховище на р. Сів. Донець площею 96 км<sup>2</sup>. Пізніше були створені менші за площею водосховища на річках басейну Дінця й Орелі. Загальний об'єм цих та решти штучних водоймищ становив приблизно 1380 млн м<sup>3</sup> (Макаровський та ін., 2005). Унаслідок створення згаданих водосховищ під водою опинилися величезні площі заплавної луки та лісів. Водночас з'явилися нові типи прибережних біотопів, у верхів'ях водосховищ виникли гарні умови для розмноження водно-болотяних птахів.

Важливою складовою потужного впливу на гідрологічну мережу регіону стали заходи з осушувальної меліорації, які проводили у великих

обсягах у 1960–1970-х рр. Найбільші площі, переважно у заплавах малих річок, були охоплені меліоративними роботами у лісостеповій частині регіону. Осушувальну меліорацію у заплавах річок степової зони проводили мозаїчно, тому вони краще зберегли свій природний стан. У результаті заплави річок набули нового вигляду: річища каналізували, центральну частину заплав прорізували численні меліоративні рівчаки, збільшилася площа лук помірного зволоження і зменшилася площа заболочених ділянок. Усього на території Харківської області станом на 2008 р. площа осушених меліорованих земель становила 11,7 тис. га (Харківська область..., 2009).

Додатковим фактором трансформації ландшафтів регіону, особливо його лісостепової частини, став розвиток у 1970–1990-ті рр. дачного будівництва. Довкола м. Харкова та чималих населених пунктів області у цей період значні площі непридатних для ведення сільського господарства угідь передавали садовим товариствам. Переважна частина таких земель являла собою ділянки із степовою трав'янистою і чагарниковою рослинністю по високих берегах річкових долин та схилах балок. Ці землі поступово перетворили на зайняті садами і приватними будинками ділянки, а присхиліві території стали використовувати для городів із огорожами, стежками, рівчаками та іншими лінійними структурами. Результат цієї трансформації – втрата значних площ більш-менш природних лучних степів у схилових місцеположеннях і, натомість, поява біотопів, які відповідали вимогам низки видів переважно горобиних птахів.

У останню чверть ХХ століття важливими факторами трансформації ландшафтів регіону були зміни інтенсивності рубок головного користування у лісах, мінливість використання земель сільгосппризначення та зміни у рівні пасовищного навантаження на лучні і степові екосистеми (Банник, Коршунов, 2014). Зокрема, колапс радянського сільського господарства на початку та у середині 1990-х років призвів до швидкого збільшення площ перелогів. На колишніх сільськогосподарських полях відбувалися процеси поступового заміщення бур'янистої рослинності степовою.

Ще одним наслідком руйнації радянської системи сільського господарства стало різке зниження пасовищного навантаження на лучні і степові екосистеми, що відбувалося з середини – кінця 1990-х рр. (Savchenko, Ronkin, 2018). Після 2000 р. скорочення чисельності худоби уповільнилося, але рівень пасовищного навантаження майже повсюдно лишається низьким.

Швидке розповсюдження механічного сінокосіння, що відбувалося у регіоні з початку поточного століття, додатково кардинально змінило умови, у яких розмножуються нині лучні птахи (Банник, Коршунов, 2014). Застосування механічних косарок може бути серйозним фактором загибелі гнізд, смертності дорослих птахів і пташенят.

#### **2.4 Характеристика стаціонарної ділянки у заплаві р. Муром**

Детальні дослідження екології та поведінки двох видів трав'янок проведено у 1992–2008 рр. на стаціонарній ділянці у заплаві р. Муром за 10–12 км північніше адміністративної межі м. Харкова у Харківському районі Харківської області поблизу сел Руські Тишки і Борщова. Ділянка розташована на південних відрогах Середньоруської височини в області лісостепових височинних та височинно-схилових ландшафтів. За фізико-географічним районуванням її віднесено до Харківської схилово-височинної області Східноукраїнського лісостепового краю (Маринич та ін., 2005). У дійсності саме ця територія лежить у межах району, який історично був єдиним переважно «степовим» в околицях м. Харкова, оскільки обіймав лівобережжя р. Харкова з великими й відносно слабо дренованими вододілами між її лівими притоками (Экономические примечания., 2006). У 1981–1982 рр., іще до початку інтенсивної трансформації цього району, схили корінного правого берега р. Муром повністю вкривали лучні степи.

Власне, р. Муром – це мала ріка, ліва притока р. Харків, довжиною 35 км із площею басейну у 211 км<sup>2</sup> (Швебс, Ігошин, 2003). Надзаплавні тераси у її долині не виражені. Правий берег річки підвищений, прорізаний яругами і балками. У 1978 р. на річці побудували Муромське водосховище,

що слугує для резервного водопостачання м. Харкова. Водосховище лежить вище за течією від стаціонарної ділянки.

Ділянка розташована у нижній течії р. Муром, неподалік від місця її впадіння в р. Харків і межує із краєм доволі широкої піщаної тераси долини останньої. Ширина заплави на ділянці змінюється від 200 м до 1 км. Добре виражена асиметрія долини, хоча подекуди лівий берег здіймається над заплавною терасою не менше, ніж на 20 м. Річище є відносно звивистим із майже повсюдно підвищеними берегами, що є наслідком проведення меліорації. Ширина його не перевищує 2–3 м. На ділянці переважають короткозаплавні лучні угіддя, що поширені у центральній частині заплави. Тривалість повені у заплаві – зазвичай не більше двох тижнів. У притерасній частині заплави на ділянці розвинені купинясті осокові болота, а у центральній – очеретяні болота.

Головними біотопами у місцях гніздування трав'янок і розташування їхніх територій на ділянці є луки центральної частини заплави із домінуванням костриці східної та значною участю у складі покриву осоки мохнатої (*Carex hirta*), герані лучної (*Geranium pratense*), вовчуга польового (*Ononis arvensis*), волошки лучної (*Centaurea jacea*); вологіші луки із купинами по околицях заболочених понижень рельєфу із домінуванням видів різнотрав'я, зокрема гадючника оголеного (*Filipendula denudata*), родовика лікарського (*Sanguisorba officinalis*), сухі луки по підвищеннях рельєфу із домінуванням костриці валіської, тонконога вузьколистого і значною участю у складі покриву льону багаторічного (*Linum perenne*), дзвінцю малого (*Rhinanthus minor*); піщані перелоги по околицях другої тераси долини р. Харків із домінуванням куничника наземного (*Calamagrostis epigeios*).

Річище річки, а також ліва частина заплавної тераси були видозмінені внаслідок проведення у 1960-ті роки осушувальної меліорації. У результаті обвалування берегів навіть під час сильної повені ріка не виходить з берегів. Система каналів прорізає прируслову і центральну частину заплави. Уздовж

них та річища розвинені зарості чагарникових верб, зростають також дерева, переважно верба біла. У весняний час канали наповнюються водою, але повністю пересихають до середини меженого періоду.

На початку 1980-х років схили високого правого берега р. Муром були перетворені на мережу садових ділянок. Більшість їх зазнала терасування і оранки. Згодом на терасах створили сади й побудували дачні будинки. Притерасні частини заплави були розорані, місце лук тут заступили городи. Водночас уздовж межі із заплавою з'явилося чимало різноманітних огорож, парканів, рівчаків тощо.

У 1990-ті роки значну частину сухих лук по підвищеннях у центральній частині заплави розорали під приватні городи. Активне використання цих орних земель тривало до кінця 1990-х років і майже припинилося повсюдно у заплаві до 2001–2002 рр. У результаті на місці колишніх городів виникли перелоги, на яких поступово відтворювався природний рослинний покрив.

У 1990-ті роки частину ділянки активно використовували для випасання стад великої рогатої худоби. На початку досліджень це був чи не найголовніший фактор перетворення природних лук у заплаві р. Муром. Він призводив до формування відносно невисокого покриву, над яким скрізь підіймалися окремі високі рослини родів *Carduus* і *Cirsium* із жорсткими, колючими стеблами. Худоба їх не споживала, і вони слугували як присади для трав'янок. Випас стад майже повністю припинився у заплаві р. Муром до середини першого десятиліття поточного століття. Нині луки у заплаві р. Муром майже не використовують як пасовища.

Другим важливим типом господарчої діяльності людини на ділянці здавна було використання лук як сіножатей. На початку періоду досліджень тут застосовували тільки ручне сінокосіння. Але з початку поточного століття його поступово замінило машинне, і нині луки викошують тільки косарками. Щорічно під викошування підпадають одні й ті самі ділянки, які були розпайовані. Цей тип впливу на лучні екосистеми завжди був дуже



важливим для трав'янок, оскільки сінокосіння, з одного боку, може прямо чи опосередковано призводити до загибелі гнізд, а з іншого, воно ж створює чудові кормові угіддя для цих птахів у другій половині літа.

Через достатньо високу заселеність околиць стаціонарної ділянки великий вплив на її рослинні угруповання чинять осінні і весняні пожежі. Вони пошкоджують щорічно не менше половини угідь (50–90 % за період 2005–2009 рр.) на ділянці. Пожежі можуть призводити до загибелі гнізд, але їх основна негативна роль полягає у зменшенні числа придатних для гніздування трав'янок та інших видів лучних птахів площ через вигорання шару сухої торішньої рослинності.

До другорядних факторів впливу діяльності людини на ділянці можна віднести полювання, збирання квітів у весняний період, більш-менш постійну присутність людей у заплаві, оскільки через ділянку пролягають ґрунтові дороги і стежки, що з'єднують села і трасу із садово-дачними кооперативами і сіножатями.

У 2001 р. додаткові дослідження біології та поведінки трав'янок проведено також у заплаві р. В'ялого, лівої притоки р. Харків, ближче до околиць міста. Довжина р. В'ялого – 11 км, площа басейну 59,3 км<sup>2</sup>, ширина долини майже не перевищує 0,5 км (Швебс, Ігошин, 2003). Менша ширина заплавної тераси р. В'ялого відбивається у виразно меншому різноманітті біотопів, зокрема, на цій ділянці домінували доволі сухі луки. На час проведення досліджень головним типом землекористування у заплаві був вигонний випас великої рогатої худоби із достатньо високою інтенсивністю.

## РОЗДІЛ 3

### МАТЕРІАЛ ТА МЕТОДИ ДОСЛІДЖЕНЬ

#### 3.1 Матеріал дисертаційної роботи

Дослідження біології та поведінки трав'янок проводили на території Північно-Східної і Східної України у 1991–2018 рр., а особливості поширення трав'янки європейської чорноголової вивчали, переважно, за літературними матеріалами із залученням власних польових даних.

Дослідження фенології гніздового періоду, територіальної поведінки, внутрішньовидових та міжвидових взаємодій трав'янок європейської чорноголової та лучної проводили щорічно у 1992–2008 рр. на стаціонарній ділянці у заплаві річки Муром у Харківському районі Харківської області (50°9'00'' північної широти, 36°25'30'' східної довготи). Загальна площа стаціонарної ділянки становила 345 га. На її території упродовж вказаного періоду щорічно гніздилося 50–100 пар трав'янок лучних та до 10 пар трав'янок європейських чорноголових. Детальніші дослідження із регулярним пошуком гнізд, картуванням гніздових пар, постійним контролем поведінки закріплених птахів проводили на меншій частині цієї ділянки площею 30–70 га, у 1999–2008 рр. – 70 га (рис. 3.1.1).

У 2001 р. додатково кільцювали птахів і проводили спостереження за міченими особинами також у заплаві р. В'ялого, лівої притоки р. Харків, на відстані 5,5–6 км від основної ділянки у заплаві р. Муром. Загальна площа ділянки у заплаві р. В'ялого становила 16 га.

За період 1993–2008 рр. на стаціонарній ділянці та в радіусі 5 км від неї виявлено 153 гнізда трав'янки лучної і 46 гнізд трав'янки європейської чорноголової, закріплено кольоровими кільцями 190 трав'янок європейських чорноголових (24 дорослих та 166 молодих птахів) та 403 трав'янки лучні (50 дорослих та 353 молодих птахів).



Рис. 3.1.1. Межі частини стаціонарної ділянки (70 га) у заплаві р. Муром, на якій здійснювали пошук гнізд та кільцювання трав'янок лучної і європейської чорноголової у 1999–2008 рр.

Матеріали щодо особливостей весняного прильоту та утворення пар, окрім стаціонарної ділянки, збирали також і в інших пунктах Харківської області. Зокрема, це стосувалося даних весняних спостережень трав'янки європейської чорноголової у період від дати першої реєстрації навесні до 5–6 квітня, що було обрано як умовна дата закінчення масового прильоту виду (99 спостережень у 1989–2016 рр.). Детальні дані щодо зайняття гніздових територій та утворення пар зібрано на стаціонарній ділянці у 1994–1995 рр. та 2002–2004 рр., коли контроль був кращим (для 74 та 23 пар трав'янок лучної і європейської чорноголової, відповідно). Перебіг явищ гніздового циклу проаналізовано за даними спостережень за міченими дорослими птахами (три пари трав'янок європейських чорноголових та чотири пари трав'янок лучних у 2001–2007 рр.). Асинхронність розмноження двох видів в умовах симпатрії на стаціонарній ділянці оцінювали за строками появи першого яйця у 27 перших та 9 других кладках трав'янки європейської чорноголової, 69 перших та 44 повторних кладках трав'янки лучної у 1993–2008 рр. Дані про кількість нормальних спроб гніздування у сезоні отримано на стаціонарній ділянці на основі спостереження за міченими особинами у

тих випадках, коли можна було беззаперечно стверджувати про успішний підйом на крило виводка.

Розміри гніздових територій визначали за даними виявлення птахів на їх межах у період після остаточного формування просторової структури гніздового поселення трав'янок на стаціонарній ділянці (36 територій трав'янок лучних і 11 територій трав'янок європейських чорноголових; 1992–1993 і 2001–2002 рр.). Для характеристики використання присад, з яких птахи залітають до гнізда, використано дані по 62 гніздових територіях трав'янок лучних і 18 гніздових територіях трав'янок європейських чорноголових. Характеристики присад, з яких самці трав'янок здійснюють контроль за гніздом, проаналізовано для 46 гніздових територій трав'янки лучної та 7 – трав'янки європейської чорноголової.

Для аналізу явища виходу з гнізда використано дані, зібрані на стаціонарній ділянці в процесі перевірки стану гнізд і кільцювання гніздових пташенят, під час лову дорослих птахів за допомогою пастки-западні поруч із гніздом та в ході подальших спостережень за долею мічених виводків і сімейних груп. Оскільки отримати точні відомості про час виходу пташенят з гнізда дуже важко, доводилося враховувати окремо чотири категорії даних щодо віку пташенят у зв'язку з їхнім виходом з гнізда, а саме: відомості про вік пташенят, які ще перебували в гнізді, хоча вже були здатні покинути його; дані щодо тих гнізд, перевірка стану яких прийшлася саме на час невимушеного виходу пташенят; відомості про вік пташенят, які покинули гніздо до моменту перевірки його стану та були проконтрольовані того самого дня або згодом; дані щодо віку пташенят, які передчасно покинули гніздо.

Для вивчення явища розділення виводка проаналізовано дані по 48 виводках трав'янки лучної та 29 виводках трав'янки європейської чорноголової, у яких молоді птахи були індивідуально марковані. До моменту розпадань простежено долю 51 виводка (сімейної групи) трав'янки лучної та 18 виводків трав'янки європейської чорноголової. Ці дані

використано для характеристики строків розпадання виводків і сімейних груп, а також строків затримки молодих і дорослих птахів у місцях свого народження чи гніздування, відповідно. Для характеристики кількісного та якісного складу і строків існування післягніздових скупчень залучено дані по 11 ранньолітніх та 15 пізньолітніх скупченнях. Для аналізу згаданих явищ використано матеріали понад 700 годин прямих спостережень.

Дослідження біотопного розподілу та чисельності трав'янок на території Північно-Східної та Східної України здійснювали у 1991–2003 рр. Маршрутні обліки птахів проводили у Харківській, Сумській, Луганській та Донецькій областях (рис. 3.1.2). Більшість даних з чисельності трав'янок зібрано у Харківській області (долини річок Мерла, Мерефа, Харків, Муром, Орель, Сіверський Донець та деяких інших, а також Лиманська озерна система). Для аналізу використано дані маршрутних обліків сумарною довжиною 284,9 км (заплавні та позазаплавні луки і болота у низинних місцеположеннях – 113,6 км, різнотравно-злакові лучні степи по корінних берегах річок та схилах балок – 23,9 км, крейдянні степи по корінних берегах річок та схилах балок – 61,9 км, рівнинні різнотравно-злакові та петрофітні степи – 4,4 км, піщані степи – 18,2 км, узлісся – 14,1 км, поля та перелоги – 41,9 км, відстійники цукрових заводів – 6,8 км). Частину цих даних зібрано спільно із Ю. І. Вергелесом. Додатково використано дані абсолютних обліків на площі 7,1 км<sup>2</sup> (відстійники цукрових заводів і солонцюваті та солончакові луки в ур. Горіла долина Зміївського району Харківської області). Додатково для порівняння із масивом даних, зібраним у Північно-Східній і Східній Україні, використано літературні дані щодо біотопного розподілу обох видів трав'янок в Європі, зокрема дані щодо чисельності трав'янок лучної та європейської чорноголової в Придністров'ї, які люб'язно надав Тищенко О. О.

Спеціальні дослідження, метою яких була оцінка залежності між чисельністю трав'янок лучної і європейської чорноголової та параметрами структури біотопів, а також ступенем впливу антропогенних факторів,

проводили в умовах крейдяних схилів Північно-Східної та Східної України у 2000 р. Під час декількох експедиційних виїздів обстежено крейдяні відслонення на території Сумської (Глухівський р-н), Харківської (р. Вовча, р. Оскіл, р. Сів. Донець), Луганської (р. Кобилка, р. Айдар) та Донецької (р. Сів. Донець, р. Кринка) областей. Обліки чисельності гніздових птахів проведено у 24 пунктах. Середня довжина облікових маршрутів становила 1,8 км, а взагалі з обліками пройдено 61,9 км (рис. 3.1.2).

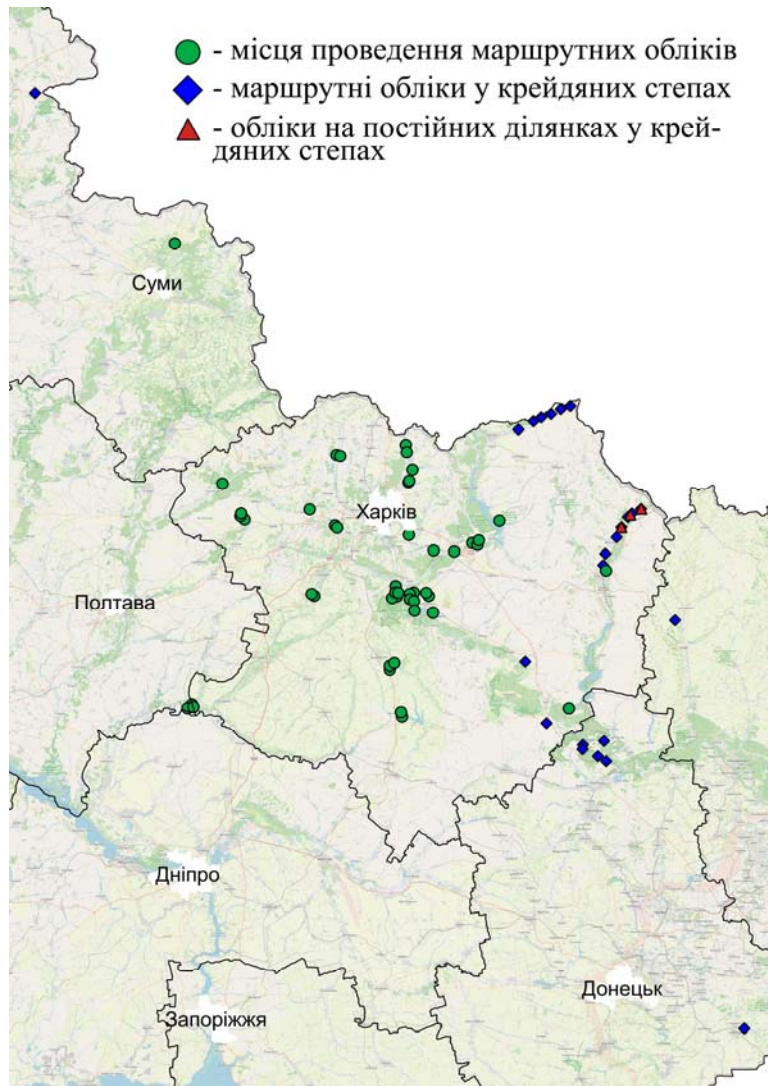


Рис. 3.1.2. Місця проведення маршрутних обліків та розташування стаціонарних ділянок у крейдяних степах.

Для оцінки змін чисельності трав'янок в умовах крейдяних степів використано дані щорічних обліків птахів на трьох стаціонарних ділянках різної площі (17,8, 33,2 та 41 га; у відповідних розділах тексту – перша, друга і третя облікові ділянки) у 2010–2019 рр. у межах заповідної зони

національного природного парку «Дворічанський» (Дворічанський район, Харківська область). Особливості рельєфу та рослинності кожної з облікових ділянок у подробицях описано в роботі, що присвячена структурі угруповань птахів схилів з виходами крейди (Banik, 2017).

Для аналізу експансії трав'янки європейської чорноголової в Європі, й Україні зокрема, проаналізовано доступні у літературі відомості про поширення виду, зокрема повідомлення про випадки зальотів чи перші реєстрації на гніздуванні для періоду від початку регулярних орнітологічних досліджень у середині XIX століття до перших двох десятиліть XXI століття. Для оцінки ймовірних причин зв'язків між ходом експансії та особливостями клімату проаналізовано 38 реєстрацій трав'янки європейської чорноголової в Україні та Європейській Росії за межами гніздового ареалу.

### **3.2 Методика досліджень**

Усі дослідження поведінки трав'янок з 1993 р. проводили з використанням методу індивідуального кольорового кільцювання без вилучення особин із природного середовища. Цей метод дає можливість адекватно вирішити проблему розпізнавання особин, що виникає у будь-яких польових дослідженнях поведінки птахів (Винокуров, Кищинский, 1976). Метод кольорового кільцювання дозволяє візуально розрізнити особини трав'янок на певній відстані (зазвичай, менше 20 м) без необхідності повторного відлову. Для кільцювання використано стандартні металеві кільця Московського та Українського центрів кільцювання, пластикові кільця швейцарського виробництва та спіральні кільця, виготовлені власноручно з кольорового кембрику. На початковому етапі досліджень кількість кілець, що ними закільцовано кожного птаха, варіювала. Із 1995 р. використано жорсткішу схему кільцювання, що передбачала обов'язкове дотримання стандартної кількості кілець на кожній цівці. Така схема дозволяє відстежити можливі наслідки втрати птахами частини кілець. Із 2001 р. використано схему індивідуального кольорового кільцювання, що дозволяла розрізнити за набором кольорів дорослих птахів, молодих птахів з

виводків перших кладок та молодих птахів з виводків повторних кладок (трав'янка лучна) та других (останніх) кладок (трав'янка європейська чорноголова). Із 2002 р. використано таку схему кільцювання, яка дозволяла розрізняти молодих птахів, що походили з одного виводку, за унікальною комбінацією кілець на одній з цівок. Це останнє доповнення до схеми мічення дозволило розглядати як робочий матеріал дані про повторні вивлення за кільцьованих птахів із неповною ідентифікацією, коли не вдавалося точно зчитати комбінацію кілець на кожній з ніг певної особини.

Дорослих птахів для кільцювання відловлювали на гніздах у період вигодовування пташенят за допомогою пастки-западні (Носков, 1976). Цей спосіб відлову є достатньо ефективним, до того ж він дозволяє мінімізувати травмування птахів. Вадами методу є можливість його використання лише в дуже обмежений період гніздового циклу та вибіркова ефективність, оскільки в популяції завжди є дуже обережні особини, котрі ніколи не йдуть до пастки. Молодих птахів кільцювали під час перебування у гнізді, переважно у віці 7–10 діб. У кількох випадках молодих птахів кільцювали після виходу з гнізда, але ще у нельотному стані.

Головним методом збирання матеріалу щодо поведінкових взаємодій стали тривалі спостереження за окремими птахами, парами та групами птахів, серед яких значну кількість особин можна було розпізнавати індивідуально. Для отримання даних використовували метод спостережень «за ключовою особиною» та метод повної реєстрації всіх випадків прояву певної поведінки (Altmann, 1974). Аналізували взаємодії між окремими птахами, зокрема між партнерами в парі, між дорослими та молодими птахами у сімейних групах, між птахами, що були учасниками всіякого роду конфліктів. Усі спостереження хронометрували та документували, використовуючи малюнки та умовні позначки.

Для визначення строків перебування молодих птахів поблизу гніздової території необхідно було точно встановити їхній вік за зовнішніми ознаками



ще під час перевірки гнізда або кільцювання. Для цього використовували спеціальні таблиці визначення віку пташенят трав'янок лучної та європейської чорноголової, що їх наведено у працях І. Б. Савинич (Савинич, 1987) та Г. Ціглера (Ziegler, 1966). Згідно з відомостями, що подані в цих таблицях, вік пташенят визначали за ознаками розвитку оперення, відкриття очей і слухових проходів та особливостями поведінки (реакція на слуховий подразник, розташування пташенят у гнізді тощо). У деяких випадках вік пташенят встановлено за даними безпосередніх спостережень, коли були відомі точні строки виходу їх з яєць.

Для оцінки особливостей територіальної поведінки молодих та дорослих трав'янок використано дані повторних спостережень індивідуально за кільцюваних птахів. Для аналізу територіальної поведінки молодих та дорослих птахів у післягніздовий період окремо враховували ті повторні спостереження, що були зроблені після припинення зв'язку дорослих птахів із гніздовою територією та зв'язку молодих птахів із територією народження.

Для оцінки розмірів гніздових територій трав'янок використано дані спостережень птахів на межах їхніх власних ділянок після завершення формування територіальної структури локальної популяції та до її розпаду у післягніздовий час. Дані реєстрацій наносили на схему, співвідносячи їх із місцевими орієнтирами, а у післягніздовий період визначені таким чином межі території обходили з крокоміром та компасом. У результаті отримали дані щодо контурів територій (Бардин, 1977), а пізніше визначили їх площу.

Для характеристики присад, що є основними структурними елементами територій трав'янок, вирізнено за функціональним призначенням два типи, які набувають особливого значення у період гніздування. До першого належать ті, з яких самці трав'янок здійснюють контроль за гніздом, переважно, у період насиджування, а також частково після появи пташенят. До другого зараховували присади, з яких птахи залітають до гнізда під час насиджування (самка) та упродовж періоду вигодовування гніздових

пташенят (обидва партнери). Для порівняння використання цих елементів залучено дані щодо абсолютної висоти таких присад та відстані від присади до гнізда. Виявлені під час спостережень присади мітили різноманітними мітками (найчастіше – за допомогою вати), а усі вимірювання проводили після виходу пташенят з гнізда, щоби мінімізувати турбування птахів.

Для встановлення строків проходження окремих фаз життєвого циклу використано матеріали прямих спостережень за маркованими особинами, а також допоміжні розрахунки на основі літературних даних. Зокрема, тривалість періоду гніздобудування у трав'янки лучної становить, в середньому, 4 дні (Suter, 1988a,б; власні спостереження). У трав'янки європейської чорноголової гніздобудування також триває 4 дні, в середньому, хоча цей показник варіює у неї значно більше (Suter, 1988б). Строки відкладання першого яйця визначали за віком пташенят, виходячи з таких припущень: тривалість періоду яйцекладки залежить від кількості яєць та визначається середнім проміжком між послідовним відкладанням двох яєць (доба у обох видів), а середня тривалість періоду насиджування (строки між відкладанням останнього яйця та виходом з яйця першого пташеняти) у трав'янки лучної становить 12 діб, а у європейської чорноголової – майже 15 діб (Suter, 1988a,б). У обох видів насиджування починається частіше з відкладання передостаннього яйця (власні дані; Suter, 1988a,б).

Кількість циклів розмноження у сезоні визначали тільки за даними спостережень за міченими птахами і виводками, для яких можна було точно встановити долю молодих птахів, оскільки саме так можна відрізнити епізоди нормального та повторного гніздування.

Усі дані щодо явища виходу з гнізда, розділення виводку, строків перебування дорослих і молодих птахів у районі гніздування та/чи народження, особливостей формування післягніздових скупчень збирали під час перевірки стану гнізд та кільцювання гніздових пташенят, у процесі відлову дорослих птахів за допомогою пастки біля гнізда і спостережень за долею мічених виводків та сімейних груп і за кільцюваних птахів у

післягніздових скупченнях. Для аналізу строків розпаду виводків або сімейних груп використано дані про останнє спостереження поведінки підгодовування або захисту птахами-батьками хоча б одного молодого птаха із виводку (сімейної групи).

Для отримання даних з відносної чисельності трав'янок у різних типах біотопів використано маршрутний облік без обмеження ширини облікової смуги із наступним роздільним розрахунком щільності населення птахів за інтервалами відстані виявлення. Цей метод є модифікацією Ю. С. Равкіним (1967) методу маршрутного обліку із визначенням радіальної відстані виявлення, який був запропонований Д. Хейном (Haune, 1949). Сутність методу Д. Хейна полягала у роздільному розрахунку значень щільності для кожного значення відстані виявлення і наступному додаванні отриманих показників для одержання сумарної щільності виду (Haune, 1949). Модифікація ж Ю. С. Равкіна спрощувала процес шляхом виділення кількох інтервалів відстані виявлення, у межах яких конкретні значення відстані вважали рівними певному єдиному значенню для кожного з інтервалів (Равкин, 1967). У цій модифікації методу радіальні відстані для кожного інтервалу вважали такими, що дорівнюють значенню верхньої межі інтервалу (Вергелес, 1994). Прийнято вважати, що результати маршрутних обліків є найвірогіднішими за умови їхнього проведення у відкритих біотопах (Bibby et al., 1992), тобто там, де трапляються трав'янки.

Обліки проводили у першій половині дня. У процесі обліку реєстрували всіх птахів, що їх зустріли на маршруті, із визначенням радіальної відстані до птаха у момент виявлення. Особин, що пролітали транзитом крізь біотоп, де проводили обліки, реєстрували із відповідною позначкою. Відстань до птахів визначали окомірно, а довжину маршруту – за допомогою крокоміру або за результатом підрахунку кроків.

За умови використання формули роздільного розрахунку всіх особин, що потрапили до обліку, об'єднували в групи в залежності від радіальної

відстані виявлення за такими інтервалами: 1) від 0 до 25 м; 2) від 25 до 50 м; 3) від 50 до 100 м; 4) від 100 до 250 м; 5) від 250 до 1000 м. Щільність населення кожного виду розраховували із таким припущенням: у гніздовий період усіх самців, що співали (якщо їх значно більше, ніж самок), пари дорослих птахів із поведінкою непокоєння, жила гніздо або виводок (якщо не виявлено дорослих особин) вважали за пару птахів.

Для розрахунку щільності населення виду використано формулу роздільного перерахунку, яка є модифікацією формули Д. Хейна (Челинцев, 2000):

$$D_i = \frac{1}{2L} \sum_{j=1}^m \frac{n_{ij}}{h_j} \quad (1)$$

де  $D_i$  – щільність населення  $i$ -го виду, ос/км<sup>2</sup>;  $n_{ij}$  – кількість особин  $i$ -го виду, що були зареєстровані у  $j$ -му інтервалі ( $j = 1, 2, 3, \dots, m$ );  $L$  – загальна довжина облікового маршруту, км;  $h_j$  – ширина  $j$ -ї смуги (= максимальне значення радіальної відстані виявлення у  $j$ -му інтервалі), км;

Для інтервалів, що були прийняті нами (Вергелес, 1994),

$$D_i = \frac{\sum_{j=1}^m 20n_1 + 10n_2 + 5n_3 + 2n_4 + 0,5n_5}{L} \quad (2).$$

За умови використання для розрахунків даних, які отримали на маршрутних обліках різної довжини, але в межах одного й того самого типу біотопів, середню щільність населення кожного з видів обчислювали за формулою:

$$D_m = \frac{1}{L_m} \sum_i D_{mi} L_{mi} \quad (3),$$

$$L_m = \sum_i L_{mi} \quad (4)$$

де  $D_{mi}$  – щільність населення виду, що отримана за обчисленням даних  $i$ -го маршруту у  $m$ -м типі біотопів;  $L_{mi}$  – довжина  $i$ -го маршруту;  $L_m$  – загальна довжина облікових маршрутів у  $m$ -м типі біотопів.

Статистичну похибку цієї величини розраховували за формулою (Равкин, Челинцев, 1990):

$$e(D_m) = \frac{1}{D_m} \sqrt{\frac{1}{L_m} \sum_i \left[ \frac{(D_{mi} - D_m) L_{mi}}{L_m - L_{mi}} \right]^2} \quad (5)$$

Для особин, що транзитом пролітали через біотоп, де проводили обліки, щільність населення обчислювали за формулою В. Яппа (Skellam, 1958; Yapp, 1956):

$$D_i = \frac{n_{if}}{2Rtv} \quad (6)$$

де  $n_{if}$  – кількість особин, що були зареєстровані в польоті;  $t$  – час, що витрачений на проведення повного обліку, год.;  $R$  – радіальна відстань виявлення особин, що летіли, км;  $v$  – середня швидкість пересування птахів, віднесена до швидкості пересування спостерігача, км/год.

Відносну швидкість  $v$  у формулі (6) визначали за такою формулою:

$$v^2 = u^2 + w^2 \quad (7)$$

де  $u$  – середня швидкість пересування птахів, км/год.;  $w$  – середня швидкість пересування спостерігача, км/год. Оскільки швидкість обліковця майже завжди значно менша, ніж швидкість птахів у польоті, для розрахунків заміняли відносну швидкість  $v$  на середню швидкість польоту птахів  $u$ .

Для обчислення частки участі кожного з видів у населенні використовували формулу:

$$\rho = \frac{D_i}{D} \times 100\% \quad (8)$$

де  $\rho$  – частка участі певного виду у відсотках,  $D_i$  – щільність населення цього виду у певному типі біотопу;  $D$  – загальна щільність населення всіх видів птахів у цьому біотопі.

Для вирізнення основних типів біотопів використано загальні принципи типології природних кормових угідь, що запропоновані у монографії Л. С. Балашова із співавторами (1988). У цій праці вирізнення

вищих таксономічних одиниць системи ґрунтується на ландшафтно-топологічному принципі. Класифікація Л. С. Балашова із співавторами (1988) була дещо модифікована нами для зручності аналізу біотопного розподілу трав'янок. Зокрема, усі класи лучних та болотних угідь (С4-7) були об'єднані у єдиний клас 1 (заплавні луки, позазаплавні луки та болота у низинних місцеположеннях). Клас 2 відповідає групі типів С-1б-I у класифікації Л. С. Балашова із співавторами (1988), клас 3 – групам типів С-1б-II та С-1б-III, клас 4 – підкласу С-2д, клас 5 – підкласу С-2а-I, клас 6 – класу С3. Окрім того, запропоновані додаткові класи біотопів 7–10, що не могли бути визначені у межах типології природних кормових угідь (перелоги, поля та узлісся). Перший клас біотопів було розділено на декілька підкласів, а деякі з них – на групи типів і окремі типи біотопів. Виокремлення останніх здійснено з урахуванням змін рослинного покриву внаслідок впливу господарської діяльності людини: це біотопи, які відрізнялися за ступенем пасовищного навантаження. У системі Л. С. Балашова із співавторами (1988) вони являють собою модифікації типу, найдрібнішої одиниці класифікації.

Для таких класів біотопів, у яких трав'янка європейська чорноголова траплялася не в кожному обліку, враховували лише дані щодо меж варіації щільності населення та частки участі в населенні, оскільки отриманим відповідним середньозваженим величинам була властива надто велика похибка. Значна різниця у величині статистичної похибки для даних по різних класах біотопів пов'язані з тим, що частину величин розраховували як середньозважені значення за даними обліків на маршрутах неоднакової довжини, а частину – як усереднені значення за даними маршрутних обліків та обліків на стаціонарних ділянках.

Для аналізу чинників, що визначають чисельність трав'янок в умовах крейдяних степів по схилах, на облікових маршрутах оцінювали параметри структури біотопу та ступінь впливу деяких природних та антропогенних факторів. Із характеристик біотопу реєстрували тип профілю схилу (прямий, опуклий, увігнутий або мішаний), розташування маршруту на профілі схилу

(верхня, середня або нижня його частини), експозицію (з точністю до  $10^\circ$ ), кут схилу (з точністю до  $5^\circ$ ), тип субстрату (чорнозем, чорнозем із крейдяною крихтою, чиста крейда), стратифікацію та середню висоту рослинного покриву (з точністю до 2,5 см), загальне проєктивне покриття (з точністю до 5 %), співвідношення злаків та різнотрав'я у рослинному покриві за проєктивним покриттям (Orpermann, 1990). Із факторів впливу враховували ерозію (два параметри: відносну кількість елементів ландшафту ерозійного походження, а саме – яруг, байраків тощо на маршруті, та відношення їх сумарної ширини до загальної довжини маршруту), ступінь пасовищного навантаження (за 5 класами; Горшкова, 1954), наявність крейдяних кар'єрів та насаджень деревних порід. У аналізі як один із показників використано географічні координати центрів облікових маршрутів.

Для отримання оцінок гніздової чисельності трав'янок в умовах крейдяних степів використано дані, зібрані на стаціонарних ділянках за методом суцільного обліку із картуванням реєстрацій (total-area census method; Igl, Johnson, 1997; Stewart, Kantrud, 1972). Птахів обліковували рано вранці в ході човникового руху уздовж території ділянки. На ескізній мапі позначали всі реєстрації територіальних самців, що співали або проявляли інші ознаки територіальної поведінки, та виявлення пар птахів із гніздовою поведінкою. Пари птахів, території яких потрапляли до меж ділянки лише частково, вносили до обліку з позначкою  $\frac{1}{2}$ . За цими даними визначено кількість гніздових пар на ділянці і розраховано показники щільності населення.

Для аналізу отриманих даних у випадках, коли їх розподіл вірогідно не відрізнявся від нормального, використовували методи параметричної статистики: зокрема, користувалися t-критерієм для порівняння виборок. Частіше застосовували методи непараметричної статистики, що дозволяють працювати із вибірками невеликого розміру, для яких неможливо оцінити тип розподілу (Носов, 1990), а також із даними, що їх можна було репрезентувати лише у шкалі порядків або категорій (рангів) (Лакин, 1990).

Відмінності у строках явищ життєвого циклу трав'янок та розбіжності між рівнями чисельності двох видів в одних і тих самих біотопах аналізували із застосуванням критерію Манна-Уїтні (Лакин, 1990), а для оцінки залежності чисельності від параметрів структури біотопу та інших факторів використано множинний лінійний регресійний аналіз та тест Крускала-Уолліса (непараметричний аналог дисперсійного аналізу; Носов, 1990).

Тренди у змінах чисельності трав'янок лучної та європейської чорноголової аналізували із використанням програми TRIM (TRends & Indices for Monitoring data) vers. 3.53 (TRIM, 2019). Головним алгоритмом у програмі TRIM є узагальнені лінійні моделі (моделі лог-лінійної регресії) (Pannekoeck, van Strien, 2005). Первинними даними для цих моделей слугували показники кількості гніздових пар на ділянках. Використаний метод дозволяє отримувати тренди у змінах чисельності, класифікувати їх та оцінювати їх вірогідність. Тренди виражено у показниках мультиплікативних коефіцієнтів відсоткових змін між роками: для стабільного тренду такий коефіцієнт буде близький до одиниці. Тренди класифіковано у відповідності до їх виявленості та вірогідності (TRIM, 2019).

Ступінь синхронності у змінах чисельності двох видів трав'янок у межах одних і тих самих ділянок розраховано із використанням так званої «крос-кореляції з нульовим лагом» між часовими серіями лог-трансформованих показників приросту (Vjørnstad et al., 1999). Фактично, для кожної первинної серії даних для певного виду на певній ділянці було побудовано серію відмінностей між послідовними лог-трансформованими значеннями показників чисельності. Для характеристики синхронії у змінах використано коефіцієнти рангової кореляції Спірмена, оскільки вони є нечутливими до лог-трансформації даних (Buonaccorsi et al., 2001). Додатково розраховано ще два прості показники синхронії, що їх запропонували Дж. Буонаккорсі із співавторами (2001). Перший з них – це показник збігу у напрямку змін у двох серіях, що порівнюють:



$$A_{ij} = \frac{n_{ij}}{(T-1)} \quad (9),$$

де  $A_{ij}$  – показник збігу змін у серіях  $i$  та  $j$ ,  $n_{ij}$  – кількість разів, коли обидві серії змінюються в одному і тому самому напрямку,  $T$  – тривалість часової серії (наприклад, у роках). Цей показник згодом трансформували у модифікований тау-коефіцієнт Кендала (Buonaccorsi et al., 2001), який є подібним до коефіцієнту кореляції та варіює в межах від -1 до 1:

$$\tau_{ij} = 2A_{ij} - 1 \quad (10),$$

Другим додатковим показником синхронії був індекс збігу піків в обох серіях (Buonaccorsi et al., 2001):

$$C = N_{ij}/M \quad (11),$$

де  $N$  – кількість разів збігу піків у серіях  $i$  та  $j$ ,  $M$  – максимальна кількість піків у будь-якій із цих двох серій.

Для опрацювання та аналізу даних використано пакети програмного забезпечення Microsoft Excel 97 for Windows та Statistica 5.0 і 7.0 for Windows.

### **3.3 Зауваги щодо використання наукових латинських і українських назв птахів**

Уявлення про таксономічні позиції підвидів комплексу *Saxicola torquatus* sensu lato зазнали суттєвих змін за останні три десятиліття. Власне, відбулося часткове повернення до класифікації XIX століття – виділення вужчих за обсягом видів і зважання на суттєві розриви між ареалами окремих підвидів. Перехід до нового трактування був обґрунтований у низці праць за матеріалами секвенування мітохондріальних генів цитохрома b та ND2, а також за даними аналізу мікросателітів ядерної ДНК (Wink et al., 2002; Wittmann et al., 1995; Zink et al., 2009). Важливим поворотним пунктом стало прийняття цих нових уявлень автором сучасної монографії роду *Saxicola* Еваном Еркхартом (Urquhart, 2002). Пізніше нову номенклатуру запровадили

у низці авторитетних списків видів птахів світу, зокрема у переліку Р. Ховарда та А. Мура (Christidis et al., 2018) та у списку Міжнародного орнітологічного комітету (Gill, Donsker, 2018). Відповідні зміни у номенклатурі також запропоновані і в Україні (Фесенко, Шидловський, 2017). Автор дисертаційної роботи дотримується таких самих поглядів на необхідність розділення великого комплексу *Saxicola torquatus sensu lato* на низку окремих видів, з чого, зокрема, випливає необхідність потрактування двох підвидів трав'янки чорноголової, що поширені в Україні, як представників осібних видів, трав'янок європейської чорноголової (*Saxicola rubicola*) та азійської (*S. maurus*).

У написанні видових назв представників комплексу трав'янок чорноголових латиною нині використовують чоловічий рід, як це було запропоновано у 2002 р. (David, Gosselin, 2002) і згодом прийняте у номенклатурних рекомендаціях Британського орнітологічного союзу (British Ornithologists' Union) для фауни птахів Британії (Sangster et al., 2004), а тепер усталене і в сучасних версіях переліків видів птахів фауни світу (Christidis et al., 2018; Gill, Donsker, 2018).

Використані у цій роботі латинські наукові назви птахів, і зокрема підвидів та видів трав'янок чорноголових, відповідають тим, що наведені у четвертому виданні списку видів птахів світу Р. Ховарда та А. Мура (Christidis et al., 2018). Українські назви птахів, за винятком таксонів комплексу *Saxicola torquatus sensu lato*, подано за працею Г. В. Фесенка та А. А. Бокотея (2007). Назви деяких згаданих у рукописі груп птахів і окремих видів, що поширені за межами України, подано за Г. В. Фесенком (2018).

## РОЗДІЛ 4

### ФЕНОЛОГІЯ ГНІЗДОВОГО ПЕРІОДУ, ТЕРИТОРІАЛЬНА ПОВЕДІНКА, ВНУТРІШНЬОВИДОВІ ТА МІЖВИДОВІ ВЗАЄМОДІЇ ТРАВ'ЯНОК ЛУЧНОЇ І ЄВРОПЕЙСЬКОЇ ЧОРНОГОЛОВОЇ

Особливості біології можуть визначати як взаємні відносини близьких видів у зонах спільного існування (Dhondt, 2012), так і потенційні можливості кожного з них щодо розширення ареалу (Cardador et al., 2012). Розглядаючи «вторгнення» одного з таких видів в райони гніздового поширення іншого, неможливо оминати той «вантаж», ті ознаки, що їх він несе із собою з первісної області свого поширення, звідки розпочалася його експансія (Банік, Брезгунова, 2007). Зокрема, при цьому слід зважати на різну швидкість еволюції окремих ознак, частина з яких може змінюватися надзвичайно динамічно, упродовж кількох поколінь, як це доведено для розвитку міграційності та осілості (Berthold, 1996; Partecke, Gwinner, 2007) або для формування образу гніздового біотопу (Wesołowski, Fuller, 2012).

Чи не найважливішою ознакою, що детермінує прояв багатьох особливостей біології та поведінки виду, слід вважати його позицію або позицію певної його популяції у спектрі осілості – міграційності. Саме цей аспект є визначальним для структури усього життєвого циклу, він безпосередньо впливає на демографічні параметри, зокрема на виживаність дорослих і молодих особин, тривалість і строки линяння, характеристики дисперсії молодих птахів тощо. Відомо, що навіть в умовах тропічної зони осілість чи певний ступінь міграційності у близьких видів дрібних горобиних птахів відбиваються у відмінностях у стратегіях статей, синхронності розмноження, щільності просторового розміщення гніздових пар (Stutchbury, Morton, Woolfenden, 2007). Іще більшими відмінності постають у зоні помірного клімату. Для перелітних видів неабияку роль відіграє належність до групи ближніх чи дальніх мігрантів.

Особливого значення для аналізу причин раптових змін ареалу набуває дослідження поведінки молодих птахів у післягніздовий період, оскільки від часових рамок і відстані дисперсії ювенільних особин та від особливостей їхньої міграції у перший рік життя може залежати здатність виду до розселення (Valera et al., 1993). Водночас відомо, що ювенільні особини з різних вікових когорт демонструють серйозні відмінності у характеристиках міграційної поведінки, зокрема у відстані міграції (Adriaensen, 1987; див. також Вострцова и др., 2011; Chambon et al., 2018). Варіабельність міграційної поведінки та інших ознак, наприклад особливостей линяння молодих птахів, може бути тим джерелом мінливості, що забезпечує потенціал виду щодо швидкої адаптації до змін середовища (Morganti, 2014).

Отже, дослідження внутрішньовидових та міжвидових взаємодій, зв'язків дорослих та молодих особин із територією гніздування/народження дають змогу виявити передумови раптового розселення окремих видів та механізми співіснування близьких видів у одних і тих самих угрупованнях.

#### **4.1 Фенологія гніздового періоду**

##### **4.1.1 Весняний приліт та утворення пар**

У 1989–2016 рр. перші реєстрації трав'янки лучної у Харківській області навесні припали на 21 квітня (межі: 13 квітня – 28 квітня; медіана – 21 квітня;  $n = 22$  роки). Самці з'являлися на місцях розмноження раніше за самок й середній інтервал між першими реєстраціями статей становив 7 днів (0–13 днів;  $n = 16$  років). На стаціонарній ділянці у заплаві р. Муром, де спостереження були регулярнішими, відмінності між строками прильоту самців і самок трав'янки лучної становили 6 днів (0–13 днів;  $n = 13$  років). Медіана інтервалу між прильотом самців і самок становила 7 днів для обох виборок. Відмінності між строками весняного прильоту самців і самок трав'янки лучної виявилися значущими для обох виборок (двобічний t-тест;  $t = -4,63$ ;  $p < 0,01$ ;  $t = -3,92$ ;  $p < 0,01$ , для виборок по Харківській області та по ділянці біля р. Муром, відповідно). Середній проміжок часу між зайняттям території самцем та наступним прильотом самки й утворенням пари на

стаціонарній ділянці на р. Муром дорівнював 10,6 дням (0–23 днів; медіана – 10 днів;  $n = 74$ ) для 1994–1995, 2002–2004 рр. Хоча деякі самки можуть з'являтися на місцях гніздування дуже рано й одночасно із самцями (лише 4 % у цій виборці), більшість їх прилітає пізніше, і відмінності між датами прильоту самців і самок є значущими (тест Манна-Уїтні;  $p < 0,01$ ). У цілому існує певне перекривання дат прильоту самців і самок трав'янки лучної до стаціонарної ділянки на р. Муром (рис. 4.1.1.1). Проте, вочевидь, для значної частини періоду займання гніздових територій навесні інтервал між появою самця на гніздовій ділянці та утворенням пари дорівнював 10–12 дням, хоча він був значно коротшим на початку цього періоду (рис. 4.1.1.1).

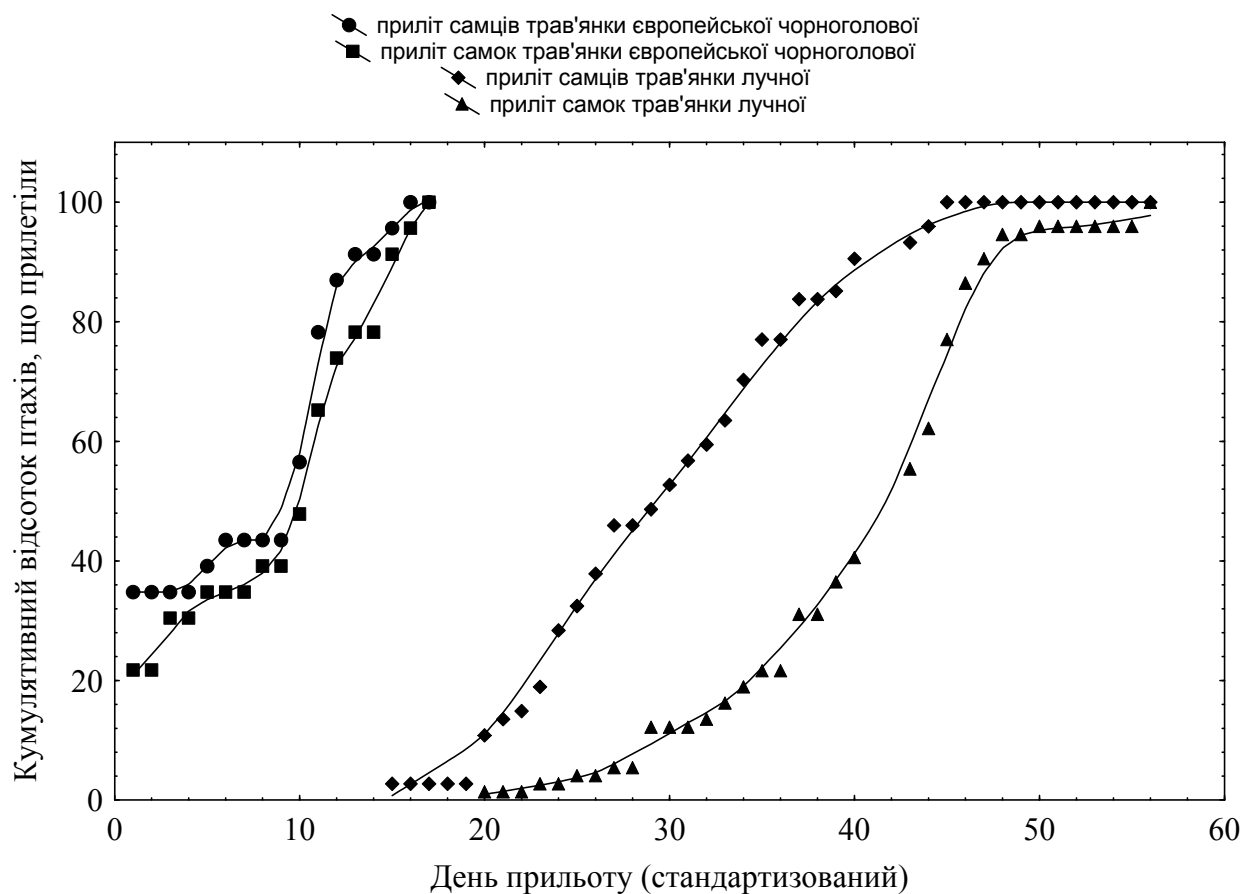


Рис. 4.1.1.1. Інтервал між появою самця на гніздовій ділянці та утворенням ним пари у трав'янок європейських чорноголових та лучних на стаціонарній ділянці у заплаві р. Муром (Харківська область).<sup>1</sup>

<sup>1</sup> Дані стандартизовано шляхом надання значення 1 даті реєстрації першого птаха у певному році (представлені дані 1994–1995 та 2002–2004 рр.).

Середня дата весняного прильоту трав'янки європейської чорноголової у Харківській області – 27 березня (межі: 13 березня – 6 квітня; медіана – 31 березня;  $n = 25$  років). Значна частина ранньовесняних реєстрацій трав'янок європейських чорноголових припадає на пари (38 %;  $n = 99$ ), хоча більшість – це спостереження самотніх самців (60 %). Незначна кількість ранньовесняних реєстрацій припадає на спостереження самок, що вочевидь не мали пари (2 %). Проте, слід зазначити, що у цей період самки поводяться дуже потаємно, тому їх можна просто не помітити. Тож пари мали б становити більшу частку серед ранньовесняних реєстрацій цього виду.

Середній інтервал між першими реєстраціями навесні самців і самок трав'янки європейської чорноголової у Харківській області становив приблизно 2 дні ( $1,58 \pm 1,41$  днів;  $n = 19$  років), але медіана для періоду 1989–2016 рр. дорівнювала нулю. Відмінності між строками весняного прильоту самців і самок виявилися незначущими (тест Мана-Уїтні;  $p = 0,67$ ). Дані щодо часового інтервалу (якщо він був) між займанням певних територій самцями трав'янки європейської чорноголової і утворенням ними пар на стаціонарній ділянці у заплаві р. Муром для 1994–1995, 2002–2004 рр. було додатково використано для оцінки величини часового інтервалу між прильотом самців та утворенням ними пари і для порівняння із відповідними даними по трав'янці лучній (рис. 4.1.1.1). Середній проміжок часу між прильотом самців і самок трав'янки європейської чорноголової для цієї вибірки становить  $1,44 \pm 0,67$  дня ( $n = 23$ ), а медіанне значення – нулю. Відмінності між строками прильоту самців і самок є незначущими (двобічний t-тест;  $t = -0,82$ ;  $p = 0,42$ ).

Наведені дані свідчать, що для трав'янки лучної, на відміну від європейської чорноголової, на території Північно-Східної України характерною є виразна протандрія, тобто тенденція до появи самців на місцях гніздування у значно раніші, порівняно із самками, строки. Це явище відоме для багатьох перелітних видів птахів, особливо горобцеподібних (Rubolini et al., 2004; Tøttrup, Thorup 2008). Зазвичай його розглядають як

результат еволюційного процесу оптимізації, що підвищує пристосованість самців, які, прилітаючи раніше, мають змогу зайняти кращі території і тим самим збільшити власні шанси на утворення пари (Morbey, Ydenberg, 2001). Проте, безпосередні причини протандрії розглядають нечасто, хоча достатньо ґрунтовні докази свідчать, що вона є побічним результатом географічної або біотопної сегрегації статей у позагніздовий період, статевих відмінностей у початку весняної міграції, наприклад відмінностей у фотоперіодичній чутливості або статевих відмінностей у швидкості міграції (Coppack, Pulido, 2009; Delgado, Coppack, 2010; Schmaljohann et al., 2015).

Безпосередні причини прояву виразної протандрії у трав'янки лучної, що засвідчена у цьому дослідженні пов'язані із аспектами міграційної стратегії (дальній мігрант), а саме із статевими відмінностями у строках початку весняної міграції. Відомо, що на місцях зимівлі самці і самки трав'янок лучних займають окремі території (Blackburn, Creswell, 2015; Lerche-Jørgensen, 2017) і розпочинають міграцію до місць розмноження у неоднакові строки. Проміжок часу між початком міграції у самців і самок трав'янки лучної у Нігерії становить 8 днів й стать є єдиним значущим фактором, що впливає на дату відльоту (Risely, Blackburn, Creswell, 2015).

Часовий розрив у розкладі перельоту самців і самок зберігається упродовж усього міграційного періоду. Наприклад, розрив між медіанними датами весняного прольоту самців і самок трав'янки лучної у Західному і Центральному Середземномор'ї становить 6 днів (Spina et al., 1994). Ближче до місць розмноження, на острові Крістіансо у Балтійському морі, самці, що мігрують, випереджають самок на 3–4 дні (Tøttrup, Thorup, 2008). У Селісбері в Англії самці трав'янки лучної прибувають на місця розмноження дещо раніше за дорослих самок (на 6 днів) і значно раніше за самок першого року життя (на 18 днів; Taylor, 2015). У цілому всі зазначені дані свідчать про виражену протандрію у трав'янки лучної в Європі.

Схожий рівень протандрії нещодавно засвідчено у кам'янки звичайної (*Oenanthe oenanthe*), також дальнього мігранта з групи близьких до трав'янок

видів. Так само, як і у трав'янки лучної, у кам'янки звичайної не було виявлено широтного розділення статей на місцях зимівлі в Африці (Schmaljohann et al., 2015), що є нормою для багатьох інших палеарктичних дальніх мігрантів, які прямують до цього континенту (Berthold, 2001). Самки кам'янки звичайної розпочинають весняну міграцію вірогідно пізніше, ніж самці (Schmaljohann et al., 2015). На додачу показано, що у північного підвиду кам'янки звичайної (*Oe. oe. leucorhoa*), який гніздиться в Ісландії та Гренландії, зі збільшенням віку дати прильоту самців стають вірогідно ранішими. А це призводить до виникнення частішої протандрії у північних популяціях, порівняно із популяціями номінативного підвиду *Oe. oe. oenanthe* (Schmaljohann et al., 2015).

У цілому, різниця у строках відльоту з місць зимівлі, найімовірніше, є найпотужнішим джерелом відмінностей у строках прильоту до місць розмноження (Schmaljohann et al., 2015). Ці відмінності є вродженими (ендогенно контрольованими) й незалежними від фотоперіоду чи умов довкілля, що доведено експериментальним шляхом (Maggini, Bairlein, 2012).

Основні ж, первинні причини виникнення протандрії у птахів, найімовірніше, пов'язані зі стратегією розмноження, що підтверджує відомий феномен ранішого прильоту самок, ніж самців, у видів із реверсією статевих ролей, наприклад у деяких куликів (Newton, 2008). У видів із звичайним розподілом ролей у розмноженні статеві відмінності у початку міграції, ймовірно, пов'язані з перевагами, що їх отримують ті самці, які раніше за інших займають гніздові території навесні. Існує багато свідчень на користь того, що у перелітних видів ранг і продуктивність самців залежать від дати їхнього прильоту, тобто успішнішими виявляються ті, які прилітають раніше (Currie et al., 2000; Pärt, 2001). У трав'янки лучної не було виявлено залежності між успішністю розмноження та датою займання гніздової території, проте ті птахи, гніздування яких виявилось невдалим, займали території, в середньому, на три дні пізніше, ніж успішні птахи (Taylor, 2015).



Те, що різниця у старті міграції в напрямку місць розмноження й справді пов'язана із викликами, з якими птахи стикаються на місцях гніздування, непрямим чином підтверджує порівняння початку весняного і осіннього нічного непокою у вирощених у неволі птахів в експериментах на кам'яній звичайній. Різниці між статями у старті осіннього непокою не виявлено (Maggini, Bairlein, 2012). Ці результати добре узгоджуються з відсутністю відмінностей між статями у часі початку осінньої міграції та її перебігу у кількох палеарктичних видів-мігрантів серед горобцеподібних (Newton, 2008). Крім того, жодних відмінностей не виявлено у строках осіннього перельоту дорослих самців і самок ще у трьох горобиних видів птахів, дальніх мігрантів у Фінляндії (Lehikoinen et al., 2017).

Ймовірно, найслушнішим поясненням еволюційного значення протандрії у лучної трав'янки є гіпотеза «доступності партнера» (Petersen, 1947; див. також Kokko et al., 2006; Morbey, Ydenberg, 2001; Wiklund, Fagerström, 1977). Стосовно птахів ця гіпотеза говорить, що самці, які прилітають раніше, мають кращі шанси на утворення пари із плодовитішими самками й, до того ж, підвищені шанси на позашлюбні копуляції із рецептивними самками взагалі (Coppack et al., 2006; Kokko et al., 2006). Наші дані добре узгоджуються із цією гіпотезою, оскільки у трав'янки лучної самці, що прилітають рано, стають засновниками гніздових поселень (які об'єднують кілька пар) і, маючи запас часу в розмноженні, вочевидь використовують можливість позашлюбних копуляцій із самками на сусідніх із власною територіях, що доведено спостереженнями. Нещодавно гіпотеза «доступності партнера» отримала додаткові підкріплення на свою користь, оскільки було виявлено зв'язок між рівнем прояву протандрії та частотою позашлюбного батьківства у п'яти видів горобиних птахів в Європі (Coppack et al., 2006). Що більшим був рівень позашлюбного батьківства, то більшим виявлявся й розрив між датами прильоту самців і самок навесні. Ба більше, гіпотезу «доступності партнера» нещодавно наведено як найімовірніше

пояснення походження протандрії у кам'янки звичайної (Schmaljohann et al., 2015).

Ступінь протандрії вочевидь є еволюційно мінливою ознакою, що доведено різницею її прояву у двох підвидів кам'янки звичайної, які наражаються на різні стримувальні фактори на міграційних шляхах і місцях гніздування (Maggini, Bairlein, 2012; Schmaljohann et al., 2015).

На відміну від трав'янки лучної, трав'янка європейська чорноголова демонструє в Європі винятково мінливу міграційну поведінку – від повної осілості у крайніх західних і південних регіонах до часткової перелітності, наприклад у Великій Британії, та повної перелітності, у північній та східній частинах ареалу. У цього виду немає міжстатевих відмінностей у відстані міграції та зимовому просторовому розподілі (Helm, Fiedler, Callion, 2006). На додачу засвідчено, що трав'янки європейські чорноголові здатні формувати пари як на місцях зимівлі, так і на зупинках під час перельоту (Gwinner, Rödl, Schwabl, 1994; Rödl, 1994; див. також Костин, 1983; Moreau, Moreau, 1928; Johnson, 1961, 1971a). Детальні дослідження в Ізраїлі показують, що 70–80 % птахів перебувають на місцях зимівлі у сформованих парах (Rödl, 1994). Такі пари не є стабільними і можуть розпадатися, та легко утворюватися знову. Вочевидь, територіальна поведінка і утворення пар у цих птахів на місцях зимівлі не контролюється стероїдними гормонами, наприклад тестостероном, на відміну від ситуації, що складається на місцях розмноження (Gwinner, Rödl, Schwabl, 1994).

Навесні в Ізраїлі партнери у зимових парах зазвичай починають міграцію до місць гніздування окремо один від одного (17 з 22 випадків); самці, в цілому, залишають місця зимівлі раніше за самок (12 з 17 випадків; Rödl, 1994). Наведені дані яскраво демонструють також, що у п'ятій частині всіх випадків обидва партнери зимової пари залишають місця зимівлі майже одночасно та що майже у 30 % випадків весняна міграція у самок починається раніше, ніж у самців. У жодному разі перший варіант поведінки не є свідченням збереження пари під час міграції або можливості того, що на

місця гніздування трав'янки європейської чорноголові прилітають вже сформованими парами Радше, це означає, що статеві відмінності у перебігу весняної міграції у трав'янки європейської чорноголової є незначними, про що красномовно свідчать і наші дані.

Очевидна територіальність пар на місцях зупинок під час перельоту та в області зимівлі вочевидь є дуже незвичним явищем для мігрантів, й трав'янка європейська чорноголова є одним із небагатьох видів із подібною соціальною організацією (Matthysen, 1993). Тож є всі підстави припустити, що ця особливість є реліктовою поведінкою, залишком колишньої осілості виду, оскільки дуже ймовірно, що всі перелітні популяції трав'янки європейської чорноголової в Європі походять від осілих популяцій. Справді, саме у осілих птахів соціальна організація у позагніздовий період найчастіше проявляється у територіальності пар (Matthysen, 1993). Цей висновок підтверджують дані із Західної Європи, на території якої осілі і перелітні популяції трав'янки європейської чорноголової співіснують та проявляють схожу поведінку (Phillips, Greig-Smith, 1980).

Наші дані свідчать, що незважаючи на те, що трав'янки європейські чорноголові, які є перелітними, зокрема з українських популяцій, стикаються з тими самими проблемами, що й перелітні трав'янки лучні, а саме з необхідністю займання найпридатніших ділянок для розмноження кожної весни, але вони все ще не розвинули такий самий ступінь протандрії, який є характерним для останнього з двох згаданих видів. Загалом, відмінності у строках прильоту самців і самок до місць гніздування є фундаментальною розбіжністю між у цілому дуже схожими за біологією трав'янками лучною і європейською чорноголовою (Banik, 2001, 2019a). Для перелітних популяцій останнього виду характерним є набір ознак, які, найімовірніше, пов'язані із їхнім недавнім походженням від осілих популяцій, тоді як перший демонструє добре розвинені та еволюційно укорінені риси пристосування до винятково міграційного способу життя.

#### 4.1.2 Кількість циклів розмноження

Однією з найважливіших відмінностей між трав'янками європейською чорноголовою і лучною, що впливає майже на всі аспекти їхньої поведінки у гніздовому сезоні, є поліциклічність (наявність кількох нормальних циклів розмноження у сезоні) першого виду і моноциклічність (тільки один нормальний цикл розмноження) другого. Як зазначав В. Б. Зимін (1988), визначити, чи насправді той чи інший вид здатний до поліциклічного розмноження, буває важко. Це можливо лише за результатами індивідуального мічення дорослих птахів та їхнього потомства, оскільки черговий цикл розмноження тільки тоді можна вважати нормальним, якщо молоді птахи попереднього виводку успішно стали на крило (Зимин, 1988).

Нами на основі даних спостережень за міченими птахами доведено, що нормою для трав'янки лучної є тільки один цикл розмноження у сезоні. Другий, липневий пік розмноження є реалізацією повторного гніздування у випадку втрати першої кладки у частини пар в популяції (див. також Suter, 1988a; Cramp, 1988). Лише окремі пари трав'янок лучних реалізують другий цикл розмноження після успішного підйому на крило першого виводку (див. нижче). Для трав'янок європейських чорноголових, які успішно виростили молодих першого виводка, нормою є другий цикл розмноження, а деякі з тих, що підняли на крило другий виводок, здатні розпочати й нормальний третій цикл гніздування (див. нижче). Здебільшого у пар цього виду всі цикли розмноження, зокрема й повторні, відбуваються на постійній території. Відповідно, просторова структура популяції трав'янки європейської чорноголової є сталою упродовж усього періоду розмноження.

Результати картування гніздових пар трав'янки лучної під час першого і повторного циклів розмноження дають змогу прослідкувати, як упродовж сезону змінюється відносна чисельність виду (табл. 4.1.2.1, рис. 4.1.2.1, 4.1.2.2). Щільність гніздування трав'янки лучної під час першого циклу розмноження на стаціонарній ділянці у заплаві р. Муром у 1993–2004 рр. коливалась у межах 4,7–11,1 пар/10 га й, у середньому, становила  $7,25 \pm$

1,65 пар/10 га. Повторно гніздилося завжди значно менше птахів: для того ж самого часового відрізка (за винятком 2000 р.) – 2,0–5,3 пар/10 га, в середньому,  $3,05 \pm 1,08$  пар/10 га. В окремі сезони чисельність під час повторного циклу розмноження була у 1,8–4,2 рази (в середньому, у 2,6 рази) меншою, ніж упродовж першого.

На жаль, через те, що дорослих трав'янок лучних відловлювали і кільцювали під час вигодовування пташенят, не можливо було точно визначити, яка саме частка птахів із тих, що втратили кладки, переходили до повторного розмноження на територіях, де вони розпочинали перший цикл гніздування. Але можна напевно стверджувати, що деякі птахи під час повторного циклу гніздування лишають свої території й, можливо, переміщуються на значні відстані, змінюючи також і партнера по парі. Ймовірно, першу хвилю повторного розмноження становлять ті пари трав'янок лучних, які після руйнування гнізд не розпалися й не залишили гніздову територію, а другу – ті пари, що утворюються наново, вже наприкінці червня, коли виникає значна кількість придатних для гніздування ділянок. За результатами картування територій можна бачити, яка частка птахів, найімовірніше, залишилася для повторного розмноження на своїх гніздових ділянках, та яка частка їх поміняла (рис. 4.1.2.1, 4.1.2.2). Наведені вище дані зі щільності гніздування у першому та повторному циклах (табл. 4.1.2.1) недвозначно свідчать також про те, що значна частка трав'янок лучних після втрати гнізд взагалі не робить спроб розмноження.

Приклади перебігу явищ гніздового циклу трав'янок європейської чорноголової та лучної за результатами спостережень за міченими особинами наведено на рис. 4.1.2.3. За цими даними можна наочно бачити відмінності між двома видами у загальній тривалості перебування у районі гніздування (у трав'янок європейських чорноголових вона у півтора-два рази довша, ніж у лучних) і тривалості водіння виводків (у трав'янки європейської чорноголової – значно довше, див. розділ 4.3.3). Окрім того, помітне майже повне часове розділення двох видів під час першого циклу розмноження

Таблиця 4.1.2.1

Результати картування гніздових територій трав'янок лучних у заплаві р. Муром під час першого і повторного циклів розмноження у 1993–2004 рр.

Рік	Площа облікової ділянки, га	Кількість гніздових пар у першому циклі розмноження	Щільність гніздування у першому циклі розмноження, пар/10 га	Кількість гніздових пар у повторному циклі розмноження	Щільність гніздування у повторному циклі розмноження, пар/10 га
1993	30	18	6	6	2
1994	57	36	6,3	12	2,1
1995	57	44	7,7	18	3,2
1996	65	50	7,7	14	2,2
1997	65	54	8,3	13	2
1998	65	39	6	15	3,3
1999	70	41	5,9	16	2,3
2000	70	33	4,7	6	0,9*
2001	70	51	7,3	23	3,3
2002	70	55	7,9	31	4,4
2003	70	78	11,1	37	5,3
2004	70	57	8,1	24	3,4

\* У 2000 р. контроль стаціонарної ділянки під час повторного циклу розмноження був слабким, тому навряд чи результати для цієї частини року відображають дійсну картину.

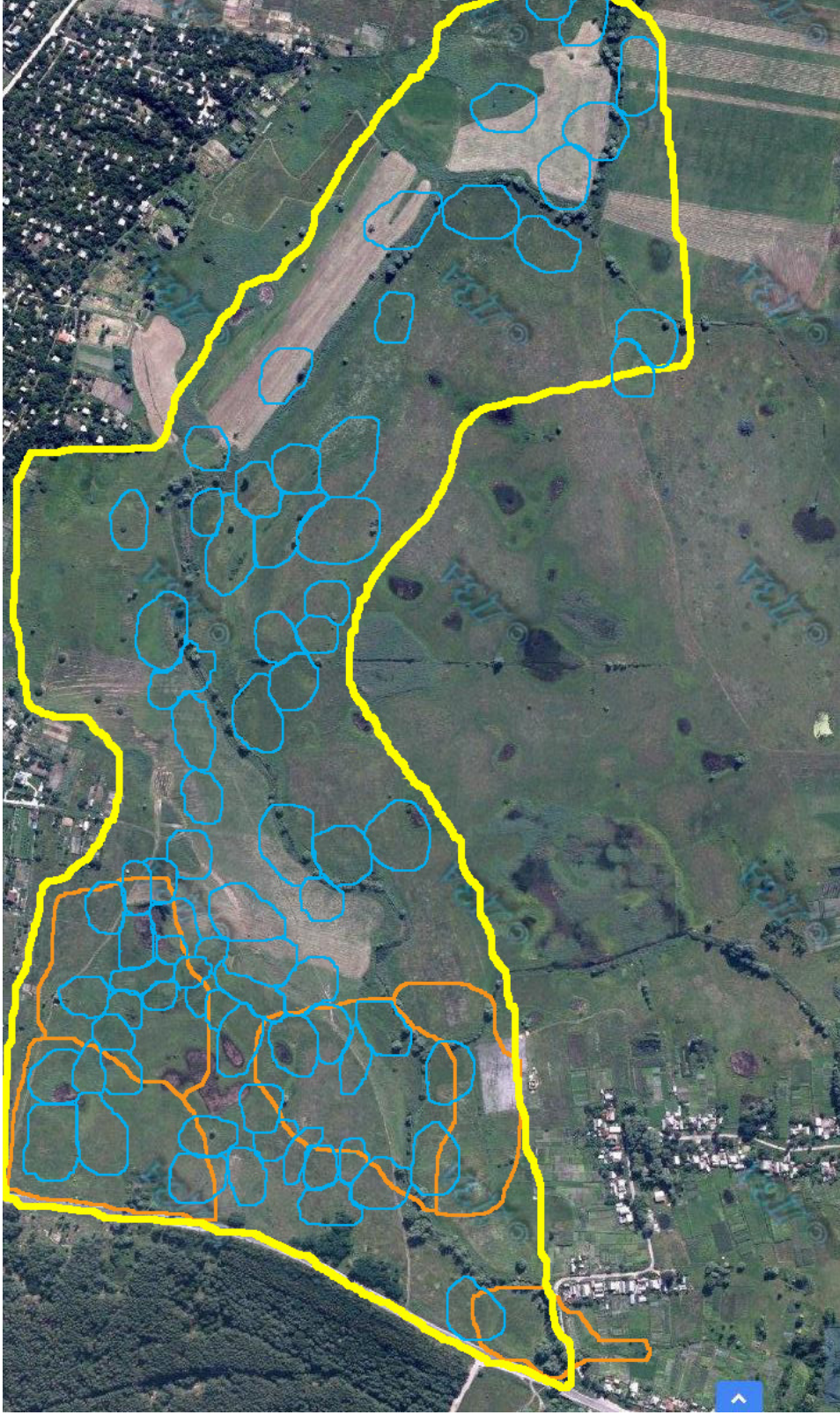


Рис. 4.1.2.1.1. Розподіл гніздових територій трав'янок лучної і європейської чорноголової під час першого циклу розмноження у 2003 р. на стаціонарній ділянці у заплаві р. Муром.

Позначки: жовтогарячі контури – території трав'янок європейських чорноголових, блакитні контури – території трав'янок лучних.

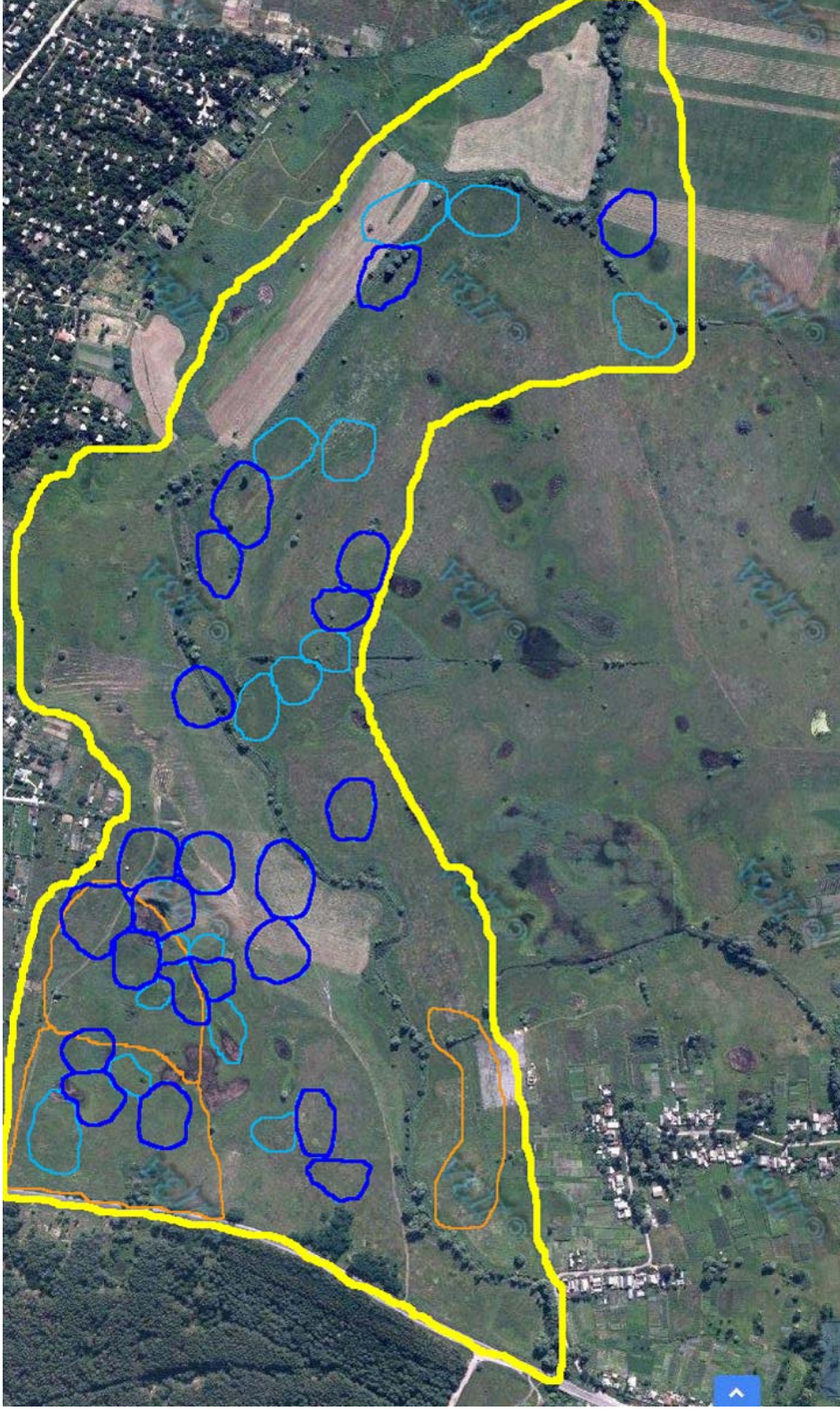


Рис. 4.1.2.2. Розподіл гніздових територій трав'янок лучної і європейської чорноголової під час повторного (у першій) і другого (у другій) циклів розмноження у 2003 р. на стаціонарній ділянці у заплаві р. Муром.

Позначки: жовтогарячі контури – території трав'янок європейських чорноголових, блакитні контури – території трав'янок лучних, які залишилися на власних територіях після загибелі гнізд перших кладок, сині контури – території трав'янок лучних, які зайняли нові території під час переходу до повторного розмноження. ∞



(детальніше див. розділ 4.1.3), а також часткове суміщення строків їхнього гніздування під час другого нормального циклу розмноження трав'янки європейської чорноголової і повторного циклу трав'янки лучної. На рис. 4.1.2.3 можна також бачити характер суміщення послідовних явищ гніздового циклу, що яскраво проявляється під час переходу від другого до третього нормального циклу у трав'янки європейської чорноголової.

У ході дослідження вдалося виявити і детально описати випадки біциклічного розмноження у трав'янки лучної (рис. 4.1.2.3; Баник, 2003б). Такі нечисленні епізоди біциклічного гніздування у типово моноциклічних видів запропоновано називати факультативною поліциклією (Зимин, 1988). У літературі відомо дуже мало доведених випадків біциклії у трав'янки лучної. Зокрема, у класичному дослідженні популяційної біології виду, що було виконане німецькими орнітологами Клаусом Шмідтом і Еберхардом Хантге, на дев'яносто сім перших кладок припало лише три справжні другі кладки (Schmidt, Hantge, 1954). В іншому дослідженні на п'ятдесят перших – лише дві других (Suter, 1988a). Окрім цих випадків відомо ще тільки вісім доведених реєстрацій саме других кладок у трав'янки лучної (Bastian, Bastian, 1996; Frankevoort, Hubatsch, 1966; Gray, 1973; Suter, 1988a). У двох дослідженнях біології трав'янки лучної, які здійснено на території колишнього СРСР із використанням індивідуального кольорового мічення, випадків другого циклу розмноження не зареєстровано взагалі (Ильинский, 1991; Савинич, 1987).

Іноді біциклія у трав'янки лучної відбувається зі зміною партнера по парі. Останнє явище є звичайним для цього виду, бо в разі повторного гніздування один із партнерів змінюється щонайменше у 37 % випадків (Schmidt, Hantge, 1954). Із трьох випадків біциклії, які описані у праці К. Шмідта та Е. Хантге, два супроводжувалися зміною партнера й не розглядалися цими дослідниками як випадки справжніх других кладок. При цьому самки на стадії вигодовування гніздових пташенят або водіння

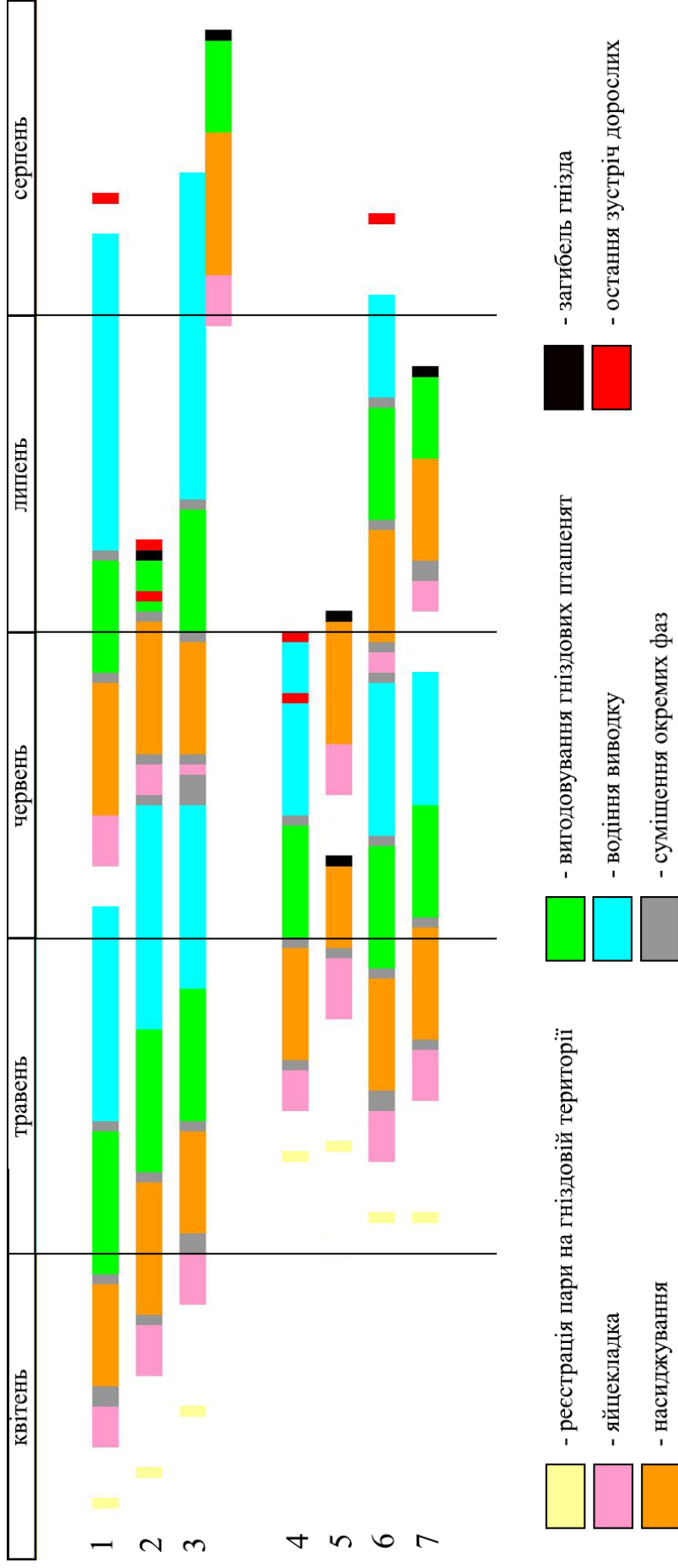


Рис. 4.1.2.3. Перелік явищ гніздового циклу трав'янок європейської чорнолової та лучної на стаціонарній ділянці у заплаві р. Муром в Харківській області за результатами спостережень мічених особин.

Пояснення до Рис. 4.1.2.3. Нижче шкали часу подано діаграми явищ гніздового циклу трав'янки європейської чорнолової: 1 – пара, що успішно реалізувала два нормальні цикли гніздування у 2001 р.; 2 – пара, що успішно гніздилася у першому та невдало – у другому циклі у 2001 р.; 3 – пара, що успішно гніздилася у двох перших циклах і невдало – у третьому у 2003 р. (події третього циклу подано окремим рядком для наочності); нижче відображені дані для трав'янки лучної: 4 – пара із успішною реалізацією першого циклу у 2003 р.; 5 – пара із невдалими спробами реалізації першого і повторного циклів у 2007 р.; 6 – пара із вдалою реалізацією двох нормальних циклів у 2002 р.; 7 – пара із вдалою реалізацією першого та невдалою спробою другого нормального циклу у 2002 р.

виводка лишали свою територію і партнера, й утворювали нову пару, а їхнє друге гніздування також було успішним. У всіх випадках, що зареєстровані на стаціонарній ділянці у заплаві р. Муром, зміни території не відбувалося. Дещо схожу ситуацію описано у роботі А. Лабхардта (цит. за Suter, 1988a): у самки виявили другу кладку після того, як вона сама вигодувала пташенят першої кладки й утворила нову пару. Проте, відомо щонайменше три реєстрації біциклії у трав'янок лучних, у яких обидва партнери лишалися разом (Suter, 1988a). Саме такий випадок був охарактеризований К. Шмідтом та Е. Хантге як приклад справжньої біциклії (Schmidt, Hantge, 1954).

Важливо зазначити, що в усіх чотирьох випадках біциклії, котрі зареєстрували у трав'янок лучних на стаціонарній ділянці у заплаві р. Муром, птахи не змінювали територію в процесі переходу від першого до другого циклу (табл. А.1 Додатку А), так само, як це відомо у нормі для трав'янки європейської чорноголової (Suter, 1988б; наші дані).

Часові аспекти випадків біциклії у трав'янки лучної, за нашими даними, зокрема суміщення першого і другого циклів, коротко викладено у табл. А.1, детальніша інформація частково опублікована (Банник, 2003б). Проміжок часу між датами появи першого яйця у першій та другій кладках у біциклічних пар становив у трьох випадках 42, 47 та 48 днів. Для порівняння, у трьох випадках, для яких відомі дати появи першого яйця у перших і других кладках трав'янки європейської чорноголової на стаціонарній ділянці у заплаві р. Муром, цей часовий проміжок дорівнював 47, 57 та 56 дням. За даними, зібраними у Німеччині, проміжок часу між послідовними циклами у трав'янки європейської чорноголової залежав від строків розмноження й дорівнював 42,5, 45,2 та 48,3 дням для кладок, котрі було розпочато у травні, червні та липні ( $n_1 = 73$ ,  $n_2 = 105$ ,  $n_3 = 37$ , відповідно; Suter, 1988б), проте неясно, чи стосувалося це закільцьованих птахів, розмноження яких дійсно відстежували упродовж усіх трьох циклів. Дещо менші значення часового проміжку між послідовними циклами розмноження у трав'янки лучної порівняно із європейською чорноголовою, за нашими даними, добре

узгоджуються із розтягнутішими строками перебування пташенят у гніздах та водіння виводків у останнього виду (див. нижче).

Матеріали по трьох добре документованих випадках біциклії трав'янки лучної на стаціонарній ділянці у заплаві р. Муром дають також можливість оцінити рівень суміщення окремих фаз послідовних циклів розмноження. Прийнято вважати, що у факультативно поліциклічних видів у випадку справжньої біциклії суміщення фаз двох циклів зазвичай або взагалі не відбувається, або буває незначним, тоді як у облігатних суміщення фаз сусідніх циклів є нормою (Зимин, 1988).

У одному випадку біциклії у трав'янок лучних у 2001 р. (якщо вважати, що пара птахів не розпалася у проміжку між кладками), період гніздобудування другого циклу суміщався із часом водіння першого виводка обома дорослими птахами. Період яйцекладки також суміщався із водінням виводка, як це відмічали й К. Шмідт та Е. Хантге (Schmidt, Hantge, 1954). Початок насиджування другої кладки міг збігтися із часом розпадання виводка (22–23 червня). Такий тип суміщення є характернішим для поліциклічної трав'янки європейської чорноголової (рис. 4.1.2.3), і, ймовірно, це вказує на можливу зміну партнера (самки) між циклами (Банік, 2003б).

Деякі інші дані щодо суміщення окремих фаз двох послідовних циклів розмноження отримано у 2002 р. для двох пар трав'янок лучних, у яких були помічені самки та, найімовірніше, зміни партнера під час переходу до другого циклу не відбувалося. У цих пар суміщення окремих фаз послідовних циклів розмноження взагалі або не було, або воно було незначним. Зокрема, строки розпадання виводка першої кладки та появи першого яйця у другій кладці приблизно збіглися в однієї пари, а у другій розрив між цими подіями становив 5–6 днів. Така сама ситуація із майже повним часовим розділенням першого і другого циклів розмноження була характерною для пари закульцьованих трав'янок у 2003 р. (табл. А.1). Для порівняння можна зазначити, що тривалість періоду від руйнування гнізда першої кладки до початку яйцекладки у повторному циклі розмноження у

трав'янки лучної зазвичай становить 4–6 днів (Ильинский, 1991; Suter, 1988a). Таким чином, найімовірніше, у випадках справжньої біциклії у трав'янки лучної суміщення окремих фаз послідовних циклів розмноження майже не відбувається й птахи переходять до другого циклу розмноження після розпаду виводка першої кладки. На відміну від цього, у облігатно поліциклічної трав'янки європейської чорноголової гніздобудування та яйцекладка другого циклу суміщаються із водінням виводку першої кладки (Johnson, 1971b; Frankevoort, Hubatsch, 1966; наші дані).

Важливо зазначити, що другий нормальний цикл розмноження реалізують ті трав'янки лучні, строки гніздування яких є або виразно ранніми, або близькими до середніх (табл. А.1). Це означає, що таку стратегію найчастіше використовують не особини на другому році життя, а старіші за віком птахи, які вже мають досвід гніздування (див. розділ 4.1.1), і це підтверджують дані з розмноження самця № 46 у 2003 р., якому тоді виповнилося щонайменше два роки (табл. А.1). Отримані дані добре узгоджуються із висновками В. Б. Зиміна, який на прикладі вільшанки (*Erithacus rubecula*) продемонстрував, що біциклічне гніздування вірогідно частіше реалізують пари, котрі створюють старіші за віком партнери, на відміну від мішаних за віком пар та пар, які утворені з особин, що вперше приступили до розмноження на другому році життя (Зимин, 2009).

Важливою видається оцінка ефективності розмноження біциклічних пар трав'янок лучних у порівнянні із тими парами, що реалізують тільки один нормальний цикл гніздування. У трьох добре документованих випадках величина кладки у першому і другому циклах розмноження становила 6 та 4, 7 та 4, й 6 та 5 яєць. Для порівняння, в одному випадку біциклії, з виявлених іншими дослідниками, для якого достеменно з'ясували величину кладок, у обох було по 4 яйця (Suter, 1988a). У випадку, що детально описаний К. Шмідтом та Е. Хантге (Schmidt, Hantge, 1954), перша кладка містила 7 яєць. Друге гніздо не виявили, але виводок складався з трьох пташенят.

У двох з трьох добре документованих випадків біциклії трав'янки лучної на стаціонарній ділянці у заплаві р. Муром обидва цикли розмноження були успішними (100 %), й загальна кількість пташенят, що вилетіли, становила 10 та 11 особин у 2001 та 2002 рр., відповідно. У третьому випадку (2002 р.) гніздові пташенята другої кладки загинули, а сумарна успішність двох циклів розмноження становила 54,6 %. Таким чином, у середньому, на одну біциклічну пару припало 9 пташенят, що успішно залишили гніздо (табл. А.1). Наведе число є порівнюваним із показниками, відомими для поліциклічної трав'янки європейської чорноголової: 8,1 зльотка у Нідерландах і 5,7 зльотка у Німеччині (Suter, 1988б). Водночас середнє число зльотків на одну моноциклічну пару трав'янок лучних становило, за нашими даними, 2,7 зльотка у 1993 і 2002 рр. ( $n = 27$ ), а у Німеччині – 3,3 зльотка ( $n = 114$ ; Schmidt, Hantge, 1954). Таким чином, ефективність розмноження біциклічних пар трав'янки лучної є приблизно у три рази більшою, ніж у моноциклічних пар.

У 2002 р. чотирнадцять моноциклічних пар трав'янок лучних виростили 69,6 % усіх молодих птахів, що успішно вилетіли у контрольованій частині популяції, а усього дві біциклічні пари – 30,4 % (!). Таким чином, навіть невелика кількість пар, які реалізують стратегію біциклії, може суттєво збільшити успішність розмноження популяції.

За даними 2002 р. можна також оцінити, як строки розмноження біциклічних пар відповідали строкам розмноження тих трав'янок лучних, які розпочали повторне гніздування після загибелі перших кладок. Середня дата виходу пташенят з яєць у повторних кладках у 2002 р. – 12.07 ( $n = 6$ ; для тих випадків, коли цю дату можна було точно визначити). Найраніша точно відома дата виходу з яєць – 28.06, найпізніша – 15.07 (насправді варіювання значень було, ймовірно, дещо більшим). У двох гніздах других кладок пташенята вийшли з яєць 11 і 18.07. Пізня дата виходу з яєць пташенят останньої кладки (пташенята загинули) могла суттєво знизити їхні шанси на

виживання, оскільки у цей час ймовірність знищення гнізд хижаками зростає через суттєве зменшення щільності гніздування птахів.

Випадки біциклії у типово моноциклічної трав'янки лучної слід розглядати як прояв мінливості життєвих циклів, що залежить не від зовнішніх факторів, а найімовірніше від віку птахів й сили їхнього зв'язку із гніздовою територією, й не є наслідком прямого впливу особливо сприятливих умов гніздування, як вважали В. Франкевоорт та Х. Хубач (Frankevoort, Hubatsch, 1966). Наявність у популяції особин, які використовують стратегію розмноження, що є відмінною від панівної, може мати певне еволюційне значення.

Окремо слід розглянути проблему третього нормального циклу розмноження у трав'янок європейських чорноголових на стаціонарній ділянці у заплаві р. Муром. Відомо, що у Західній Європі більшість трав'янок європейських чорноголових у нормі реалізують три цикли розмноження за один сезон, а частина пар – навіть чотири цикли (Cramp, 1988; Johnson, 19716; Suter, 19886). Для перелітних трав'янок європейських чорноголових на сході України нормою є два цикли (рис. 4.1.2.3). Проте нами зібрані дані про випадки дуже пізнього розмноження деяких пар, порівняно із середніми строками початку яйцекладки у других кладках (див. табл. 4.1.3.1, розділ 4.1.3). У цих випадках, у середньому, яйцекладка починалася  $16 \pm 3,9$  липня (30 червня – 31 липня, медіана – 18 липня, 1997–2005 рр.,  $n = 7$ ). Частина їх, безсумнівно, є реалізацією повторного другого циклу розмноження після загибелі гнізд нормальних других кладок. Зокрема, у двох випадках, для яких достеменно відомо про загибель другої кладки, між датами початку яйцекладки у першій та повторно другій кладках минуло 76 та 64 дні (20.04 та 5.07.2002 р. і 27.04 та 30.06.2003 р., відповідно). У першій та повторно другій кладках було 7 і 4, 6 і 3 яйця у 2002 та 2003 рр., відповідно. Проте не всі пізні кладки трав'янки європейської чорноголової є повторно другими: у нашому дослідженні отримано також неспростовні докази реалізації у деяких пар нормального третього циклу розмноження.

На жаль, для жодної із пар, котрі, безсумнівно, реалізовували третій нормальний цикл розмноження, немає повної ідентифікації обох дорослих птахів та усіх їхніх пташенят у всіх трьох спробах гніздування, проте за непрямыми даними можна стверджувати про наявність нормальної третьої кладки. Дані щодо подібних випадків зведено у табл. А.2 Додатку А. Звертає на себе увагу, що у двох із трьох документованих випадків дорослі птахи довго трималися на гніздовій території (до початку третьої декади жовтня; табл. А.2), а також грали роль своєрідних організаторів післягніздового життя трав'янок обох видів – на їхніх гніздових територіях формувалися скупчення молодих і дорослих птахів цих видів (див. розділ 4.3.5).

Знахідки 14.08.2005 р. та 20.08.2003 р. гнізд третіх кладок трав'янки європейської чорноголової із пташенятами у віці восьми та двох діб є унікально пізніми випадками розмноження для горобиних птахів на теренах Північно-Східної України. Пізні строки яйцекладки у третьому циклі різко знижують шанси його успішності: у серпні розмноження лучних птахів повністю завершується, й більшість їх взагалі залишає місця гніздування. Відповідно, будь-яке гніздо у цей період привертає велику увагу хижаків. Майже всі пізні спроби гніздування трав'янки європейської чорноголової у Харківській області є невдалими через руйнування гнізд хижаками. Зокрема, така доля спіткала й гнізда, про які йшлося вище.

Таким чином, деякі пари трав'янок європейських чорноголових в умовах Північно-Східної України здатні відтворювати той тип життєвого циклу, який притаманний цьому виду в Західній Європі, тобто розмножуватися тричі на сезон і надовго затримуватися на власній території вже після дисперсії молодих другого та третього виводків.

На наш погляд, на території Північно-Східної України моноциклія трав'янки лучної є закономірним наслідком стратегії дальньої міграції цього виду, а перелітні популяції трав'янки європейської чорноголової реалізують стратегію поліциклії, що притаманна осілим і частково перелітним популяціям цього виду на території Західної Європи.



### 4.1.3 Асинхронність основних фаз життєвого циклу

Асинхронність розмноження вже достатньо давно розглядають як важливий механізм репродуктивної (сезонної) ізоляції для симпатричних видів, а також як один із механізмів, що полегшують існування близьких видів у складі одних і тих самих угруповань (Ficken, Ficken, 1968).

Із даних, наведених у розділі 4.1.1, зрозуміло, що важливою особливістю симпатричного існування популяцій двох видів трав'янок у Харківській області є суттєва асинхронність основних фаз їхніх життєвих циклів, причиною якої є часовий розрив між строками прильоту та зайняття гніздових територій. Зокрема, проміжок часу між середніми строками прильоту трав'янок європейської чорноголової і лучної (27 березня – 21 квітня) становить 25 днів. В окремі роки відмінності між строками прильоту цих двох видів коливались у межах 11–44 днів і, в середньому, дорівнювали  $25,6 \pm 2,2$  дня (для 20 років; 1993–2016 рр.). Майже такий самий часовий розрив зберігається і між строками зайняття гніздових територій 90 % самців у популяції. За даними багаторічних спостережень у заплаві р. Муром, цей проміжок становив 27 днів (див. рис. 4.1.1.1).

Розділення у часі явищ гніздового періоду трав'янок європейської чорноголової і лучної можна добре охарактеризувати за даними про початок яйцекладки у популяціях цих видів. Зауважимо, що доцільно порівняти строки появи першого яйця у перших кладках трав'янок європейської чорноголової і лучної, а також у других кладках трав'янки європейської чорноголової і повторних кладках трав'янки лучної.

У заплаві р. Муром розрив між середніми датами появи першого яйця у перших кладках трав'янок європейських чорноголових і лучних становить 28 днів (27,6 днів), між медіанними датами – 29 днів (табл. 4.1.3.1). Відмінності між середніми датами появи першого яйця у перших кладках двох видів є значущими (t-тест;  $t = -16,80$ ;  $p < 0,01$ ). Рівень перекривання дат появи першого яйця у перших кладках обох видів є дуже низьким, а

проміжок часу між моментами, коли 90 % птахів у популяціях вже ініціювали кладки, становить 35 днів (рис. 4.1.3.1).

Таблиця 4.1.3.1

**Строки появи першого яйця у кладках трав'янок європейської чорноголової і лучної у заплаві р. Муром за даними 1993–2008 рр.**

<b>Вид, цикл розмноження</b>	<b>Кількість кладок</b>	<b>Межі варіації</b>	<b>Середня дата появи першого яйця</b>	<b>Медіанна дата появи першого яйця</b>
Трав'янка європейська чорноголова, перші кладки	27	2 квітня – 13 травня	19,6 ± 1,7 квітня	18 квітня
Трав'янка лучна, перші кладки	69	4 травня – 31 травня	17,2 ± 0,8 травня	17 травня
Трав'янка європейська чорноголова, другі кладки	9	30 травня – 25 червня	11,3 ± 3,2 червня	8 червня
Трав'янка лучна, повторні кладки	44	4 червня – 7 липня	20,3 ± 1,2 червня	21 червня

Майже такі самі суттєві відмінності є й між найранішими датами появи першого яйця у перших кладках трав'янок європейської чорноголової і лучної. Середня найраніша дата початку першої кладки трав'янки європейської чорноголової у заплаві р. Муром – 13,6 ± 2,4 квітня (2–26 квітня; медіана – 13,5 квітня; 1996–2007 рр.; n = 8). Середня найраніша дата появи першого яйця у перших кладках трав'янки лучної – 9,2 ± 1,4 травня (4–18 травня; медіана – 8 травня; 1995–2007 рр.; n = 11). Часовий розрив між цими датами становить 25 днів.

Аналіз розподілу дат початку перших кладок трав'янок європейської чорноголової і лучної по окремих роках, для яких по обох видах зібрано більші обсяги даних, свідчить про те, що, ймовірно, найчастіше дати появи першого яйця у цих видів взагалі не перекриваються (Рис. Б.1, Додаток Б). Відмінності між середніми датами появи першого яйця для п'яти років (2001–2004 рр., 2007 р.) виявилися значущими (тест Манна-Уїтні із урахуванням поправки Холма-Бонферроні;  $p < 0,05$ ).

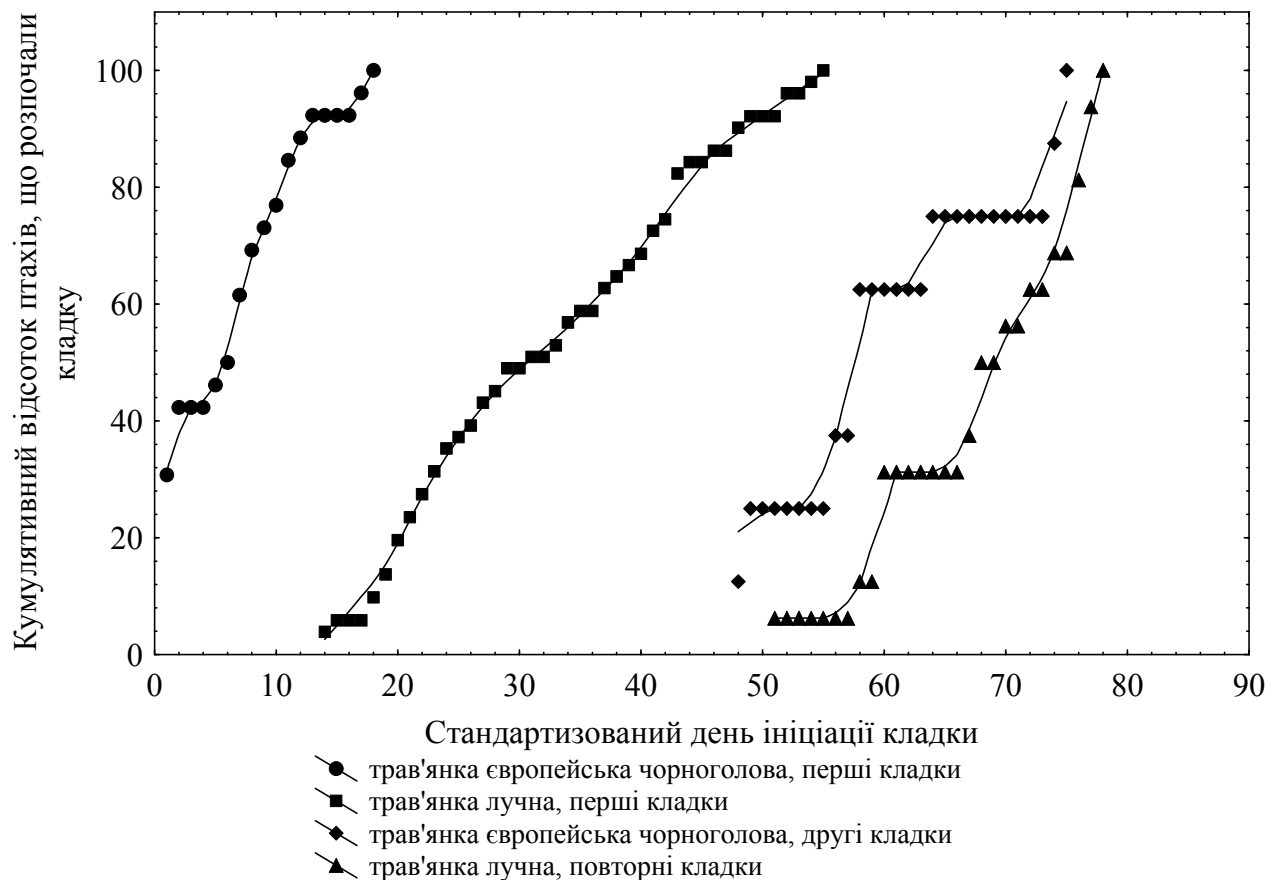


Рис. 4.1.3.1. Строки появи першого яйця у перших і других кладках трав'янки європейської чорноголової, перших і повторних кладках трав'янки лучної у заплаві р. Муром у 1993–2008 рр.<sup>2</sup>

Таким чином, строки початку гніздування у трав'янок європейської чорноголової і лучної майже не перекриваються, а часовий розрив між

<sup>2</sup> Дані стандартизовано шляхом надання значення 1 даті появи першого яйця у найранішій кладці трав'янки європейської чорноголової у певному році.

появою першого яйця у перших кладках цих двох видів, вочевидь, є похідним розриву у строках прильоту птахів до місць гніздування.

Розрив між середніми датами появи першого яйця у других кладках трав'янки європейської чорноголової та у повторних кладках трав'янки лучної є значно меншим, порівняно із розривом у строках появи перших кладок (табл. 4.1.3.1). Проміжок часу між середніми датами ініціації других кладок трав'янки європейської чорноголової і повторними кладками трав'янки лучної становить 9 днів, між медіанними датами – 13 днів (табл. 4.1.3.1). Відмінності між видами у строках другого та повторного циклів розмноження є значущими (t-тест;  $t = -3,04$ ;  $p < 0,01$ ).

Таким чином, явища першого циклу розмноження трав'янок європейської чорноголової і лучної у місцях симпатричного існування виявляються майже повністю розділеними, що схоже з фенологічним розділенням у двох дрібних видів очеретянок роду *Acrocephalus* в Іспанії (Ceresa et al., 2016). Явища ж другого циклу гніздування трав'янки європейської чорноголової і повторного циклу гніздування трав'янки лучної частково перекриваються, проте це відбувається на тлі значно нижчого рівня чисельності гніздових птахів, оскільки до повторного розмноження стає лише частина пар у популяції трав'янок лучних (ті, що втратили гнізда під час яйцекладки і насиджування). Водночас дещо зменшується і чисельність трав'янок європейських чорноголових: частина тих, які втратили перші кладки, також лишають свої гніздові території. У результаті в цей час часткове часове перекривання циклів розмноження трав'янок європейської чорноголової і лучної пом'якшується зменшенням просторового перекривання гніздових територій цих видів (див. розділ 4.2.1).

## **4.2 Територіальна поведінка**

### **4.2.1 Гніздові території**

Відомо, що у деяких близькоспоріднених видів птахів (або видів з однієї гільдії) існує справжня міжвидова територіальність, тобто такі види в умовах симпатрії займають гніздові території, які взагалі не перекриваються,

а особин близького виду власники території активно виганяють за її межі (Dhondt, 2012). Міжвидова територіальність є характерною для кількох видів горобиних птахів Палеарктики, наприклад для вівчарика весняного (*Phylloscopus trochilus*) та вівчарика-ковалика (*Ph. collybita*) у Центральній Норвегії (Saether, 1983), кропив'янок чорноголової (*Sylvia atricapilla*) і садової (*S. borin*) у Великій Британії (Garcia, 1983) та очеретянок лучної (*Acrocephalus schoenobaenus*) і ставкової (*A. scirpaceus*) там само (Catchpole, 1972). В усіх цих випадках міжвидова територіальність опосередкована різницею у строках прильоту згаданих видів до місць розмноження. У випадках із вівчариками та кропив'янками ранній приліт і зайняття гніздових територій вівчариком-коваликом та кропив'янкою чорноголовою ефективно стримує заволодіння тими самими ділянками, відповідно, вівчариком весняним та кропив'янкою садовою, які прилітають пізніше. У випадку із очеретянками, ставкові, що прилітають пізніше за лучних, бувають спроможними порушити вже усталений до цього моменту розподіл територій між самцями очеретянки лучної, витіснити останніх з частин їхніх гніздових ділянок і зайняти власні, значно менші за розмірами.

Як було показано вище (розділ 4.1.1), трав'янки європейські чорноголові з'являються на місцях гніздування у Північно-Східній Україні набагато раніше, ніж лучні. Тож для цієї пари видів, як і для зазначених вище пар видів вівчариків та очеретянок, також є характерним чималий розрив у строках зайняття гніздових територій. Проте, попри окремі випадки агресивних взаємодій між двома видами трав'янок (європейська чорноголова завжди домінує над лучною), які трапляються у період після прильоту трав'янок лучних, перерозподілу територій не відбувається і трав'янки лучні займають частини гніздових ділянок трав'янок європейських чорноголових. У результаті, великі території трав'янок європейських чорноголових майже завжди містять у собі кілька територій трав'янок лучних повністю або частково (див. рис. 4.1.2.1, 4.1.2.2). Випадки повного перекривання гніздових територій обох видів трав'янок описано в літературі (Theiß, 1993).

Міжвидова територіальність у двох видів трав'янок на стаціонарній ділянці у заплаві р. Муром була цілком відсутня упродовж усього періоду досліджень.

У ході дослідження були вперше отримано дані щодо розмірів гніздових територій трав'янок лучної та європейської чорноголової в умовах симпатрії (Банік, 2003а,в). Середній розмір території трав'янки європейської чорноголової становив  $3,23 \pm 0,7$  га (0,73–6,90 га;  $n = 11$ ; рис. 4.2.1.1). Середній розмір території трав'янки лучної для пар у першому циклі розмноження дорівнював  $0,83 \pm 0,1$  га (0,24–2,57 га;  $n = 19$ ), для пар, що стали до повторного розмноження після втрати перших кладок, –  $0,60 \pm 0,1$  га (0,21–1,29 га;  $n = 17$ ). Узагальнений середній розмір гніздової території трав'янки лучної становив  $0,72 \pm 0,1$  га (0,21–2,57 га;  $n = 36$ ; Рис. 4.2.1.1).

Дані про розміри гніздових територій можуть бути порівняні із такими, що відомі за результатами закордонних досліджень, в яких, проте, як правило, вивчали тільки один з двох видів. Зокрема, величина гніздових територій трав'янок європейських чорноголових з частково осілої популяції на Норманських островах у Великій Британії коливалася в межах 0,7–7,0 га, (середня – 2,71 га;  $n = 14$ ; Johnson, 1971a). Схожі дані щодо величини гніздових ділянок отримано й в умовах вересових заростей у Сассексі (Велика Британія) Пітером Грейг-Смітом – 0,8–4,0 га ( $n = 45$ ; Cramp, 1988). Значно меншими виявилися території трав'янки європейської чорноголової на схилах зі скельними виходами у Корнуоллі на південному заході Британії: 0,3–1,0 га, у середньому, 0,79 га ( $n = 15$ ; Parrinder, Parrinder, 1945). У Нідерландах на перелогах розміри територій цього виду коливалися у межах 1,0–4,8 га (Frankevoort, Hubatsch, 1966).

Даних щодо величин гніздових територій трав'янок лучних у літературі менше, вони стосуються також західноєвропейських популяцій виду. Розміри території трав'янки лучної не перевищують 1 га у Айрширі (Шотландія), становлять, у середньому, приблизно 0,75 га у Німеччині та 0,43 га у Нідерландах (Cramp, 1988). У монографії Аніти та Ганса-Валентина Бастіан, яку присвячено трав'янці лучній (Bastian, Bastian, 1996), наведено інші дані

щодо середнього розміру гніздової території: 1,5–1,8 га. Проте автори книги вказують на залежність площі території від характеру біотопу й зазначають, що невеликі гніздові ділянки (менше 1 га) є характерними для тих пар, що гніздяться на луках, а більші за площею – для птахів, які заселяють субоптимальні біотопи.

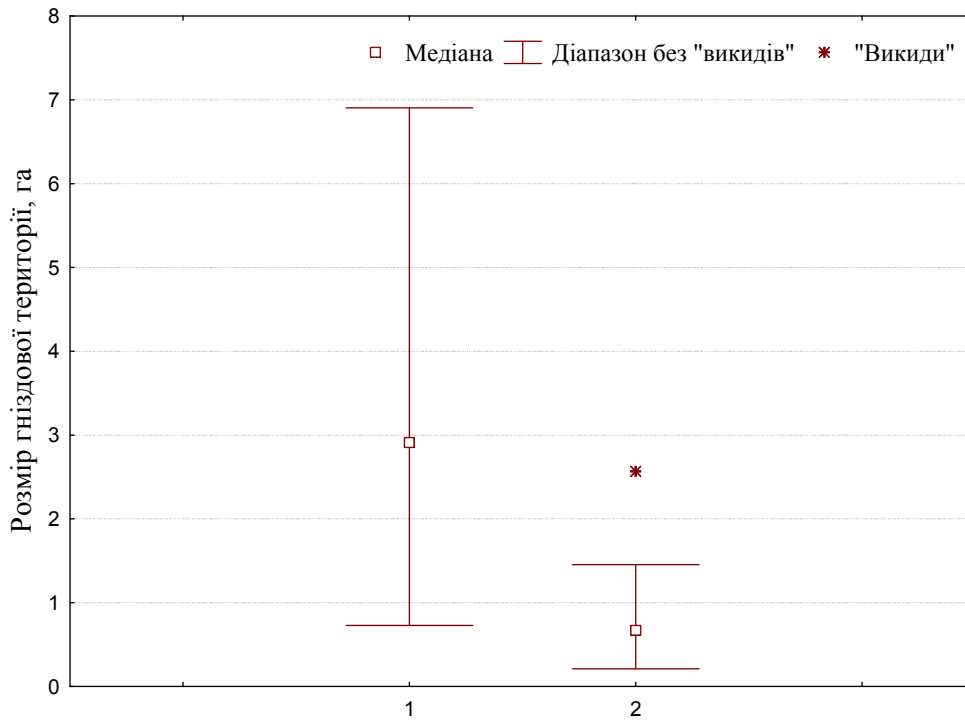


Рис. 4.2.1.1. Розміри гніздових територій трав'янок європейської чорноголової та лучної в умовах симпатрії на стаціонарній ділянці у заплаві р. Муром у Харківській області у 1992–1993 і 2001–2002 рр. (на вісі x: 1 – трав'янка європейська чорноголова, 2 – трав'янка лучна).

Результати оцінки розміру гніздових територій трав'янок лучних та європейських чорноголових свідчать, що між дослідженими видами існують суттєві відмінності за цією ознакою (рис. 4.2.1.1). Території трав'янок європейських чорноголових є значущо більшими, ніж території трав'янок лучних (тест Манна-Уїтні;  $U = 31$ ;  $p < 0,01$ ).

На наш погляд, пояснити настільки суттєві відмінності у розмірах гніздових територій цих видів можна, враховуючи ймовірне нещодавнє походження перелітних популяцій трав'янки європейської чорноголової в Україні від осілих популяцій із західних чи південних частин ареалу (Баник,

2003а,в). Для осілих птахів важливо мати достатньо великі території, які вони використовують цілорічно і котрі здатні забезпечити їх кормовими ресурсами у зимовий час. Дійсно, Е. Джонсон, який вивчав частково осілу популяцію трав'янки європейської чорноголової на Норманських островах, зазначав, що площа територій буває максимальною саме восени та взимку (Johnson, 1971a). Тож можна припустити, що у птахів перелітних популяціях трав'янки європейської чорноголової підвищені потреби щодо величини території є рудиментом колишньої осілості.

Нами також було оцінено відмінності між площами гніздових територій пар трав'янок лучних у першому циклі розмноження і територій пар, які втратили перші кладки і розпочали повторний цикл гніздування. Середня величина територій у птахів, що гніздилися повторно, була меншою, проте ці відмінності виявилися незначущими (рис. 4.2.1.2; тест Манна-Уїтні;  $U = 113$ ;  $p = 0,124$ ). Таким чином, зміни у просторовій структурі популяції трав'янок лучних під час переходу до «хвилі» повторного розмноження за умови суттєвого зменшення щільності населення виду майже не позначалися на величині гніздових територій.

Для просторової структури популяції трав'янки лучної характерним є агрегований розподіл гніздових територій і утворення їхніх скупчень у прийнятних місцях (Банік, 2001а, 2003а,в). Ймовірно, такі скупчення формуються довкола територій старіших самців, у віці понад один рік, які прилітають весною першими, про що свідчать і прямі спостереження на стаціонарній ділянці (у 2003 р. ♂7 у віці щонайменше трьох років був засновником кластеру із семи територій у центральній частині стаціонарної ділянки; рис. 4.1.2.1). Самці-засновники кластерів гніздових територій до формування просторової структури поселень здатні освоювати достатньо великі ділянки площею понад 1 га. Згодом, у міру того, як інші самці займають сусідні території, початкова площа гніздових ділянок самців-засновників суттєво зменшується.



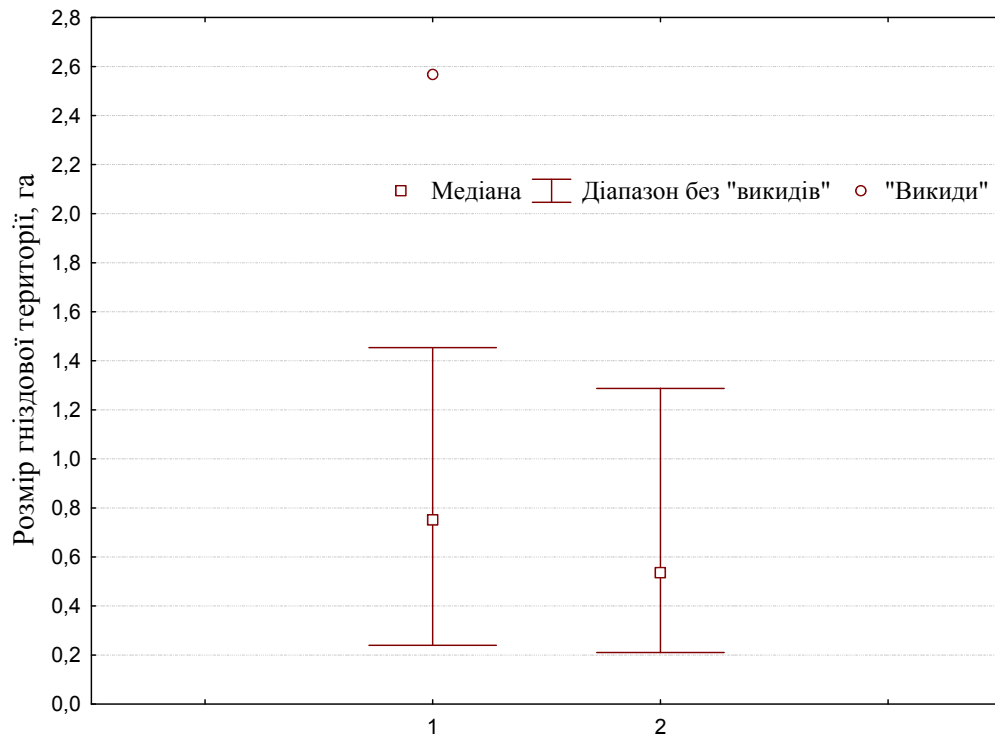


Рис. 4.2.1.2. Розміри гніздових територій трав'янки лучної у першому нормальному та у повторному циклах розмноження на стаціонарній ділянці у заплаві р. Муром у Харківській області у 1992–1993 і 2001–2002 рр. (на осі x: 1 – території у першому циклі розмноження, 2 – території у повторному циклі розмноження).

Під час повторного розмноження просторова структура популяції трав'янок лучних істотно змінюється (рис. 4.1.2.1, 4.1.2.2). Скупчення гніздових територій вже не бувають щільними. Чисельність птахів, що стають до повторного розмноження, є меншою, ніж під час першої «хвилі» гніздування навесні, і розподіл територій повністю змінюється, порівняно із початком сезону розмноження. Такі самі процеси зміни територій під час переходу до повторного гніздування виявлено і в класичному дослідженні біології трав'янки лучної у Німеччині (Schmidt, Hantge, 1954).

Просторова структура популяції трав'янки європейської чорноголової вирізняється особливими рисами. Для цього виду також бувають притаманні скупчення гніздових територій (Рис. 4.1.2.1), проте вони лише зрідка поєднують більше, ніж три ділянки, що межують одна з одною. Відстань між такими об'єднаннями гніздових територій становить 0,5–1 км, і птахи у

сусідніх скупченнях не контактують упродовж усього періоду розмноження. Частина пар гніздиться суто відокремлено. Розподіл та розміри гніздових територій не змінюються в процесі переходу від першого нормального циклу розмноження до другого чи третього, але можливі зміни територій ще перед початком гніздування, як це відомо для осілих британських популяцій (Johnson, 1961; детальніше див. Баник, 2000).

#### **4.2.2 Використання присад як основних структурних елементів гніздових територій**

Усе життя трав'янок лучної та європейської чорноголової залежить від наявності та структурного різноманіття так званих присад на їхніх гніздових територіях (Greig-Smith, 1983; Oppermann, 1990). Не випадково у англійській науковій літературі стратегію кормодобувної поведінки, що її застосовують трав'янки, називають полюванням за методом «сиди й очікуй» («sit-and-wait predation»), підкреслюючи значення пунктів спостереження, з яких ці птахи вистежують свою здобич (McLaughlin, 1989; Schuster, 1994).

Присада – це будь-який структурний елемент рослинного покриву, мікрорельєфу або об'єкт антропогенного походження, який використовується птахом як пост для спостереження, для вистежування здобичі або співання (Баник, 2009б). Найчастіше трав'янки використовують як присади стеблини трав'янистих багаторічників.

На будь-якій гніздовій території трав'янок наявність присад є обов'язковою (Баник, 2009б). Більше того, чисельність обох видів, ймовірно, залежить від відносної кількості та структурного різноманіття присад (див. розділ 5.1.1). Типи біотопів можуть суттєво різнитися за видовим складом рослинного покриву, проте одночасно бути рівною мірою привабливими для трав'янок, якщо характеризуватимуться схожими показниками відносної кількості присад на одиницю площі (Oppermann, 1990).

Головний показник функціональної ролі присад – відмінності між ними за висотою відносно середньої висоти рослинного покриву. Доцільно виділяти п'ять типів присад за їхньою відносною висотою: дуже високі

( $h \gg 2H$ ), високі ( $h > 2H$ ), середні за висотою ( $2H > h > H$ ), низькі ( $h = H$ ) та дуже низькі ( $h < H$ ), де  $h$  – висота присади,  $H$  – середня висота рослинного покриву.

Середні за висотою присади відіграють для трав'янки лучної найважливішу роль у період насиджування кладки. У другій половині цього періоду, коли самка багато часу проводить на гнізді, самець використовує одну з таких присад як пост спостережень (присада «для контролю за гніздом»); відстань до гнізда – 0,8–11 м, у середньому,  $3,3 \pm 0,32$  м; медіана – 2,7 м;  $n = 46$ ; висота присади – 0,35–1,3 м; у середньому,  $0,9 \pm 0,07$  м; медіана – 1,1 м;  $n = 20$ ). З цього оглядного пункту він здатен помітити наближення небезпеки й вчасно попередити самку.

У трав'янок європейських чорноголових така поведінка, коли самець, сидячи на певній присаді, тривалий час спостерігає за гніздом, реєструється не так часто (відстань від присади до гнізда – 2–15 м, у середньому,  $8,1 \pm 1,88$  м; медіана – 6,5 м;  $n = 7$ ). Порівняння даних свідчить, що у трав'янки європейської чорноголової присади, які використовуються для контролю за гніздом, віддалені від нього на значущо більшу відстань, ніж у трав'янки лучної (рис. 4.2.2.1; тест Манна-Уїтні;  $U = 59,0$ ;  $p < 0,01$ ).

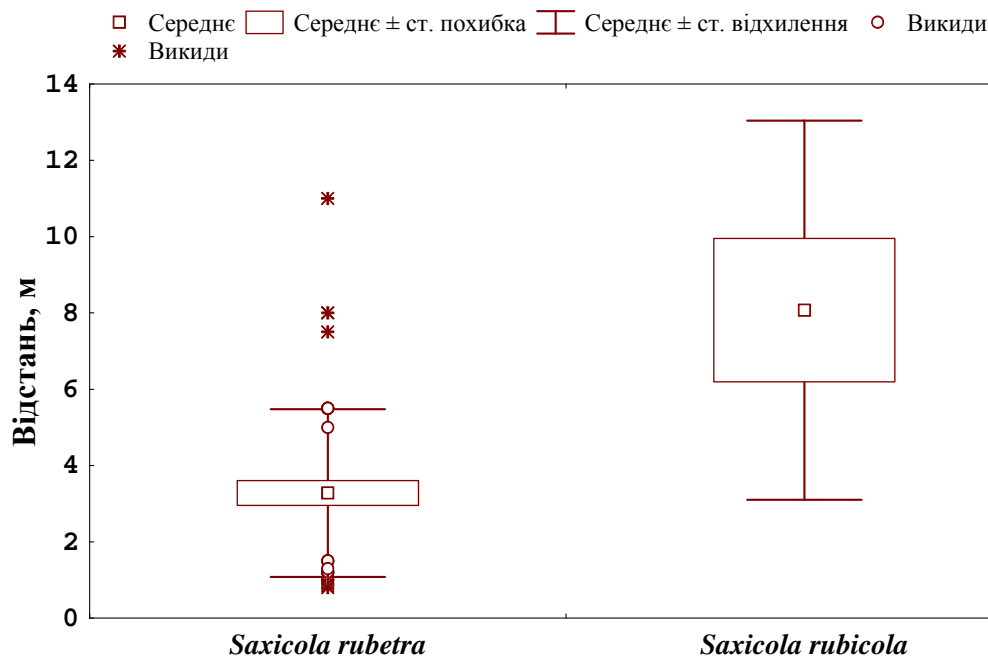


Рис. 4.2.2.1. Відстань від гнізда до присади, з якої самець здійснює контроль за ним, у трав'янок лучної і європейської чорноголової.

Середні за висотою присади необхідні також дорослим птахам обох видів як спеціальні пункти для того, щоби злітати до гнізда або присаджуватися після вильоту з нього. Вони бувають розташовані ближче до гнізда, ніж ті, які самці обирають для контролю, й особливо активно використовуються під час вигодовування гніздових пташенят. За даними вимірювань на стаціонарній ділянці у заплаві р. Муром відстань від таких присад до гнізда у трав'янок лучних становить  $0,1\text{--}3$  м (у середньому,  $1,2 \pm 0,10$  м; медіана –  $1,0$  м;  $n = 62$ ). Висота їх варіює у межах  $0,25\text{--}1,8$  м (у середньому,  $1,0 \pm 0,06$  м; медіана –  $1,0$  м;  $n = 42$ ). У трав'янок європейських чорноголових присади, з яких птахи залітають до гнізда, можуть бути розташовані на відстані  $0,1\text{--}6,5$  м від нього (у середньому,  $2,1 \pm 0,39$  м; медіана –  $2,3$  м;  $n = 18$ ), а їхня висота коливається у межах  $0,3\text{--}1,8$  м (у середньому,  $1,0 \pm 0,19$  м; медіана –  $1,0$  м;  $n = 9$ ). Присади, з яких птахи залітають у гніздо, у трав'янок європейських чорноголових віддалені від нього на значущо більшу відстань, ніж у трав'янок лучних (рис. 4.2.2.2; тест Манна-Уїтні;  $U = 372,5$ ;  $p < 0,05$ ).

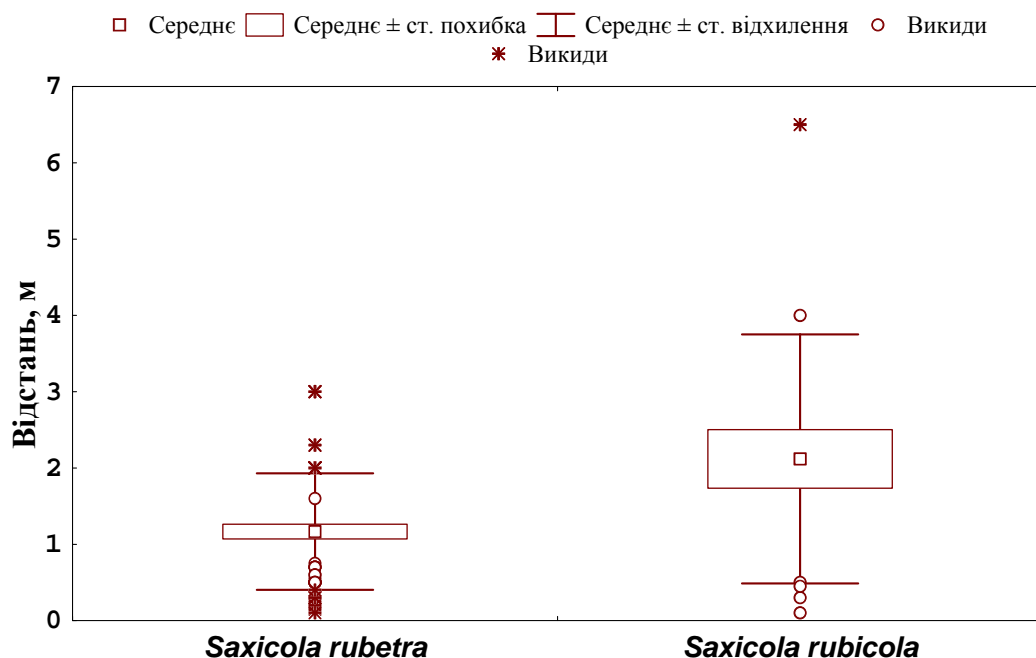


Рис. 4.2.2.2. Відстань від гнізда до присади, з якої птахи залітають до нього, у трав'янок лучної та європейської чорноголової.

Відмінності між двома видами трав'янок у величині середньої відстані між найважливішими за функціональним значенням присадами та місцем розташування гнізда можуть бути пов'язані із загальними відмінностями у площах гніздових територій (розділ 4.2.1): трав'янки європейські чорноголові, що користуються більшими територіями, толерують більші відстані між провідними елементами гніздових ділянок.

### **4.3 Внутрішньовидові та міжвидові взаємодії у післягніздовий період**

#### **4.3.1 Вихід пташенят із гнізда**

Вихід із гнізда не випадково названо одним із найкращих знавців поведінки дрібних горобиних птахів, О. М. Промптовим, виходом «за межі зачарованого кола». Лишаючи гніздо, пташенята йдуть з «першого безпечного місця» та «центральної точки простору», з якої вони починали сприймати світ, що їх оточує (Промптов, 1956). Після виходу з гнізда пташенята, що були обмежені в своєму просторовому оточенні, потрапляють у величезний та багатий на нові стимули світ його околиць. Вихід (виліт) з гнізда знаменує собою початок нової стадії розвитку молодих птахів, – перехід до освоєння простору та формування різноманіття просторових зв'язків (Банік, 2009а, 2015а).

Дані, які зібрано на стаціонарній ділянці, засвідчили, що молоді трав'янки лучні все ще перебували в гнізді, хоча були вже здатні покинути його, у віці 11–14 діб, у середньому, у віці  $11,3 \pm 0,20$  доби (медіана – 11 діб;  $n = 33$ ). Трав'янки європейські чорноголові лишалися в гнізді, хоча були готові до виходу з нього, у віці 11–14 діб, в середньому, у віці  $12,0 \pm 0,28$  діб (медіана – 12 діб;  $n = 13$ ). Відмінності між видами щодо віку, в якому готових до виходу пташенят ще можна виявити в гнізді, є значущими (тест Манна-Уїтні;  $U = 133,0$ ;  $p < 0,05$ ; рис. 4.3.1.1).

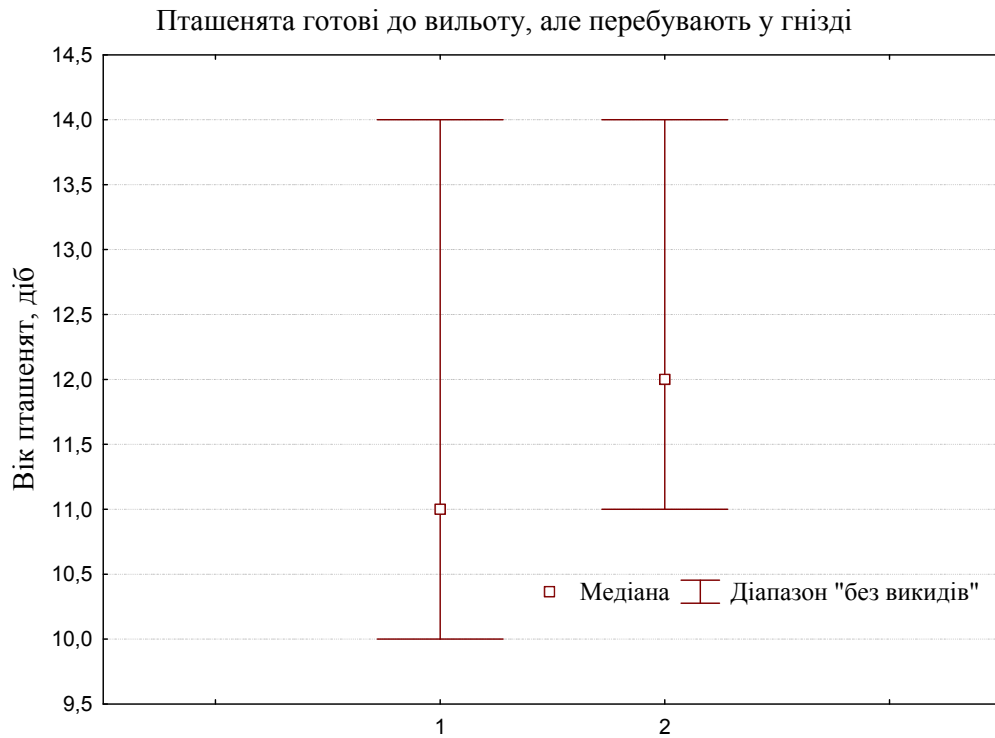


Рис. 4.3.1.1. Вік пташенят, що перебували у гнізді, але були готові до вильоту (на осі x: 1 – трав'янка лучна, 2 – трав'янка європейська чорноголова).

Декілька разів вдавалося безпосередньо спостерігати самостійний, не пов'язаний із турбуванням птахів, вихід пташенят обох видів трав'янок з гнізда. У трав'янки лучної вихід з гнізда зареєстрували двічі у віці 10 діб та тричі – у віці 12 діб (в середньому, 11,2 доби; медіана – 12 діб). Вихід пташенят європейської чорноголової трав'янки спостерігали тричі: одного разу – у віці 13 діб і двічі – у віці 14 діб. Відмінності між двома видами у віці виходу з гнізда виявилися значущими (тест Манна-Уїтні;  $U = 0,0$ ;  $p < 0,05$ ).

Подеколи перевірка стану гнізда свідчила, що пташенята вже покинули його і тримаються поблизу, і згодом їх спостерігали в його околицях у найближчі дні. Вік пташенят трав'янки лучної при цьому варіював – 9–14 діб, складаючи в середньому  $11,8 \pm 0,44$  доби (медіана – 12 діб;  $n = 11$ ). Вік трав'янок європейських чорноголових у таких випадках був більшим – 12–15 діб, у середньому,  $13,2 \pm 0,54$  доби (медіана – 13 діб;  $n = 6$ ), хоча відмінності між двома видами виявилися незначущими (тест Манна-Уїтні;  $U = 15,5$ ;  $p = 0,08$ ).

Особливу групу складають дані щодо передчасного виходу пташенят з гнізда. Він може бути спровокований оглядом гнізда і часто стається в процесі кільцювання пташенят, які за віком ще повинні перебувати у гнізді. При цьому пташенята ще абсолютно нездатні літати і розбрідаються в різні боки від гнізда, намагаючись причаїтися на деякий час у потайних місцях. У трав'янки лучної передчасний вихід із гнізда спостерігали у віці 7–9 діб, в середньому, у віці  $7,9 \pm 0,21$  доби (медіана – 8 діб;  $n = 11$ ). Передчасне покидання гнізда пташенятами трав'янки європейської чорноголової можливе у віці 9–12 діб, у середньому,  $10,0 \pm 0,45$  доби (медіана – 10 діб;  $n = 6$ ). Відмінності між двома видами за віком передчасного виходу з гнізда є значущими (тест Манна-Уїтні;  $U = 2,0$ ;  $p < 0,01$ ; рис. 4.3.1.2).

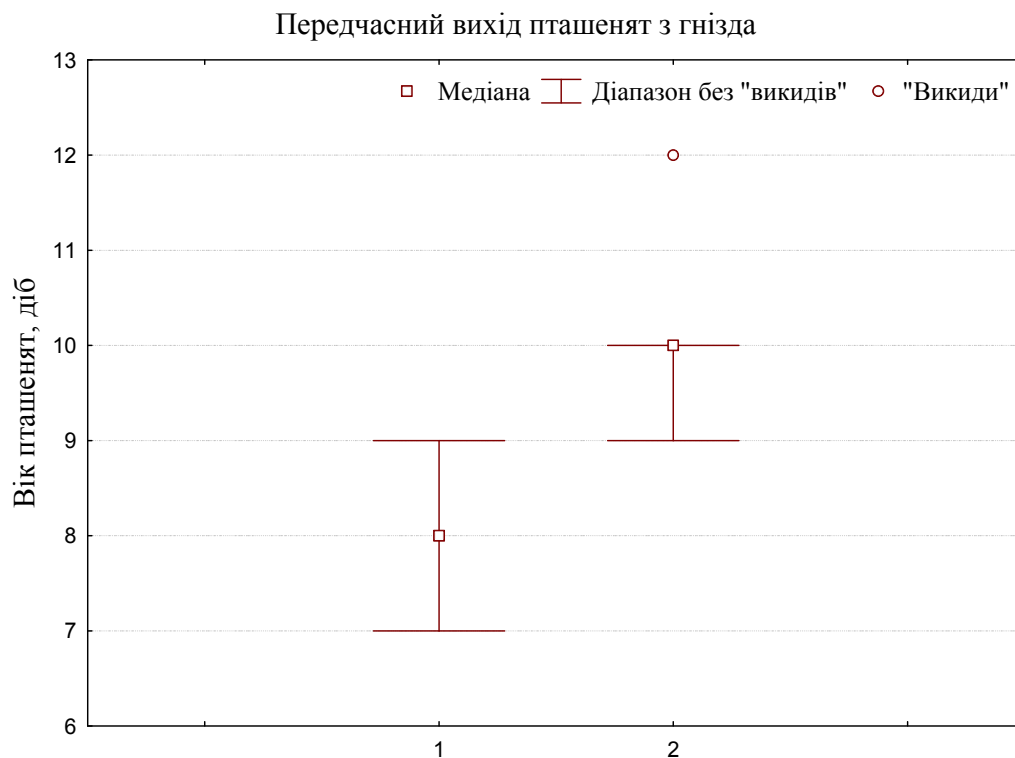


Рис. 4.3.1.2. Вік передчасного виходу пташенят з гнізда, що був спровокований його оглядом спостерігачем (на осі x: 1 – трав'янка лучна, 2 – трав'янка європейська чорноголова).

Таким чином, за нашими даними, пташенята трав'янки лучної в нормальних умовах залишають гніздо у віці 9–14 діб, найчастіше – у віці 12 діб. Молоді трав'янки європейські чорноголові, як правило, виходять з гнізда у старшому віці – 12–15 діб, зазвичай у віці 13–14 діб. Передчасний

вихід пташенят з гнізда у трав'янки лучної інколи спостерігали навіть у віці 7 діб (зазвичай – 8–9 діб), у трав'янки європейської чорноголової – у віці 9–12 діб (зазвичай – 10 діб).

Отримані нами результати добре узгоджуються з літературними даними про тривалість перебування у гнізді пташенят трав'янок лучної та європейської чорноголової (Савинич, 1987; Талпош, 1984; Frankevoort, Hubatsch, 1966; Johnson, 1971б; Suter, 1988б). Усі ці дані свідчать, що пташенята трав'янки європейської чорноголової перебувають у гнізді триваліше, ніж у трав'янки лучної (Баник, 2009а). Причини таких відмінностей, найімовірніше, криються в особливостях гніздобудування у цих видів птахів, а саме у відмінностях захисних властивостей гнізд. Гнізда трав'янки лучної до моменту, коли пташенята сягають віку 10–12 діб, абсолютно втрачають свою форму і як укриття мало чим відрізняються від навколишніх заростів трав'янистої рослинності (Савинич, 1987). Гніздо трав'янки європейської чорноголової – первісно складніша споруда, яка має вистілку і зазвичай влаштована наприкінці своєрідного тунелю, що його птахи видавлюють у сухій рослинності. Тож воно триваліший час зберігає свої захисні властивості, надаючи пташенятам можливість перебувати в ньому довше. У нормальних умовах пташенята трав'янки європейської чорноголової затримуються в гнізді до набуття ними здатності до нетривалого польоту, в той час як пташенята трав'янок лучних зазвичай залишають гніздо, коли вони ще не в змозі літати.

Вихід з гнізда в нормальних умовах не є одномоментовим явищем. У виводку часто трапляються пташенята, які першими, раніше за інших, насмілюються залишити гніздо. Решта ж затримується там щонайменше на добу, а інколи і на довший час. Нам відомо п'ять випадків, в яких достеменно зареєстровано неодночасний вихід з гнізда пташенят трав'янки лучної, і один такий випадок – для трав'янки європейської чорноголової. При цьому один або декілька пташенят бувають виявлені в гнізді, а решта – за його межами, найчастіше дуже близько від нього. Ймовірно, пташенята можуть виходити з



гнізда та повертатися до нього. Наші дані свідчать, що вихід із гнізда із наступним поверненням можливий навіть у тих випадках, коли власне залишення гнізда було спровоковане його оглядом людиною (два випадки виходу і подальшого повернення до гнізда пташенят трав'янки лучної у віці 8 діб). У літературі відомі два випадки повернення до гнізда пташенят трав'янки європейської чорноголової (de Garnica, 1986; Johnson, 1971б).

Часто пташенята після виходу з гнізда тримаються у його найближчих околицях, демонструючи при цьому основні особливості поведінки, які є характерними і для гніздових пташенят в останні дні їхнього перебування у гнізді. Можна навіть говорити про існування специфічного, нетривалого періоду послаблення зв'язку із гніздом, під час якого пташенята починають освоювати найближчі його околиці, не пориваючи із ним зв'язку. У виході з гнізда, як у нормальних, так і «екстремальних» умовах, яскраво проявляється індивідуальність пташенят: деякі з них демонструють активну пошукову поведінку і готові дуже швидко полишити гніздо, інші поводять себе спокійно, намагаючись залишитися в гнізді або поблизу нього. Неодночасність виходу із гнізда слугує однією з передумов явища розділення виводків, яке частіше трапляється у трав'янки лучної (див. розділ 4.3.2). Оскільки розділення виводку багато в чому визначає подальше життя ювенільних птахів, що потрапляють до різних сімейних груп, неодночасність виходу із гнізда слугує відправним пунктом у формуванні відмінностей у долі молодих птахів, що походять з одного виводка.

Пташенята, які вийшли з гнізда, поводяться доволі активно. Зібрані дані свідчать, що вони, безумовно, здатні орієнтуватися не тільки по голосах своїх батьків, але й реагувати на крики інших пташенят того самого виводка. Після виходу із гнізда пташенята не втрачають зв'язку між собою і намагаються триматися разом, об'єднуватися. Спостереження за виходом із гнізда свідчать, що вже з часу, коли пташенята вперше розширюють свій «життєвий простір», проявляється те прагнення молодих птахів триматися разом, що може бути назване ювенільною соціальністю (Банник, 2012б).

### 4.3.2 Розділення виводка між самцем і самицею

Розділення виводка – одне з цікавих, але не достатньо досліджених явищ післягніздового життя птахів (Банник, 2012а; Leedman, Magrath, 2003). Воно проявляється у тому, що після виходу з гнізда (у деяких видів і до цього) самець опікується однією частиною виводка, а самка – іншою. При цьому утворюються сімейні групи із постійним складом (Smith, Merkt, 1980).

Окрім розділення виводка відомі й інші явища, коли один з батьків бере на себе всі турботи щодо вирощування молодих птахів через загибель, тимчасову відсутність чи дезертирство свого партнера по парі або внаслідок переходу останнього до наступної спроби гніздування. У таких випадках проявляється роль природних обмежувальних факторів у модифікації узвичаєного характеру батьківської поведінки, проте їх слід чітко відрізнити від справжнього розділення виводка, після якого до водіння молодих птахів долучаються обидва партнери по парі.

Розділення виводка є характерним і для негоробиних (пірникози, пастушкові, кулики, сови, дятли), і для горобиних (мурахолови, горнерові або пічникові, шиподзьобові, пересмішники, тинівки, дроздові, мухоловкові, очеретянки, сорокопуди, піснярові, трупіали, вівсянки) птахів (Банник, 2012а; Leedman, Magrath, 2003; McLaughlin, Montgomerie, 1985). Воно більшою мірою поширене серед птахів помірного поясу (Leedman, Magrath, 2003). Нерідко розділення виводка трапляється лише у частини особин у популяції. Зазвичай, окремі сімейні групи утворюються щойно після виходу пташенят із гнізда або за кілька днів після цього (McLaughlin, Montgomerie, 1985). Обидві групи здебільшого залишають гніздову територію і стають просторово розділеними, наприклад у трав'янки лучної (див. нижче), проте інколи вони пересуваються у її межах, як це відомо для кушовика білобрового (*Sericornis frontalis*) (Leedman, Magrath, 2003). Зрідка відбувається розділення зльотків за їхньою статтю, наприклад, у вільшанки (Harper, 1985), але частіше цього не стається, що доведено, зокрема, для синьошийки (*Luscinia svecica*) (Anthonisen et al., 1997). Зазвичай розділення виводка є незворотним, але у

деяких видів молоді птахи переходять з однієї групи до іншої або розділені частини виводка об'єднуються наприкінці періоду водіння. У видів, яким притаманне розділення виводків, припинення зв'язку між дорослими птахами та їхнім потомством слід називати розпаданням сімейних груп.

Для пояснення функціонального значення розділення виводка запропоновано кілька гіпотез: зниження впливу хижацтва, збільшення ефективності вигодовування зльотків, конкуренції між пташенятами одного виводка, переважної турботи, спеціалізованої турботи, конфлікту батьківських інтересів, вибору зльотків і соціальної спеціалізації (Leedman, Magrath, 2003). Майже всі вони ґрунтуються на постулатах екології поведінки (behavioural ecology) та соціобіології. Припускають, що розділення виводка є адаптивним і може бути пояснене такими поняттями, як батьківський внесок (parental investment), конкуренція між пташенятами одного виводка (sibling competition) і конфлікт між батьками та потомством (parent-offspring conflict). У таких випадках вважають, що розділення виводка збільшує успішність розмноження батьків або є наслідком внутрішньосімейного конфлікту інтересів. Нині отримано дані, що спростовують деякі зі щойно перелічених гіпотез (Byle, 1990; Leedman, Magrath, 2003). Для розуміння причин розділення виводка важливо визначити послідовність подій, яка призводить до цього явища або сприяє його закріпленню упродовж післягніздового періоду життя молодих птахів (Банік, 2012а). Доречним тут може виявитися порівняння двох споріднених видів, у одного з яких розділення є звичайним явищем, а у іншого – ні. Саме такою зручною парою є трав'янки лучна та європейська чорноголова.

Результати досліджень свідчать, що розділення виводка є звичайним явищем у трав'янки лучної, тоді як у трав'янки європейської чорноголової трапляється зрідка (Banik, 2006; рис. 4.3.2.1). У трав'янок лучних, які у нормі гніздяться лише один раз у сезоні, зв'язки дорослих птахів із гніздовою територією помітно слабшають після того, як пташенята залишають гніздо. Більшість пар розділяє виводок, й сімейні групи пересуваються по гніздовій

території та в її околицях окремо одна від одної, стають просторово розділеними. Підвищена мобільність дорослих птахів зумовлена також швидким руйнуванням зв'язку між партнерами по парі. Сімейні групи блукають у районі гніздування до набуття молодими птахами повної незалежності від дорослих. Отже, спочатку розділення виводка може бути побічним продуктом неодночасного виходу пташенят із гнізда та просторового розміщення зльотків за його межами, а надалі закріплюється внаслідок підвищеної мобільності дорослих птахів, що водять сімейні групи.

У трав'янки лучної перші ознаки розділення виводка можуть проявлятися на самому початку післягніздового періоду життя. Власне весь період життя молодих трав'янок лучних до набуття ними незалежності від дорослих можна розділити на окремі стадії, кожній з яких властиві певні особливості поведінки молодих птахів. У межах першої, ранньої стадії цього періоду після виходу з гнізда можна розрізнити два етапи. Першим є стартовий етап виходу з гнізда (вік зльотків – 10–12 діб), що в окремих випадках відкриває шлях до прояву розділення виводку через неодночасність покидання гнізда пташенятами: деякі з них лишають гніздо, а інші в цей час іще перебувають у ньому. Наступний етап, фаза потаємного життя, триває доти, доки молоді птахи поступово розвивають здатність літати (вік – 13–16 діб). На цьому етапі зльотки переховуються на землі у густих заростях трав'янистої лучної рослинності.

Друга, серединна стадія післягніздового періоду життя складається з двох етапів: етапу «вискакування на присади» (вік – 17–19 діб) та етапу «сидіння на невисоких присадах» (вік – 19–21 діб). На першому з цих етапів молоді трав'янки лучні вже можуть трохи підлітати. Вони тримаються переважно у густій лучній рослинності, але час від часу з'являються на висоті кількох десятків сантиметрів над середнім рівнем трав'яного покриву, у нижніх частинах розгалужених присад. У цей час молоді трав'янки використовують власні льотні можливості лише для того, щоби швидко сховатися у густих заростях. Другий етап вирізняється постійним сидінням

на низьких присадах, на рівні середньої висоти рослинного покриву. У цей час молоді трав'янки вже нормально літають, але потребують певного часу для того, щоб освоїтися у просторі й визначити придатні для переховування від хижаків місця.

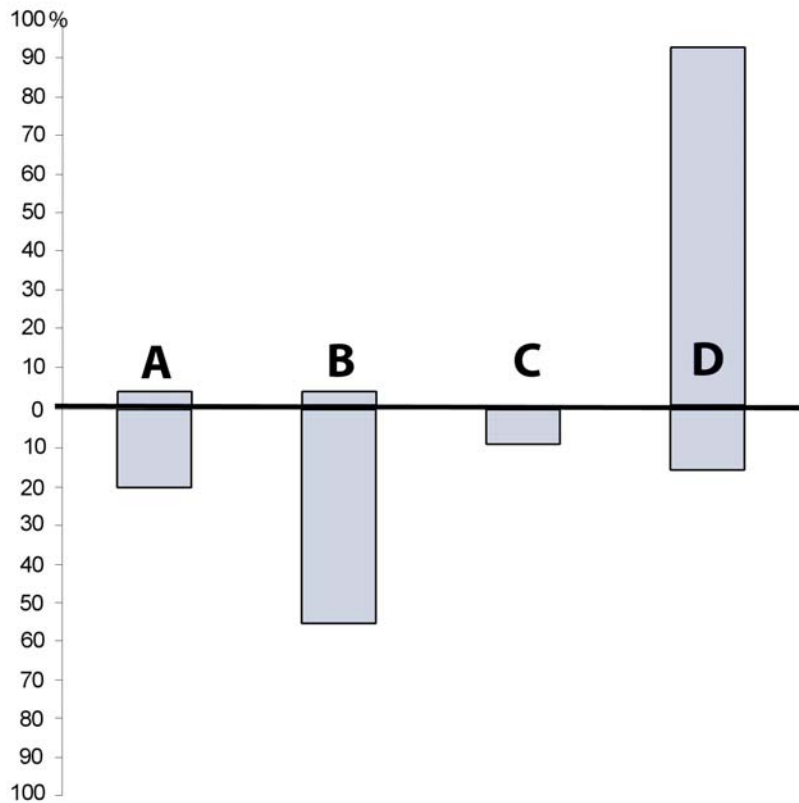


Рис. 4.3.2.1. Частота явища розділення виводку у трав'янок лучної та європейської чорноголової (у відсотках від числа мічених виводків, за якими проводили спостереження). Вище вісі x – дані щодо трав'янки європейської чорноголової, нижче вісі x – дані щодо трав'янки лучної. А – доведене розділення виводка, В – ймовірне розділення виводка, С – ймовірна або доведена втрата партнера у парі або його дезертирство, D – виводок не був розділений між батьками.

Останню, пізню стадію післягніздового періоду залежності молодих птахів від батьків також можна розділити на два етапи: етап вільного сидіння на присадах (вік – 22–23 діб) та етап відносної незалежності (вік – 24–26 діб). На першому з цих етапів молоді птахи вже достатньо освоїлися із територією батьків та її околицями, щоб почуватися безпечніше. У цей час їх можна бачити на високих присадах і спостерігати їхнє активне пересування

ділянкою за дорослими птахами. На другому етапі молоді трав'янки стають все незалежнішими від батьків у своїх переміщеннях просторі, набувши до цього часу всі необхідні навички для добування корму.

Більшість перших реєстрацій розділення виводка у трав'янки лучної припадає на першу та серединну стадії післягніздового періоду залежності пташенят від батьків (рис. 4.3.2.2). Водночас нами задокументовано кілька випадків розділення виводка на стартовій стадії виходу пташенят з гнізда.

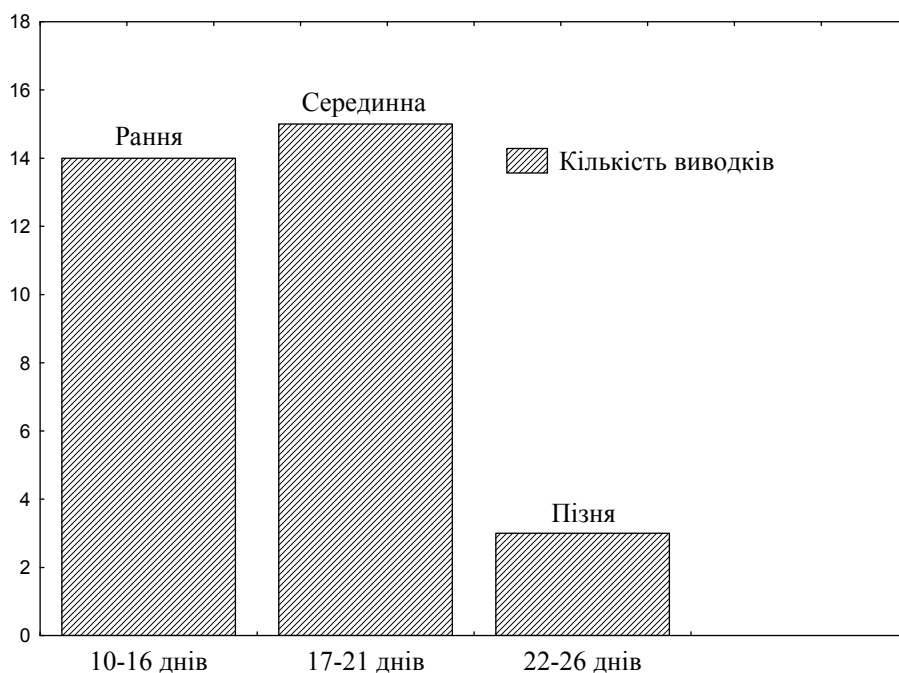


Рис. 4.3.2.2. Стадія післягніздового періоду життя трав'янки лучної під час першої реєстрації розділення виводку.

Як уже зазначено вище, окремі пари трав'янок лучних здатні здійснювати другий нормальний цикл розмноження після успішного завершення першого на постійних територіях. У деяких з цих пар взагалі не спостерігали розділення виводка. Інші ж розділяли виводок, проте обидві сімейні групи залишалися в межах гніздової території й не здійснювали мандрівок за її межами.

У небагатьох випадках у трав'янки лучної спостерігали зворотність розділення виводку: сімейні групи, які безперечно були розділеними, об'єднувалися знову наприкінці періоду водіння молодих птахів дорослими. У цих випадках зворотність розділення вочевидь була пов'язана із зв'язком

дорослих птахів із певною територією: якщо обидві сімейні групи трималися на невеликій відстані одна від одної, молоді трав'янки зі складу однієї не втрачали контакту з дорослим птахом, що водив другу.

Результати аналізу (тест Крускала-Уолліса,  $N = 18,46$ ;  $p < 0,01$ ) виразно свідчать про вплив просторової поведінки дорослих птахів (підтримання зв'язків із територією гніздування чи їх послаблення) на прояв розділення виводка у трав'янки лучної (рис. 4.3.2.3). Ці висновки добре узгоджуються із відомими літературними даними щодо дрозда чорного (*Turdus merula*) та вільшанки, у яких розділення виводка відбувається частіше під час останньої у сезоні спроби розмноження, коли зв'язок дорослих птахів із територією гніздування слабне або взагалі порушується (Edwards, 1985, Harper, 1985).

Трав'янки європейські чорноголові на стаціонарній ділянці зазвичай мали по дві нормальні кладки за гніздовий сезон, виводки з яких дорослі птахи водили у межах стабільних гніздових територій упродовж усього періоду розмноження. Батьківська турбота у цього виду може бути зміщена до переважної участі самця у водінні виводка на останніх стадіях післягніздового періоду, оскільки у цей час самка буває зайнята будівництвом гнізда для наступної кладки, але справжнє розділення виводка трапляється лише зрідка. Такі випадки є дуже рідкісними (виявлено для 7 % виводків, для яких отримано неспростовні реєстрації після виходу з гнізда), і сімейні групи зазвичай лишаються в межах батьківської гніздової території й не втрачають зв'язок між собою (Рис. 4.3.2.3).

Результати дослідження свідчать, що розділення виводка є складним явищем, що первісно пов'язане із неодноразовим виходом пташенят з гнізда та початковою мобільністю зльотків. Пізніше на прояв розділення виводка або його відсутність найбільше впливає характер зв'язку дорослих птахів із гніздовою територією. Загалом можна припустити, що спочатку розділення виводку зумовлює просторове розміщення зльотків після їхнього виходу з гнізда, а згодом воно визначається просторовою поведінкою дорослих птахів. Зв'язки останніх із територією гніздування слугують своєрідним риштунком

для просторових і соціальних зв'язків ювенільних птахів перед та навіть після початку їхнього незалежного життя.

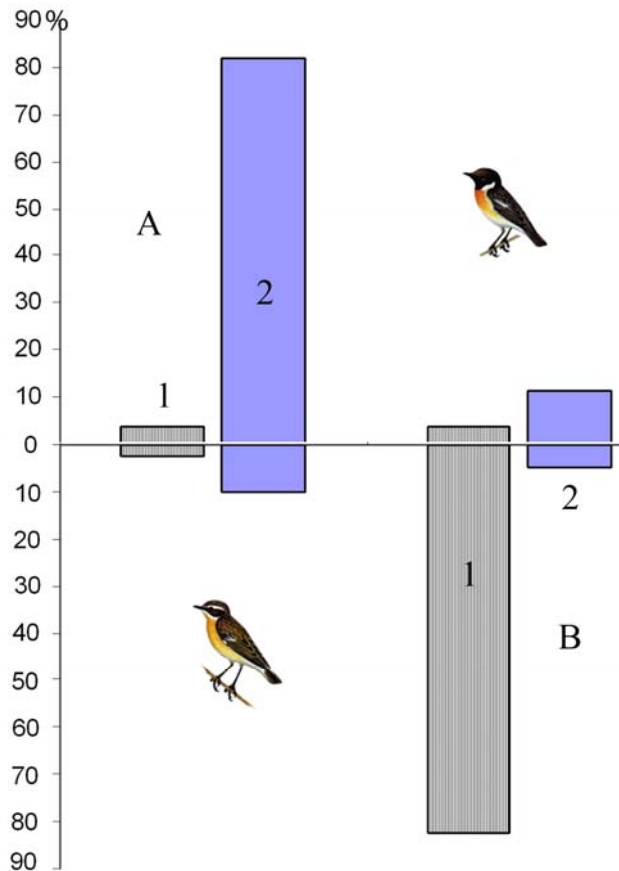


Рис. 4.3.2.3. Розділення виводка у зв'язку із покиданням гніздової території дорослими птахами після вдалої спроби розмноження. А – дорослі птахи лишилися на гніздовій території, В – дорослі птахи покинули гніздову територію. 1 – виводок був розділений, 2 – виводок не був розділений.

### 4.3.3 Розпад виводків та сімейних груп

Молоді птахи, що успішно вилетіли з гнізда, за певний час набувають повної незалежності від батьків, тобто навчаються цілком самостійно добувати корм та реагувати на потенційних хижаків. Як правило, у цей період відбувається розпад виводка, переривання зв'язку між дорослими птахами та їхнім потомством (Хохлова, Яковлева, 2010; Khokhlova, 2009), оскільки батьки припиняють підгодовувати молодих птахів та реагувати на джерела ймовірної небезпеки, які можуть їм загрожувати (Weathers, Sullivan, 1991). Як уже зазначено вище (розділ 4.3.2), стосовно видів, яким притаманне



розділення виводка, є сенс говорити не про його розпаданню після завершення певного циклу гніздування, а про розпад сімейних груп (Баник, 2006а). Саме така ситуація є здебільшого характерною для трав'янки лучної. В аналізі явища розпаду виводка/сімейної групи важливими є питання про те, чи одночасно всі молоді птахи з певного виводка набувають самостійності, а також, де саме відбувається процес розпаданню виводка або сімейної групи, – на гніздовій території батьків або за її межами. Неабияке значення має також реєстрація строків розпаду сімейних груп, що дає можливість порівняти перебіг цих процесів у виводках, що походять з перших і повторних кладок у трав'янки лучної, перших і других (останніх) кладок у трав'янки європейської чорноголової, та дозволяє проаналізувати такі дані у порівняльному аспекті для обох видів.

Результати спостережень за індивідуально маркованими птахами на стаціонарній ділянці у заплаві р. Муром вказують на те, що у обох видів трав'янок розпад виводка (сімейної групи) не є одномоментовим явищем – це, певною мірою, розтягнутий у часі процес (Баник, 2006а). Дані спостережень неспростовно свідчать, що у обох видів молоді птахи з одного виводка (сімейної групи) набувають повної самостійності у різні строки (відмінності можуть становити 3–4 дні). Наприкінці періоду залежності молоді птахи на тривалий час лишають батьків, проте згодом здатні відновлювати зв'язок із ними (Баник, 2007б).

Незалежність від батьків означає, передовсім, опанування головних прийомів кормодобування. Спостереження свідчать, що здатність добувати комах, злітаючи з присади на землю, молоді трав'янки лучні набувають до віку 21 доби, здатність користатися засобом схоплювання комах у повітрі – до віку 26 діб. Опанування тих самих головних прийомів кормодобування у молодих трав'янок європейських чорноголових припадає на дещо старший вік, а цілком самостійними у пошуках корму вони стають у віці 29–31 доби.

Певним маркером переходу молодих птахів до самостійного життя може бути і припинення використання ними особливих ювенільних покликів,

за допомогою яких юні трав'янки сигналізують, що вони зголодніли, а дорослі птахи швидко їх знаходять. Дані спостережень за міченими птахами свідчать, що молоді трав'янки лучні використовують ювенільні поклики до віку 24–26 діб (часом і після розпаду сімейних груп), а молоді трав'янки європейські чорноголові – до віку 31 доби.

Поклики занепокоєння, що є притаманними дорослим птахам, з'являються у репертуарі молодих трав'янок іще до набуття ними повної незалежності, до розпаду сімейних груп та виводків. У трав'янок лучних вперше односкладні поклики («т-т») проявляються у віці 18 діб, двоскладні («і-т») – від віку 21 доби. У всіх молодих птахів обидва сигнали є наявними у вокальному репертуарі у віці 23–24 діб. У молодих трав'янок європейських чорноголових гомологічні поклики занепокоєння більшість птахів починає використовувати пізніше – у віці 29–31 доби.

Визначити строки розпаду сімейних груп трав'янок лучних непросто, оскільки значна частина їх, найімовірніше, лишає найближчі околиці гніздової території й мандрує деінде (див. нижче). Проте на матеріалі достатньо великих вибірок даних це можна зробити з високим ступенем вірогідності. Зокрема, у виводках, що походили з перших кладок, середній вік молодих птахів під час останнього спостереження цілісної сімейної групи становив  $23,2 \pm 0,74$  доби ( $n = 19$ , медіана – 23 доби). Схожі дані отримано і для сімейних груп, які походили з повторних кладок: середній вік пташенят під час останньої реєстрації у стані залежності від батьків становив  $23,7 \pm 0,65$  доби ( $n = 26$ , медіана – 24 доби). Відмінності між цими двома вибірками були незначущими (тест Манна-Уїтні;  $U = 221,5$ ;  $z = -0,59$ ;  $p = 0,56$ ).

Значно довше залежність від батьків зберігали молоді трав'янки лучні, які походили з перших кладок, у тих ситуаціях, коли дорослі розпочинали другий нормальний цикл розмноження. Середній вік молодих птахів, за якого ці виводки іще зберігали єдність, дорівнював  $28,8 \pm 1,32$  доби ( $n = 5$ , медіана – 29 діб). Виводки, що походили з перших кладок, у тих пар трав'янок, які переходили до другого нормального циклу гніздування, зберігали цілісність

вірогідно довше, ніж виводки з перших кладок у моноциклічних пар (тест Манна-Уїтні;  $U = 8,5$ ;  $z = -2,77$ ;  $p < 0,01$ ) та виводки з повторних кладок у тих птахів, що втратили перші (тест Манна-Уїтні;  $U = 17,0$ ;  $z = 2,58$ ;  $p < 0,01$ ).

Для об'єднаної вибірки сімейних груп перших та повторних кладок (окрім перших виводків біциклічних пар) середній вік молодих птахів під час останнього спостереження цілісної сімейної групи становив  $23,5 \pm 0,49$  доби ( $n = 45$ , медіана – 24 доби).

Для невеликої кількості виводків і сімейних груп були точно визначені строки їхнього розпаду. Зокрема, для семи сімейних груп, що походили з перших кладок, середній вік молодих птахів у день розпаду становив  $25,9 \pm 1,37$  доби (медіана – 25 діб, межі варіації – 21–30 діб), для чотирьох сімейних груп, що походили з повторних кладок, –  $26,3 \pm 1,75$  доби (медіана – 26,5 діб, межі варіації – 22–30 діб). Для двох перших виводків біциклічних пар середній вік молодих птахів у день набуття ними незалежності від батьків дорівнював 30 та 33 добам, відповідно. Відмінності між вибірками для виводків перших кладок моноциклічних пар та виводків повторних кладок виявилися незначущими (тест Манна-Уїтні;  $U = 13,0$ ;  $z = -0,19$ ;  $p = 0,85$ ).

Загалом очевидний розпад виводків і сімейних груп трав'янок лучних (крім перших виводків біциклічних пар) відбувався, коли вік молодих особин становив  $26,0 \pm 1,03$  діб ( $n = 11$ ; медіана – 25 діб, межі варіації – 21–30 діб).

Деяке уявлення про строки розпаду дають також дані про вік молодих птахів у той час, коли сімейні групи вже не трапляються поблизу гніздової території (або коли всі ювенільні особини виразно набули самостійності). Для таких сімейних груп та виводків, що походили з перших кладок, середній вік молодих у цей час становив  $26,7 \pm 0,75$  доби ( $n = 18$ ; медіана – 27,5 доби, межі варіації – 20–31 доба). Для сімейних груп та виводків, що походили з повторних та нормальних других кладок, середній вік молодих дорівнював  $27,2 \pm 0,88$  доби (медіана – 27 діб, межі варіації – 20–35 діб). Відмінності між цими двома вибірками виявились незначущими (тест Манна-Уїтні;  $U = 166,0$ ;  $z = -0,15$ ;  $p = 0,88$ ).

Молоді птахи з перших кладок біциклічних пар зникали з гніздової території або всі виразно набували самостійності у віці  $32,5 \pm 1,19$  доби ( $n = 4$ ; медіана – 32,5 доби, межі варіації – 30–35 діб). Відмінності між середнім віком цих молодих під час очевидного розпаду виводків та середнім віком ювенільних особин під час розпаду або зникнення сімейних груп, що походили з перших кладок моноциклічних пар, повторних кладок та нормальних других кладок, виявилися високо значущими (тест Манна-Уїтні;  $U = 3,0$ ;  $z = -2,81$ ;  $p < 0,01$ ;  $U = 8,5$ ;  $z = 2,39$ ;  $p < 0,05$ , відповідно).

Для загальної вибірки, що об'єднувала сімейні групи, які походили з виводків перших, а також повторних і других кладок (окрім перших виводків біциклічних пар), середній вік молодих птахів у день, коли сімейна група вже не реєструвалася поблизу гніздової території, становив  $27,0 \pm 0,58$  діб ( $n = 37$ ; медіана – 27 діб, межі варіації – 20–35 діб).

Підводячи підсумок з наведених вище даних щодо часових рамок розпаду сімейних груп трав'янок лучних, можна зазначити, що ця подія може відбутися й дуже рано, коли молодим птахам виповнюється 21–22 доби, а всі зниклі до цього віку групи варто вважати такими, що пішли з околиць гніздової території. Найчастіше сімейні групи трав'янок лучних стають настільки мобільними, що лишують околиці гніздової території тоді, коли молоді птахи досягають віку 18–21 доби.

Виявити подібні переміщення сімейних груп дуже важко. Але, найімовірніше, вони є відмінною рисою цього виду (особливо, у порівнянні із трав'яною європейською чорноголовою). Зокрема, за даними 2003 р., коли контроль на стаціонарній ділянці був максимально повним, для 7 із 12 виводків (тобто для 58,3 %) було характерним повне або часткове залишення околиць гніздової території і переміщення на відстані щонайменше більше півкілометра тоді, коли молоді птахи сягали критичного віку – 21–23 діб. Найімовірніше, мобільні сімейні групи не просто перерозподіляються у межах гніздового біотопу (заплавні луки), а змінюють його, переміщаючись на оброблені землі (поля та городи) по вододілах та

схилах корінного берега долини річки. Після ж розпаду мобільних сімейних груп деякі особини знову повертаються до заплави, про що свідчить поява молодих і дорослих птахів із таких «зниклих» груп у складі післягніздових скупчень на початку липня (дані 2002–2003 рр.). Проте через складність контролю мобільних груп даних для ґрунтовних висновків з цього питання зібрано дуже мало.

У віці 24 діб більшість сімейних груп трав'янок лучних, що лишаються поблизу гніздової території, все ще зберігають цілісність. Пік розпаду виводків і сімейних груп припадає на час, коли пташенятам виповнюється 26 діб, а до віку 27 діб розпадається більшість сімейних груп. Отже, вік розпаду узгоджується із відомими даними про вік набуття молодими птахами самостійних навичок кормодобування (див. вище).

Відособленими є дані щодо розпаду виводків з перших кладок тих пар трав'янок лучних, які розпочинають нормальний другий цикл розмноження (див. розділ 4.1.2). Такі виводки зберігають цілісність вірогідно довше і за цією ознакою подібні до виводків з перших кладок трав'янки європейської чорноголової (див. нижче). Ймовірною причиною пізнішого розпаду цих виводків слід вважати те, що дорослі птахи у такій ситуації залишаються на гніздовій території, де згодом відбудеться другий цикл розмноження. Тож чим довше дорослі птахи зберігають зв'язки із гніздовою територією, тим довше підтримується цілісність виводка. Ймовірність розпаду сімейної групи вочевидь підвищується, коли птахи лишають гніздову територію, бо у новому середовищі молодим особинам легше втратити контакт із дорослими.

Зв'язки між ювенільними особинами та їхніми батьками у сімейних групах трав'янки лучної розриваються, коли перші сягають віку трьох з половиною тижнів, у строки, що є нормальними для інших перелітних видів дрібних мухоловкових птахів помірного поясу: наприклад, виводки синьошийки розпадаються, коли молоді птахи досягають віку 23–26 діб (Рыжановский, 2012); виводки вільшанки – у віці 28–32 діб (Зимин, 2009).

Суттєво іншу картину спостерігаємо щодо строків розпаду виводків трав'янки європейської чорноголової. Для цього виду виявлено значні відмінності між строками розпаду виводків, що походять з перших і других (останніх) кладок (Баник, 2007б). Зокрема, медіана віку ювенільного птаха, що походив з перших кладок, під час його останнього спостереження у стані очевидної залежності від батьків, становила 33 доби, медіана віку молодого птаха з других (останніх) кладок на час останньої реєстрації у складі виводка – 38 діб. Середні значення віку молодих трав'янок під час останнього спостереження виводка під опікою дорослих птахів для цих двох груп –  $34,4 \pm 0,92$  доби (межі варіації – 30–39 діб) та  $41,9 \pm 3,43$  доби (межі варіації – 33–60 діб), відповідно. Зазначені дуже цікаві відмінності у строках збереження цілісності виводків з перших і других кладок виявилися значущими (тест Манна-Уїтні,  $U = 15,0$ ;  $n_1 = 11$ ;  $n_2 = 7$ ;  $p < 0,05$ ; рис. 4.3.3.1).

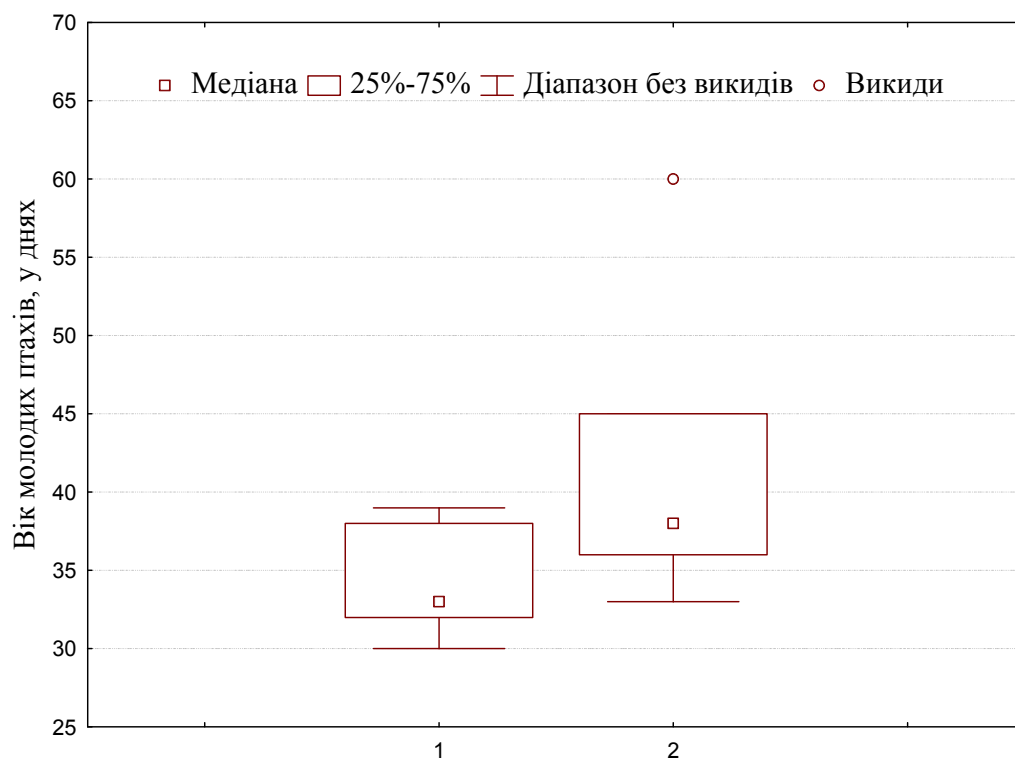


Рис. 4.3.3.1. Вік молодих трав'янок європейських чорноголових під час останньої реєстрації у складі цілісного виводку. 1 – особини з виводків перших кладок; 2 – особини з виводків других (останніх) кладок.

Дані про вік молодих птахів у ситуації, коли можна було точно стверджувати, що розпад виводка вже відбувся, також красномовно свідчили

про згадані вище відмінності. Зокрема, середні значення віку молодих трав'янок європейських чорноголових у той час, коли достеменно можна було стверджувати, що виводок розпався, дорівнювали для виводків перших та других (останніх) кладок  $37,9 \pm 0,85$  діб та  $50,7 \pm 5,04$  доби, відповідно (медіани 39 та 48,5 діб, межі варіації – 34–42 та 40–74 доби, відповідно). Ці відмінності також виявилися високо значущими (тест Манна-Уїтні,  $U = 4,0$ ;  $n_1 = 11$ ;  $n_2 = 6$ ;  $p < 0,01$ ). Зазвичай виводки цього виду, що походять з перших кладок, розпадаються, коли ювенільні птахи сягають віку 36–39 діб, а зв'язки між дорослими птахами та молодими з виводків других кладок перериваються, коли вік останніх становить 43–45 діб.

Розпад сімейних груп у трав'янки лучної відбувається після ослаблення зв'язків дорослих птахів із гніздовою територією, зазвичай за її межами (див. вище). У трав'янки європейської чорноголової виводки з перших кладок розпадаються винятково на гніздовій території батьків після того, як самка починає насиджувати другу кладку. Водінням виводка з початку будівництва гнізда для другої кладки займається тільки самець. Зв'язки між дорослими птахами та молодими з виводків других (останніх) кладок трав'янки європейської чорноголової перериваються як на батьківській гніздовій території, так і за її межами під час вільних переміщень виводка у гніздовому районі після ослаблення зв'язків дорослих птахів із територією розмноження. Зокрема, в одному випадку спостерігали, як у третьому циклі самець вивів виводок другої кладки далеко за межі гніздової території, а самка лишилася на ній. Проконтролювати це вдалося завдяки тому, що пізніше молодих птахів з другого виводка виявили у післягніздовому скупченні трав'янок, а самець повернувся на гніздову територію.

У обох видів трав'янок неодноразово спостерігали явище приєднання «чужих» молодих птахів до виводка, що іще не розпався, як у першому, так і другому циклах розмноження (Банік, 2007б). У літературі таке явище найчастіше позначають терміном «усиновлення» (adoption, див., наприклад, Riedman, 1982; Wysocki, Cholewa, Jankowiak, 2018), але, ймовірно, у цьому

випадку краще вживати термін «приєднання» (affiliation, joining). Дорослі птахи не годують «чужих» молодих особин, але ставляться до них толерантно. Молоді птахи, що «приєдналися» до виводка, беруть участь у його узгоджених переміщеннях територією прийомних батьків.

У багатьох самців трав'янки європейської чорноголової після розпаду виводка першої кладки проявляється агресивна поведінка по відношенню до молодих птахів, які все ще лишаються на батьківській території. Стається це завжди тоді, коли самка починає насиджувати другу кладку. У таких випадках самець активно переслідує власних нащадків, перетворюючи колись безпечний для них простір у вельми вороже середовище й таким чином підштовхуючи їх до покидання території народження. Найімовірніше, це пов'язано із необхідністю для гніздової пари поводитися дуже обережно та потаємно під час насиджування другої кладки. Реакція ж молодих птахів на дорослих, яка іще може проявлятися у цьому віці, здатна прислужитися хижакам у їхніх спробах знайти місце гнізда.

Порівняння тривалості періоду збереженості виводків і сімейних груп у трав'янок лучної та європейської чорноголової свідчить, що у першого виду вона є значущо меншою. Значущими є відмінності між середнім віком молодих птахів під час останнього спостереження цілісного виводка чи сімейної групи тих з них, що походили з перших кладок у обох видів (тест Манна-Уїтні;  $U = 15,0$ ;  $z = 4,5$ ;  $n_1 = 19$ ;  $n_2 = 11$ ;  $p < 0,01$ ; рис. 4.3.3.2), і тих, що походили з повторних і других кладок трав'янки лучної та других (останніх) кладок трав'янки європейської чорноголової (тест Манна-Уїтні;  $U = 0$ ;  $z = 4,01$ ;  $n_1 = 26$ ;  $n_2 = 7$ ;  $p < 0,01$ ; рис. 4.3.3.3).

Так само значущими є й відмінності між середнім віком молодих птахів обох видів у той час, коли можна було напевно стверджувати, що виводок (сімейна група) розпався чи покинув гніздову територію та її околиці. Підтверджено це і для виводків (сімейних груп), які походили з перших кладок обох видів (тест Манна-Уїтні;  $U = 3,5$ ;  $z = 2,42$ ;  $n_1 = 18$ ;  $n_2 = 11$ ;  $p < 0,05$ ), і для виводків, які походили з повторних і других кладок трав'янки



лучної та других (останніх) кладок трав'янки європейської чорноголової (тест Манна-Уїтні;  $U = 0$ ;  $z = 3,63$ ;  $n_1 = 19$ ;  $n_2 = 6$ ;  $p < 0,01$ ).

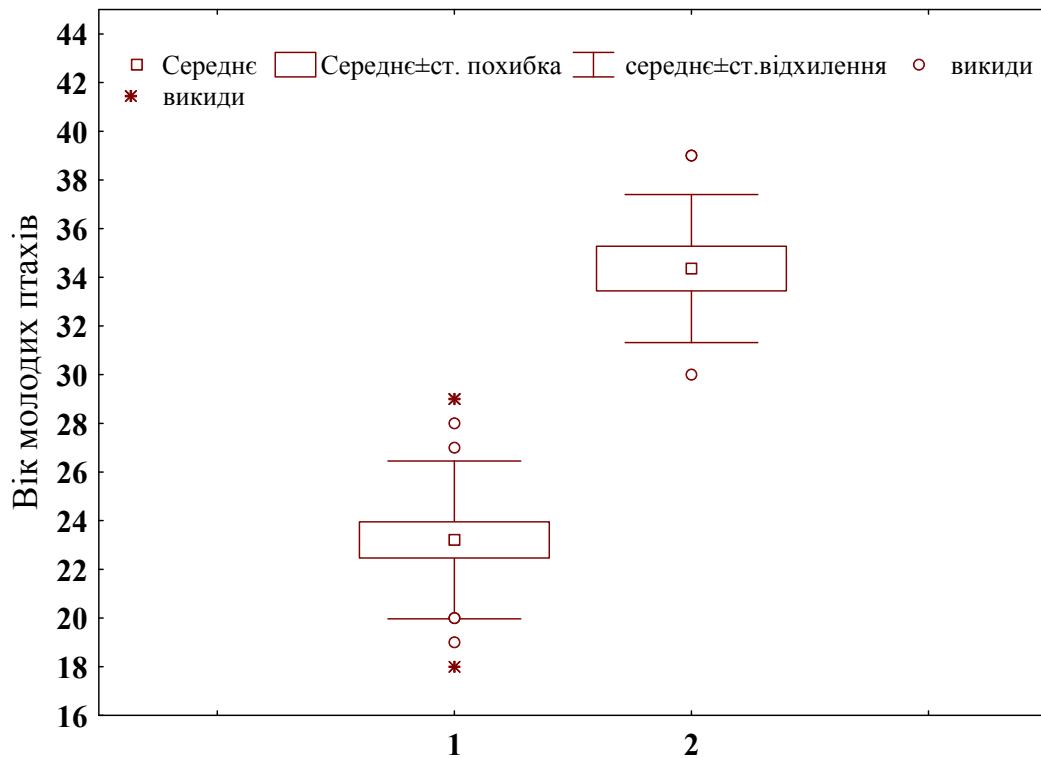


Рис. 4.3.3.2. Вік молодих птахів під час останнього спостереження цілісного виводка або сімейної групи для тих із них, що походили з перших кладок обох видів трав'янок. 1 – трав'янка лучна, 2 – трав'янка європейська чорноголова.

Цікаво, що значущими виявилися навіть відмінності у середньому віці останнього спостереження цілісних виводків з перших кладок біциклічних пар трав'янки лучної (які розпадаються значно пізніше, ніж у моноциклічних пар) і виводків перших кладок трав'янки європейської чорноголової (тест Манна-Уїтні;  $U = 2,5$ ;  $z = 2,83$ ;  $n_1 = 5$ ;  $n_2 = 11$ ;  $p < 0,01$ ). Так само значущими є й відмінності у середньому віці на той час, коли виводки вже очевидно можна було вважати такими, що розпалися (тест Манна-Уїтні;  $U = 3,5$ ;  $z = 2,42$ ;  $n_1 = 4$ ;  $n_2 = 11$ ;  $p < 0,01$ ).

Значно більша тривалість періоду, упродовж якого виводки трав'янки європейської чорноголової зберігають свою цілісність, порівняно із сімейними групами трав'янок лучних, може бути пов'язаною із

поліциклічністю першого та моноциклічністю другого виду. Моноциклічні трав'янки лучні у разі успішного виходу пташенят з гнізда зазвичай поступово втрачають зв'язки із гніздовою територією та переходять до блукання у її околицях, що може сприяти швидкому розпаду виводка. Водночас, пролонгації контактів між батьками та ювенільними птахами у трав'янок європейських чорноголових слугують сталі зв'язки дорослих птахів із гніздовою територією, на якій відбуваються всі спроби їхнього розмноження.

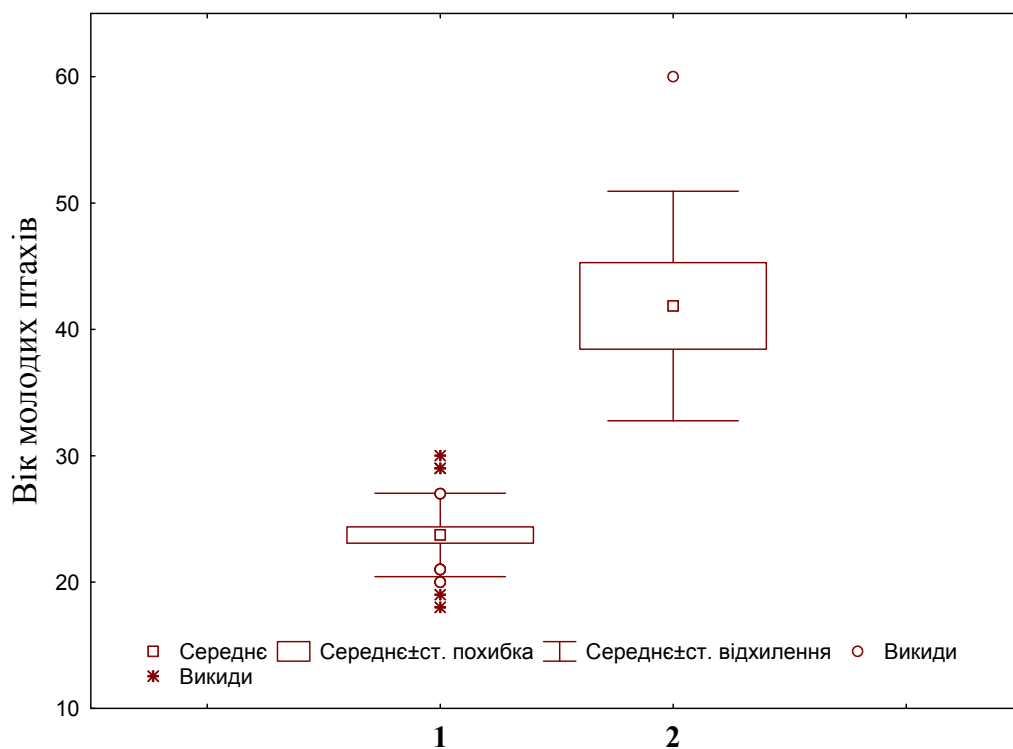


Рис. 4.3.3.3. Вік молодих птахів під час останнього спостереження цілісного виводка або сімейної групи для тих з них, що походили з повторних і других кладок трав'янки лучної та других (останніх) кладок трав'янки європейської чорноголової. 1 – трав'янка лучна, 2 – трав'янка європейська чорноглова.

Ще одним чинником, який може спричинити відмінності між строками розпаду виводків трав'янок європейської чорноголової та лучної, є ймовірне походження перелітних популяцій першого виду від західноєвропейських осілих або частково перелітних популяцій. Зокрема, відомо, що у осілих британських популяцій виводки останніх кладок не розпадаються упродовж

тривалого часу: молоді птахи лишаються із батьками до моменту зникнення зв'язку між останніми на початку вересня, приблизно до віку 40 діб (Johnson, 1971б). У літературі наведено дані про іще триваліший період збереженості виводків у кенійського підвиду трав'янки чорноголової (*Saxicola torquatus axillaris*), який донедавна включали разом із європейськими підвидами у єдиний політипний вид. Виводки трав'янок кенійських чорноголових розпадаються не раніше, ніж молоді птахи досягнуть віку 3–4 місяців (Dittami, Gwinner, 1985).

Строки розпаду виводків і сімейних груп вочевидь залежать від зв'язку дорослих птахів із гніздовою територією. Для трав'янки лучної про це свідчить майже на тиждень більший вік молодих птахів у момент останньої реєстрації іще цілісного виводка першої кладки у тих пар, що беруться до нормального другого циклу розмноження. У такому разі дорослі птахи залишаються на гніздовій території на відміну від більшості пар, зв'язки яких із територією після успішного вильоту пташенят першої кладки швидко слабшають і розділені між батьками сімейні групи пускаються у мандри у районі гніздування. У цій ситуації в умовах достатньо щільного населення трав'янок молодим птахам легше втратити контакт із власними батьками.

Ймовірно, такого самого походження (в залежності від стану зв'язків із територією гніздування дорослих птахів) і відмінності між тривалістю збереженості виводків із перших і других (останніх) кладок трав'янки європейської чорноголової. Зазвичай, хоча і не завжди, дорослі трав'янки європейські чорноголові лишаються на постійній території, на якій відбувалися усі спроби розмноження, до початку осінньої міграції. Тож у ювенільних птахів з останніх кладок можливості збереження зв'язків із птахами-батьками є більшими. Ці ж таки зв'язки молодих, що походять з перших кладок, перериваються раніше через те, що дорослі птахи, розпочинаючи черговий цикл розмноження, припиняють підготовувати своє потомство й часто намагаються взагалі витиснути ювенільних птахів за межі власної території.

Отримані нами дані неспростовно свідчать також про те, що у розпаді виводку або сімейної групи так само, як і у явищі виходу з гнізда, проявляється індивідуальність молодих птахів: деякі з них набувають самостійності раніше за своїх братів чи сестер. Фактично, зважаючи на це, можна виділити особливу фазу відносної самостійності молодих птахів, що, ймовірно, є характерною і для інших видів горобиних, наприклад для дрозда чорного (Khokhlova, 2009).

#### **4.3.4 Відмінності у строках післягніздових переміщень молодих особин, що походять з виводків перших, повторних і других кладок**

Одним із найважливіших аспектів післягніздового життя горобиних птахів є тривалість перебування молодих особин у місцях народження після набуття ними самостійності, від чого може залежати рівень їхньої натальної філопатрії (повернення для розмноження у наступному році до місць народження). Тривалість перебування у місцях народження, передовсім, визначають строки появи молодих птахів на світ, особливо у видів, для яких нормою є два або кілька циклів розмноження за один сезон. І дійсно, добре відомо, що у дрібних горобиних птахів Північної півкулі є залежність відстані ювенільної і натальної дисперсії молодих особин, їхньої виживаності та, в результаті, участі у формуванні місцевого населення (recruitment rate) від дати появи на світ (Adriaensen, 1987; Morton, 1992; Naef-Daenzer et al., 2001; Sim et al., 2013). Значно рідше вказують на існування відмінностей (наприклад, у строках початку міграції) між когортами особин, що походять з виводків перших і других (останніх) або перших і повторних кладок (Baník, 2010; Vojarinova et al., 2002). У популяційній екології горобиних птахів значущість подібних відмінностей, на жаль, часто є недооціненою. Вивчення особливостей післягніздового життя двох видів трав'янок дає можливість виявити ймовірні причини несхожості між ними, перевірити, чи існують розбіжності у поведінці молодих особин, що походять з виводків із перших і повторних (других) кладок тощо (Банік, 2014).

Дані спостережень за міченими, незалежними від батьків, молодими трав'янками лучними на стаціонарній ділянці у заплаві р. Муром свідчать, що хоча ті з них, які походять з виводків повторних кладок (друга хвиля розмноження), затримуються поблизу місць народження на дещо триваліші строки, порівняно із тими, що походять з виводків перших кладок, проте ці відмінності є невірогідними. Середній вік міченого птаха з виводків повторних кладок під час останнього спостереження –  $38,0 \pm 2,92$  діб ( $n = 19$ ; 23–63 доби), для ювенільних птахів з виводків перших кладок –  $34,4 \pm 2,17$  доби ( $n = 19$ ; 24–59 діб). Медіана вибірок – 32 доби в обох випадках. Відмінності між цими двома групами є незначущими (тест Манна-Уїтні;  $U = 165,0$ ;  $z = -0,45$ ;  $p = 0,65$ ).

У трав'янки європейської чорноголової зазначені відмінності між когортами молодих особин є виразнішими та глибшими. Ювенільні птахи, що походять з виводків других (останніх) кладок, затримуються у районі народження на значно триваліші строки, порівняно із тими, що походять з перших кладок (рис. 4.3.4.1). Середній вік молодого птаха з виводків других (останніх) кладок під час останнього його спостереження у районі народження –  $46,8 \pm 3,24$  доби, медіана – 43 доби (межі варіації – 26–84 доби; до обох вибірок було взято також останні спостереження мічених птахів іще у складі цілісних виводків). Водночас, в середньому, молодих птахів з виводків перших кладок востаннє реєстрували поблизу місць народження у віці  $36,3 \pm 1,98$  доби, медіана – 33 доби (межі варіації – 26–120 діб). Відмінності є високо значущими (тест Манна-Уїтні;  $U = 418,0$ ;  $z = -2,71$ ;  $n_1 = 29$ ,  $n_2 = 46$ ;  $p < 0,01$ ).

Ювенільні трав'янки європейські чорноголові, що походили з виводків перших кладок, майже не траплялися у складі післягніздових скупчень трав'янок – соціально активних груп особин, які можуть існувати упродовж тижнів: за всі роки спостережень зареєстровано лише один такий випадок (див розділ 4.3.5). Коли молоді трав'янки європейські чорноголові, що походять з виводків перших кладок, набувають самостійності у середині

червня, просторова структура популяції виду є ще дуже стабільною. У цей період можливе лише короткочасне приєднання окремих самостійних ювенільних птахів до тих виводків із перших кладок, які ще водять самці у межах гніздових територій останніх (див. розділ 4.3.3). Молоді птахи з других (останніх) кладок, відіграють помітну роль у формуванні післягніздових скупчень. Деякі з них тримаються у складі таких груп трав'янок до віку 60–85 діб, до початку осінньої міграції (Банік, 2014).

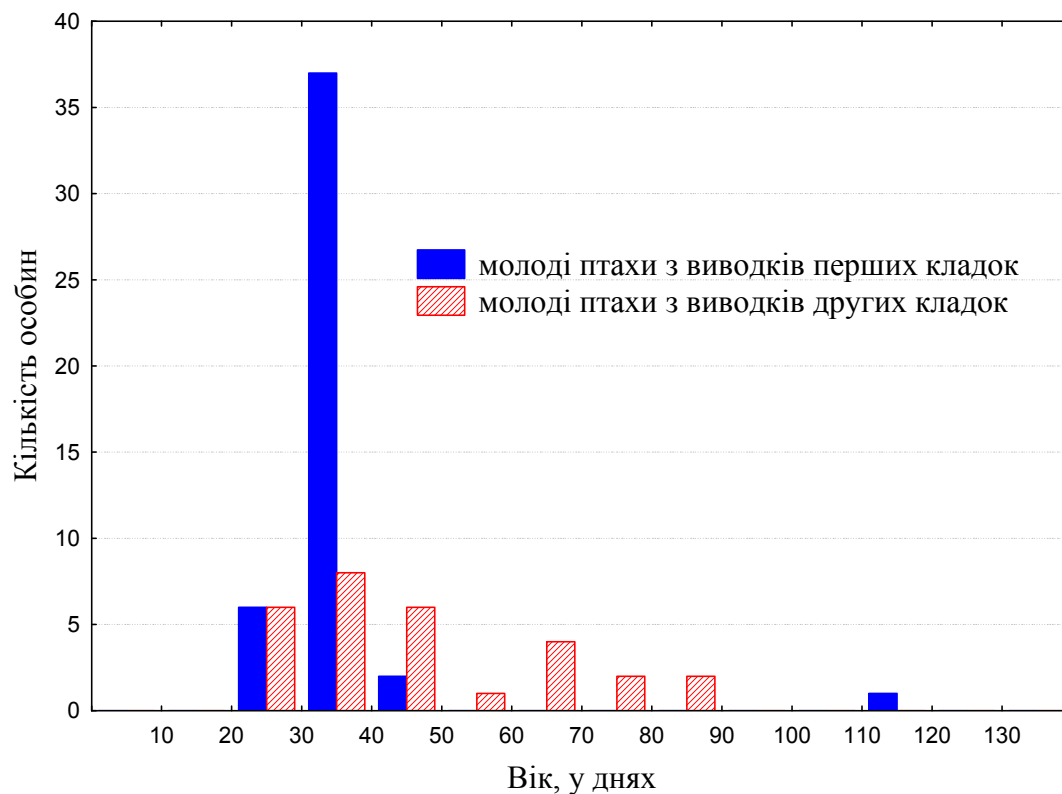


Рис. 4.3.4.1. Вік молодих трав'янок європейських чорноголових під час останнього спостереження у районі їхнього народження.

Відмінності у строках затримки поблизу місць народження молодих трав'янок європейських чорноголових, що походять з перших та других (останніх) кладок, можуть бути зумовлені побічним впливом фотоперіодичної регуляції післягніздової дисперсії та постювенального линяння, як це підкреслено у працях Г. О. Носкова та його групи (Носков, Рымкевич, 2005). Проте варто наголосити на значенні зміни соціальних взаємодій між особинами у популяції у прояві та підтриманні згаданих відмінностей. Порушення зв'язків дорослих птахів із територією гніздування,

різна роль птахів-батьків у водінні виводків першої та другої кладок та значення післягніздових скупчень як для молодих, так і для дорослих птахів наприкінці літа й восени (див. розділ 4.3.5), що постійно підвищується, можуть суттєво впливати на формування відмінностей у поведінці ювенільних птахів. Ймовірно, у прояві відмінностей у поведінці молодих трав'янок європейських чорноголових, які походять із різних когорт (поколінь), відіграє свою роль не лише тільки час їхньої появи на світ, але і відносини із дорослими птахами (батьками) та зміни соціального контексту упродовж сезону розмноження (Baník, 2010).

Належність до виводку з першої чи другої (повторної) кладки слугує суттєвим джерелом мінливості поведінки молодих птахів і визначає їхню подальшу долю. Ймовірно, різною є й еволюційна роль молодих особин, що належать до різних вікових когорт (поколінь), особливо у тих видів з короткою тривалістю життя, для яких характерною є часткова міграція (Adriaensen, 1987). Зокрема, зовнішні фактори (наприклад, кліматичні), що вибірково позначаються на виживаності гніздових пташенят або молодих особин різних вікових когорт, можуть впливати й на процеси розселення виду (Банік, 2006б). Відмінності між ювенільними птахами різних когорт (поколінь) слугують суттєвим джерелом мінливості у популяціях, яка є необхідною для видів горобиних птахів з короткою тривалістю життя, щоб належно реагувати на постійні зміни середовища існування.

#### **4.3.5 Післягніздові скупчення**

Вивченню післягніздового періоду у житті горобиних птахів традиційно приділяють мало уваги, передовсім через надзвичайну складність проведення спостережень за особинами, які втрачають зв'язок із місцем, де вони з'явилися на світ, – батьківською гніздовою територією. Проте саме на цей час припадають ключові для молодих птахів події, результати яких, фактично, визначають все їхнє подальше життя. Зокрема, відомо, що у післягніздовий період, після розриву зв'язків із батьками, відбуваються стабілізація у процесі імпринтингу образу статевого партнера (Bischof, 2003),

навчання видоспецифічному співу (Adret, 1993), розпізнаванню образу близьких видів (Sedláček et al., 2006), розпізнаванню образу хижака (Kullberg, Lind, 2002), методам пошуку і здобування корму (Lawrence, 1986; Weathers, Sullivan, 1991), дисперсія (Соколов, 1991; Рыжановский, 1997), імпринтинг місця майбутнього гніздування (Соколов, 1991; Berndt, Sternberg, 1968).

Важливою особливістю післягніздового періоду у житті горобиних птахів є формування ними скупчень у місцях із придатними для безпечного линяння та кормодобування умовами (Банник, 2010). Проте наявні у літературі відомості про післягніздові скупчення комахоїдних горобиних птахів є мізерними. Найчастіше вони стосуються лісових видів, наприклад дроздів родів *Turdus* та *Hylocichla* (Хохлова, 1994; Hirth et al., 1969; Vega Rivera et al., 1998). Водночас, подібні післягніздові об'єднання, що часом складаються з десятків особин, є характерними і для птахів відкритих просторів, зокрема для трав'янок лучної і азійської (Чернышов, 1982; Draulans, van Vessem, 1982). Причини та механізми формування післягніздових скупчень горобиних птахів поки що є слабо вивченими.

Дані спостережень на стаціонарній ділянці у заплаві р. Муром у сезонах 2001–2002 рр. дали змогу доповнити отримані раніше відомості щодо строків перебігу різних явищ післягніздового життя трав'янок та ймовірних механізмів формування післягніздових скупчень цих птахів (Банник, 2010).

Скупчень, які хоча б частково були сформовані молодими трав'янками європейськими чорноголовими, що походили з виводків перших кладок, не було зареєстровано взагалі. У той час, коли ці птахи набувають самостійності, територіальна структура популяції залишається ще цілком стабільною. Для цього періоду характерним є лише приєднання окремих молодих особин до ще цілісних виводків або груп ювенільних птахів (виводки у стадії розпаду), які перебувають під опікою самців на гніздових територіях (див. розділ 4.3.3). Слід зазначити, що в цілому такі випадки приєднання можна назвати поодинокими. Окрім того, «залучення» молодих птахів до складу чужих виводків є вкрай нетривалим.



Уперше післягніздові скупчення трав'янок лучних починають формуватися наприкінці червня – на початку липня, зазвичай шляхом приєднання бродячих птахів до виводка або сімейної групи, що тримається на власній території, або, частіше, перебуває поблизу неї на багатій кормами ділянці із кращими захисними умовами. До складу скупчень входять молоді птахи з виводків перших кладок, а також ті дорослі трав'янки, які залишили гніздові території та втратили зв'язки із власними пташенятами після розпаду виводків. Ранньолітні скупчення являють собою певною мірою розокремлені об'єднання порівняно із післягніздовими об'єднаннями трав'янок кінця літа.

Ранньолітні скупчення існують упродовж нетривалого періоду часу (приблизно 1–1,5 тижнів) і розпадаються наприкінці першої – на початку другої декади липня. Загальний їхній розмір коливається в межах 10–20 особин. Частка молодих птахів у складі таких об'єднань складає 40,0–83,3 %, у середньому – 66,1 % ( $n = 9$ ). Вік молодих трав'янок лучних під час їхньої останньої реєстрації у складі скупчення становив 28–39 діб, в середньому –  $32,5 \pm 0,83$  доби (медіана – 33 доби;  $n = 12$ ). Перед розпадом скупчень птахи суто локального походження (з територій, що є віддаленими не більше, ніж на кілька сотень метрів від центру активності скупчення) залишають його, і їх змінюють молоді особини, які походять з віддаленіших ділянок. Зібрані на стаціонарній ділянці у заплаві р. Муром дані свідчать, що на початкових стадіях формування скупчення частка особин суто локального походження становить не менше 20–37,5 % (до 50 % серед ювенільних птахів), але вона зменшується до 5–10 % незадовго до розпаду скупчення. Частина молодих трав'янок лучних залишає район народження на 7–10 днів раніше часу розпадань скупчень: вони взагалі не входять до їхнього складу.

Післягніздові скупчення обох видів трав'янок наприкінці сезону розмноження формуються з кінця липня до кінця серпня у схожий із ранньолітніми об'єднаннями спосіб. Скупчення утворюється на основі пари із іще цілісним виводком: на її гніздовій території (у випадку, коли роль основи скупчення відіграє виводок трав'янок європейських чорноголових)

або за межами гніздової території (якщо у формуванні скупчення головну роль грають сімейні групи трав'янок лучних). В останньому випадку це, найчастіше, стається, коли виводок або сімейна група після деякого періоду блукання у найближчих околицях гніздової території опиняється на ділянці, де одночасно є й зручні укриття (місце ночівлі) і місця для кормодобування. До такої пари-організатора приєднуються бродячі молоді трав'янки, а також дорослі птахи, що втратили зв'язки із гніздовою територією. Приєднання відбувається, коли сімейна група іще не розпалася: дорослі птахи непокояться біля молодих, а останні пересуваються слідом за батьками. Ймовірно, дорослі птахи, що водять власний виводок (сімейну групу), мають певну притягальну силу для молодих трав'янок, які нещодавно стали самостійними і походять із сусідніх територій. Розпад основного виводка (сімейної групи) відбувається вже у скупченні, і більшість молодих птахів, що його складали, залишається у новоутвореному об'єднанні особин. Тож скупчення трав'янок утворюється не внаслідок вільного об'єднання бродячих особин, а через приєднання таких птахів до пари-організатора.

Під час формування пізньолітніх скупчень досить часто утворюються мішані групи, до складу яких входять і трав'янки лучні, і трав'янки європейські чорноголові. Спостерігали як приєднання одиничних особин або й груп трав'янок лучних до ядра, що було сформоване трав'янками європейськими чорноголовими, так і зворотнє явище. Пізньолітні скупчення формуються з молодих трав'янок лучних із виводків повторних кладок, молодих трав'янок європейських чорноголових з виводків других і третіх кладок та дорослих особин обох видів. У випадку тривалого існування скупчення його склад поступово оновлюється й знижується частка птахів суто місцевого походження. Зокрема, у серпні частка птахів суто місцевого походження у скупченнях трав'янок лучних зменшується від 90–100 % під час їхнього формування до 7–20 % до моменту розпаду. Спостереження за міченими птахами свідчать, що тривалість перебування дорослих трав'янок лучних у складі скупчення – 10–21 днів, молодих птахів – 5–28 днів.

У скупченнях, що існують упродовж тривалого часу, чисельність трав'янок лучних у середині вересня швидко падає, і у третій декаді цього місяця вони складаються лише з трав'янок європейських чорноголових. Загалом, пізньолітні скупчення, які утворені суто з трав'янок лучних, існують упродовж 1–3 тижнів (розпадаються наприкінці другої – на початку третьої декади серпня, іноді – дещо пізніше), мішані ж скупчення – упродовж 4–8,5 тижнів (розпадаються вже як моновидові скупчення трав'янок європейських чорноголових у першій декаді жовтня). Чисельність птахів у пізньолітніх та осінніх скупченнях коливається в межах 5–30 особин. Розміри цих скупчень є значущо більшими, ніж розміри ранньолітніх скупчень (рис. 4.3.5.1; тест Манна-Уїтні,  $U = 49,5$ ;  $p < 0,05$ ;  $n_1 = 11$ ;  $n_2 = 15$ ). У мішаних скупченнях і скупченнях трав'янок європейських чорноголових частка особин суто місцевого походження спочатку становить не менше 40–50 %, а до моменту розпаду останніх на початку жовтня знижується до 25–30 %.

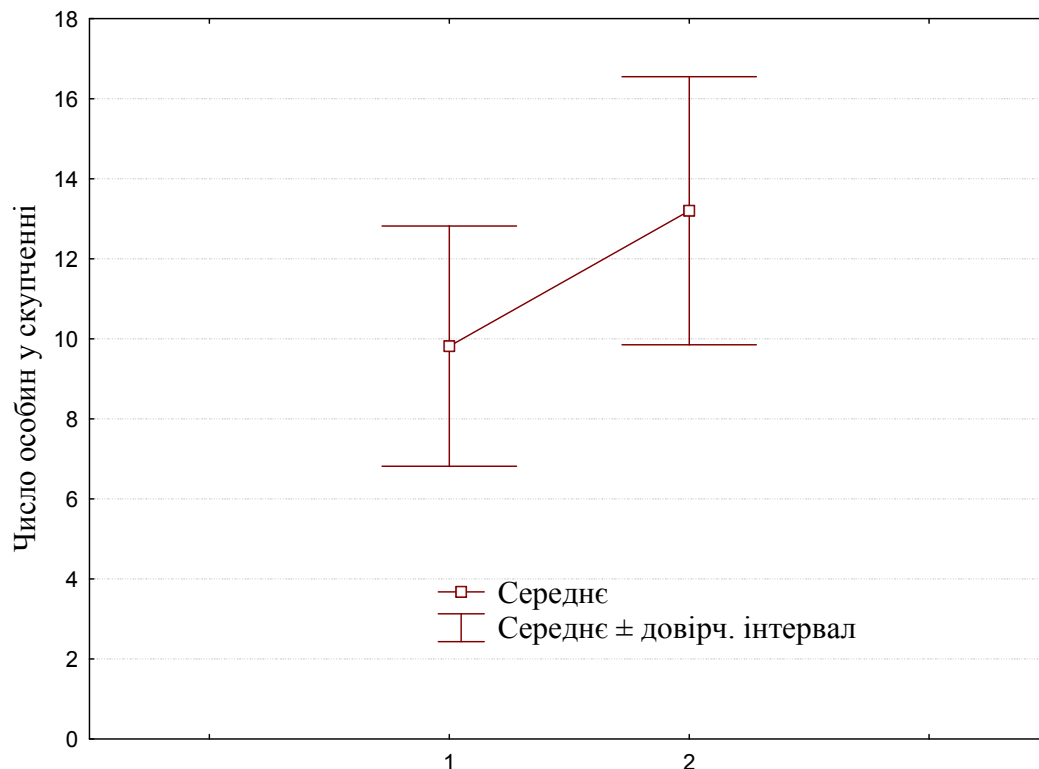


Рис. 4.3.5.1. Кількість особин у післягніздових скупченнях трав'янок. 1 – ранньолітні скупчення, 2 – пізньолітні скупчення.

Вік молодих трав'янок лучних під час їхньої останньої реєстрації у складі пізньолітніх та осінніх скупчень – 30–64 доби, в середньому –  $43,5 \pm 2,76$  доби (медіана – 43 доби;  $n = 16$ ), під час розпаду скупчень зазвичай – 40–45 діб. Вік молодих трав'янок лучних під час їхньої останньої реєстрації у складі скупчення є значущо більшим для пізньолітніх об'єднань трав'янок (рис. 4.3.5.2; тест Манна-Уїтні;  $U = 43,5$ ;  $p < 0,05$ ;  $n_1 = 12$ ;  $n_2 = 16$ ). Вік молодих трав'янок європейських чорноголових під час останнього виявлення в осінніх скупченнях – 61–84 доби, під час розпаду скупчень – 61–71 доба. Результати спостережень свідчать, що молоді трав'янки європейські чорноголові залишають скупчення раніше, ніж дорослі птахи.

Агресивні взаємодії між птахами у скупченні не є довготривалими. Частота їх зростає із збільшенням розміру скупчення у результаті приєднання до нього нових птахів. Внутрішньовидові конфлікти становлять більшу частку таких взаємодій, хоча у скупченнях трапляються й конфлікти між представниками обох видів трав'янок, а також зіткнення з деякими видами-супутниками скупчень, наприклад із синьошийками, кропив'янками сірими (*Sylvia communis*), вівсянками очеретяними (*Emberiza schoeniclus*). Зокрема, у скупченнях трав'янок лучних внутрішньовидові взаємодії становили 85,2 % всіх агресивних контактів ( $n = 54$ ; 30,65 год. спостережень). У мішаних скупченнях обох видів конфлікти між трав'янками становили 93,3 % всіх агресивних взаємодій ( $n = 15$ ; 10,55 год. спостережень). Частота конфліктів значущо корелювала із кількістю птахів у складі скупчення (коефіцієнт кореляції Спірмена;  $R = 0,45$ ;  $p < 0,05$ ). Акустичні сигнали, що супроводжують агресивні взаємодії у дорослих трав'янок лучних навесні і влітку, вперше проявляються у молодих птахів у скупченнях у віці понад 45 діб (45–55 діб). До перших спроб співати молоді трав'янки лучні вдаються ще у віці 25–26 діб, але частіше спів можна почути від доросліших особин, починаючи із віку 45 діб.

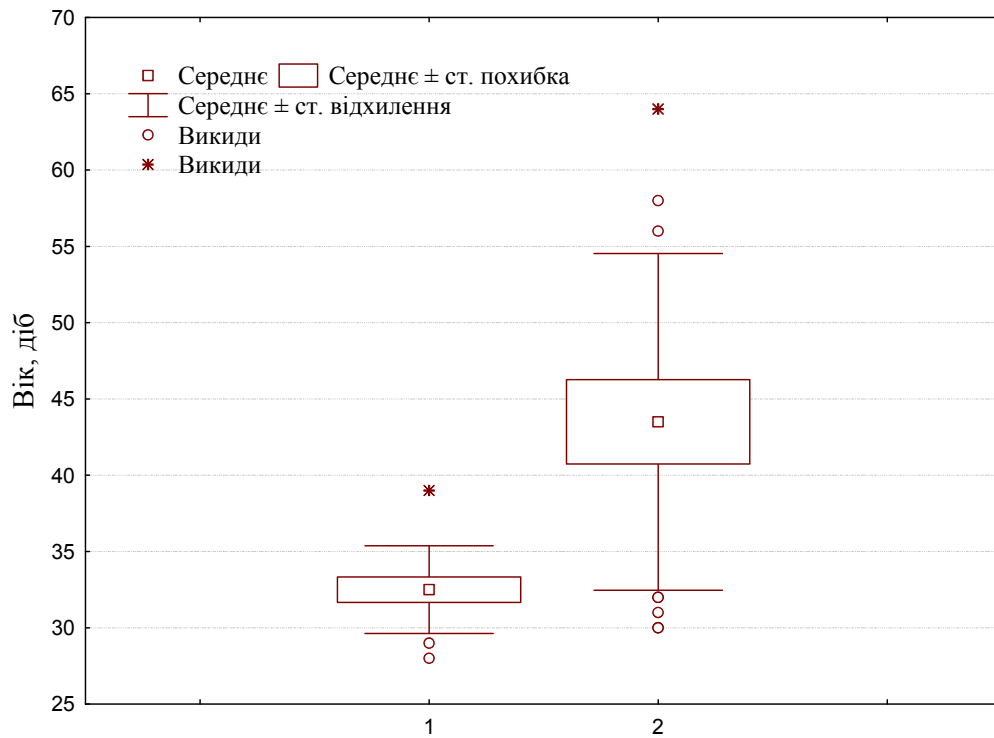


Рис. 4.3.5.2. Вік молодих трав'янок лучних під час останньої реєстрації у складі післягніздового скупчення. 1 – ранньолітні скупчення, 2 – пізньолітні скупчення.

Результати спостережень за міченими птахами доводять, що невелика кількість молодих і дорослих трав'янок лучних розпочинає осінню міграцію безпосередньо у місцях народження (гніздування) без будь-якого періоду дисперсії (або блукань) перед цим. Такі особини проводять увесь післягніздовий час у складі мішаних скупчень. Остання реєстрація молодої трав'янки лучної місцевого походження поблизу місця народження – 13 вересня (у віці 64 діб). Остання реєстрація дорослої трав'янки лучної (самець) поблизу місця гніздування – 18 вересня (приблизно, через 47–49 днів після розпаду виводка з повторної кладки).

Серед трав'янок європейських чорноголових, ймовірно, кількість молодих і дорослих птахів, що залишаються у районі народження (гніздування) до початку осінньої міграції, є більшою, порівняно із трав'янкою лучною. Передусім це стосується тих пар цього виду, у яких є нормальний третій цикл розмноження, а також молодих птахів з виводків других і третіх кладок. Дорослі птахи, які розпочинають треті або повторні

другі кладки (інколи – по декілька разів), упродовж тривалого часу затримуються на власних територіях. Такі пари стають «організаторами» скупчень трав'янок, а їхні території – своєрідними центрами активності. Найстарший вік молоді трав'янки європейської чорноголової, яку востаннє зареєстрували у складі післягніздового скупчення поблизу місця народження, – 84 доби (16 вересня). Останні реєстрації молодих особин місцевого походження поблизу місця народження – 30 вересня (у віці 71 доби) та 2 жовтня (у віці 61 доби). Найпізніша дата реєстрації дорослої трав'янки європейської чорноголової (самка) на гніздовій території – 19 жовтня.

Тривалість затримки молодих птахів поблизу місця свого народження може бути пов'язана із ходом постювенального линяння. Птахи, що залишають район народження одразу після розпаду виводка, встигають долучитися до дисперсії ще до початку найінтенсивніших стадій линяння. Невелику групу особин становлять птахи, які відлітають з району народження у віці 35–45 діб, під час інтенсивного постювенального линяння. Найпізніші реєстрації молодих трав'янок обох видів поблизу місць народження у віці 65–80 діб свідчать про те, що такі особини встигають або повністю перелиняти у постювенальне вбрання, або пройти найінтенсивніші стадії линяння (тривалістю близько 30 днів) до початку осінньої міграції, не беручи участі у дисперсії.

Післягніздові скупчення слугують акумуляторами ювенільних птахів, що з якихось причин затрималися поблизу місць свого народження і не прилучилися до дисперсійного розльоту. У подібних об'єднаннях у них вперше проявляються ті елементи поведінки, що згодом будуть використані у соціальних взаємодіях після прильоту на місця майбутнього гніздування навесні. Післягніздові скупчення сформовані, передусім, з молодих особин, що дозволяє говорити про специфічну ювенільну соціальність та про значущість подібних об'єднань для нормального розвитку поведінки молодих птахів.

## РОЗДІЛ 5

### ОСОБЛИВОСТІ БІОТОПНОГО РОЗПОДІЛУ ТА ДИНАМІКИ ЧИСЕЛЬНОСТІ ТРАВ'ЯНОК ЛУЧНОЇ І ЄВРОПЕЙСЬКОЇ ЧОРНОГОЛОВОЇ

#### 5.1 Зв'язки із біотопами та чисельність

##### 5.1.1 Біотопний розподіл і чисельність трав'янок на території Північно-Східної та Східної України

Біотопний розподіл та чисельність трав'янок лучної і європейської чорноголової вперше детально проаналізовано для великого фрагменту їхніх ареалів, що охоплює Північно-Східну та Східну Україну (Банік, 2007в; Банік, Вергелес, 2001). Дані, що характеризують біотопний розподіл та чисельність двох видів трав'янок на території Північно-Східної та Східної України, зведені в табл. В.1 Додатку В. У ній наведені відомості щодо середньої щільності населення та меж її варіації в певних типах, групах типів, підкласах та класах біотопів, а також відомості щодо відповідної середньої величини частки участі в населенні та її варіації.

Отримані результати свідчать про серйозні відмінності у рівні чисельності двох видів трав'янок. Чисельність трав'янки лучної в усіх класах біотопів перевищує чисельність трав'янки європейської чорноголової у декілька разів. Зокрема, відмінності у чисельності обох видів (щільність та частка участі в населенні) виявились значущими на високому рівні в умовах коротко-заплавних лук (критерій Манна-Уїтні;  $U = 0,0$ ;  $p < 0,01$ ) та крейдяних степів по схилах (критерій Манна-Уїтні;  $U = 93,5$ ;  $p < 0,01$ ).

Чисельність трав'янки лучної у більшості досліджених біотопів була доволі високою та становила близько  $50 \text{ ос/км}^2$  (2,5 пари/10 га). Середня щільність населення виду сягала найбільших значень в умовах сухих та вологих позазаплавних лук, короткозаплавних лук та різнотравно-злакових лучних степів по схилах. Оскільки для першого з трьох перелічених біотопів даних зібрано небагато, більше уваги варто приділити двом іншим.

Висока щільність населення трав'янки лучної в умовах короткозаплавних лук пояснюється значним ступенем мозаїчності цього біотопу, що обумовлений розмаїттям мікроландшафтів та різноманіттям режимів використання лук людиною. Невеликі площі, що їх займають заплави малих річок, не дозволяють людині використовувати їх аж надто інтенсивно. Як правило, ділянки, що використовуються винятково як сіножаті, межують із ділянками, де періодично випасають худобу. Все це збільшує мозаїчність лучних біотопів малих річок та підвищує їхню привабливість для трав'янки лучної.

Висока чисельність (і висока частка участі в населенні) трав'янки лучної у різнотравно-злакових лучних степах по схилах свідчить про те, що цей біотоп можна вважати одним з найоптимальніших для виду. До того ж такі самі високі значення щільності спостерігалися і в умовах рівнинних різнотравно-злакових степів. На жаль, цей зональний тип рослинності зберігся в Україні лише в небагатьох заповідниках. Власні дослідження у заповіднику «Кам'яні Могили» були надто обмеженими, щоби можна було стверджувати остаточно про важливість цих біотопів для трав'янки лучної у минулому. Проте можна припустити, що за часів, коли українські степи не були докорінно змінені людиною, трав'янка лучна була серед звичайних птахів цих біотопів, особливо там, де відчувався значний вплив диких копитних. Додатково на користь цього припущення свідчать дані щодо високої чисельності виду у лучних рівнинних степах у Центральньо-Чорноземному заповіднику та заповіднику Білогір'я у Росії (Стрілецький степ та Ямський степ, відповідно; Корольков, 1995; Соколов, 2015), та у ксерофітних різнотравно-типчакowo-ковильних степах у заповіднику «Хомутовський степ» (Тимошенко, 2002).

Ймовірно, лучні степи по корінних берегах річок та схилах балок також можна вважати одним з одвічних біотопів трав'янки лучної на території Північно-Східної та Східної України. Лучні степи по схилах у незначній мірі змінені діяльністю людини, бо їх зрідка використовували лише як пасовища.



В умовах цих степів трав'янки лучні знаходять оптимальне поєднання великої кількості присад (чагарники та трав'янисті багаторічники), придатних місць гніздування (шар сухих тогорічних пагонів злаків та осок) та певної кількості ділянок із розрідженим або відсутнім рослинним покривом, що можуть бути використані для кормодобування та реалізації соціальних взаємодій. Ці біотопи безсумнівно були серед основних для трав'янки лучної за тих часів, коли діяльність людини у заплавах ще не призвела до скорочення площ заплавних лісів та розповсюдження лук.

Окрім короткозаплавних лук та різнотравно-злакових лучних степів найвищі максимальні значення щільності населення трав'янки лучної були зареєстровані для узлісь у позазаплавних низинних місцезонах та вологих і сирих позазаплавних лук. В усіх цих біотопах чисельність трав'янки лучної може перевищувати 130 ос/км<sup>2</sup> (6,5 пари/10 га).

Низькі середні значення щільності трав'янки лучної є характерними для таких біотопів як піщані степи, солонцюваті і солончакові позазаплавні луки та сільськогосподарські поля. Низька чисельність у піщаних степах і солонцюватих та солончакових луках найімовірніше пов'язана із нестачею придатних місць гніздування через майже повну відсутність у складі рослинного покриву тих видів злаків та осок, що утворюють товстий шар торішніх пагонів та листя.

Сільськогосподарські поля (озимі зернові та бобові багаторічники) також можуть бути віднесені до біотопів, що є малоприсадними для гніздування трав'янки лучної. При дуже низькій чисельності (менше 10 ос/км<sup>2</sup>) частка участі виду в населенні може сягати високих значень (майже до 20 %), що пояснюється загальною бідністю угруповань польових птахів. Невисока чисельність трав'янки лучної на полях пов'язана із відсутністю придатних місць гніздування.

Нижче детально проаналізовано особливості розподілу трав'янки лучної для першого класу біотопів, що поєднує заплавні, позазаплавні луки та болота у низинних місцезонах, оскільки саме для нього було зібрано

найбільші обсяги облікових даних. Зокрема, значущими виявилися відмінності у щільності чисельності та частки участі виду в населенні в умовах заплавних та позазаплавних лук (тест Манна-Уїтні,  $U = 86,5$ ;  $p < 0,01$ ;  $U = 69,0$ ;  $p < 0,01$ , відповідно). Середня чисельність виду в умовах заплавних лук в півтора рази більша, ніж в умовах позазаплавних лук, ймовірно, через наявність у складі останніх солонцюватих та солончакових лук, на яких щільність населення трав'янки лучної є дуже низькою.

Звертають на себе увагу відмінності між рівнем чисельності трав'янки лучної в умовах короткозаплавних та тривалозаплавних лук. У першому класі біотопів щільність населення виду є значущо вищою (тест Манна-Уїтні;  $U = 8,0$ ;  $p < 0,05$ ), причини чого було зазначено вище. Умови тривалозаплавних лук слід вважати менш придатними для гніздування виду.

Частка участі трав'янки лучної у складі угруповань птахів зазвичай перевищує 5 % (табл. В.1). У багатьох типах біотопів максимальні межі варіації цього показнику сягають та навіть перевищують 20 %. Середня величина частки участі в населенні виявилася найбільшою в умовах різнотравно-злакових лучних степів по схилах. Досить високою вона є також в умовах сухих та вологих позазаплавних лук та тривалозаплавних лук. В останньому випадку це могло бути пов'язане із більшою толерантністю трав'янки лучної до впливу випасу (що у часи проведення дослідження повсюдно був високим) порівняно з багатьма іншими видами лучних птахів.

Зібрані дані свідчать, що трав'янка лучна є типовим домінантом угруповань птахів заплавних лук, лучних степів по схилах і різнотравно-злакових рівнинних степів. Взагалі можна стверджувати, що на території Північно-Східної та Східної України випас середньої інтенсивності, сінокосіння у пізні строки, а також осушувальна меліорація створювали у часи проведення дослідження найоптимальніші умови для гніздування трав'янки лучної по заплавних та позазаплавних луках.

Середня щільність трав'янки європейської чорноголової у різноманітних біотопах на території Північно-Східної та Східної України є

значно меншою, ніж у трав'янки лучної, і майже не перевищує 10 ос/км<sup>2</sup> (0,5 пари/10 га) та звичайно наближається до 6–7 ос/км<sup>2</sup> (0,3–0,35 пари/10 га). Максимальні значення щільності населення інколи бувають більшими за 25 ос/км<sup>2</sup> (1,25 пари/10 га), проте це трапляється нечасто. Середня частка участі у складі населення є також дуже низькою та загалом коливається в межах 1 %. Максимальні значення частки участі в населенні зазвичай не перевищують 5 %.

Чисельність трав'янки європейської чорноголової сягає найвищих значень в умовах крейдяних степів по схилах. Це стосується і щільності населення, і частки участі виду у складі угруповань птахів. Максимальні значення щільності населення становлять майже 40 ос/км<sup>2</sup> (2 пари/10 га). Високий рівень чисельності трав'янки європейської чорноголової в умовах крейдяних степів свідчить про те, що ці біотопи є оптимальними для виду. Вони якнайкраще відповідають вимогам трав'янки європейської чорноголової як виду південного, середземноморського походження. Ландшафтні особливості та характер рослинності крейдяних степів подібні до одвічних біотопів трав'янки в Середземномор'ї. Немаловажну роль відіграє і наявність лінійних меж між ділянками із різним характером рослинності уздовж профілю схилу, що є важливою ознакою біотопів виду.

Щільність населення трав'янки європейської чорноголової та частка її участі в населенні в умовах заплавної луки є суттєво меншими, ніж в умовах крейдяних схилів. Ці птахи трапляються переважно у заплавах малих річок, як в лісостеповій, так і в степовій зонах. Тяжіння до короткозаплавних лук можна пояснити, зважаючи на вже згадуване мікроландшафтне різноманіття цих біотопів, що створює значну мозаїчність умов на порівняно невеликих площах. Окрім того, саме заплави малих річок в межах лісостепової зони були найбільше змінені внаслідок осушувальної меліорації, яка проводилась у 1960-ті – 1970-ті роки. Цей тип впливу на стан лук був найпотужнішим серед інших антропогенних факторів за останні півстоліття (Балашов и др., 1988): він призводив до поступової заміни гігрофільних угруповань лучної

рослинності на мезофільні, що є придатнішими для гніздування трав'янки європейської чорноголової. Створення меліоративних каналів і дамб, спрямлення русел річок додатково збільшувало привабливість короткозаплавних лук для трав'янок внаслідок зменшення площ, що їх займали перезволожені ділянки, непридатні для гніздування виду, та завдяки появі своєрідних «межових» умов, що так приваблюють цих птахів.

Трав'янка європейська чорноголова майже не гніздиться по тривалозаплавних луках, передовсім через те, що внаслідок весняної повені луки у заплавах більших річок бувають залитими водою наприкінці березня та в першій половині квітня, коли ці птахи повертаються з місць зимівель та приступають до гніздування. Неприятливі для виду умови створюють також менше різноманіття мікроландшафтів, переважання однорідних за структурою рослинності ділянок на значних площах та рідкість лінійних меж, вздовж яких концентруються придатні для полювання та співу присади.

Трав'янка європейська чорноголова гніздиться і по окрайкам полів (озимі зернові та бобові багаторічники), проте тільки тоді, коли оброблені ділянки межують із перелогами або з городами. Взагалі можна вважати ці біотопи нехарактерними для виду через особливості їхньої структури (однорідність рослинного покриву, відсутність придатних присад).

Головні відмінності у рівнях чисельності досліджених видів у різних біотопах на території Північно-Східної та Східної України можна пояснити, зважаючи на їхні потреби щодо структури гніздових біотопів. Для трав'янки лучної переважного значення набувають приступність придатних місць гніздування, наявність ділянок із розрідженим або низьким за висотою покривом, що дозволяє їм полювати з присад, стратифікація рослинного покриву за висотою тощо. Трав'янка європейська чорноголова проявляє чутливість до таких факторів, як тривалість весняної повені (для лук), неоднорідність рельєфу та рослинного покриву.

Значні відмінності у рівні чисельності досліджених видів у всіх класах біотопів слід вважати одним з визначальних факторів, що обумовлює їхні

взаємні відносини в екосистемах. Причини ж подібних відмінностей, на наш погляд, коріняться у різних потребах двох видів щодо величини гніздових територій (розділ 4.2.1). Оскільки трав'янкам європейським чорноголовим притаманні підвищені потреби щодо розмірів гніздових територій, їхня чисельність не може сягнути таких значень, що є характерними для трав'янки лучної. Фактично, розмір території зрештою визначає (лімітує) величину гніздової популяції (чисельності) щонайменше в оптимальних біотопах (Dhondt, 2012). Отже, особливості територіальної поведінки трав'янок європейських чорноголових виступають в ролі стримувального фактору у рості їхньої чисельності.

Зібрані у Північно-Східній та Східній Україні дані щодо біотопного розподілу та чисельності трав'янок варто розглянути у ширшому контексті таких самих даних з території Європи (Банік, 2007). Для цього було використано узагальнені дані власних обліків, матеріали, які люб'язно надано колегами (див. розділ 3.1) та літературні відомості (Белик и др., 1989; Вальх, 1900; Воронцов, 1940; Гавриленко, 1965; Гаврись та ін., 2007; Ганя, 1965; Гладков, 1954а; Гузій, 1992; Голованова, 1975; Гричик, Барановский, 2004; Зиновьев, 1991; Ильинский, 1991; Ильичев и др., 1987; Катин, 1911; Клестов, Пшеничный, 1994; Кузьменко, Кузьменко, Гаврись, 2011; Курлавичюс, 1986; Лесничий, 1981; Мальчевский, Пукинский, 1983; Марисова, 1966; Мерзленко, 1973; Миронов, 1992; Овчинникова, 1980; Савинич, 1987; Сенік, 2004; Сенік, Реслер, 2010; Сенік, Царик, 2009; Талпош, 1984; Штегман, 1935; Banik, 2017; Bastian, Bastian, 1996; Bastian et al., 1997; Bekhuis et al., 1987; Cramp, 1988; Driedrich, 1967; Frankevoort, Hubatsch, 1966; Geroudet, 1967; Hordowski, 1991; Hustings, 1986; Johnson, 1971a; Lardelli, Molnar, 1997; Ledant, Jacob, 1988а,б; Magee, 1965; Niebuhr, Greve, 1964; Oppermann, 1990; Parrinder, Parrinder, 1945; Phillips, 1968; Schmidt, Hantge, 1954; Shitikov, Vaytina, Samsonov, 2017; Stastny et al., 1987; Suter, 1988а,б; Tomialojc, 1990; Urquhart, 2002; Van Beusekom, Alefs, van Dijk, 2019; Witt, 1985; Ziegler, 1966). Матеріали щодо чисельності обох видів

трав'янок в основних типах біотопів подано у табл. Г.1 Додатку Г (усі взяті з літератури дані були перераховані для отримання порівнянних показників щільності населення).

Обидва види подібні у своєму тяжінні до біотопів відкритого типу із достатньою кількістю присад, – будь-яких елементів рослинного покриву, мікроландшафту або об'єктів, створених людиною (стовпчики огорож та парканів, дрiт ЛЕП і т. ін.), які птахи використовують для вистежування комах та полювання на них у повітрі і на землі, для вокалізації, патрулювання території, охорони гнізда тощо. До того ж біотопи трав'янок повинні задовольняти їхні потреби щодо розташування гнізд у шарі сухої рослинності та давати змогу без перешкод застосовувати улюблений метод кормодобування, – злітання з присади та добування дрібних безхребетних на землі або у розрідженому та невисокому рослинному покриві (Bastian et al., 1997; Siems-Wedhorn, 2019). Всі перелічені особливості поєднують спільні вимоги до біотопів обох видів. Проте існують і суттєві розбіжності, що позначаються у відмінностях у характері біотопного розподілу та рівнях чисельності (табл. Г.1).

Зокрема, в усіх біотопах, де гніздяться обидва види, зберігається певне співвідношення між ними за чисельністю. Щільність населення трав'янки лучної набуває значно більших значень, порівняно із показниками чисельності трав'янки європейської чорноголової. В оптимальних умовах (субальпійські, альпійські та заплавні луки, степи) щільність населення першого виду сягає, в середньому, 100–200 ос/км<sup>2</sup> (5–10 пар/10 га), а чисельність другого у найпридатніших умовах (гарига, верещатники, пустири) – лише 25–50 ос/км<sup>2</sup> (1,3–2,5 пар/10 га).

Особливості вертикального розподілу трав'янок у гірських системах Європи свідчать, що трав'янка лучна є звичайним та досить численним видом субальпійських та альпійських лук. Висока чисельність виду в умовах гірських лук, що в Європі змінені людиною в найменшому ступені, свідчить про його ймовірні давні зв'язки з цими рослинними угрупованнями. Можна

припустити, що саме вони були одними з первинних біотопів трав'янки лучної у західній частині її ареалу.

Водночас трав'янка європейська чорноголова гніздиться в Європі зазвичай на значно менших висотах й уникає альпійських лук. Донедавна подібний характер вертикального розподілу був притаманний цьому виду і в Українських Карпатах (Марисова, 1966). Лише в останні десятиліття відбувається його поступове проникнення на карпатські полонини на висотах 1300–1600 м н.р.м. (Сеник, 2004).

Відмінності між біотопними вимогами обох видів найбільше проявляються у Південній Європі, в межах Середземномор'я, де чисельність трав'янки європейської чорноголової сягає максимальних значень у гаризі та маквісі (табл. Г.1), похідних угрупованнях, що складені жорстколистяними чагарниками та низькорослими деревами й поширилися у Середземноморському басейні внаслідок поступового знищення первинних дубових лісів (Вальтер, 1974). У таких біотопах не тільки гніздяться місцеві трав'янки, але й проводять зиму численні птахи з перелітних популяцій виду з північних районів Європи.

На відміну від трав'янки європейської чорноголової, трав'янка лучна у Південній Європі трапляється спорадично і гніздиться переважно в умовах заплавних, а також альпійських і субальпійських лук. У цьому проявляються підвищені вимоги трав'янки лучної до рівня зволоженості гніздових біотопів та до складу рослинного покриву, в якому суттєву роль мають відігравати різноманітні види осок і злаків на відміну від трав'янки європейської чорноголової, про що свідчать дослідження гніздової біології обох видів у Великій Британії (Fuller, Glue, 1977).

У Північній Європі трав'янка лучна частіше, ніж європейська чорноголова, гніздиться в умовах таких біотопів, що є похідними від лісових: по вирубках, у незімкнених лісових культурах, по узліссям лісів тощо, навпаки трав'янка європейська чорноголова майже повсюдно в Європі уникає біотопів, що пов'язані з лісами (Марисова, 1966).

Серед інших особливостей, що характеризують біотопний розподіл двох видів трав'янок, слід зазначити схильність трав'янки європейської чорноголової до заселення верещатників, похідних угруповань чагарничків, що поширилися у приатлантичній частині Європи внаслідок поступового знищення лісів людиною. Так само виразним є і тяжіння виду до схилів із каменистими виходами, особливо там, де вони добре прогріваються сонцем (Марисова, 1966; Овчинникова, 1980; Талпош, 1984; Cramp, 1988; Lardelli, Molnar, 1997; Suter, 1988b; Urquhart, 2002). Дуже характерною є також залежність трав'янки європейської чорноголової від так званих «межових» біотопів. У незмінених людиною ландшафтах таким потребам виду відповідають умови схилових місцеположень, а в культурному ландшафті – умови штучно створених дамб, каналів, насипів залізниць тощо (Cramp, 1988; Lardelli, Molnar, 1997).

Найбільше відомостей щодо чисельності обох видів трав'янок в Європі зібрано в умовах заплавних лук, що є одним з основних біотопів трав'янки лучної та досить прийнятним оселищем трав'янки європейської чорноголової (табл. Г.1). Заплавні луки мають надзвичайне значення для трав'янки лучної, однак чисельність виду суттєво коливається в залежності від особливостей рельєфу заплав, рослинності та ступеню трансформації лук внаслідок осушувальної меліорації, випасу, сінокосіння тощо. Найбільше цей вид залежить від практик використання луків людиною. Причиною повсюдного скорочення чисельності трав'янки лучної в Європі в останні десятиліття є інтенсифікація сільськогосподарського виробництва. Головними проблемами для виду стали втрата луками свого високого біотичного різноманіття та поширення раннього (пізньотравневого) сінокосіння, що призводить до вірогідного зменшення виживаності самок і збільшення випадків загибелі гнізд (Bastian et al., 1997; Gruebler et al., 2008).

Аналіз даних з демографії дорослих та молодих трав'янок лучних у кількох країнах Європи, зокрема і з використанням зібраних в Україні у рамках даного дослідження матеріалів, свідчить, що зниження виживаності



дорослих птахів не відбувається та, найімовірніше, падіння чисельності пов'язане із зниженням успішності гніздування та/або виживаності молодих птахів внаслідок несприятливих для виду змін у сільськогосподарській практиці повсюдно на місцях розмноження (Fay et al., 2020).

### **5.1.2 Залежність чисельності трав'янок від структури біотопу та впливу антропогенних факторів в умовах крейдяних степів**

Крейдяні степи по корінних берегах річок та схилах великих балок, які є досить поширеним типом біотопів на території Північно-Східної та Східної України, можна вважати одним із первинних оселищ обох видів трав'янок у цьому регіоні (розділ 5.1.1). Обидва види гніздяться у крейдяних степах повсюдно (Banik, 2004) і тому можуть бути об'єктом аналізу біотопних уподобань у порівняльному аспекті. Якщо припустити, що рівень чисельності залежить від потреби виду у структурних характеристиках біотопу, можна спробувати проаналізувати цю залежність для близьких видів в межах певного біотопу. Оскільки такий аналіз проводиться за даними, що характеризують угруповання птахів, можна також оцінити рівень взаємного впливу чисельності споріднених видів, тобто оцінити ступінь їхньої взаємодії у структурі угруповання (Банік, 2001б; Банік, 2003а,б).

Рослинність крейдяних відслонень за багатьма своїми рисами нагадує петрофітні угруповання низькогірського поясу Середземномор'я (Лавренко, 1961), і саме тому, ймовірно, чисельність трав'янки європейської чорноголової, що історично пов'язана із цими типами рослинності, сягає тут своїх найбільших значень. Можна припустити, що крейдяні схили, які межують із заплавами луками, – це найоптимальніші біотопи виду на території Північно-Східної та Східної України.

Узагальнені дані щодо чисельності двох видів трав'янок та їхньої участі у формуванні населення птахів крейдяних степів для всього регіону Північно-Східної та Східної України наведені у табл. В.1, а такі самі дані за матеріалами кількарічних обліків на території національного природного парку «Дворічанський» – у розділі 5.2.

Ймовірні зв'язки між показниками чисельності досліджених видів та параметрами біотопу і факторами впливу були проаналізовані за допомогою непараметричних методів кореляції (табл. Д.1 Додатку Д). Для показників чисельності трав'янки лучної значущі коефіцієнти кореляції були знайдені лише для ступеню пасовищного навантаження та географічної широти. Зокрема, між ступенем пасовищної дигресії та чисельністю трав'янки лучної спостерігається слабкий додатний зв'язок, який можна пояснити як результат змін у структурі біотопу внаслідок випасання худоби, наприклад, через підвищення ролі у рослинному покриві тих трав'янистих багаторічників, що використовуються птахами як присади.

Порівняно із трав'янкою лучною, кореляційні зв'язки показників чисельності трав'янки європейської чорноголової є різноманітнішими. Зокрема, були виявлені слабкі від'ємні зв'язки чисельності цього виду із рівнем ерозії та загальним проективним покриттям. Окрім того, значущий, проте слабкий, додатний зв'язок було знайдено між всіма показниками чисельності трав'янки європейської чорноголової та наявністю на маршрутах насаджень лісових культур. Останнє можна пояснити, зважаючи на те, що більшість лісових насаджень на крейдяних схилах є надто розрідженими. У той же час, окремі дерева або взагалі будь-які дуже високі присади є необхідним елементом територій трав'янки європейської чорноголової: самці використовують їх як співочі пости у перші кілька днів після зайняття території навесні (власні спостереження; див. також Greig-Smith, 1983).

Подальшу обробку даних було проведено із застосуванням регресійного аналізу та непараметричного аналогу дисперсійного аналізу, – тесту Крускала-Уолліса. Регресійні моделі дуже добре пояснюють дисперсію величини щільності населення трав'янки лучної (коефіцієнт детермінації,  $R^2$ , для стандартної блочної регресії та для покрокової регресії становив 0,923 та 0,721, відповідно), та дещо гірше – дисперсію величини частки участі цього виду в населенні птахів схилів із виходами крейди ( $R^2$  дорівнював 0,874 та 0,610, відповідно). До моделі покрокової регресії для показника щільності

населення трав'янки лучної увійшли три незалежні змінні: кут схилу, показник ерозії II та географічна довгота (всі вони дали вірогідні  $\beta$ -коефіцієнти регресії). Схожі результати були отримані і у моделі покрокової регресії для величини частки участі в населенні: до складу основних незалежних змінних увійшли кут схилу, показник ерозії II, показник ерозії I та середня висота чагарникового ярусу, проте всі  $\beta$ -коефіцієнти регресії виявились незначущими.

За допомогою тесту Крускала-Уолліса були виявлені значущі зв'язки між показниками чисельності трав'янки лучної (щільність населення, доля участі і частота трапляння) та ступенем ерозії крейдяних схилів (показник ерозії I;  $N = 12,32$ ;  $p = 0,02$ ,  $N = 11,70$ ;  $p = 0,02$ ,  $N = 13,87$ ;  $p = 0,01$ ; відповідно). Ці дані добре узгоджуються із наведеними вище результатами регресійного аналізу.

Регресійні моделі виявились також винятково потужними у поясненні дисперсії щільності населення трав'янки європейської чорноголової ( $R^2$  для стандартної блочної регресії та покрокової регресії становив 0,931 та 0,907, відповідно) та дещо гіршими у поясненні дисперсії величини частки участі цього виду в населенні ( $R^2$  дорівнював 0,788 та 0,762, відповідно). Моделі покрокової регресії дозволили визначити низку факторів, що впливають на чисельність цього виду. Серед них можна назвати проєктивне покриття (єдиний значущий  $\beta$ -коефіцієнт для регресії щільності населення), середню висоту трав'янистої, чагарникової та деревної рослинності (значущі  $\beta$ -коефіцієнти для двох останніх параметрів у регресії частки участі в населенні), співвідношення злаків та різнотрав'я у рослинному покриві, кут схилу, географічну широту (значущий  $\beta$ -коефіцієнт у регресії частки участі в населенні) та показник ерозії II. Результати тесту Крускала-Уолліса додатково вказують на вплив на чисельність трав'янки європейської чорноголової тих факторів, що не були враховані в регресійних моделях, а саме, експозиції схилу (для щільності населення –  $N = 11,26$ ;  $p = 0,01$ ; для

частки участі в населенні –  $N = 10,19$ ;  $p = 0,02$ ) та присутності насаджень деревних порід (для частки участі в населенні –  $N = 4,77$ ;  $p = 0,03$ ).

Звертає на себе увагу те, що хоча обидва види трав'янок подібні один до одного за поведінкою та спектрами живлення (Кузьменко, 1977), їхня чисельність в межах одного біотопу залежить від різних чинників, що стосується і параметрів біотопу, і впливу певних природних та антропогенних факторів. На показники чисельності обох видів впливає лише ступінь ерозії (можливо, найважливіший фактор, що визначає структуру дослідженого біотопу).

Спеціальну увагу в процесі дослідження приділяли можливим взаємним зв'язкам між чисельністю обох видів трав'янок. Проте жоден з використаних нами методів оцінки не був здатний виявити жодні значущі взаємозалежності між показниками чисельності двох видів трав'янок в умовах схилів із виходами крейди. Ці результати свідчать про те, що досліджені види не вступають в конкурентні відносини, які б могли позначатися на рівні їхньої чисельності. Спільне існування двох споріднених видів в умовах одного і того самого біотопу без суттєвої конкуренції можливе завдяки відмінностям у їхніх уподобаннях та потребах щодо характеристик гніздового біотопу та гніздових територій.

## **5.2 Тренди змін чисельності трав'янок в умовах крейджаних степів Північно-Східної України**

Однією з важливих проблем екології угруповань є питання про те, наскільки синхронними бувають флуктуації чисельності близьких видів, що входять до однієї і тієї самої біотопної або кормодобувної гільдії (Henderson et al., 2014). Важливо з'ясувати, чи бувають у таких видів синхронними етапи підйому та спаду чисельності, чи ця динаміка є у цілому різноспрямованою.

Як уже зазначалося у розділі 5.1, крейджані степи є, ймовірно, одним із первісних біотопів трав'янки лучної на території Північно-Східної та Східної України, а також одним із найважливіших біотопів трав'янки європейської чорноголової, яка заселила цей регіон нещодавно (Банник, Высочин, 2015).

Тому для вивчення особливостей динаміки чисельності двох видів слушно було б проаналізувати її зміни у крейджаних степах, а саме, в умовах заповідної території, де будь-які локальні порушення структури біотопу є мінімізованими. Таке дослідження було виконане на території національного природного парку «Дворічанський» (далі – НПП «Дворічанський»), що розташований на північному сході Харківської області. Накопичення даних зі змін чисельності трав'янок на трьох стаціонарних облікових ділянках з 2010 р. дало змогу виявити, наскільки подібними є ці флуктуації та оцінити значущість відповідних трендів (Банік, 2019; Vanik, 2019б).

Тренд змін чисельності трав'янки лучної у крейджаних степах НПП «Дворічанський» у 2010–2018 рр. характеризується як стрімке падіння чисельності (рис. 5.2.1) (TRIM, 2019). Це означає суттєве скорочення чисельності із швидкістю не менше 5 % за рік. Тренд виявився значущим (мультиплікативний коефіцієнт 0,840,  $p < 0,01$ ). Майже таким самим виявляється і тренд для даних, що є зваженими за площею облікових ділянок (мультиплікативний коефіцієнт 0,841,  $p < 0,01$ ). Таким чином, у середньому, чисельність трав'янок лучних у крейджаних степах НПП «Дворічанський» скорочувалась зі швидкістю 15,9–16,0 % на рік. Такий виразно від'ємний тренд добре узгоджується із відомою тенденцією скорочення чисельності виду у Європі, що засвідчена за результатами Програми Моніторингу Звичайних Видів Птахів (Common Bird Species Monitoring Scheme) та за даними інших досліджень (Henderson et al., 2014; PanEuropean Common Bird Monitoring Scheme, 2019; Sanderson et al., 2006; Vickery et al., 2014).

Програма Моніторингу Звичайних Видів Птахів дає для трав'янки лучної на території Європи узагальнений тренд помірного зниження чисельності для періоду 1980–2016 рр. Негативні тенденції у динаміці чисельності виду пов'язують із інтенсифікацією сільського господарства, – трансформацією лук для виробництва силосу, зсувами у строках сінокосіння тощо (Henderson et al., 2014; Müller et al., 2005). Ніякі подібні трансформації жодним чином не зачіпали крейджані степи в області досліджень. Таким

чином, негативний тренд чисельності у крейджаних степах НПП «Дворічанський» може бути побічним ефектом загального падіння чисельності численніших сусідніх популяцій, що слугують джерелом притоку гніздових птахів.

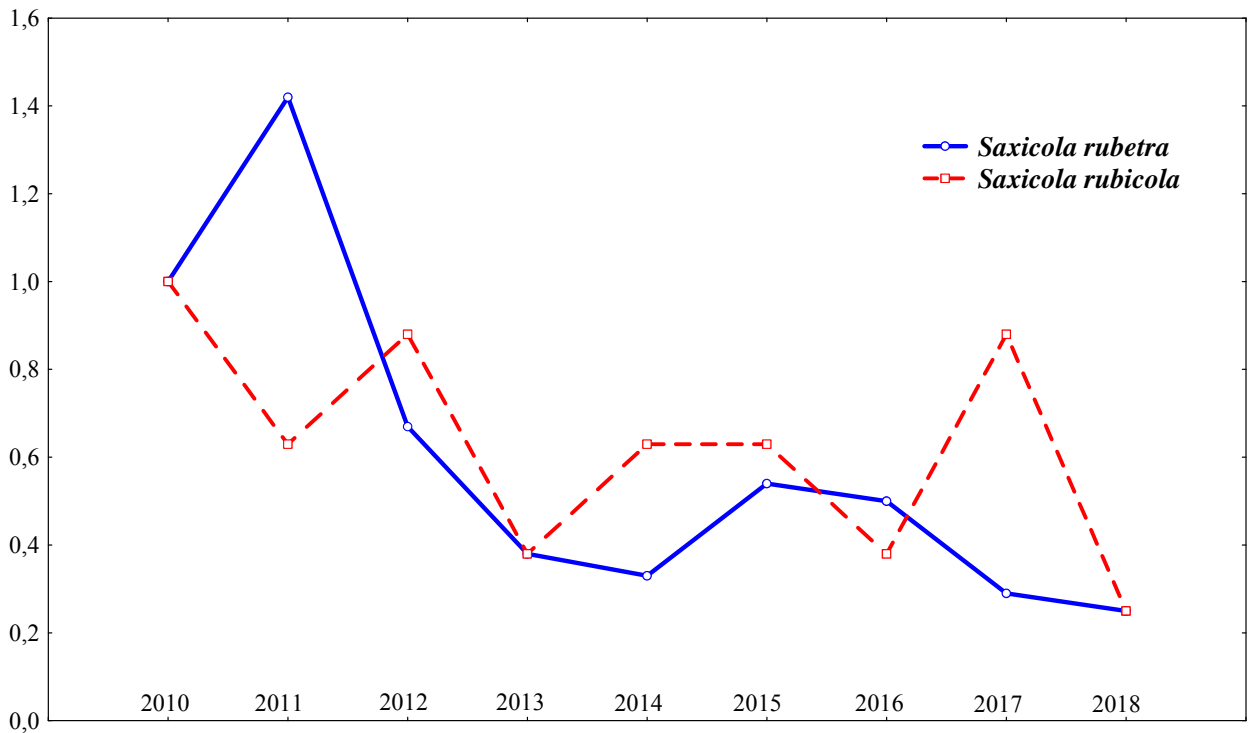


Рис. 5.2.1. Зміни річних індексів чисельності трав'янок лучної та європейської чорноголової у крейджаних степах НПП «Дворічанський» (Харківська область), що розраховані за допомогою програми TRIM. Індекс для першого року обліків (2010 р.) прийнятий за одиницю.

Тренд змін чисельності трав'янки європейської чорноголової класифікується як невизначений, що означає відсутність вираженого підвищення або падіння, але разом із тим можливість змін, що перевищують 5 % за рік (рис. 5.2.1) (TRIM, 2019). Тренд виявився незначущим (мультиплікативний коефіцієнт 0,909,  $p > 0,05$ ). Як і у випадку із трав'янкою лучної, це узгоджується із відомим для Європи трендом змін чисельності виду згідно Програми Моніторингу Звичайних Видів Птахів (PanEuropean Common Bird Monitoring Scheme, 2019). У Європі за даними вказаної програми тренд був стабільним для періоду 1989–2016 рр. Таким чином,

чисельність трав'янки європейської чорноголової у крейдянних степах НПП «Дворічанський» суттєво мінялася з року в рік, демонструючи незначне, незначуще падіння (рис. 5.2.1). Отже, тренди чисельності двох видів трав'янок у крейдянних степах НПП «Дворічанський» виявилися несхожими, що вказує на залежність динаміки їхніх популяцій від різних факторів.

Синхронію флуктуацій чисельності оцінювали як для внутрішньовидових, так і для міжвидових серій даних. У трав'янки лучної рангові коефіцієнти кореляції Спірмена для лог-трансформованих показників приросту популяції для усіх трьох ділянок моніторингу коливались у межах 0,054 (між першою і другою ділянками) та 0,635 (між першою та третьою), проте всі вони виявились незначущими ( $p > 0.05$ ). Часові серії йшли у одному і тому самому напрямку на всіх трьох ділянках у 50 % випадків, що означає, що модифікований тау-коефіцієнт Кендала дорівнював нулю для всіх трьох раундів порівнянь (див. розділ 3.2). Індекс збігу піків  $S$  дорівнював 0,33 для першої і другої та першої і третьої ділянок і 0,66 для другої і третьої ділянок. Тож рівень синхронії у змінах чисельності трав'янки лучної на облікових ділянках у крейдянних степах НПП «Дворічанський» був порівняно низьким, що особливо виявлялося у нечастому збігу напрямку змін.

Синхронію флуктуацій чисельності трав'янки європейської чорноголової можна було оцінити лише для першої і третьої ділянок, оскільки на другій ділянці вид був відсутній на гніздуванні упродовж 5 з 9 років дослідження. Ранговий коефіцієнт кореляції Спірмена для лог-трансформованих показників приросту популяції для першої і третьої облікової ділянки дорівнював 0,054 (незначущий), модифікований тау-коефіцієнт Кендала становив -0.25, а показник збігу піків  $S$  дорівнював 0. Таким чином, між змінами чисельності виду на першій і третій ділянках майже не спостерігалось синхронії.

Синхронію флуктуацій чисельності трав'янок лучної і європейської чорноголової можна було оцінити тільки для першої і третьої ділянки через зазначені вище причини. Рангові коефіцієнти кореляції Спірмена для лог-

трансформованих показників приросту становили 0,179 та -0,524, відповідно (обидва незначущі). Збігу напрямку змін чисельності трав'янок лучної і європейської чорноголової не спостерігалось на обох ділянках: модифікований тау-коефіцієнт Кендала дорівнював -0,143 та -0,714 для першої і третьої ділянки, відповідно). Показник збігу піків С становив 0,5 та 0 для першої і третьої ділянки, відповідно. Результати свідчать про малий ступінь синхронії у змінах чисельності трав'янок лучної і європейської чорноголової у крейдяних степах НПП «Дворічанський».

Відсутність вираженої синхронії у флуктуаціях чисельності двох видів трав'янок у крейдяних степах НПП «Дворічанський» була помітною як у порівняннях змін чисельності кожного з цих видів на різних ділянках, так і у порівнянні змін їхньої чисельності між собою. Часові серії змін чисельності обох видів йшли у різних напрямках майже у всіх тих випадках, коли порівняння було здійсненим. Це може бути свідченням на користь припущення про суттєві відмінності у факторах, що визначають динаміку популяцій обох видів.

Моніторинг чисельності трав'янок лучної і європейської чорноголової у НПП «Дворічанський» вказує на існування значущого від'ємного тренду для першого виду. Цей тренд відповідає загрозливій для трав'янки лучної тенденції, що нині проявляється майже повсюдно в Європі.



## РОЗДІЛ 6

### РОЗШИРЕННЯ АРЕАЛУ ТРАВ'ЯНКИ ЄВРОПЕЙСЬКОЇ ЧОРНОГОЛОВОЇ В УКРАЇНІ ТА В ЄВРОПІ

Упродовж останніх двох століть у Європі було зареєстровано близько двох сотень випадків розширення ареалів окремих видів птахів (Böhning-Gaese, Lemoine, 2004). Деякі види, як-от, горлиця садова (*Streptopelia decaocto*) чи дятел сирійський (*Dendrocopos syriacus*), розселялися надзвичайно динамічно: вони слугують хрестоматійними прикладами експансії (Lachmund, 2015; Michalczyk, 2014). Зрештою, уявлення про сталість та стабільність меж поширення відійшли у минуле.

Здебільшого розширення ареалів видів птахів у Європі характеризувались зсувом їхніх меж у північному і західному напрямках (див., наприклад, Böhning-Gaese, Lemoine, 2004; Isenmann, 1990), що пов'язують із процесами потепління клімату за останні 100–150 років. При цьому більшість видів, для яких задокументовано процеси експансії, становлять ті, що залежні у своєму поширенні від людини: вони гніздяться у місцях людських поселень – селах чи містах, та використовують ті додаткові ресурси, – чи то корми, чи придатні для гніздування місця, чи захисні умови, що вони їх знаходять у перетвореному людиною середовищі (Järvinen, Ulfstrand, 1980).

Саме тому особливу увагу варто приділити слабше дослідженим випадкам розширення ареалів тих видів, чисельність яких є відносно низькою, а зв'язок із урбанізованими біотопами – не надто очевидним (Melles et al., 2011; Włodarczyk et al., 2020). Проте й такі види здатні до швидкого розселення на великі відстані. Серед них можна назвати і представників роду *Saxicola*, трав'янок європейську чорноголову та азійську, розширення ареалів яких відбувалося у XX та XXI століттях (Банік, 2000; Банік, 2006б). Для аналізу передумов та причин розширення ареалів цих видів варто долучити

дані щодо їхньої ймовірної еволюційної історії, територіальної поведінки, внутрішньовидових взаємодій біотопних уподобань тощо.

### **6.1 Етапи розширення ареалу**

В орнітологічній літературі на цей час немає зведення, в якому була б проаналізована історія змін ареалу трав'янки європейської чорноголової у XIX – XXI сторіччях. Відсутність такого аналізу призводить до численних помилок в оцінках меж сучасного ареалу виду в Євразії в багатьох орнітологічних працях, навіть в тих з них, що з'явилися відносно нещодавно (Степанян, 2003; Urquhart, 2002). Нижче наведено нарис змін ареалу виду в Україні та інших європейських країнах з початку регулярних орнітологічних спостережень у XIX сторіччі. Короткі відомості про зальоти виду за межі гніздового ареалу та перші знахідки його на гніздуванні в ході розселення за літературними даними (Абакумов и др., 1995; Абрамчук и др., 2003; Аверин, Ганя, 1970; Аргиропуло, 1925; Архипов, Редькин, 2005; Барабаш-Никифоров, Семаго, 1963; Бахтадзе, 2002; Белик, 1999, 2005; Белик, Москаленко, 1993; Бокотей, Соколов, 2000; Браунер, 1904–1908; Бучинский, 1915; Великохатько, 1929; Ветров, 2014; Власов, Миронов, 2008; Волков, Штарев, 2001; Воробьёв, Лихацкий, 1987; Гавриленко, 1929, 1958а,б, 1965; Галчёнков, 2000; Герхнер, 1928; Гладков, 1954а,б; Грабар, 1931/1997; Зарудный, 1911; Зиновьев, 1991; Кайгородова, Косенко, 2009; Кесслер, 1851; Кесслер, 1860; Кинда и др., 2003; Кистяківський, 1927; Китиль и др., 2011; Клименко, 1950; Клитин, 1950; Костин, 1983; Лисецкий, 1981; Марисова, 1966; Матвиенко, 2009; Михаловский, 1894; Назарчук, 2013; Недосекин, Сарычев, 1989; Никифоров и др., 1997; Николаев, 2013; Овчинникова, 1980; Пантелеев, 2001; Пекло, 2002; Пісулінська та ін., 2016; Портенко, 1923, 1928; Потіш, Потіш, 2006, 2013; Птушенко, 1962; Рединов, 1999; Сапетина, 2009; Селиверстов, 2007; Сердюк, 1979; Снигировский, 1925; Соколов, Лада, 2000; Сомов, 1897; Страутман, 1963; Томкович, 1995; Третьяков та ін., 1991; Федюшин, Долбик, 1967; Фионина, Николаев, 2014; Храневич, 1929; Цвельх, 2006; Шарлемань, 1926; Шарлемань, Портенко, 1926, Goebel, 1870, 1879; Kuntze, Noskiewicz,

1938; Nordmann, 1840; Schelcher, 1919) наведено у табл. Е.1 Додатку Е. Етапи розселення виду за гніздовими знахідками показано на мапі (Рис. 6.1.1).

В Україні у другій половині ХІХ та на початку ХХ століть трав'янка європейська чорноголова гніздилася у Закарпатті, частково – у басейнах Прута і Середнього Дністра, а також у південних і центральних районах Придніпровської височини у басейні Південного Бугу (Боголепов, 1915; Браунер, 1904–1908; Бучинский, 1915; Герхнер, 1928; Грабар, 1931/1997; Кесслер, 1851; Михаловский, 1894; Селиверстов, 2007; Goebel, 1870, 1879; Schelcher, 1919). Немає сумнівів, що прикарпатський і подільський фрагменти її ареалу були пов'язані із суцільною областю поширення у сучасній Молдові (Nordmann, 1840). Разом із тим, вид найімовірніше був відсутній на гніздуванні у тих частинах Північного Прикарпаття, що розташовані на території сучасних Львівської та Івано-Франківської областей (Страутман, 1954, 1963; Kuntze, Noskiewicz, 1938). Характерне тяжіння трав'янки європейської чорноголової до долини Дністра, пояснюється тим, що тут вона знаходила оптимальні біотопи (каменисті схили із заростями чагарників; Боголепов, 1915) та, можливо, відмінні від сусідніх регіонів кліматичні умови. Окремі випадки гніздування були відомі й для Одеси, хоча ймовірно ці знахідки слід все ж таки трактувати як такі, що знаходились за межами суцільної області поширення (Кесслер, 1860; Nordmann, 1840).

Нез'ясованим лишається питання про статус трав'янки європейської чорноголової у цей період у Криму та на півдні України. Надто ранні для нормальних строків міграції виду знахідки його Й. М. Шатіловим (Schatiloff, 1860) у серпні в околицях с. Ізобильного Нижньогірського р-ну поблизу гирла Салгиру, до того ж переважно молодих птахів (ймовірна дисперсія)<sup>3</sup>, та неясна вказівка Х. Ірбі на рідкісність в Криму (Irby, 1857) можливо свідчать про існування на той час у передгір'ях на півострові або поруч із ним, наприклад, на Приазовській височині, нечисленної гніздової популяції.

<sup>3</sup> Й. М. Шатілов вніс трав'янку європейську чорноголову до переліку гніздових птахів гірської частини Криму (Schatiloff, 1860).

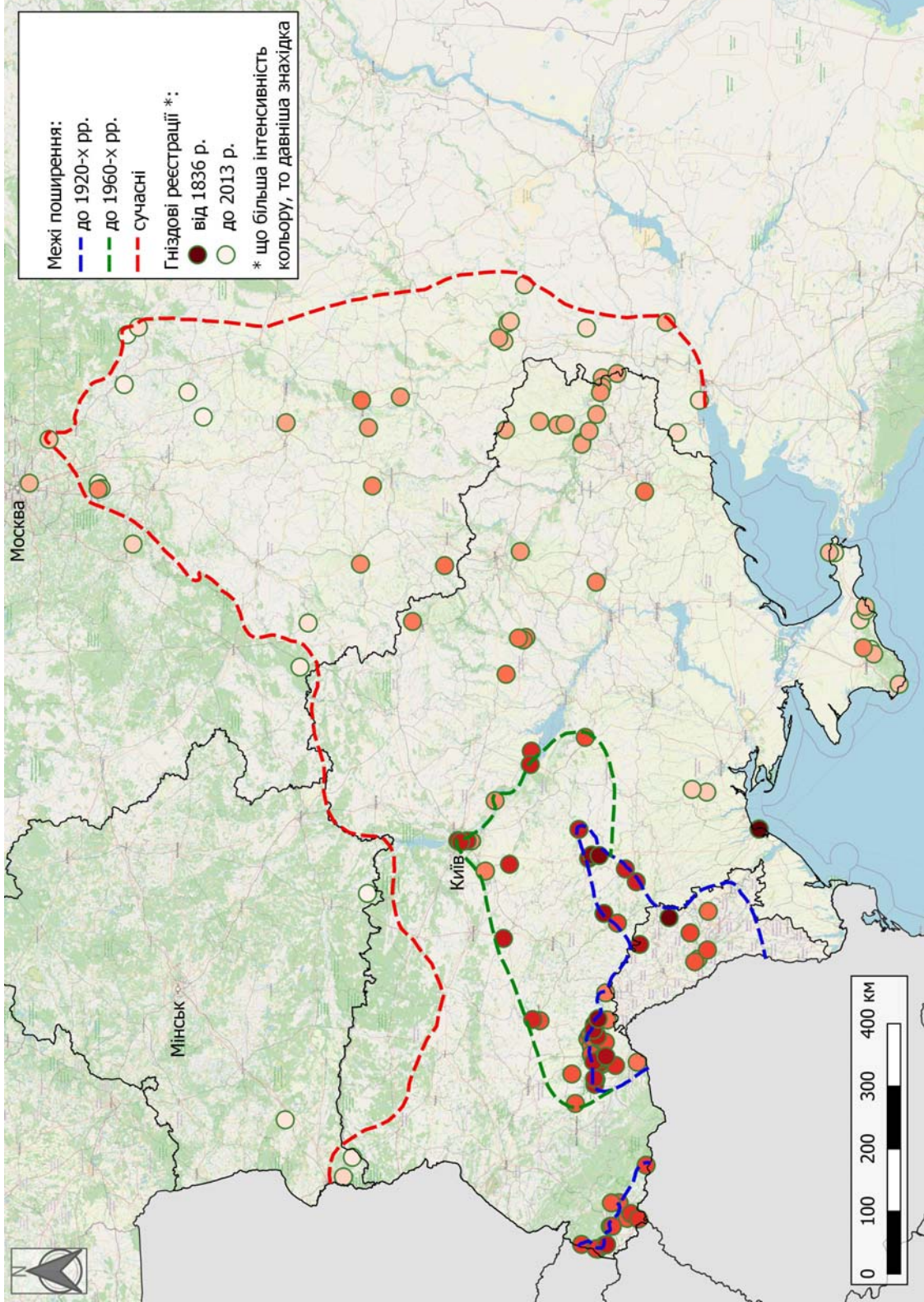


Рис. 6.1.1. Етапи розселення трав'янки європейської чорноголової в Україні та в суміжних країнах у XIX–XXI століттях.

Останнє припущення частково підтверджують реєстрації виду І. А. Криницьким у 1836–1838 рр. в околицях Феодосії та поблизу Темрюка на Таманському півострові (Kaleniczenko, 1839), спостереження М. М. Сомовим кількох особин поблизу Бахмуту у Донецькій області наприкінці 1870-х рр. (Сомов, 1897) та дані Г. Сарандинакі про весняний і осінній проліт на східному узбережжі Азовського моря в околицях с. Маргаритівка та Чумбурської коси, на довготі м. Таганрогу (Сарандинаки, 1908). Цікавими є також знахідки залітних птахів у цьому регіоні у першому десятилітті ХХ століття біля гирла Дніпра та в Асканії-Новій (Клименко, 1950; Снигировский, 1925; Додаток Е). Інформацію про інші випадки реєстрації виду за межами гніздового ареалу подано у Додатку Е.

У ХХ сторіччі характер поширення трав'янки європейської чорноголової в Україні суттєво змінився. Розширення ареалу бурхливими темпами проходило у 1920-ті роки, коли птахи колонізували північні частини Придніпровської височини, Прироську рівнину та Київське плато на схід до Дніпра (рис 6.1.1; Додаток Е). На цей час було отримано неспростовні дані про успішне розмноження виду в околицях Києва (Аргиропуло, 1925; Шарлемань, 1926) та відомості про ймовірне гніздування у долині Дніпра вже на Лівобережжі (Гавриленко, 1929, 1958а,б; 1965).

Нова хвиля розселення трав'янки європейської чорноголової припала на третю чверть двадцятого сторіччя, коли межа її ареалу швидко зсувалася у східному напрямку у лісостепових та степових районах Лівобережної України та прилеглих областях Росії на території Полтавської рівнини, у південних частинах Середньоруської височини та на Донецькому кряжі (рис. 6.1.1; Додаток Е). Перші реєстрації виду на гніздуванні далеко на схід від Дніпра відомі для першої половини 1960-х рр. для південного заходу Донецького кряжу (околиці м. Красногорівка; усне повідомл. В. Д. Коханова), Шишацького і Полтавського р-нів Полтавської області (Гавриленко, 1965), Сумському р-ні Сумської області (Матвиенко, 2009), а також на території Росії – у Борисівському р-ні Белгородської області

(Овчинникова, 1980) та поблизу Воронежа (Барабаш-Никифоров, Семаго, 1963).

Підтверджені знахідки трав'янки європейської чорноголової на гніздуванні у Львівській (Каталог., 1989), Дніпропетровській (Пекло, 2002), Харківській (Волчанецкий и др., 1979; Лисецкий, 1981), Луганській (Ветров, 2014) областях України та Курській області Росії (Власов, Миронов, 2008; Сердюк, 1979) припали вже на 1970-ті роки, але найімовірніше і ці регіони хоча б частково були колонізовані ще у попереднє десятиліття. У 1970-ті рр., фактично, вдалося довести гніздування трав'янки європейської чорноголової й на території Криму (Костин, 1983), хоча ще задовго до того як гніздовий вид передгір'їв її вказував М. А. Воїнственський (1960). До середини 1990-х рр. цей вид вже беззаперечно гніздився на всій території Полтавської (Слюсар, 2000), Харківської (власні дані; Гудина, Водолазский, Лисецкий, 1986), Донецької (Тараненко, 2001; Тараненко и др., 1998; також власна реєстрація гніздової пари в околицях заповідника «Кам'яні Могили» влітку 1992 р.), Луганської (Ветров, 2014) областей України, а також Белгородської (Власов, Миронов, 2008; Овчинникова, 1980), Курської (Власов, Миронов, 2008; Корольков, Миронов, 1998) та Воронежської (Венгеров, 2005; Воробьев, Лихацкий, 1987; Соколов, 2007, 2010) областей Росії.

Пізніше, наприкінці 1980-х – на початку 1990-х рр. були отримані численні свідчення гніздування трав'янки європейської чорноголової для Криму (Абакумов и др., 1995; Андрющенко, 1999; Кинда и др., 2003; Цвелых, 2006; рис. 6.1.1; Додаток Е), а з середини 1990-х рр. також і для деяких інших районів півдня України, де раніше воно не було відомим, наприклад, для Миколаївської (Рединов, 1999, 2016; Рединов, Корзюков, 1999) та півдня Одеської (Архипов, Фесенко, 2004) областей. У ті ж роки продовжувалася розселення виду і на півночі України, наприклад, у Чернігівській області (О. С. Вобленко, усн. повідомл.).

Зважаючи на наведені вище дані можна стверджувати, що нині трав'янка європейська чорноголова гніздиться на всій території України,

окрім деяких районів Полісся, Карпат і Криму, що характеризуються суцільним поширенням лісів, та окремих районів півдня країни.

У Росії межа ареалу трав'янки європейської чорноголової на території Середньоруської височини, а згодом і Оксько-Донської рівнини поступово зсувалася на північ у 1980–1990-ті рр., в результаті чого вид заселив Орловську (Власов, Миронов, 2008), Липецьку (Недосекин, Сарычев, 1989; Сарычев, 2006, 2008; Тикунова, 2017), Тульську (Швец и др., 2016, 2017), Тамбовську (Барановский, Иванов, 2016а,б; Скопцов, 1987; Соколов, Лада, 2000), Ростовську (Бахтадзе, 2002; Белик, 1999, 2005; Казаков, Бахтадзе, 1999), південні частини Московської області (Архипов, Редькин, 2005; Архипов и др., 2011; Волков, Штарев, 2001; Калякин, Волцит, 2009; Томкович, 1995), а в останнє десятиліття частково Рязанську область (Николаев, 2013; Фиолина, Николаев, 2014) (рис 6.1.1; Додаток Е).

На півдні лісової зони у Білорусі і Росії трав'янка європейська чорноголова з'явилася на гніздуванні пізніше, починаючи з 1990-х рр. Тут вона поширена вкрай спорадично й розмножується нерегулярно. На даний час її гніздування відоме для кількох районів Берестейської і Гомельської областей Білорусі (Абрамчук и др., 2003; Демянчик, 2015; Китель и др., 2011; Назарчук, 2013), Брянської (Кайгородова, Косенко, 2009) і Калузької (Галчёнков, 2000; Костин и др., 2009) областей Росії (рис 6.1.1; Додаток Е).

Розширення ареалу трав'янки європейської чорноголової на схід та північ відбувалось не лише в Україні та європейській частині Росії, але і в західноєвропейських країнах. Зокрема, на початку ХІХ сторіччя вона була майже відсутня на півночі та північному сході Німеччини. Перші знахідки гніздових птахів в цьому регіоні були зареєстровані в середині ХІХ століття (Suter, 1988б). Наступний етап колонізації припав на 1920–1930-ті рр. Розселення тривало і пізніше й у 1960-ті роки східна межа поширення приблизно збігалася із напрямком кордону між ФРН та НДР (Niebuhr, Greve, 1964). Починаючи з кінця 1980-х рр. у Північній й частково у Східній Німеччині знову спостерігали експансію виду (Pfeifer, 2000) й нині трав'янка

європейська чорноголова гніздиться по всій території Німеччини (матеріали Другого Європейського атласу гніздових птахів).

Схожим був і характер динаміки ареалу виду у Данії. Уперше його гніздування у цій країні було доведене у 1942 р. (південна Ютландія). З кінця 1980-х рр. спостерігалася виразна експансія й у 1990-ті роки у Данії щорічно гніздилося 5–25 пар (Pfeifer, 2000; Urquhart, 2002). Нині вид поширений вже по всій території Данії, й гніздиться також у сусідніх південних районах Швеції (Urquhart, 2002). У 1970-ті рр. трав'янка європейська чорноголова заселила також західне узбережжя Норвегії (Munkejord, 1981; Ree, 1977). Гніздування виду через несприятливі умови взимку припинилося у 1980-ті рр. й відновилося у 1990-ті рр. (Urquhart, 2002).

У Польщі, де у XIX століття проходила виразна північна межа поширення трав'янки європейської чорноголової, у минулому столітті також спостерігали її розселення. Ймовірно, зсув межі ареалу в Польщі почався ще на межі XIX та XX сторіч, коли він з'явився на гніздуванні на південному заході Польщі та у Привіслинському краї, хоча раніше область поширення обмежувалась територією Малопольської височини на півдні країни (Гарнани, 1897). Поступове розширення ареалу тривало у XX столітті, коли низка нових знахідок трав'янки на гніздуванні припала на 1960–1970-ті роки, а межа її поширення частково посунулася на північ (Tomiałojć, 1990). Починаючи з середини 1980-х рр. й до початку поточного століття межа поширення трав'янки європейської чорноголової у Польщі зсунулася до півночі на 250–500 км й тепер її ареал охоплює вже всю територію цієї країни (Kitowski, Eugeniusz, 2004).

Значний інтерес становить той факт, що розширення ареалу у XX сторіччі спостерігали не лише у трав'янки європейської чорноголової, але і у підвидів спорідненого виду, які іще нещодавно розглядалися разом із нею як підвиди політипного виду *Saxicola torquatus*. Йдеться про трав'янок білохвосту (*Saxicola maurus variegatus*) та темну (*S. m. maurus*) азійських. Розселення першого підвиду, ймовірно, почалось іще наприкінці 1960-х – на



початку 1970-х років, коли птахи вперше з'явилися значно північніше дельти Кубані, своєї колишньої північно-західної межі поширення у Західному Передкавказзі. З середини 1970-х рр. цей вид регулярно гніздиться у пониженнях Дону в Ростовській області та в долині Західного Маничу, а у 1985 р. перший випадок гніздування було зареєстровано іще західніше, на північному узбережжі Таганрозького заливу (Казаков, Бахтадзе, 1999).

Розселення білохвостої азійської трав'янки засвідчене у 1980-ті – 1990-ті роки у деяких районах Ставропольського краю (О.М. Хохлов, усн. повідомл.), а згодом – на Таманському півострові (Белик, Ветров, Милобог, 2009), де вона гніздиться в умовах симпатрії разом із трав'янкою європейською чорноголовою (І. С. Найданов, усн. повідомл.). Наприкінці 1990-х рр. трав'янка білохвоста азійська повністю освоїла долину Нижнього Дону, долину Західного Маничу та пониження Сіверського Дінця (Белик, 1999; Казаков, Бахтадзе, 1999). Біотопи, в яких гніздиться трав'янка білохвоста азійська на північно-західній межі ареалу, – це ділянки сухих лук зі складним мікрорельєфом у заплавах великих річок та лучні степи по схилах невеличких яруг по вододілах (Бахтадзе, 2002; Казаков, Бахтадзе, 1999).

Процес просування трав'янки білохвостої азійської на захід охопив у поточному столітті й Україну. Вперше на території нашої країни дві пари цього виду із гніздовою поведінкою були знайдені В. В. Ветровим спільно із С. П. Литвиненком 30.04.2002 р. в околицях с. Глибоке Краснодонського р-ну та північніше с. Бокове Лутугинського р-ну Луганської області (Ветров, 2014). У 2008 р. вид був виявлений у Краснодонському, Свердловському та Лутугинському р-нах Луганської області, а у 2011 р. – на південній околиці Луганська (Ветров, 2014). На початку червня 2010 р. трав'янок білохвостих азійських спостерігали у гніздових умовах на північному сході Луганської області, у Міловському р-ні, на території заповіднику «Стрільцівський степ» (В. Мороз, усн. повідомл.). У 2013 р. особини цього виду були знайдені у гніздовий час на Донецькому кряжі в межах Луганської області на захід до перевальського і Антрацитівського р-нів (Андрющенко и др., 2013).

У 2013 р. трав'янку білохвосту азійську у гніздовий період зареєстрували у Донецькій області, північніше Маріуполя, на південних відрогах Приазовської височини (Андрющенко и др., 2013), а у 2011 р. вперше спостерігали у гніздових умовах у Криму: на р. Самарлі у центральній частині Керченського півострова (Цвельх, 2011). У Запорізькій області вперше виявити трав'янку білохвосту азійську вдалося 19.06.2012 р. у Мелітопольському р-ні, а вже у 2014–2015 рр. засвідчене активне розселення виду у західному напрямку (Андрющенко и др., 2016). У 2013–2016 рр. у гніздовий час цей вид був зареєстрований на території національного природного парку «Великий Луг» на лівому березі Каховського водосховища (Бусел, 2016). У Херсонській області на Західному Сиваші гніздо виду було знайдене О. І. Бронсковим у 2018 р. (Андрющенко и др., 2019).

Найімовірніше процес розселення трав'янки азійської в Україні розпочався іще у 1990-ті роки й активно продовжується донині (Ветров, 2014; Андрющенко и др., 2016). У теперішній час область її поширення в Україні охоплює східні частини Донецької височини, Приазовську височину, Приазовську низовину, Присивашся, а також Керченський півострів у Криму. На заході у Запорізькій області ареал виду сягає Дніпра.

Поява трав'янки білохвостої азійської, що донедавна розглядалася як підвид політипного виду *Saxicola torquatus*, на гніздуванні в Україні, порушує питання про обґрунтованість виокремлення її як представника окремого виду. До цього дотичні дослідження автора на Східному Кавказі (Банік, 2015б), де здавна було відоме перекривання ареалів трав'янок білохвостої азійської та європейської чорноголової (Казаков, Бахтадзе, 1999). Результати власних польових досліджень у 1998 р., а також опрацювання колекційних матеріалів Музею природи ХНУ свідчать, що у зоні стикання ареалів трав'янок європейської чорноголової та білохвостої азійської на сході Кавказу спостерігається їхня висотна та біотопна сегрегація: перша гніздиться у висотному діапазоні від 400 до 2200–2300 м (сухі степи й узлісся), а друга не підіймається вище 200 м (засолені луки, поля).

Представники обох таксонів добре відрізняються за ознаками забарвлення оперення та розмірами, що дало автору змогу виправити помилки у їхньому визначенні у колекції Музею природи ХНУ (Банник, 2007а, 2015б).

Окрім того, було порівняно розмірні характеристики особин трав'янок європейської чорноголової, що гніздяться у Північно-Східній Україні (дані промірів відловлених у заплаві р. Муром птахів), та екземплярів цього ж підвиду з Східного Кавказу (колекція Музею природи ХНУ). Представники останньої групи були виокремлені у 1929 р. в якості підвиду *amaliae* С. О. Бутурліним (1929), проте пізніше синонімізовані із *rubicola* (Штегман, 1935). Між кавказькими та східноукраїнськими особинами підвиду *rubicola* не виявлено значущих відмін за довжиною крила (тест Манна-Уїтні; окремо для самців і самок;  $p > 0,05$ ), проте загалом розміри кавказьких птахів були відчутно меншими (Банник, 2015б).

Особливості поширення та характер біотопних зв'язків таксонів комплексу трав'янок чорноголових на Кавказі додатково свідчать на користь надання видового статусу групі підвидів, представники якої нещодавно колонізували східні і південно-східні регіони України. Стійкі морфологічні ознаки дозволяють надійно визначати таксони *rubicola* та *variegatus*, зокрема й під час спостережень у природі. Питання про підвидову відособленість кавказьких трав'янок чорноголових, що їх нині систематики прилучають до підвиду *ruibicola*, потребує додаткового вивчення.

Цікавими є також дані про поступовий зсув у західному, південно-західному та північному напрямках меж ареалу трав'янки темної азійської переважно на території Росії. Зокрема нині, внаслідок розселення цього підвиду у західному напрямку сучасна межа його поширення проходить не східніше 38-ого меридіану та, ймовірно, більш-менш збігається із західною границею Архангельської області Росії (Андреев, 2020). Відомі також окремі реєстрації трав'янки темної азійської на гніздуванні значно західніше – у Північній та Північно-Східній Фінляндії (Lardelli, Molnar, 1997; Urquhart, 2002), а у 1997 р. на острові Гельголанд у Північному морі засвідчене

успішне гніздування мішаної пари: самця трав'янки темної азійської та самки трав'янки європейської чорноголової (Urquhart, 2002).

Найінтенсивніше з початку 1980-х рр. трав'янка темна азійська розселяється у Волзько-Камському регіоні (Андреев, 2020). Зокрема, відомі знахідки цього підвиду на гніздуванні в Удмуртії (Меньшиков и др., 2001), у Кіровській області (Сотников, 2001; Чарушина, Савельев, 1986), у Республіці Марій-Ел (Спиридонов, 2013), в Ульяновській області (Бородин и др., 2007; Спиридонов, 2013), у Чувашії на лівобережжі Волги (Спиридонов, 2013), ще далі на захід – у Мордовії та на південному сході Нижегородської області на лівобережжі Волги (Спиридонов, 2013).

Фактично, в області Західного Поволжя у недалекому майбутньому спостерігатиметься взаємопроникнення ареалів європейського та азійського видів трав'янок чорноголових, так само, як це відбувається довкола Кавказьких гір та нині іще й на сході та півдні України.

## **6.2 Передумови та причини розширення ареалу**

Для аналізу процесу розширення ареалу трав'янки європейської чорноголової важливо розділити передумови розселення, що пов'язані із особливостями поведінки і біотопних уподобань виду, й безпосередні причини, які, сприяючи росту чисельності у периферійній зоні ареалу, могли забезпечити успішну колонізацію нових територій. Зокрема, вивчення будь-яких суттєвих змін ареалів не може бути повноцінно здійснене без аналізу механізмів, за якими вид здатний розселятися та закріплюватися на нових територіях. Передумови розширення ареалів слід шукати в особливостях дисперсії молодих особин та характері утворення ними зв'язків із територією майбутнього гніздування (Мальчевский, 1969). Саме у різноманітті варіантів поведінки молодих птахів у період їхніх мандрівок після вильоту з гнізда переходять можливі передумови раптового розселення, а його механізмом можуть бути внутрішньопопуляційні зміни співвідношення птахів із різними стратегіями дисперсії.

Зокрема, за матеріалами масштабного кільцювання ремезу (*Remiz pendulinus*) у Європі було доведено існування зв'язку між розширенням ареалу та змінами міграційної поведінки молодих птахів. Експансія цього виду в Іспанії та Південно-Західній Франції у 1970-ті – 1980-ті рр. була пов'язана із поступовим зсувом міграційних шляхів молодих центральноєвропейських ремезів до заходу та із появою нових місць зимівлі, які пізніше ставали новими місцями гніздування (Valera et al., 1993). У низці праць підкреслюється особлива роль, що її відіграють у процесі експансії ті особини, які реалізують стратегію дальньої дисперсії, незважаючи на порівняно невисоку частоту їхнього трапляння в популяціях (Kot, Lewis, van den Driessche, 1996). Зокрема, виявляється, що швидкість заселення популяцією нових територій залежить від характеру розподілу дисперсії молодих особин за її відстанню (Caswell et al., 2003).

Важливою передумовою розширення ареалу трав'янки європейської чорноголової є особливості стратегій післягніздової поведінки молодих птахів. За результатами наших досліджень виявилось, що існують значущі відмінності у тривалості перебування у районі народження молодих птахів, які походять з виводків першої та другої кладок (розділ 4.3.4). Частка особин, які затримуються поблизу батьківських територій до віку старше 40 діб, виявилася більшою для молодих птахів другої генерації. Подібні відмінності можуть свідчити про те, що серед молодих птахів першої генерації більше тих, що беруть участь у дисперсії, а серед ювенільних птахів другої генерації, – таких, які минаючи дисперсію, починають міграцію безпосередньо у місцях народження (за термінологією В.М. Рижановського; Рыжановский, 1997).

Часові рамки чутливого періоду для утворення зв'язку із територією майбутнього гніздування для молодих птахів у більшості видів горобиних обмежені віком 30–50 діб (Соколов, 1991). Тому птахи першої групи можуть формувати такі зв'язки після дисперсії на відстані від місць народження, а птахи другої групи – у районі народження. У результаті молоді птахи з виводків першої та другої кладок, ймовірно, відіграють різну роль в процесі

розселення виду. Біциклія трав'янки європейської чорноголової, таким чином, дозволяє цьому виду мати резерв особин (молоді птахи першої генерації), які завдяки, фактично, невідворотній участі у дисперсійному розльоті (через неможливість затримуватися поблизу батьківських територій, див. розділ 4.3.4) можуть ставати піонерами розселення (Banik, 1998).

Ці висновки підтверджені результатами досліджень у Німеччині з використанням кольорового кільцювання (Herrmann, 1987). Виявилось, що молоді трав'янки європейські чорноголові останнього виводку разом із дорослими часто віддаляються від гніздової території на відстань до 2 км та залишаються там впродовж тривалого періоду часу (близько 50 днів після вильоту з гнізда). У наступні роки вони можуть гніздитися на таких територіях. Про це свідчить і дуже високий відсоток повернення молодих птахів до місць народження на другий рік життя – 15 % (Herrmann, 1987), що значно вище середнього рівня для дрібних горобиних – 3–5 % (Соколов, 1991). Додаткові свідчення на користь існування серйозних відмінностей у стратегіях дисперсії молодих птахів, що походять з різних генерацій, отримані в ході дослідження іншого виду мухоловкових, вільшанки, у Західній Європі (Adriaensen, 1987). Виявилось, що серед молодих птахів з перших кладок буває вірогідно більше особин, які мігрують на більші відстані, порівняно з ювенільними птахами, які походять з других кладок.

Можна припустити, що описані відмінності поведінки молодих птахів пов'язані із походженням перелітних популяцій трав'янок європейських чорноголових від осілих середземноморських популяцій. Вони можуть розглядатися як залишки осілого образу життя. Зокрема, відомо, що у осілих підвидів близького, африканського виду трав'янки чорноголової *Saxicola torquatus* молоді особини затримуються на батьківських територіях на тривалий час. Зокрема, це стосується трав'янки кенійської чорноголової (*S. t. axillaris*), у якої виводки тримаються разом із батьками на батьківських територіях упродовж 3–4 місяців (Dittami, Gwinner, 1985). Відстань наступної

ювенільної дисперсії є незначною та птахи намагаються затриматись на територіях поблизу батьківської (König, 1994).

У частково осілого британського підвиду трав'янки європейської чорноголової молоді птахи останнього виводку лишаються разом із батьками на їхній гніздовій території до осені, коли порушується зв'язок між дорослими птахами в парі й змінюються прояви їх територіальної поведінки (Johnson, 1971б). Так само вчиняють і молоді птахи останніх виводків європейського підвиду, що вказує на рудиментарний характер цієї поведінки та на походження перелітних північних популяцій трав'янки європейської чорноголової від осілих популяцій.

Завважимо також добре відоме передування швидкого розвитку або редукції міграційної поведінки процесам експансії. Серед прикладів найпоказовіших еволюційних подій такого роду можна відзначити розвиток осілості в популяціях, що колись були перелітними, наприклад у пірникози великої (*Podiceps cristatus*) та дрозда чорного у Західній Європі, розвиток міграційної поведінки у таких переважно осілих видів як щедрик (*Serinus serinus*), зміни тривалості міграційного періоду, зміни у напрямку міграції та утворення нових місць зимівель. В останньому випадку надзвичайно яскравим прикладом є утворення нової зимівлі центральноевропейських кропив'янок чорноголових у Британії (Berthold, 1996).

Розподіл молодих птахів за відстанню дисперсії безперечно відіграє свою роль у процесі розширення ареалу. Молоді птахи з перших виводків можуть забезпечувати розселення виду, а ювенільні особини других виводків – закріплення на нових територіях. Проте успішність експансії може бути гарантованою лише в тих умовах, що сприяють підвищенню виживаності молодих особин обох генерацій.

Розселення виду пов'язане із внутрішньопопуляційними процесами, проте часто воно підштовхується зовнішніми факторами. За О. М. Формозовим (1959) протягом останніх століть всі зовнішні причини, що обумовлювали рухомість меж поширення, були прямо чи опосередковано

пов'язані із господарчою діяльністю людини. Серед цих причин він називає зміни розподілу кормових ресурсів по роках, появу або зникнення придатних для гніздування біотопів та зміни клімату. За умови тривалості процесу розселення циклічність кліматичних змін відбивається у характерних хвилях експансії (Формозов, 1959).

Ймовірно, ще одну передумову розселення трав'янки європейської чорноголової слід шукати в її характерних потребах щодо структури гніздових біотопів. У північно-східних районах України ці птахи найчастіше гніздяться у заплавах малих річок вздовж русел або меліоративних каналів із заростями чагарникових верб, на ділянках, до складу яких входять городи на межі з заплавами луками, вздовж схилів балок тощо (розділ 5.1.1). Подібні за структурою оселища, як-от всілякі схили, насипи залізниць, узбіччя шляхів, рівчаків тощо, згадують і інші дослідники (Книш, 1998; Кузьменко, 1977; Марисова, 1966; Матвиенко, 2009; Овчинникова, 1980; Талпош, 1984; Dvorak et al., 1993; Hustings, 1986; Lardelli, Molnár, 1997; Schuster, 1994). Перелічені біотопи поєднує схожість ландшафтних рисунків, тобто схожість просторової мозаїки, яку утворюють ділянки, що репрезентують мікроландшафти (Викторов, 1986). Ландшафтні рисунки на гніздових територіях трав'янок найчастіше належать до класу смугастих, для яких характерною є видовженість контурів у смуги. Приваблюють трав'янок і лінійно розташовані об'єкти антропогенного походження, які, до певної міри, імітують структуру улюблених ними природних біотопів та використовуються птахами як присади.

У 1960-ті рр. повсюдно у Північній, Центральній та Північно-Східній Україні проводили меліорацію, що суттєво змінила заплавні біотопи. Зменшились площі перезволожених та непридатних для гніздування трав'янки європейської чорноголової лук. У заплавах з'явилося багато ділянок із каналами та рівчаками. Ці зміни напевно збільшили привабливість заплавних біотопів для виду. У низці праць дослідники зосібна звертали



увагу на зв'язок між розселенням трав'янки та осушенням заболочених земель (Кузьменко, 1977; Kitowski, Eugeniusz, 2004; Niebuhr, Greve, 1964).

В Україні ще одним джерелом утворення улюблених трав'янкою європейською чорноголовою біотопів був розвиток дачного будівництва та приватного городництва у 1980–1990-ті рр. Цей процес призводив до появи значної кількості ділянок із лінійними межами між біотопами та лінійними об'єктами, наприклад, огорожами, які дуже приваблюють цих птахів. Тож однією з причин розселення виду були сприятливі для нього зміни біотопів внаслідок меліорації заплав та поступового їхнього освоєння.

Розширення ареалу трав'янки європейської чорноголової в Україні йшло приблизно одночасно із просуванням на північ та схід низки інших видів та підвидів птахів середземноморського походження, серед яких можна назвати пірникозу малу (*Tachybaptus ruficollis*), горлицю садову, дятла сирійського, плиску гірську (*Motacilla cinerea*), європейський підвид горихвістки чорної (*Phoenicurus ochruros gibraltariensis*), щедрика тощо. Безперечно, така обставина спонукає до пошуку спільної причини подібних майже синхронних змін ареалів. В. П. Жежерін (1961) одним з перших звернув увагу на те, що розширення ареалів більшості цих видів могло бути обумовленим спільними причинами – зв'язком їх із культурним ландшафтом та поступовим його освоєнням та/або змінами клімату Східної Європи.

Важливою причиною розселення трав'янки європейської чорноголової на території України у минулому сторіччі, ймовірно, були сприятливі метеорологічні умови. Про це свідчить хвилеподібність експансії, яка найінтенсивнішими темпами відбувалася у 1920-ті та 1960-ті рр. Дослідження довгострокових змін метеорологічних параметрів свідчать, що у 1920-ті – 1930-ті рр. спостерігалось виразне потепління зим у північній півкулі (Гедеонов, 1973). Важливо зазначити, що цей період характеризувався не лише величиною позитивних аномалій температури, але й максимальним просторовим охопленням ними території північної півкулі. Характерним у цей період було також майже повне зникнення негативних

аномалій температури лютого, березня та квітня (Гедеонов, 1973), що неодмінно мало сприяти виживаності птахів, оскільки відомо, що зниження чисельність трав'янок спричиняють низькі температури у лютому та північні вітри на початку березня (Géroudet, 1967). Потепління зимових і весняних сезонів безсумнівно відбилося у розвитку сприятливих умов для зимівлі трав'янок у Середземномор'ї.

Нами був проаналізований зв'язок між кількістю знахідок трав'янки європейської чорноголової за межами гніздового ареалу в Україні та Європейській Росії і розміщенням зон аномалій середньої місячної температури повітря та ступенем охоплення території внутропічної зони північної півкулі позитивними аномаліями температури (Гедеонов, 1973) по десятиріччях, починаючи з 1881–1990 рр. та закінчуючи 1961–1970 рр. Вірогідні значення коефіцієнтів кореляції (коефіцієнт кореляції Кендала,  $T_k$ , та гамма-коефіцієнт,  $G$ ) були отримані лише для зв'язку між кількістю реєстрацій трав'янки європейської чорноголової та позитивними аномаліями середньої температури жовтня у Східній Європі ( $T_k = 0,583$ ;  $p = 0,03$ ;  $G = 0,727$ ;  $p = 0,03$ ). Міграція трав'янок європейських чорноголових в Європі, зокрема й в Україні, відбувається переважно наприкінці вересня – в жовтні (Suter, 1988б; наші дані). Тому, цілком ймовірно, що сприятливі умови у критичний період осіннього перельоту підвищують виживаність птахів та опосередковано впливають на швидкість їхнього розселення.

У 1960-ті рр., коли темпи розселення трав'янки європейської чорноголової виявились особливо швидкими, попри прояв тенденції до похолодання (Гедеонов, 1973), в Україні 1960, 1961, 1966 рр. відзначались аномально теплими умовами й дуже теплими були весняні сезони 1966–1970 рр. (Бабиченко, 1987). Ймовірно, вплив метеорологічних умов 1960-тих рр. на зсув межі ареалу трав'янки на північ та схід був підкріплений сприятливими для виду змінами в структурі гніздових біотопів.

Можна припустити, що до експансії ареалу будь-якого виду птахів призводять, по-перше, зміни у післягніздовій дисперсії молодих особин у

периферійних областях ареалу, що проявляються в обранні птахами нового напрямку міграції, нових місць зимівлі, або у змінах співвідношення особин у популяції, яким притаманні різні стратегії дисперсії. Зміни такого типу слід вважати визначальними, необхідними і достатніми для будь-якого процесу розселення. Можливо, для того, щоби такі зміни могли призвести до експансії, вони мають проявлятися на тлі загального підвищення чисельності виду у постійній області гніздування.

Другу групу причин складають зовнішні фактори, що сприяють розселенню завдяки підвищенню виживаності особин (сприятливі кліматичні умови) і створенню придатних умов для їхнього гніздування (зміни біотопів). Вплив кліматичних факторів обумовлює характерну рису процесу експансії: він йде у вигляді своєрідних хвиль, коли швидке розселення в окремі періоди на деякий час переривається, а потім відновлюється знов. Для перелітних птахів найбільше значення мають зміни метеорологічних показників у критичні періоди життєвих циклів, під час міграції, коли їхня смертність сягає максимальних значень (Паевский, 1985). Кліматичні зміни також безпосередньо впливають на строки дисперсії молодих птахів (Sokolov, Rayevsky, 1998). Суттєво сприяти розселенню може і поява придатних для гніздування біотопів на територіях, що межують із периферійними частинами ареалу виду. За останні кілька сотень років ці зміни майже завжди були пов'язані із діяльністю людини.

Враховуючи різноманіття причин, що є відповідальними за розширення ареалів, а також значні часові і просторові масштаби подібних процесів, можна зазначити виняткову складність їхнього вивчення. Достеменно визначити ці причини можливо лише за умови тривалих, детальних і регулярних спостережень на великих за площею територіях.

## ВИСНОВКИ

1. Ключові особливості територіальної поведінки, життєвого циклу, внутрішньовидових взаємодій трав'янки європейської чорноголової (великі гніздові території, вкрай малий проміжок часу між прильотом навесні самців і самиць, наявність кількох нормальних циклів гніздування упродовж сезону розмноження на постійній території, рідкісність явища розділення виводку, тривалі строки збереження виводків і затримання молодих птахів в районі народження) пов'язані із недавнім походженням перелітних східноєвропейських популяцій виду від осілих західноєвропейських популяцій.

2. Особливості територіальної поведінки, життєвого циклу, внутрішньовидових взаємодій трав'янки лучної (невеликі за розмірами території, більш ранні строки прильоту навесні самців порівняно із самицями, лише один нормальний цикл гніздування, швидка втрата зв'язку дорослих особин із гніздовою територією після успішного підйому пташенят на крило та характерне явище розділення виводку) засвідчують наявність у цього виду добре розвинених рис адаптації до винятково міграційного способу життя.

3. Відмінності у строках початку гніздового періоду, що пов'язані із належністю трав'янки європейської чорноголової до групи ближніх мігрантів, а трав'янки лучної – до групи дальніх мігрантів, забезпечують часткове розділення основних фаз життєвих циклів обох видів у місцях їхнього спільного гніздування на території Північно-Східної України.

4. Відсутність міжвидової територіальності та здатність до утворення спільних післягніздових скупчень засвідчують низький рівень міжвидової агресивності у досліджених видів, що полегшує їхнє спільне існування в одних і тих самих угрупованнях.

5. Трав'янка лучна, порівняно із європейською чорноголовою, на території Північно-Східної України використовує ширший спектр гніздових

біотопів і є повсюдно значно численнішим видом, домінантом у багатьох угрупованнях гніздових птахів. Виразні міжвидові відмінності у рівнях чисельності спричинені різними потребами щодо розмірів гніздових територій у досліджених видів.

6. В умовах слабо трансформованих людиною крейдянних степів розподіл та чисельність обох видів залежать переважно від різних чинників: у трав'янки лучної – від ступеню пасовищного навантаження, куту схилу тощо, у трав'янки європейської чорноголової – від проективного покриття, наявності насаджень дерев, експозиції схилу. Для трав'янки лучної в останнє десятиліття характерним є тренд стрімкого падіння чисельності, для європейської чорноголової – тренд флуктуації чисельності без стійкого її зростання або спаду.

7. Експансія трав'янки європейської чорноголової на території України проходила двома хвилями: у 1920-ті вид заселив північ Подніпров'я на схід до Дніпра, у 1960–1980-ті роки – майже всю Лівобережну Україну.

8. Передумовою, що суттєво підвищує можливості розселення трав'янки європейської чорноголової, слід вважати різну роль молодих птахів, які походять з виводків перших (розселення) і других кладок (закріплення на нових територіях). Причинами розширення ареалу виду були кліматичні зміни, зокрема аномально теплі умови жовтня, під час осінньої міграції, та виникнення оптимальних для цих птахів біотопів внаслідок широкомасштабного осушення заплав річок та розвитку приватного городництва.

## СПИСОК ВИКОРИСТАНИХ ДЖЕРЕЛ

1. Абакумов, В. Г., Бескаравайный, М. М., Кинда, В. В., Костин, С. Ю., Стадниченко, И. С., & Цвелых, А. Н. (1995). Современное состояние черноголового чекана *Saxicola torquata* в Крыму. *Рус. орнитол. журн.*, 4(3/4), 143–152.
2. Абрамчук, А. В., Абрамчук, С. В., Прокопчук, В. В., & Хвалей, А. С. (2003). Черноголовый чекан (*Saxicola torquata*) – гнездящийся вид орнитофауны Беларуси. *Subbuteo*, 6, 47–48.
3. Аверин, Ю. В., & Ганя, И. М. (1970). *Птицы Молдавии*. (В двух томах). Т. 1. Ред.-изд. отд. АН Молдавской ССР.
4. Андреев, В. А. (2020). О гнездовании лугового *Saxicola rubetra* и черноголового *S. torquata* чеканов в Архангельске и его пригородной зоне. *Рус. орнитол. журн.* 29(1932), 2561–2589.
5. Андриющенко, Ю. А. (1999). Интересные сведения о встречах птиц в Северо-западном Приазовье, Присивашье и в Крыму в 1996–1997 гг. *Фауна, экология и охрана птиц Азово-Черноморского региона* (с. 4–6).
6. Андриющенко, Ю. А., Ветров, В. В., Дьяков, В. А., & Попенко, В. М. (2013). Новые данные о некоторых птицах Донецкой и Луганской областей. *Бранта. Сб. научн. трудов Азово-Черноморской орнитологической станции*, 16, 115–119.
7. Андриющенко, Ю. А., Дядичева, Е. А., Попенко, В. М., Черничко, Р. Н., & Бусел, В. А. (2016). Весенне-летнее население птиц Приазовской возвышенности. *Бранта. Сб. научн. трудов Азово-Черноморской орнитологической станции*, 19, 7–30.
8. Андриющенко, Ю. А., Дядичева, Е. А., Черничко, Р. Н., Попенко, В. М., Бронсков, А. И., & Бусел, В. А. (2019). Население птиц северного побережья Западного Сиваша в гнездовой период. *Бранта. Сб. научн. трудов Азово-Черноморской орнитологической станции*, 22, 51–77.

9. Аргиропуло, А. (1925). Гнездование чекана–черноголового (*Pratincola torquata rubicola* Linn) на окраине г. Киева. *Укр. Охотник и Рыболов*, 12, 20.
10. Архипов, А. М., & Фесенко, Г. В. (2004). *Гнездящиеся птицы Кучурганского лимана и его окрестностей (Северо-Западное Причерноморье)*. Укр. т-во охорони птахів.
11. Архипов, В. Ю., Мурашѐв, И. А., & Федотова, С. Е. (2011). Регистрация размножения европейского черноголового чекана (*Saxicola torquata rubicola*) в Московской области. *Орнитология*, 36, 190–192.
12. Архипов, В. Ю., & Редькин, Я. А. (2005). Регистрация пары европейского черноголового чекана (*Saxicola torquata rubicola*) в Московской области. *Орнитология*, 32, 112.
13. Бабиченко, В. Н. (ред.). (1987). *Температура воздуха на Украине*. Гидрометеоиздат.
14. Бабіченко, В. М., Ніколаєва, Н. В., Рудішина, С. Ф., Гущина, Л. М. (2009). Настання весняного сезону в Україні (перехід середньої добової температури повітря через 0°C) в умовах сучасного клімату. *Укр. геогр. журн.*, 1, 25–35.
15. Балашов, Л. С., Сипайлова, Л. М., Соломаха, В. А., Шеляг-Сосонко, Ю. Р. (1988). *Типология лугов Украины и их рациональное использование*. Наукова думка.
16. Баник, М. В. (2000). Явление смены территории на ранних стадиях репродуктивного цикла у черноголового чекана (*Saxicola torquata* (L.)). *Биол. вестн.*, 4(1–2), 103–104.
17. Банік, М. В. (2000). Розширення ареалу чорноголової трав'янки (*Saxicola torquata* L.) в Україні та його можливі причини. *Біологія та валеологія*, 3, 36–49.
18. Баник, М. В. (2001a). Пространственная структура популяций лугового и черноголового чеканов в Харьковской области. Сметана, М. Г. (відп. ред.), *Зоологічні дослідження в Україні на межі тисячоліть*. Тези

- Всеукр. зоол. конф., 13–14 листопада 2001 р., Кривий Ріг (с. 121–123). Криворізький держ. пед. ун-т.
19. Баник, М. В. (2001б). Роль популяцій лугового і чорноголового чеканов в структурі населення птахів мелових схилів Східної України. Пахомов, А. Е., & Булахов, В. Л. (отв. ред.), *Структура і функціональна роль тваринного населення в природних і трансформованих екосистемах*. Тез. Першої між. научн. конф., 17–20 сент. 2001 г., Дніпропетровськ (с. 115–116). Дніпропетровський нац. ун-т.
20. Баник, М. В. (2003а). Взаємозв'язь територіального поведіння і просторової структури популяцій лугового і чорноголового чеканов в Харківській області. Пахомов, А. Е., & Булахов, В. Л. (отв. ред.), *Біорізномор'я і роль зооценозу в природних і антропогенних екосистемах*. Друга між. научн. конф., 28–31 окт. 2003 г., Дніпропетровськ (с. 184–186). Дніпропетровський нац. ун-т.
21. Баник, М. В. (2003б). Другі кладки у лугового чекана в Харківській області. Кривицький, І. А. (ред.), *Птахи басейна Північного Дніпра*. Вип. 8. Матеріали 7–10 засідань «Вивчення і захист птахів басейна Північного Дніпра» (с. 89–95). Харківський нац. ун-т ім. В. Н. Каразіна.
22. Баник, М. В. (2003в). Просторова структура популяцій і поведіння лугового і чорноголового чеканов (Aves, Passeriformes: *Saxicola torquata*, *S. rubetra*). *Вісн. Дніпропетр. ун-ту. Біологія. Екологія*, 11(1), 136–142.
23. Банік, М. В. (2003а). Оцінка залежності чисельності лучної та чорноголової трав'янок від структури біотопу та впливу антропогенних факторів в умовах крейдяних схилів Лівобережної України. *Уч. зап. ТНУ ім. В. І. Вернадського. Сер. «Біологія»*, 16 (55), (2), 14–18.
24. Банік, М. В. (2003б). Оцінка залежності чисельності лучної та чорноголової трав'янок від структури біотопу та впливу антропогенних



- факторів в умовах крейдянних схилів Лівобережної України. *Актуальные вопросы современного естествознания – 2003*. Тез. Всеукр. конф. молодых ученых. 11–13 апр. 2003 г., Симферополь (с. 14). Таврійський нац. ун-т імені В.І. Вернадського.
25. Баник, М. В. (2006а). Поведение выводков и семейных групп у лугового и черноголового чеканов: сходство и различия. *Орнитологические исследования в Северной Евразии*. Тез. XII Межд. орнитол. конф. Северной Евразии, 31 янв. — 5 февр. 2006 г., Ставрополь (с. 64–66). Ставропольский гос. ун-т.
26. Баник, М. В. (2006б). Расширение ареала черноголового чекана на Украине и в соседних регионах: этапы экспансии и её возможные причины. *Орнитология*, 33, 7–28.
27. Баник, М. В. (2007а). Роль коллекции музея природы Харьковского национального университета в выяснении особенностей распространения двух форм черноголового чекана на Восточном Кавказе. *Музейні експозиції та виховний процес у формуванні особистості як невід'ємної частини екосистеми*. Матеріали Всеукр. наук.-практ. конф. 18–19 квітня 2007 р., Харків (с. 39–40). Харківський нац. ун-т імені В. Н. Каразіна.
28. Баник, М. В. (2007б). Социальное поведение лугового (*Saxicola rubetra*) и черноголового (*S. torquata*) чеканов в послегнездовой период. *IV Всеросс. конф. по поведению животных*. 29 окт. – 1 нояб. 2007 г., Москва. Сб. тезисов (с. 343–344).
29. Баник, М. В. (2007в). Численность и биотопическое распределение лугового и черноголового чеканов на территории Северо-восточной и Восточной Украины. *Бранта. Сб. научн. трудов Азово-Черноморской орнитологической станции*, 10, 50–64.
30. Банік, М. В. (2007). Порівняльний аналіз біотопічних вимог лучної та чорноголової трав'янок на території Європи. *Беркут*, 16(1), 87–97.

31. Баник, М. В. (2009а). Выход из гнезда у лугового (*Saxicola rubetra*) и черноголового (*S. torquata*) чеканов. Токарский, В. А. (отв. ред.), *Чтения памяти А. П. Крапивного*. Материалы межд. научн. конф., посвящ. 80-летию со дня рождения профессора Александра Павловича Крапивного (Харьков, 4—5 декабря 2009 г.) (с. 26—32). Харьковский нац. ун-т имени В. Н. Каразина.
32. Баник, М. В. (2009б). Роль присад в жизни лугового (*Saxicola rubetra*) и черноголового (*S. torquata*) чеканов. Пахомов, А. Е. (отв. ред.), *Биоразнообразие и роль животных в экосистемах. Zoocenosis-2009*. V Межд. научн. конф. 12—16 окт. 2009 г., Днепропетровск (с. 284—286). Днепропетровский нац. ун-т имени Олеся Гончара.
33. Баник, М. В. (2010). Послегнездовые скопления лугового (*Saxicola rubetra*) и черноголового (*S. torquata*) чеканов. Курочкин, Е. Н., & Давыгора, А. В. (отв. ред.), *Орнитология в Северной Евразии*. Материалы XIII Межд. орнитол. конф. Северной Евразии. Тез. докл. (с. 50). Оренбургский гос. пед. ун-т.
34. Баник, М. В. (2012а). Разделение выводков у птиц. *V Всеросс. конф. по поведению животных*. 20—23 ноября 2012 г., Москва. Сб. тезисов (с. 9).
35. Баник, М. В. (2012б). Ювенильная социальность и проблема колониальности у птиц. Лебедева, Н. В. (отв. ред.), *Теоретические аспекты колониальности у птиц* (с. 34—44). Южный научный центр, Российская Академия наук.
36. Баник, М. В. (2014). Различия в поведении и сроках послегнездовых перемещений у молодых луговых (*Saxicola rubetra*) и черноголовых (*S. torquata*) чеканов, происходящих из выводков первых и повторных (вторых) кладок. *Современные проблемы биологической эволюции*. Материалы II Межд. конф. 11—14 марта 2014 г., Москва (с. 316—318). Гос. Дарвиновский Музей.
37. Баник, М. В. (2015а). Выход из гнезда как ключевое событие в жизни молодых луговых и черноголовых чеканов. *XIV Межд. орнитол. конф.*

- Северной Евразии*, 18–24 августа 2015 г., Алматы, Республика Казахстан. I. Тезисы (с. 53–54).
38. Баник, М. В. (2015б). Особенности взаимоотношений двух подвигов черноголового чекана (*Saxicola torquata*) на Северном Кавказе. *Вісн. Харківського нац. ун-ту імені В.Н. Каразіна. Сер. «Біологія»*, 25, 137–144.
39. Банік, М. (2019). Тренди змін чисельності фонових видів птахів схилів з виходами крейди у національному природному парку «Дворічанський». *Фауна України на межі ХХ–ХХІ ст. Стан і біорізноманіття екосистем природоохоронних територій*. Матеріали міжнар. зоол. конф., присвяч. 220 річниці від дня народження О. Завадського. 12–15 вересня 2019 р., м. Львів – смт Шацьк (с. 32–34).
40. Баник, М. В., & Брезгунова, О. А. (2007). Дериваты образа жизни предковых популяций в современных особенностях экологии и поведения некоторых видов птиц. *Современные проблемы биологической эволюции*. Материалы конф. к 100-летию Гос. Дарвиновского музея. 17–20 сент. 2007, г. Москва (с. 223–225). Гос. Дарвиновский Музей.
41. Баник, М. В., & Вергелес, Ю.И. (2001). Численность и биотопическое распределение лугового и черноголового чеканов на территории Северо-востока Украины. *Актуальные проблемы изучения и охраны птиц Восточной Европы и Северной Азии*. Материалы междунар. конф. (XI орнитол. конф.), Республика Татарстан (29 янв. – 3 фев. 2001 г.) (с. 67–69). Казань.
42. Баник, М. В., & Высочин, М. О. (2015). Сообщества гнездящихся птиц склоновых местностей с выходами мела на территории национального парка «Двуречанский», Харьковская область. *XIV Междунар. орнитол. конф. Северной Евразии*, 18–24 августа 2015 г., Алматы, Республика Казахстан. I. Тезисы (с. 54–55).

43. Баник, М. В., & Коршунов, А. В. (2014). Наземные позвоночные украинской части бассейна Северского Донца: современное состояние, тенденции изменения численности и проблемы охраны. *Вісн. Харківського нац. ун-ту імені В.Н. Каразіна. Сер. «Біологія»*, 20, 91–103.
44. Барабаш-Никифоров, И. И., & Семаго, Л. Л. (1963). *Птицы юго-востока Черноземного центра*. Воронежский гос. ун-т.
45. Барановский, А. В., & Иванов, Е. С. (2016а). Квадрат 37UFT3. Тамбовская область. *Фауна и население птиц Европейской России. Ежегодник программы «Птицы Москвы и Подмосковья»*, 7, 242–246.
46. Барановский, А. В., & Иванов, Е. С. (2016б). Квадрат 37UFU4. Тамбовская область. *Фауна и население птиц Европейской России. Ежегодник программы «Птицы Москвы и Подмосковья»*, 7, 253–257.
47. Бардин, А. В. (1977). Метод меченых особей в исследовании территориального поведения птиц (вопросы терминологии). Носков, Г. А. (отв. ред.), *Методики исследования продуктивности и структуры видов птиц в пределах их ареалов. Ч. 1* (с. 49–55). Мокслас.
48. Бахтадзе, Г. Б. (2002). Новые данные о распространении черноголового чекана (*Saxicola torquata* (L.), Aves, Turdidae) в Ростовской области. *Тр. Тебердинского заповедника*, 31, 45–48.
49. Белик, В. П. (1999). Авифауна Нижнекундрюченского песчаного массива и его окрестностей. Букреев, С. А., & Зубакин, В. А. (отв. ред.). *Инвентаризация, мониторинг и охрана ключевых орнитологических территорий России* (с. 15–37). Союз охраны птиц России.
50. Белик, В. П. (2005). Материалы к орнитофауне Среднего Дона. *Орнитология*, 32, 23–56.
51. Белик, В. П., Ветров, В. В., & Милобог, Ю. В. (2009). Материалы к орнитофауне Таманского полуострова. *Бранта. Сб. научн. тр. Азово-Черноморской орнитол. станции*, 12, 7–26.

- 52.Белик, В. П., Ветров, В. В., Нечаев, И. Б., & Нечаев, В. Б. (1989). К орнитофауне низовий Северского Донца. *Орнитологические ресурсы Северного Кавказа*. Тез. докл. научн.-практ. конф. 21–23 апр. 1989 г. (с. 13–18).
- 53.Белик, В. П., & Москаленко, В. М. (1993). Авифаунистические раритеты Сумского Полесья. *Беркут*, 2, 4–11.
- 54.Боголепов, В. (1915). Материалы по орнитологии Каменецкого уезда Подольской губ. *Зап. Об-ва Подольских Естествоиспытателей и Любителей Природы*, 3, 9-50.
- 55.Бокотей, А. А., & Соколов, Н. Ю. (2000). *Каталог орнітологічної колекції Державного Природознавчого музею*.
- 56.Бородин, О. В., Барабашин, Т. О., Глебов, А. М., Карацуба, Д. Ю., Кирышин, В. В., Кишкинѐв, Д. А., Корепов, М. В., Корольков, М. А., Москвичѐв, А. Н., & Салтыков, А. В. (2007). Список птиц Ульяновской области: 30 лет спустя. *Экол. вестн. Чувашской Республики*, 57, 16–21.
- 57.Браунер, А. (1904–1908). Заметка об экскурсии в Бессарабии в 1907 году. *Тр. Бессарабского об-ва естествоиспытателей и любителей естествознания*, 1, 128–134.
- 58.Бусел, В. А. (2016). Гнездящиеся птицы национального природного парка «Великий Луг». *Беркут*, 25(1), 1–14.
- 59.Бутурлин, С. А. (1929). *Птицы Северного Кавказа. Систематические записки*. Ассоциация Северо-Кавказских горских краеведческих организаций.
- 60.Бучинский, П. (1915). Экскурсия по Днестру в 1914 г. *Зап. Об-ва Подольских Естествоиспытателей и Любителей Природы*, 3, 217–235.
- 61.Вальтер, Г. (1974). *Растительность земного шара. Эколого-физиологическая характеристика. Т. II. Леса умеренной зоны*. Прогресс.

62. Вальх, Б. С. (1900). Материалы для орнитологии Екатеринославской губернии. Наблюдения 1892–1897 гг. *Тр. об-ва испытателей природы при Харьковском ун-те*, 34, 1–90.
63. Великохатько, Ф. (1929). Про деяких рідких птахів Білоцерківщини. *Тр. фіз.-мат. відділу Всеукр. Акад. Наук*, 13(Вип. 1. Зб. праць зоол. музею, ч. 7.), 197–204.
64. Венгеров, П. Д. (2005). *Птицы и малоиспользуемые сельскохозяйственные земли Воронежской области (перспективы восстановления лугово-степной орнитофауны)*. ООО «Кривичи».
65. Вергелес, Ю. И. (1994). Количественные учеты населения птиц: обзор современных методов. *Беркут*, 3(1), 43–48.
66. Ветров, В. В. (2014). Новые данные о расселении черноголового чекана в Луганской области Украины и в сопредельных районах Ростовской области России. *Птицы бассейна Северского Донца. Вып. 12* (с. 264–267).
67. Викторов, А. С. (1986). *Рисунок ландшафта*. Мысль.
68. Винокуров, А. А., & Кищинский, А. А. (1976). Методы мечения птиц. *Кольцевание в изучении миграций птиц фауны СССР* (с. 182–208). Наука.
69. Власов, А. А., & Миронов, В. И. (2008). *Редкие птицы Курской области*.
70. Воинственский, М. А. (1960). *Птицы степной полосы Европейской части СССР*. Изд-во АН Украинской ССР.
71. Волков, С. В., & Штарев, Р. Ф. (2001). К авифауне Виноградовской поймы (Московская область). *Орнитология*, 29, 283–285.
72. Волчанецкий, И. Б., Лисецкий, А. С., Кривицкий, И. А., & Есилевская, М. А. (1979). О современном облике орнитофауны Харьковской области. *VII Всесоюзная зоогеографическая конференция. Тез. докл.* (с. 190).

73. Воробьев, Г. П., & Лихацкий, Ю. П. (1987). Новые данные по редким птицам Воронежской области. *Орнитология*, 22, 176–177.
74. Воронцов, Е. М. (1940). Материалы по орнитофауне Владимировского лесничества Николаевской области УССР. *Праці наук.-досл. зоол.-біол. ін-ту Харьк. ун-ту*, 8/9, 69–88.
75. Вострецова, Е. В., Веселовская, Е. О., Гаврилов, В. В., & Горецкая, М. Я. (2011). Влияют ли сроки пребывания молодых зарянок (*Erithacus rubecula*) в местах рождения и местах постювений линьки на уровень филопатрии? *Зоол. журн.*, 90(4), 460–469.
76. Гавриленко, Н. И. (1929). *Птицы Полтавщины*. Издание Полтавского союза охотников.
77. Гавриленко, Н. И. (1958а). Залеты некоторых птиц на Полтавщину. *Уч. зап. МГУ*, 197 (*Орнитология*), 77–80.
78. Гавриленко, М. І. (1958б). Нові і маловідомі птахи Полтавщини (Дані спостережень 1929–1954 рр.). *Матеріали про охорону природи на Україні*, вип. 1. (с. 96–111).
79. Гавриленко, Н. И. (1965). К распространению черноголового чекана на Украине. *Орнитология*, 7, 463.
80. Гаврись, Г. Г., Кузьменко, Ю. В., Мішта, А. В., & Коцержинська, І. М. (2007). *Фауна хребетних тварин національного природного парку «Деснянсько-Старогутський»*.
81. Галчѐнков, Ю. Д. (2000). Третья находка черноголового чекана *Saxicola torquata* в Калужской области. *Калужский вестн. природы. Вып. орнитол. 1*, 30.
82. Ганя, И. М. (1965). Количественная характеристика орнитофауны садов в Приднестровье Молдавии. *Орнитология*, 7, 290–308.
83. Гедеонов, А. Д. (1973). *Изменения температуры воздуха на северном полушарии за 90 лет*. Гидрометеиздат.

84. Герхнер, В. Ю. (1928). Матеріяли до вивчення птахів Поділля. *Тр. Фізично-Математичного відділу Укр. Акад. наук, 6(3), Зб. праць Зоол. музею, 5, 329–370.*
85. Гладков Н.А. (1954а). Дроздовые. Дементьев, Г. П., & Гладков Н. А. (общ. ред.), *Птицы Советского Союза. т.6 (с. 405–621).* Гос. изд-во «Советская наука».
86. Гладков, Н. А. (1954б). Заметки по птицам Молдавии. *Уч. зап. Кишинёвского гос. ун-та, 13 (биол.), 227–236.*
87. Голиков, А. П., & Сидоренко А.Л. (ред.). (1997). *Харьковская область. Природа, население, хозяйство (2-е изд., перераб. и доп.).* Бизнес Информ.
88. Голованова, Э. Н. (1975). *Птицы и сельское хозяйство.* Лениздат.
89. Горелова, Л. Н., & Алёхин, А. А. (2002). *Растительный покров Харьковщины: очерк растительности, вопросы охраны, аннотированный список сосудистых растений.* Издат. центр Харьк. нац. ун-та имени В.Н. Каразина.
90. Горелова, Л. Н., Друлёва, И. В., & Гамуля, Ю. Г. (1995). К изучению растительного покрова урочища «Горелая долина». *Научные исследования на Северо-Донецкой биологической станции.* Материалы юбил. конф., посвящ. 80-летию основания, 24-25 окт. 1994 г., Гайдары (с. 37–39).
91. Горшкова, А. А. (1954). Материалы к изучению степных пастбищ Ворошиловградской области в связи с их улучшением. *Тр. Бот. ин-та АН СССР. Сер. III (Геоботаника), 9, 442–544.*
92. Грабар, А. (1997). Птицы Подкарпатской Руси (Avifauna Carpathorossica) (в обработке А. Е. Лугового с переводом с чешского и русинского языков). *Беркут, 6(1-2), 91–102.* (вперше опубліковано у 1931 р.)
93. Гричик, В. В., & Барановский, К. В. (2004). Биология гнездования лугового чекана (*Saxicola rubetra*) в Беларуси. *Subbuteo, 7, 10–17.*



94. Гудина, А. Н., Водолазский, Е. В., & Лисецкий, А. С. (1986). Редкие птицы Восточной Украины. *Вестн. зоол.*, 5, 80–81.
95. Гузій, А. І. (1992). Фауна і населення птахів ялинових типів лісу Східних Бескид. *Беркут*, 1, 8–29.
96. Демянчик, В. В. (2015). Динамика синантропного комплекса позвоночных животных и хозяйственно-экологические проблемы в населённых пунктах Белорусского Полесья. *Природные ресурсы Полесья: оценка, использование, охрана*. Материалы Междунар. научн.-практ. конф., 8–11 июня 2015 г. Пинск. Ч. 1 (с. 94–98). УО «Полесский гос. ун-т».
97. Егорова, Г. В., Иванов, А. Е., & Константинов, В. М. (2007). *Сравнительная экология близкородственных видов мухоловок рода Ficedula*. ФГОУ ВПО МГАВМиБ.
98. Жежерин, В. П. (1961). К расширению ареала некоторых западных элементов орнитофауны Украины. *Экология и миграции птиц Прибалтики*. Тр. IV Прибалт. орнитол. конф. (с. 333–336).
99. Закала, О. С. (2008). *Очеретянки роду Acrocephalus Naum.: біологія та міграції на заході України*. Автореф. дис. на здобуття наук. ступеня канд. біол. наук.
100. Зарудный, Н. А. (1911). Несколько заметок по орнитофауне Харьковской и Полтавской губерний. *Орнитол. вестн.*, 3–4, 272–277.
101. Зимин, В. Б. (1988). *Экология воробьиных птиц северо-запада СССР*. Наука, Ленингр. отд.
102. Зимин, В. Б. (2009). *Зарянка на севере ареала. т. 1. Распространение. Численность. Размножение*. Карельский научный центр РАН.
103. Зиновьев, В. И. (1991). *Птицы лесной зоны Европейской части СССР. Воробьинообразные*. Учебн. пос.
104. Иваницкий, В. В. (1980). Межвидовые отношения симпатрических видов каменок (*Oenanthe*, Turdidae, Passeriformes). 2.

- Поведенческие аспекты сосуществования близких видов. *Зоол. журн.*, 59(5), 739–749.
105. Иваницкий, В. В. (1986). Сравнительный анализ поведения близких видов животных. *Методы исследования в экологии и этологии*. Сб. научн. трудов (с. 141–156).
106. Ильинский, И. В. (1991). Биология лугового чекана в Псковском Поозерье. *Материалы 10-й Всес. орнитол. конф.*: В 2 ч. Ч. 2. Стенд. сообщения, кн. 1 (с. 244–245). Навука і тэхніка.
107. Ильичев, В. Д., Бутьев, В. Т., & Константинов, В. М. (1987). *Птицы Москвы и Подмосковья*. Наука.
108. Казаков, Б. А., & Бахтадзе, Г. Б. (1999). О распространении двух форм черноголового чекана на юге Европейской части России. *Кавказск. орнитол. вестн.*, 11, 58–70.
109. Кайгородова, Е. Ю., & Косенко, С. М. (2009). Черноголовый чекан – новый гнездящийся вид Брянской области. *Редкие виды птиц Нечерноземного центра России*. Материалы IV совещания «Распространение и экология редких видов птиц Нечерноземного центра России», 12–13 дек. 2009 г., Москва (с. 294).
110. Калякин, М. В., & Волцит, О. В. (2009). Программа «Птицы Москвы и Подмосковья» как инструмент для получения данных о редких видах птиц Московского региона. *Редкие виды птиц Нечерноземного центра России*. Материалы IV совещания «Распространение и экология редких видов птиц Нечерноземного центра России», 12–13 дек. 2009 г., Москва (с. 4–18).
111. Каталог орнітофауни західних областей України. Орнітофауністичні спостереження за 1977–1988 р.р. (1989). Склали: М. В. Химин, І. М. Горбань.
112. Катин, Е. Я. (1911). О некоторых птицах Келецкой губернии. *Орнитол. вестн.*, 2, 134–137.

113. Кесслер, К. (1851). *Птицы воробьиные губерний Киевского учебного округа*. Тип. Киевского ун-та.
114. Кесслер, К. (1860). *Путешествие, с зоологическою целью, к северному берегу Чёрного моря и в Крым, в 1858 году*. Тип. Киевского ун-та.
115. Кинда, В. В., Бескаравайный, М. М., Дядичева, Е. А., Костин, С. Ю., & Попенко, В. М. (2003). Ревизия редких, малоизученных и залетных воробьинообразных (Passeriformes) птиц в Крыму. *Бранта. Сб. научн. трудов Азово-Черноморской орнитологической станции*, 6, 25–58.
116. Кириков, С. В. (1979). *Человек и природа восточноевропейской лесостепи в X – начале XIX в.* Наука.
117. Кистяківський, О. Б. (1927). Весняний приліт птахів у Київських околицях за 1920–26 роки. *Зб. праць Зоол. Музею*, 2, 53–59.
118. Китиль, Д. А., Абрамчук, А. В., Абрамчук, С. В., & Прокопчук, В. В. (2011). Новые сведения о черноголовом чекане (*Saxicola torquata*) в Беларуси. *Subbuteo*. 11, 53–54.
119. Клестов, Н. Л., & Пшеничный, Я. В. (1994). К орнитофауне Светловодского регионального ландшафтного парка. *Матеріали 1-ї конф. молодих орнітологів України*, 4–6 бер. 1994 р., Луцьк (с. 64–67).
120. Клименко, М. И. (1950). Материалы по фауне птиц района Черноморского государственного заповедника. *Тр. Черноморского заповедника*, 1, 3–52.
121. Клитин, А. Н. (1950). К фауне птиц Прикарпатья. *Уч. зап. Черновицкого гос. ун-та. Сер. биол. наук*, 7(2), 163–179.
122. Книш, М. П. (1998). Птахи околиць біологічного стаціонару «Вакалівщина» (анотований перелік видів). *Вакалівщина. До 30-річчя біологічного стаціонару Сумського педінституту* (с. 99–120).

123. Кондратенко, О., & Загороднюк, І. (2006). Зональні фауністичні угруповання дрібних ссавців східної України та їх історичні зміни. Загороднюк, І. (ред.), *Теріофауна сходу України* (с. 167–173).
124. Конюхов, Н. Б. (1990). Факторы, определяющие тип колониального гнездования морских птиц. *Современные проблемы изучения колониальности у птиц*. Материалы 2-го совещ. по теорет. аспектам колониальности у птиц. 26 сент. – 1 окт. 1988 г., Мелитополь (с. 26–29). Сонат.
125. Корольков, А. К. (1995). Влияние заповедных режимов луговой степи на фауну и население гнездящихся птиц. *Проблемы сохранения разнообразия природы степных и лесостепных регионов*. Материалы Российско-Украинской научн. конф., посвящ. 60-летию Центрально-Черноземного заповедника, пос. Заповедный, Курск. обл., 22–27 мая 1995 г. (с. 201–202). КМК Scientific press Ltd.
126. Корольков, А. К., & Миронов, В. И. (1998). Орнитофауна новых участков Центрально-Черноземного заповедника. *Роль охоронюваних природних територій у збереженні біорізноманіття*. Матеріали конф., присвяч. 75-річчю Канівського природн. заповідника, 8–10 вересня 1998 р., м. Канів (с. 193–195).
127. Костин, А. Б., Галактионов, А. С., Бараненкова, Т. Ю., Богомолов, Д. В., & Кретьова, Н. Е. (2009). *Редкие виды птиц Нечерноземного центра России*. Материалы IV совещания «Распространение и экология редких видов птиц Нечерноземного центра России», 12–13 дек. 2009 г., Москва (с. 116–123).
128. Костин, Ю. В. (1983). *Птицы Крыма*. Наука.
129. Кошелев, А. И., & Пересадыко, Л. В. (1990). Колониальность «неколониальных» видов птиц. *Современные проблемы изучения колониальности у птиц*. Материалы 2-го совещ. по теорет. аспектам колониальности у птиц, 26 сент. – 1 окт. 1988 г., Мелитополь (с. 29–33). Сонат.

130. Краснов, А. Н. (1893). *Рельеф, растительность и почвы Харьковской губ.* Доклады Харьковскому обществу сельского хозяйства. Тип. Зильберберга.
131. Кузьменко, В.Я. (1977). Особенности экологии чеканов в условиях осушенных площадей Среднего Приднепровья. *Вестн. зоол.*, 4, 32–37.
132. Кузьменко, Т. М., Кузьменко, Ю. В., & Гавришь, Г. Г. (2011). Орнітофауна полів зернових злаків регіону Східного Полісся та Лісостепу України (гніздовий сезон 2008–2011 рр.). *Наук. вісн. Ужгородського ун-ту. Сер. Біологія*, 31, 97–105.
133. Курлавичюс, П. (1986). Влияние сельскохозяйственной мелиорации на численность и распределение птиц в Литве. *Экология птиц Литовской ССР. 3. Антропогенное воздействие на орнитофауну и ее охрана* (с. 17–30).
134. Лавренко, Е. М. (1961). О развитии некоторых ценологических типов флоры Древнего Средиземья в связи с альпийским орогенезом. *Тр. Ташкентского гос. ун-та им. В.И. Ленина*, 187, 17–27.
135. Лакин, Г. Ф. (1990). *Биометрия: Учеб. пособие для биол. спец. вузов* (4-е изд., перераб. и доп.). Высшая школа.
136. Лесничий, В.В. (1981). К изучению орнитофауны естественных и освоённых эвтрофных болот в условиях Украинского Полесья. *Вестн. зоол.*, 3, 49–53.
137. Лисецкий, А. С. (1981). Новые сведения о распространении птиц на северо-востоке Украины. *Экология и охрана птиц. Тез. докл. VIII Всес. орнитол. конф.* (с. 139).
138. Лоскот, В. М. (1973). *Чеканы и каменки фауны СССР*. Автореф. дисс. на соиск. учен. степ. канд. биол. наук.
139. Макаровський, Є. Л., Соловйов, О. В., Коваленко, Г. Д., & Вітько, В. І. (2005). *Екологічний атлас Харківської області* (вид. друге, перероб.). УкрНДІЕП.

140. Мальчевский, А. С. (1969). Дисперсия особей и эволюция видов и популяций у птиц. *Орнитология в СССР*. Тр. Пятой Всес. орнитол. конф. Кн. первая (с. 111–124).
141. Мальчевский, А. С., Пукинский, Ю. Б. (1987). *Птицы Ленинградской области и сопредельных территорий. История, биология, охрана. Т. 2. Певчие птицы*. Изд-во Ленингр. ун-та.
142. Маринич, О.М., Веклич, М.Ф., Герасименко, Н.П., Матвіїшина, Ж.М., Петренко, О.М., & Шищенко, П.Г. (2005). Природні комплекси та фізико-географічне районування. Веклич Л.М. (відпов. ред.), *Комплексний атлас України* (с. 44–46). ДНВП «Картографія».
143. Марисова, І. В. (1966). До біології чорноголового чекана (*Saxicola torquata* L.) на Україні. *Екологія та історія хребетних фауни України* (с. 126–130). Наукова думка.
144. Матвиенко, М. Е. (2009). *Очерки распространения и экологии птиц Сумской области (60-е годы XX ст.)*. Монография. Университетская книга.
145. Мельник, Ю. С., Підліснюк, В. В., & Козловська, Т. Ф. (2011). Сталість якості водних ресурсів Східної України в умовах змін клімату. *Вісн. КНУ імені Михайла Остроградського*, 67(2, ч. 1), 127–130.
146. Меньшиков, А. Г., Матанцев, В. А., Тюлькин, Ю. А., & Зыкин, А. В. (2001). Сравнительный анализ изменения орнитофауны Удмуртии в XX столетии. *Актуальные проблемы изучения и охраны птиц Восточной Европы и Северной Азии*. Материалы межд. конф. (XI орнитол. конф.), 29 января – 3 февраля 2001 г., Казань, Республика Татарстан (с. 419–420).
147. Мерзленко, М. Д. (1973). К фауне птиц вырубок подзоны южной тайги. *Научн. докл. высш. школы. Биол. науки*, 1, 21–23.
148. Мигунова, Е. С. (1993). *Леса и лесные земли (количественная оценка взаимосвязей)*. Экология.

149. Миронов, В. И. (1992). Формирование фауны и населения птиц техногенных ландшафтов степной зоны Украины. *Беркут*, 1, 30–36.
150. Михаловский, И. Д. (1894). Заметки о птицах, найденных летом 1891 г. в отраслях Миодоборских гор Подолии. *Тр. С.-Пб. об-ва естествоиспытателей*, 24(1), 1–29.
151. Назарчук, О. А. (2013). Видовой состав птиц выселенных поселений человека на юго-востоке Беларуси. *Актуальные проблемы экологии – 2013*. Материалы IX Междунар. научно.-практ. конф. Гродно (с. 101–102).
152. Найданов, И. С. (2008а). Пространственная структура популяций лугового и черноголового чеканов на Северо-Западном Кавказе. *Стрепет*, 6(2), 29–34.
153. Найданов, И. С. (2008б). Способы размещения гнезд луговым и черноголовым чеканами на территории Северо-Западного Кавказа. *Биологическое разнообразие и биоресурсы Северо-Западного Кавказа* (с. 69–76).
154. Недосекин, В. Ю., & Сарычев, В. С. (1989). *Фауна заповедника «Галичья гора» (аннотированный список позвоночных животных)*. Флора и фауна заповедников СССР. Фауна заповедника «Галичья гора»: оперативно-информационный материал.
155. Никитина, Е. П. (1990). Непараметрическая статистика. Робастность в статистике. Носов, В. Н. (ред.), *Компьютерная биометрика* (с. 62–89). Изд-во Моск. ун-та.
156. Никифоров, М. Е., Козулин, А. В., Гричик, В. В., & Тишечкин, А. К. (1997). *Птицы Беларуси на рубеже XXI века*.
157. Николаев, Н. Н. (2013). Находка черноголового чекана *Saxicola torquata* на гнездовании в Рязанской области. *Русс. орнитол. журн.* 22(896), 1849–1851.

158. Носков, Г. А. (1976). Приемы индивидуального отлова воробьиных птиц. *Кольцевание в изучении миграций птиц фауны СССР* (с. 114–126). Наука.
159. Носков, Г. А., & Рымкевич, Т. А. (2005). Формы миграционной активности в годовом цикле птиц. Иовченко, Н. П. (ред.), *Орнитологические исследования в Приладожье* (с. 18–60). Изд-во С.-Петербург. ун-та.
160. Носов, В. Н. (ред.) (1990). *Компьютерная биометрика*. Изд-во МГУ.
161. Овчинникова, Н. П. (1980). Гнездование черноголового чекана (*Saxicola torquata* L.) в Борисовском районе Белгородской области. *Вестн. Ленингр. ун-та*, 21(4), 35–38.
162. Паевский, В. А. (1985). *Демография птиц*. Наука, Ленингр. отд.
163. Панов, Е. Н. (1989). *Гибридизация и этологическая изоляция у птиц*. Наука.
164. Панов, Е. Н. (1999). *Каменки Палеарктики. Экология, поведение, эволюция*. КМК Scientific Press.
165. Панов, Е. Н. (2008). *Сорокопуты (семейство Laniidae) мировой фауны: экология, поведение, эволюция*. КМК Scientific Press.
166. Пантелеев, А. В. (2001). К орнитофауне южного Приильменья. *Рус. орнитол. журн.*, 10(131), 95–100.
167. Пекло, А. М. (2002). *Каталог коллекций Зоологического музея ННПМ НАН Украины. Птицы. Вып. 3. Воробьинообразные – Passeriformes*.
168. Пісулінська, Н. А., Шидловський, І. В., Гнати́на, О. С., Затушевський, А. Т., & Сенік, М. А. (2016). *Каталог орнітологічної колекції Ф. Й. Страутмана Зоологічного музею Львівського національного університету імені Івана Франка*. ЛНУ імені Івана Франка.



169. Портенко, Л. (1923). Орнітологічні знахідки на Звинигородщині (Київськ. губ.). *Укр. зоол. журн.*, 2, 11.
170. Портенко, Л. А. (1928). Очерк фауны птиц Подольской губернии (Результаты двукратной поездки по поручению Московского Общества Испытателей Природы). *Бюлл. МОИП. Отд. биол. Нов. сер.*, 37(1–2), 92–204.
171. Потіш, Л. А., & Потіш, Н. І. (2006). *Каталог колекцій Зоологічного музею Ужгородського національного університету. Птахи (експозиційна колекція)*.
172. Потіш, Л. А., & Потіш, Н. І. (2013). *Каталог колекцій Зоологічного музею Ужгородського національного університету. Птахи (фондова колекція)*. Вид-во УжНУ «Говерла».
173. Промптов, А. Н. (1956). *Очерки по проблеме биологической адаптации поведения воробьиных птиц*. Изд-во АН СССР.
174. Птушенко, Е. С. (1962). Дополнения и исправления к списку птиц Окского заповедника и Рязанской области. *Орнитология*, 5, 108–109.
175. Равкин, Е. С., & Челинцев, Н. Г. (1990). *Методические рекомендации по комплексному маршрутному учету птиц*.
176. Равкин, Ю. С. (1967). К методике учета птиц в лесных ландшафтах. *Природа очагов клещевого энцефалита на Алтае (Северо-Восточная часть)* (с. 66–75). Наука, Сиб. отд.
177. Рединов, К. А. (1999). Материалы по редким и малочисленным видам птиц Николаевской области. *Бранта. Сб. научн. трудов Азово-Черноморской орнитологической станции*, 2, 152–158.
178. Редінов, К. О. (2016). Орнітофауна агроландшафтів на заході Миколаївської області у гніздовий період. *Беркут*, 25(2), 82–92.
179. Рединов, К. А., Корзюков, А. И. (1999). Новые места гнездования горихвостки-чернушки и черноголового чекана в Николаевской области. *Фауна, экология и охрана птиц Азово-Черноморского региона* (с. 36).

180. Решетченко, С. І., & Куценко, Г. С. (2014). Температура повітря на території Харківської області. *Вісн. ХНУ імені В.Н. Каразіна. Сер. «геологія-географія-екологія», 40(1098), 109–114.*
181. Рудышина, С. Ф., Бабиченко, В. Н., Гущина, Л. М., & Николаева, Н. В. (1983). Климатическая характеристика сезонов. Бабиченко, В. Н. (ред.), *Климат Харькова* (с. 140–162). Гидрометеиздат.
182. Рыжановский, В. Н. (1997). *Экология послегнездового периода жизни воробьиных птиц Субарктики*. Изд-во Уральск. ун-та.
183. Рыжановский, В. Н. (2012). Экология и годовой цикл жизни северной варакушки *Luscinia svecica svecica*. 1. Предгнездовой и гнездовой периоды. *Рус. орнитол. журн.*, 21(801), 2413–2429.
184. Рымкевич, Т. А. (1983). Сравнительная характеристика линьки овсянок (р. *Emberiza*) Ленинградской области. *Сообщ. Прибалт. комиссии по изучению миграций птиц, 14*, 85–112.
185. Рымкевич, Т. А. (1990). Некоторые характерные черты линьки воробьиных. Рымкевич, Т. А. (ред.), *Линька воробьиных птиц Северо-запада СССР* (с. 287–292). Изд-во Ленингр. ун-та.
186. Савинич, И. Б. (1987). Сезонные явления годового цикла лугового чекана (*Saxicola rubetra* L.) в юго-восточном Приладожье. *Тр. Зоол. Ин-та, 163 (Исследования по фауне и экологии птиц Палеарктики)*, 112–125.
187. Саїдахмедова, Н. Б., Банік, М. В., Громакова, А. Б., & Кривохижа, М. В. (2012). НПП Дворічанський. Онищенко, В. А., & Андрієнко, Т. Л. (ред.), *Фіторізноманіття заповідників і національних природних парків України. Ч.2. Національні природні парки* (с. 191–205). Фітосоціоцентр.
188. Сапетина, И. М. (2009). *Птицы Окского заповедника и сопредельных территорий (биология, численность, охрана). Т. 2. Воробьиные птицы*. КМК.
189. Сарандинаки, Г. (1908). *Некоторые данные для орнитологии Ростовского н/Д округа Донской области*.

190. Сарычев, В. С. (2006). Черноголовый чекан *Saxicola torquata* (Linnaeus, 1766). *Красная книга Липецкой области. Т. 2. Животные* (с. 119). Истоки.
191. Сарычев, В. С. (2008). *Птицы Липецкой области. История изучения. Библиографический указатель (1855–2007)*. ИПЦ ВГУ.
192. Северцов, Н. А. (1950). *Периодические явления в жизни зверей, птиц и гад Воронежской губернии*. Изд-во АН СССР. (впервые опубликовано у 1855 р.)
193. Селиверстов, Н. М. (2007). *Каталог оологической коллекции А. В. Носаченко*. Изд. Чабаненко, Ю.
194. Сенник, М. (2004). Орнітокомплекси лучних екосистем високогір'я Українських Карпат. *Вісн. Львів. ун-ту. Сер. біол.*, 37, 136–143.
195. Сенник, М. А., & Реслер, І. Я. (2010). Орнітоценози угруповань лучної та прибережно-водної рослинності рівнинної частини Західної України. *Наук. вісн. НЛТУ України*, 20.16, 255–262.
196. Сенник, М. А., & Царик Й. В. (2009). Орнітоценози екотонних чагарникових угруповань. *Наук. вісн. Волинського нац. ун-ту імені Лесі Українки. Сер. Біол. науки*, 2, 2215–224.
197. Сердюк, В. Н. (1979). Новые виды в авифауне Курской области. *Новые проблемы зоол. науки и их отражение в вузовском преподавании. Ч. 2. Тез. докл. научн. конф. зоологов педагогических институтов*. 13–17 нояб. 1979 г., Ставрополь (с. 336–337).
198. Симонов, С. А. (2010). *Сравнительная характеристика гнездового и послегнездового периодов славковых птиц (Sylviidae) в разных частях гнездовых ареалов*. Автореф. дисс. на соиск. учен. степ. канд. биол. наук.
199. Скопцов, В. (1987). Редкие и исчезающие виды птиц Тамбовской области. *Орнитология*, 22, 195–196.

200. Слюсар, М. В. (2000). *Анотований список наземних четвероногих хребетних околиць біостационару «Лучки» Полтавського педагогічного університету*. Методичні рекомендації для студентів природничого факультету.
201. Снигировский, С. (1925). О некоторых редких птицах Днепровского уезда Таврической губернии. *Укр. Охотник и Рыболов*, 8, 19–22.
202. Соболев, Д. Н. (1936а). Сводный геологический очерк бассейна Донца. Соболев, Д. (общ. ред.), *Геологический очерк бассейна реки Донца* (с. 13–59). Гос. научн.-техн. изд-во Украины.
203. Соболев, С. С. (1936б). Террасы р. С. Донца и его притоков (Геоморфологический очерк). Соболев, Д. (общ. ред.), *Геологический очерк бассейна реки Донца* (с. 65–82). Гос. научн.-техн. изд-во Украины.
204. Соколов, А. С., & Лада, Г. А. (2000). Новые сведения о некоторых редких видах птиц Тамбовской области. *Вестн. ТГУ*, 5(1), 65–74.
205. Соколов, А. Ю. (2007). Птицы Бобровского Прибитюжья. *Тр. Воронеж. гос. заповедника*, 25, 133–193.
206. Соколов, А. Ю. (2010). Анализ многолетней динамики авифауны в условиях Воронежской области на примере Бобровского Прибитюжья. *Научн. вед. БелГУ. Сер. Естеств. науки*, 3(74), 10, 47–55.
207. Соколов А. Ю. (2015). Современное значение участка «Ямская степь» заповедника «Белогорье» для сохранения регионально редких представителей степной авифауны. *Тр. Окского гос. природного биосферного заповедника*, 34, 221–226.
208. Соколов, Л. В. (1991). Филопатрия и дисперсия птиц. *Тр. Зоол. ин-та АН СССР*, 230, 1–233.
209. Сомов, Н. Н. (1897). *Орнитологическая фауна Харьковской губернии*. Тип. Адольфа Дарре.

210. Сотников, В. Н. (2001). Некоторые итоги изучения птиц Кировской области на рубеже веков. *Актуальные проблемы изучения и охраны птиц Восточной Европы и Северной Азии*. Материалы межд. конф. (XI орнитол. конф.), 29 января – 3 февраля 2001 г., Казань, Республика Татарстан (с. 570–572).
211. Спиридонов, С. Н. (2013). Черноголовый чекан *Saxicola torquata* – новый гнездящийся вид в Нижегородской области. *Русс. орнитол. журн.*, 22(945), 3266–3268.
212. Степанян, Л. С. (2003). *Конспект орнитологической фауны России и сопредельных территорий (в границах СССР как исторической области)*. ИКЦ «Академкнига».
213. Стишов, М. С. (1990). Вероятный путь становления, функции и следствия колониальности у чистиковых птиц. *Современные проблемы изучения колониальности у птиц*. Материалы 2-го совещ. по теорет. аспектам колониальности у птиц, 26 сент. – 1 окт. 1988 г., Мелитополь (с. 45–48). Сонат.
214. Страутман, Ф. И. (1954). *Птицы Советских Карпат*.
215. Страутман, Ф. И. (1963). *Птицы западных областей УССР. Т. 2*. Изд-во Львовского ун-та.
216. Талпош, В. С. (1984). Материалы по экологии черноголового чекана на западе УССР. *Вестн. зоол.*, 5, 57–61.
217. Тараненко, Л. И. (2001). Авифауна Донецкой области и тенденции ее изменений. *Актуальные проблемы изучения и охраны птиц Восточной Европы и Северной Азии*. Материалы межд. конф. (XI орнитол. конф.), 29 января – 3 февраля 2001 г., Казань, Республика Татарстан (с. 583–585).
218. Тараненко, Л. И., Садуло, А. М., & Прасол, А. Г. (1998). Дополнения к списку птиц Донецкой области. *Бранта. Сб. научн. трудов Азово-Черноморской орнитологической станции*, 1, 124.

219. Тарнани, И. К. (1897). Переселение некоторых птиц в Привислянском крае. *Зап. Ново-Александрійського ин-та сельск. хоз-ва и лесоводства*, 10(2), 115–118.
220. Тикунова, М. М. (2017). Редкие виды птиц, отмеченные на территории Липецкой области в 2012–2016 гг. *Липецкий орнитол. вестн.*, 1, 96–102.
221. Тимошенко, В. А. (2002). Анализ частоты встречаемости воробьиных птиц на основных маршрутах заповедника «Хомутовская степь». *Збереження степів України*. Мат-ли міжн. наук. конф. «Збереження останніх залишків степової рослинності України шляхом заповідання та режими її охорон», присвяч. 75-річчю відділень Укр. степового природного заповідника «Хомутовський степ», «Кам'яні Могили», «Михайлівська цілина» та 40-річчю утворення заповідника, 27–29 травня 2002 р., с. Хомутове Новоазовського р-ну Донецької обл. (с. 130–135). Академперіодика.
222. Томкович, П. С. (1995). Гнездование черноголового чекана в Москве. *Орнитология*, 26, 198.
223. Третьяков, Л. Д., Андрищенко, Т. Г., Гаврилюк, Н. М., & Скільський, І. В. (1991). *Птахи Буковини в колекції Зоологічного музею Чернівецького держуніверситету*. ЧДУ.
224. Украинский, П. А., Терехин, Э. А., & Павлюк, Я. В. (2017). Фрагментация лесов верхней части бассейна реки Ворскла с конца XVIII века. *Вестн. Моск. ун-та. Сер. 5. География*, 1, 82–90.
225. Федюшин, А. В., & Долбик, М. С. (1967). *Птицы Белоруссии*.
226. Фесенко, Г. В. (2018). *Вітчизняна номенклатура птахів світу*. Видавець ФОП Чернявський Д. О. («Діонат»).
227. Фесенко, Г. В., & Бокотей, А.А. (2007). *Анотований список українських наукових назв птахів фауни України (з характеристикою статусу видів)*, вид. третє, доп.

228. Фесенко, Г. В., & Шидловський, І. В. (2017). Зміни у таксономічному складі вітчизняної орнітофауни за останнє десятиріччя. *Бранта. Сб. научн. трудов Азово-Черноморской орнитологической станции*, 20, 209–220.
229. Фионина, Е. А., & Николаев, Н. Н. (2014). Третья находка черноголового чекана *Saxicola torquata* на гнездовании в Рязанской области. *Русс. орнитол. журн.*, 23(1010), 1804–1807.
230. Формозов, А. Н. (1959). О движении и колебании границ распространения млекопитающих и птиц. *География населения наземных животных и методы его изучения* (с. 172–196).
231. Франчук, М. В. (2018). *Міжвидові відмінності в морфології, гніздовій екології та постембріональному розвитку дроздів (Aves, Turdidae, Turdus) Західного Полісся України*. Автореф. дисс. на здобуття наук. ступ. канд. біол. наук.
232. Харківська область. Схема планування території. Основні положення. (2009). <https://kharkivoda.gov.ua/content/documents/900/89920/files/%D0%A1%D1%85%D0%B5%D0%BC%D0%B0.rar>
233. Хохлова, Т. Ю. (1994). Территориальное поведение молодых чёрных дроздов северо-восточной периферийной популяции в послегнездовой период. *Территориальное поведение птиц* (с. 113–134). Карельский научный центр РАН.
234. Хохлова, Т. Ю., & Яковлева, М. В. (2010). Особенности территориальных связей и сезонных миграций белобровика (*Turdus iliacus*) (по данным индивидуального мечения в Карелии). *Зоол. журн.*, 89(4), 475–483.
235. Храневич, В. П. (1929). Матеріяли до орнітофауни західних округ України. *Зап. Кам'янець-Подільської науково-дослідчої катедри*, 1, 5–43.

236. Цвелых, А. Н. (2006). Современное состояние лугового (*Saxicola rubetra*) и черноголового (*Saxicola torquata*) чеканов в Крыму. *Бранта. Сб. научн. трудов Азово-Черноморской орнитологической станции*, 9, 49–55.
237. Цвелых, А. Н. (2011). Первая встреча кавказского черноголового чекана, *Saxicola torquata variegata*, на Крымском полуострове. *Вестн. зоол.*, 45(4), 336.
238. Чарушина, А. Н., & Савельев, А. П. (1986). Влияние рыбообразных прудов на орнитофауну Вятского Нечерноземья. *Изучение птиц СССР, их охрана и рациональное использование. Тез. докл. I Всес. орнитол. совещ. и IX Всес. орнитол. конф. (16–20 дек. 1986 г.)*. Ч.2 (с. 313–314).
239. Челинцев, Н. Г. (2000). *Математические основы учёта животных*. Изд-во ГУ Центрохотконтроль.
240. Чендев, Ю. Г., Петин, А. И., Серикова, Е. В., & Крамчанинов, Н. Н. (2008). Деградация геосистем Белгородской области в результате хозяйственной деятельности. *География и прир. ресурсы*, 4, 69–75.
241. Чернышов, В. М. (1982). Сравнительная экология черноголового чекана и варакушки в Барабинской лесостепи. *Размещение и численность позвоночных Сибири* (с. 84–112). Наука.
242. Шарлемань, М. (1926). За́мітки про птахів Київщини. *Тр. Фіз.-мат. відділу АН УРСР*, 2(2), 73–100.
243. Шарлемань, М., & Портенко Л. (1926). За́мітки про птахів Волині. *Тр. Фіз.-мат. відділу АН УРСР*, 2(2), 103–136.
244. Швобс, Г. И., & Игошин, М. И. (2003). *Каталог річок і водойм України*. Навч.-довідк. посібник. Астропринт.
245. Швец, О. В., Бригадирова, О. В., & Воронежский, В. И. (2016). Квадрат 37UCV2. Фауна и население птиц Европейской России. Дополнения по Тульскому участку. *Ежегодник программы «Птицы Москвы и Подмосковья»*, 7, 222–225.



246. Швец, О. В., Бригадирова, О. В., Сарычев, В. С., & Тикунова, М. М. (2017). Квадрат 37UDV3. Тульская и Липецкая области. Фауна и население птиц Европейской России. Дополнения по Тульскому участку. *Ежегодник программы «Птицы Москвы и Подмосковья»*, 8, 86–91.
247. Шмальгаузен, И. И. (1947). *Основы сравнительной анатомии позвоночных животных*. Изд. четв., испр. и доп. Гос. изд-во «Советская наука».
248. Штегман, Б. К. (1935). К распространению и географической изменчивости черноголового чекана. *Докл. АН СССР. Нов. сер.*, 3(8), 1(61), 45–47.
249. Экономические примечания на Харьковский уезд 1782 г. (2006). Харьк. частный музей городской усадьбы.
250. Adret, P. (1993). Operant conditioning, song learning and imprinting to taped song in the zebra finch. *Anim. Beh.*, 46(1), 149–159. <https://doi.org/10.1006/anbe.1993.1170>
251. Adriaensen, F. (1987). Differences in migratory behaviour between early and late brood nestlings of the Robin *Erithacus rubecula*. *Ibis*, 129(S1), 264-267. <https://doi.org/10.1111/j.1474-919X.1987.tb03206.x>
252. Alatalo, R. V., & Alatalo, R. H. (1979). Resource partitioning among a flycatcher guild in Finland. *Oikos*, 33(1), 46–54.
253. Aliabadian, M., Kaboli, M., Förschler, M.I., Nijman, V., Chamani, A., Tillier, A., Prodon, R., Pasquet, E., Ericson, P.G.P., & Zuccon, D. (2012). Convergent evolution of morphological and ecological traits in the open-habitat chat complex (Aves, Muscicapidae: Saxicolinae). *Mol. Phyl. Evol.*, 65(1), 35–45. <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2012.05.011>
254. Aliabadian, M., Kaboli, M., Prodon, R., Nijman, V., & Vences, M. (2007). Phylogeny of Palaearctic wheatears (genus *Oenanthe*) – Congruence between morphometric and molecular data. *Mol. Phyl. Evol.*, 42(3), 665–675. <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2006.08.018>

255. Altmann, J. (1974). Observational study of behavior: sampling methods. *Behaviour*, 49(3–4), 227–267. doi: 10.1163/156853974x00534
256. Anthonisen, K., Krokene, C., & Lifjeld, J. T. (1997). Brood division is associated with fledgling dispersion in the Bluethroat (*Luscinia s. svecica*). *Auk*, 114(4), 553–561. <https://doi.org/10.2307/4089274>
257. Banik, M. V. (1998). Remains of resident territorial behaviour in migratory populations of the Common Stonechat *Saxicola torquata*. In Adams, N. J. & Slotow, R.H. (eds.), *Proc. of the 22<sup>nd</sup> Int. Ornithol. Congr.* August 16–22, 1998, Durban, South Africa. [Poster abstracts]. *Ostrich*, 69(3-4), 241–242.
258. Banik, M. (2001). Distinctive behavioural traits of early stages of reproductive cycle in migratory populations of the Common Stonechats (*Saxicola torquata* (L.)) in Kharkiv region, Ukraine. *The avian calendar: exploring biological hurdles in the annual cycle*. Programme and abstracts. Third EOU Conf., 21–25 August 2001, Haren/Groningen, the Netherlands (p. 26). University of Groningen.
259. Banik, M. V. (2004). The structure of bird communities of chalk steppe in North-eastern and Eastern Ukraine. *Int. Symp. on Ecology and Conservation of Steppe-land Birds*. Abstracts. 3<sup>rd</sup> – 7<sup>th</sup> December, 2004, Lleida, Spain (p. 97). Centre Tecnològic Forestal de Catalunya.
260. Banik, M. (2006). Brood division: One more difference between Whinchat and Common Stonechat. In Schodde, R., Hannon, S., Scheiffarth, G., & Bairlein, F. (eds.), *24<sup>th</sup> Int. Ornith. Congr.*, 13–19 August, 2006, Hamburg, Germany. [Abstracts]. *J. Orn.*, 147(suppl. iss. 1), 131–132.
261. Banik, M. V. (2010). Territorial and social behaviour is different in young birds originated from first vs. replacement broods in whinchat (*Saxicola rubetra*) and first vs. second broods in common stonechat (*S. torquata*). *25<sup>th</sup> Int. Ornithol. Congr.*, 22–28 August 2010, Campos do Jordao, SP, Brasil. Abstracts (p. 462).

262. Banik, M. V. (2017). Breeding bird communities in hills with chalk outcrops in national nature park “Dvorichanskyi”. *Вісн. Харківського нац. ун-ту імені В.Н. Каразіна. Сер. «Біологія», 28, 110–115. DOI: 10.26565/2075-5457-2017-28-13*
263. Banik, M.V. (2019a). Sharp differences in the timing of male and female spring arrival in the European Stonechat, *Saxicola rubicola*, and the Whinchat, *S. rubetra* (Passeriformes, Muscicapidae), in North-eastern Ukraine. *Vestn. Zool., 53(6), 483–490. https://doi.org/10.2478/vzoo-2019-0043*
264. Banik, M. V. (2019b). Trends and synchrony in fluctuations of the numbers of Whinchat (*Saxicola rubetra*) and European Stonechat (*S. rubicola*) in chalk steppe of North-eastern Ukraine. *Вісн. Харківського нац. ун-ту імені В.Н. Каразіна. Сер. «Біологія», 32, 45–51. DOI: 10.26565/2075-5457-2019-32-5*
265. Bastian, A., & Bastian, H.-V. (1996). *Das Braunkehlchen. Opfer der ausgeräumten Kulturlandschaft*. Aula Verlag.
266. Bastian, H.-V., Bastian, A., Bocca, M., & Suter, W. (1997). Whinchat *Saxicola rubetra*. In Hagemeyer E.J.M., Blair M.J. (eds.). *The EBCC Atlas of European Breeding Birds: Their Distribution and Abundance* (pp. 526–527). T & A.D. Poyser.
267. Bekhuis, J., Bijlsma, R., van Dijk, A., Hustings, F., Lensink, R., & Saris, F. (eds.). (1987). *Atlas van de Nederlandse Vogels*. SOVON.
268. Berndt R., & Sternberg H. (1968). Terms, studies and experiments on the problems of bird dispersion. *Ibis, 110, 256–269. https://doi.org/10.1111/j.1474-919X.1968.tb00037.x*
269. Berthold, P. (1996). *Control of bird migration*. Chapman & Hall.
270. Berthold, P. (2001). *Bird Migration. A general survey*, 2nd ed. Oxford university press.
271. Bibby, C. J., Burgess, N. D., & Hill, D. A. (1992). *Bird Census Techniques*. Academic Press.

272. Bischof, H.-I. (2003). Neural mechanisms of sexual imprinting. *Anim. Biol.*, 53(2), 89–112. <https://doi.org/10.1163/157075603769700313>
273. Bjørnstad, O. N., Ims, R. A., & Lambin, X. (1999). Spatial population dynamics: analyzing patterns and processes of population synchrony. *Trends Ecol. Evol.*, 14(11), 427–432. [https://doi.org/10.1016/S0169-5347\(99\)01677-8](https://doi.org/10.1016/S0169-5347(99)01677-8)
274. Black, J.M. (ed.). (1996). *Partnerships in Birds. The Study of Monogamy*. Oxford university press.
275. Blackburn, E., & Creswell, W. (2015). Fine-scale habitat use during the non-breeding season suggests that winter habitat does not limit breeding populations of a declining long-distance Palearctic migrant. *J. Avian Biol.*, 46(6), 622–633. <https://doi.org/10.1007/s10336-015-1252-z>
276. Böhning-Gaese, K., & Lemoine, N. (2004). Importance of Climate Change for the Ranges, Communities and Conservation of Birds. *Adv. Ecol. Res.* 35, 211–236.
277. Bojarinova, J. G., Rymkevich, T. A., & Smirnov, O. P. 2002. Timing of autumn migration of early and late-hatched Great Tits *Parus major* in NW Russia. *Ardea*, 90(3, special issue), 401–409.
278. Buonaccorsi, J. P., Elkinton, J. S., Evans, S. R., & Liebhold, A. M. (2001). Measuring and testing for spatial synchrony. *Ecology*, 82(6), 1668–1679. [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(2001\)082\[1668:MATFSS\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(2001)082[1668:MATFSS]2.0.CO;2)
279. Byle, P. A. F. (1990). Brood division and parental care in the period between fledging and independence in the Dunnock (*Prunella modularis*). *Behaviour*, 113(1–2), 1–20. <https://doi.org/10.1163/156853990X00419>
280. Cardador, L., Carrete, M., & Mañosa, S. (2012). Inter-Individual Variability and Conspecific Densities: Consequences for Population Regulation and Range Expansion. *PLoS ONE* 7(3): e33375. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0033375>

281. Caswell, H., Lensink, R., & Neubert, M. G. (2003). Demography and dispersal: life table response experiments for invasion speed. *Ecology*, *84*(8), 1968–1978. <https://doi.org/10.1890/02-0100>
282. Catchpole, C. K. (1972). A comparative study of territory in the Reed warbler (*Acrocephalus scirpaceus*) and Sedge warbler (*A. schoenobaenus*). *J. Zool., Lond.*, *166*, 213–231.
283. Ceresa, F., Belda, E.J., Gómez, J., Miñana, I. J., Soler, L., Villarroya, J., & Monrós, J.S. (2016). Differences in time and space use between two sympatric *Acrocephalus* warblers with similar diets. *Bird study*, *63*(2), 172–180. <https://doi.org/10.1080/00063657.2016.1182466>
284. Chambon, R., Dugravot, S., Paillisson, J.-M., Lemesle, J.-C., Ysnel, F., & Gélinaud, G. (2018). Partial migration in inexperienced Pied avocets (*Recurvirostra avosetta*): distribution pattern and correlates. *J. Avian Biol.* *49*(6), jav.01549. <https://doi.org/10.1111/jav.01549>
285. Christidis, L. et al. (2018). *The Howard and Moore Complete Checklist of the Birds of the World*, version 4.1 (Downloadable checklist). Retrieved January 24, 2018, from <https://www.howardandmoore.org>
286. Collar, N. (2005). Thrushes (Turdidae). In del Hoyo, J., Elliott, A., Sargatal, J., Christie, D. A. & de Juana, E. (eds.) *Handbook of the Birds of the World Alive*. Retrieved September 29, 2015, from <http://www.hbw.com/node/52318>
287. Coppack, T., & Pulido, F. (2009). Proximate control and adaptive potential of protandrous migration in birds. *Integr. Comp. Biol.*, *49*(5), 493–506. <https://doi.org/10.1093/icb/icp029>
288. Coppack, T., Tøttrup, A. P., & Spottiswoode, C. (2006). Degree of protandry reflects level of extrapair paternity in migratory songbirds. *J. Orn.*, *147*(2), 260–265. <https://doi.org/10.1007/s10336-006-0067-3>
289. Cramp, S. (ed.). (1988). *Handbook of the Birds of Europe, the Middle East and North Africa. The birds of the Western Palearctic. Vol. 5*. Oxford university press.

290. Currie, D., Thompson, D. B. A., & Burke, T. (2000). Patterns of territory settlement and consequences for breeding success in the Northern Wheatear *Oenanthe oenanthe*. *Ibis*, *142*(3), 389–398. <https://doi.org/10.1111/j.1474-919X.2000.tb04435.x>
291. David, N., & Gosselin, M. 2002. The grammatical gender of avian genera. *Bull. Br. Orn. Club.* *122*(4), 257-282.
292. De Garnica, R. (1986). Young Stonechats, *Saxicola torquata*, returning to the nest after ringing. *Ringing and Migration*, *70*, 50.
293. Delgado, F. P., & Coppack, T. (2010). The mechanisms underlying protandrous migration in birds. *25<sup>th</sup> Int. Ornithol. Congr.*, 22–28 August 2010, Campos do Jordao, SP, Brasil. Abstracts (p. 213).
294. Dhondt, A. A. (2012). *Interspecific Competition in Birds*. Oxford university press.
295. Diamond, J. M. (1986). Overview: Laboratory experiments, field experiments, and natural experiments. Diamond, J., & Case, T.J. (eds.), *Community ecology* (p. 3–22). Harper & Row.
296. Dittami, J. P., & Gwinner, E. (1985). Annual cycles in the African stonechat *Saxicola torquata axillaris* and their relationship to environmental factors. *J. Zool. Ser. A*, *207*(3), 357–370. <https://doi.org/10.1111/j.1469-7998.1985.tb04937.x>
297. Draulans, D., & van Vessem, J. (1982). Flock size and feeding behaviour of migrating Whinchats *Saxicola rubetra*. *Ibis*, *124*(3), 347–351. <https://doi.org/10.1111/j.1474-919X.1982.tb03782.x>
298. Driedrich, J. (1967). Vögelleben am “Zuckerrubenteich”. Industrie abwasse wirken positiv auf die Vögelwelt. *Vögel-Kosmos*. *4*(3), 92–95.
299. Dvorak, M., Ranner, A., & Berg H.-M. (bearb.). (1993). *Atlas der Brutvögel Österreich*.
300. Edwards, P. T. (1985). Brood division and transition to independence in Blackbirds *Turdus merula*. *Ibis*, *127*(1), 42–59.

301. Fay, R., Schaub, M., Banik, M. V., Border, J. A., Henderson, I. G., Fahl, G., Feulner, J., Horch, P., Korner, F., Müller, M., Michel, V., Rebstock, H., Shitikov, D., Tome, D., Vögeli, M., & Gruebler, M. U. (2020). Whinchat survival estimates across Europe: can excessive adult mortality explain population declines? *Anim. Conserv.* <https://doi.org/10.1111/acv.12594>
302. Ficken, M. S., & Ficken, R. W. (1968). Reproductive isolating mechanisms in the Blue-winged Warbler – Golden-winged Warbler complex. *Evolution*, 22, 166–179. <https://doi.org/10.2307/2406661>
303. Forstmeier, W., Bourski, O. V., & Leisler, B. (2001). Habitat choice in *Phylloscopus* warblers: the role of morphology, phylogeny and competition. *Oecologia*, 128(4), 566–576. <https://doi.org/10.1007/s004420100678>
304. Frankevoort W., & Hubatsch H. (1966). *Unsere Wiesenschmatzer. Aus dem Leben von Schwarz- und Braunkehlchen*. A.Ziemsen Verlag.
305. Freshwater, C., Ghalambor C. K., & Martin, P. R. (2014). Repeated patterns of trait divergence between closely related dominant and subordinate bird species. *Ecology*, 95(8), 2334–2345. <https://doi.org/10.1890/13-2016.1>
306. Fuller, R. J., & Glue, D.E. (1977). The breeding biology of the Stonechat and Whinchat. *Bird study*, 24(4), 215–228. <https://doi.org/10.1080/00063657709476561>
307. Garcia, E. F. J. (1983). An experimental test of competition for space between Blackcaps *Sylvia atricapilla* and Garden Warblers *Sylvia borin* in the breeding season. *J. Anim. Ecol.*, 52, 795–805. <https://doi.org/10.2307/4454>
308. Géroutet, P. (1967). Études sur le Traquet pâtre *Saxicola torquata*. II. Distribution des nicheurs en Suisse, leurs biotopes et leurs fluctuations. *Nos Oiseaux*, 29(1), 1–13.

309. Gill, F., & Donsker, D. (Eds). (2018). *IOC World Bird List* (v 8.1). Retrieved from [http://www.worldbirdnames.org/DOI-8/master\\_ioc\\_list\\_v8.1.xlsx](http://www.worldbirdnames.org/DOI-8/master_ioc_list_v8.1.xlsx)
310. Goebel, H. (1870). Die in den Jahren 1867, 1868 u. 1869 im Umanschen Kreise (Gouvernement Kiew) beobachteten Vögel. *J. Orn.*, *18*, 440–456. <https://doi.org/10.1007/BF02259503>
311. Goebel, H. (1879). Ueber Vögel des Uman'schen Kreises (Nachtrag, s. Jahrg. 1873, S. 128). *J. Orn.*, *27*, 266–275.
312. Gray, D. B. (1973). Breeding behaviour of Whinchats. *Bird study*, *21*, 280–282.
313. Greig-Smith, P. W. (1982). Interspecific aggression between chats. *Bird study*, *29*(2), 162–164.
314. Greig-Smith, P. W. (1983). Use of perches as vantage points during foraging by male and female Stonechats *Saxicola torquata*. *Behaviour*, *86*(3-4), 215–236. <https://doi.org/10.1163/156853983X00372>
315. Groebbels, F. (1950). Ein Beitrag zur Brutökologie und Brutbiologie des Braunkehlchens und Schwarzkehlchens. *Orn. Abh.*, *5*, 3–16.
316. Gruebler, M. U., Schuler, H., Müller, M., Spaar, R., Horch, P., & Naef-Daenzer, B. (2008). Female biased mortality caused by anthropogenic nest loss contributes to population decline and adult sex ratio of a meadow bird. *Biol. Conserv.*, *141*, 3040–3049. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2008.09.008>
317. Gwinner, E., Rödl, T., & Schwabl, H. (1994). Pair territoriality of wintering stonechats: behaviour, function and hormones. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, *34*(5), 321–327. <https://doi.org/10.1007/BF00197002>
318. Harper, D. G. (1985). Brood division in robins. *Anim. Behav.*, *33*(2), 466–480. [https://doi.org/10.1016/S0003-3472\(85\)80070-1](https://doi.org/10.1016/S0003-3472(85)80070-1)
319. Harvey, P. H., & Pagel, M. D. (1991). *The comparative method in evolutionary biology*. Oxford university press.



320. Hayne, D. W. (1949). An examination of the strip census methods for estimating animal population. *J. Wildl. Manag.*, *13*, 145–157.
321. Helm, B., Fiedler, W., & Callion, J. (2006). Movements of European Stonechats *Saxicola torquata* according to ringing recoveries. *Ardea*, *94*(1), 33–44.
322. Henderson, I., Calladine, J., Massimino, D., Taylor, J. A., & Gillings, S. (2014). Evidence for contrasting causes of population change in two closely related, sympatric breeding species the Whinchat *Saxicola rubetra* and Stonechat *Saxicola torquata* in Britain. *Bird Study*, *61*, 553–565. <https://doi.org/10.1080/00063657.2014.962482>
323. Herrmann, K. (1987). Vorkommen des Schwarzkehlchens (*Saxicola torquata*) im Harz und Harzvorland. *Beitr. Vogelkd.*, *33*(2), 114–118.
324. Hirth, D. H., Hester, A. E., & Greeley, F. (1969). Dispersal and flocking of marked young robins (*Turdus m. migratorius*) after fledging. *Bird-Banding*, *40*(3), 208–215. <https://doi.org/10.2307/4511580>
325. Ho, S. J. W. (2014). The changing face of the molecular evolutionary clock. *Trends Ecol. Evol.*, *29*(9), 496–503. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2014.07.004>
326. Hordowski, J. (1991). *Rozmieszczenie i liezebność ptaków legowych w Województwie Przemyskim.*
327. Hudec, K. (1957). Příspěvek k rozšíření bramborníčka černohlavého a bramborníčka hnědého na Moravě. *Zoologické Listy*, *6* (20)(3), 197–214.
328. Hustings, F. (1986). Veranderingen in de stand van de Roodborsttapuit *Saxicola torquata* in 1970–1984. *Limosa*, *59*(4), 153–162.
329. Igl, L. D., & Johnson, D. H. (1997). Changes in breeding bird populations in North Dakota: 1967 to 1992–93. *Auk*, *114*(1), 74–92. <https://doi.org/10.2307/4089067>
330. Illera, J. C., Richardson, D. S., Helm, B., Atienza, J. C., & Emerson, B. C. (2008). Phylogenetic relationships, biogeography and speciation in the

- avian genus *Saxicola*. *Mol. Phylogenet. Evol.*, 48, 1145–1154.  
<https://doi.org/10.1016/j.ympev.2008.05.016>
331. Illera, J. C., Richardson, D. S., Helm, B., Atienza, J. C., & Emerson, B. C. (2013). Corrigendum to “Phylogenetic relationships, biogeography and speciation in the avian genus *Saxicola*” [Mol. Phylogenet. Evol. 48 (2008) 1145–1154]. *Mol. Phylogenet. Evol.*, 67, 300–301.
332. Irby, L. H. (1857). Lists of birds observed in the Crimea. *The Zoologist*, 15, 5353–5362.
333. Isenmann, P. (1990). Some recent bird invasions in Europe and the Mediterranean Basin. In di Castri, F., Hansen, A. J., & Debussche, M. (eds.), *Biological Invasions in Europe and the Mediterranean Basin* (pp. 245–261). Kluwer Academic Publishers.
334. Järvinen, O., Ulfstrand, S. (1980). Species Turnover of a Continental Bird Fauna: Northern Europe, 1850–1970. *Oecologia*, 46, 186–195.  
<https://doi.org/10.1007/BF00540125>
335. Johnson, E. D. H. (1961). The pair relationship and polygyny in the Stonechat. *Br. Birds*, 54(6), 213–225.
336. Johnson, E. D. H. (1971a). Observations on a resident population of Stonechats in Jersey. *Br. Birds*, 64(5), 201–213.
337. Johnson, E.D.H. (1971b). Observations on a resident population of Stonechats in Jersey. *Br. Birds*, 64(6), 267–279.
338. Johnson, N. K., & Cicero C. (2002). The role of ecologic diversification in sibling speciation of *Empidonax* flycatchers (Tyrannidae): multigene evidence from mtDNA. *Mol. Ecol.*, 11, 2065–2081.  
<https://doi.org/10.1046/j.1365-294X.2002.01588.x>
339. Kaleniczenko, M. J. (1839). Series animalium, a defuncto professore Joan. Krynicki, in itinere annis 1836 – 1838, ad Caucasum et Tauridem suscepto, collectorum et nunc museo zoologico Caesareae Universitatis Charcoviensis adscriptorum. *Bull. Soc. Imp. Nat. Mosc.*, 12( 2), 203–297.

340. Khokhlova, T.Y. (2009). Juvenile moult and spatial behaviour of first-year Blackbirds *Turdus merula* on the northeast edge of the range. *Avian Ecol. Behav.*, 15, 1–22.
341. Kitowski, I., & Eugeniusz, F. (2004). Does climate factors support northwards expansion of the Stonechat (*Saxicola torquata*) in Poland? *Int. Symp. on Ecology and Conservation of Steppe-land Birds*. Abstracts. 3<sup>rd</sup> – 7<sup>th</sup> December, 2004, Lleida, Spain (p. 92). Centre Tecnològic Forestal de Catalunya.
342. Kokko, H., Gunnarsson, T. G., Morrell, L. J., & Gill, J. A. (2006). Why do female migratory birds arrive later than males? *J. Anim. Ecol.*, 75(6), 1293–1303. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2656.2006.01151.x>
343. König, S. (1994). Comparative studies on the social organization and agonistic behaviour of juvenile European and African Stonechats. *J. Orn.*, 135 (Sonderheft), 141.
344. Kot, M., Lewis, M. A., & van den Driessche, P. (1996). Dispersal data and the spread of invading organisms. *Ecology*, 77, 2027–2042. <https://doi.org/10.2307/2265698>
345. Kullberg, C., & Lind, J. (2002). An Experimental Study of Predator Recognition in Great Tit Fledglings. *Ethology*, 108(5), 429–441. <https://doi.org/10.1046/j.1439-0310.2002.00786.x>
346. Kuntze, R., & Noskiewicz, J. (1938). Zarys zoogeografii polskiego Podola. *Prace Naukowe Towarzystwa Naukowego we Lwowie*, 2(4), 1–7, 1–538.
347. Lachmund, J. (2015). Strange Birds: Ornithologists and the Advent of the Collared Dove in Post–World War II Germany. *Science in Context*, 28(2), 259–284.
348. Lack, D. (1968). *Ecological adaptations for breeding in birds*. Methuen and Co.
349. Lardelli, R., & Molnár, Z. (1997). Stonechat *Saxicola torquata*. In Hagemeyer E. J. M., & Blair M. J. (Eds.), *The EBCC Atlas of European*

- Breeding Birds: Their Distribution and Abundance*. (pp. 528–529).  
T. & A. D. Poyser.
350. Laughlin, A. J., Karsai, I., & Alsop III, F. J. (2013). Habitat partitioning and niche overlap of two forest thrushes in the Southern Appalachian spruce-fir forests. *Condor*, *115*(2), 394–402. <https://doi.org/10.1525/cond.2013.110179>
351. Lawrence, E. S. (1986). Can great tits (*Parus major*) acquire search images? *Oikos*, *47*, 3–12. <https://doi.org/10.2307/3565913>
352. Ledant, J.-P., & Jacob, J.-P. (1988a). Traquet tarier, *Saxicola rubetra*. *Atlas des oiseaux nicheurs de Belgique* (pp. 246–248).
353. Ledant, J.-P., & Jacob, J.-P. (1988b) Traquet patre, *Saxicola torquata*. *Atlas des oiseaux nicheurs de Belgique* (pp. 248–250).
354. Leedman, A. W., & Magrath, R. D. (2003). Long-term brood division and exclusive parental care in a cooperatively breeding passerine. *Anim. Behav.*, *65*, 1093–1108. <https://doi.org/10.1006/anbe.2003.2164>
355. Lehtikoinen, A., Santaharju, J., & Møller, A. P. (2017). Sex-specific timing of autumn migration in birds: the role of sexual size dimorphism, migration distance and differences in breeding investment. *Orn. Fenn.*, *94*(2), 53–65.
356. Leisler, B. (1985). Öko-ethologische Voraussetzungen für die Entwicklung von Polygamie bei Rohrsängern (*Acrocephalus*). *J. Orn.*, *126*(4), 357–381.
357. Leisler, B., & Catchpole, C. K. (1992). The evolution of polygamy in European reed warblers of the genus *Acrocephalus*: a comparative approach. *Ethol. Ecol. Evol.*, *4*(3), 225–243.
358. Lerche-Jørgensen, M. (2017). *Songbirds on the move. Investigating migratory patterns, winter ecology and conservation of sub-Saharan migrants*. Ph.D. thesis. University of Copenhagen.

359. Liebers, D., & Helbig, A. J. (2002). Phylogeography and colonization history of Lesser Black-backed Gulls (*Larus fuscus*) as revealed by mtDNA sequences. *J. Evol. Biol.*, *15*, 1021–1033.
360. Lorenz, K. Z. (1981). *The Foundations of Ethology*. Springer Verlag.
361. Lovette, I. J. (2004). Mitochondrial dating and mixed support for the ‘2% rule’ in birds. *Auk*, *121*(1), 1–6. [https://doi.org/10.1642/0004-8038\(2004\)121\[0001:MDAMSF\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1642/0004-8038(2004)121[0001:MDAMSF]2.0.CO;2)
362. Lovette, I. J., & Bermingham, E. (2000). c-mos variation in songbirds: molecular evolution, phylogenetic implications, and comparisons with mitochondrial differentiation. *Mol. Biol. Evol.*, *17*(10), 1569–1577. doi: 10.1093/oxfordjournals.molbev.a026255
363. Lovette, I. J., & Hochachka, W. M. (2006). Simultaneous effects of phylogenetic niche conservatism and competition on avian community structure. *Ecology*, *87*(7), Suppl., S14–S28. [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(2006\)87\[14:SEOPNC\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(2006)87[14:SEOPNC]2.0.CO;2)
364. MacArthur, R. H. (1958). Population ecology of some warblers in northeastern coniferous forests. *Ecology*, *39*, 599–619.
365. Magee, J. D. (1965). The breeding distribution of the Stonechat in Britain and the cause of its decline. *Bird Study*, *12*(2), P. 83–89. <https://doi.org/10.1080/00063656509476090>
366. Maggini, I., & Bairlein, F. (2012). Innate sex differences in the timing of spring migration in a songbird. *PLoS One*, *7*(2), e31271. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0031271>
367. Martin, T. E. (2001). Abiotic vs. biotic influences on habitat selection of coexisting species. *Ecology*, *82*(1), 175–188. [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(2001\)082\[0175:AVBIOH\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(2001)082[0175:AVBIOH]2.0.CO;2)
368. Martins, E. P. (2000). Adaptation and the comparative method. *Trends Ecol. Evol.*, *15*(7), 296–299. [https://doi.org/10.1016/S0169-5347\(00\)01880-2](https://doi.org/10.1016/S0169-5347(00)01880-2)

369. Matthysen, E. (1993). Nonbreeding social organization in migratory and resident birds. In Power, D. M. (ed.). *Current Ornithology. Vol. 11* (pp. 93–141). Plenum press.
370. Mayr, G. (2017). *Avian evolution: the fossil record of birds and its paleobiological significance*. John Wiley & Sons.
371. McKinney, F. (1978). Comparative approaches to social behavior in closely related species of birds. *Advances in the study of behavior*, 8, 1–38.
372. McLaughlin, R. L. (1989). Search modes of birds and lizards: evidence for alternative movement. *Amer. Nat.*, 133(5), 654–670.
373. McLaughlin, R. L., & Montgomerie, R. D. (1985). Brood division by Lapland Longspurs. *Auk*, 102, 687–695.  
<https://doi.org/10.1093/auk/102.4.687>
374. Melles, S. J., Fortin, M.-J., Lindsay, K., & Badzinski, D. (2011). Expanding northward: influence of climate change, forest connectivity, and population processes on a threatened species' range shift. *Global Change Biol.*, 17, 17–31. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2010.02214.x>
375. Michalczuk, J. (2014). Expansion of the Syrian Woodpecker *Dendrocopos syriacus* in Europe and Western Asia. *Ornis Polonica*, 55, 149–161.
376. Morbey, Y. E., & Ydenberg, R. C. (2001). Protandrous arrival timing to breeding areas: a review. *Ecol. Lett.*, 4(6), 663–673.  
<https://doi.org/10.1046/j.1461-0248.2001.00265.x>
377. Moreau, R. E., & Moreau, W. M. (1928). Some notes on the habits of Palearctic migrants while in Egypt. *Ibis*, 70(2), 233–252.
378. Morganti, M. (2014). *The potential of migratory birds to adapt to global change: lessons from European long distance migrants and Iberian Blackcaps*. PhD diss. Universidad Complutense de Madrid.
379. Morton, M. L. (1992). Effects of sex and birth date on premigration biology, migration schedules, return rates and natal dispersal in the

- Mountain White-crowned Sparrow. *Condor*, 94, 117–133.  
<https://doi.org/10.2307/1368802>
380. Müller, M., Spaar, R., Schifferli, L., & Jenni, L. (2005). Effects of changes in farming of subalpine meadows on a grassland bird, the whinchat (*Saxicola rubetra*). *J. Orn.*, 146, 14–23. <https://doi.org/10.1007/s10336-004-0059-0>
381. Munkejord E. 1981. The Stonechat *Saxicola torquata* in western Norway south of 62°N 1973–1980. *Fauna Norv. Ser. C. Cinclus*, 4(2), 69–75.
382. Naef-Daenzer, B., Widmer, F., & Nuber, M. (2001). Differential post-fledging survival of great and coal tits in relation to their condition and fledging date. *J. Anim. Ecol.*, 70(5), 730–738. <https://doi.org/10.1046/j.0021-8790.2001.00533.x>
383. Newton, I. (2008). *The Migration Ecology of Birds*. Academic Press.
384. Nguyen, J. M. T., & Ho, S. Y. W. (2016). Mitochondrial rate variation among lineages of passerine birds. *J. Avian Biol.*, 47(5), 690–696. <https://doi.org/10.1111/jav.00928>
385. Niebuhr, O., & Greve, G. (1964). Zur Brutverbreitung des Schwarzkehlchens (*Saxicola torquata*) in Ostniedersachsen. *Natur, Kultur und Jagd*, 17(2-3), 49–59.
386. Nordmann, A. (1840). *Observations sur la faune pontique. Voyage dans la Russie méridionale et la Crimée, par la Hongrie, la Valachie et la Moldavie, exécuté en 1837 sous la direction de M. Anatole de Demidoff: T. 3.* (pp. 1–756). Ernest Bourdin et C<sup>e</sup> Éditeurs.
387. Oppermann, R. (1990). Suitability of different vegetation structure types as habitat for the Whinchat (*Saxicola rubetra*). *Vegetatio*, 90, 109–116.
388. Ord, T. J., & Martins, E.P. Behavioral Phylogeny. (2003). In Bekoff, M. (ed.), *Encyclopedia of animal behavior*. Greenwood Publishing Group.

389. Outlaw, D. C., Voelker, G., Mila, B., & Girman, D. J. (2003). Evolution of long-distance migration in and historical biogeography of *Catharus* thrushes: a molecular phylogenetic approach. *Auk*, *120*(2), 299–310. [https://doi.org/10.1642/0004-8038\(2003\)120\[0299:EOLMIA\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1642/0004-8038(2003)120[0299:EOLMIA]2.0.CO;2)
390. Pagel, M. (1999). Inferring the historical patterns of biological evolution. *Nature*, *401*, 877–884. doi: 10.1038/4476
391. PanEuropean Common Bird Monitoring Scheme. (2019). Retrieved from <https://pecbms.info/trends-and-indicators/species-trends/species/saxicola-rubetra,saxicola-torquatus/>
392. Pannekoek, J., & van Strien, A. (2005). *TRIM 3 Manual (TRends & Indices for Monitoring data)*. Statistics Netherlands.
393. Parrinder, E. R., & Parrinder, E. D. (1945). Some observations on Stonechats in North Cornwall. *Br. Birds*, *38*, 362–369.
394. Pärt, T. (2001). The effects of territory quality on age-dependent reproductive performance in the northern wheatear, *Oenanthe oenanthe*. *Anim. Behav.*, *62*(2), 379–388. <https://doi.org/10.1006/anbe.2001.1754>
395. Partecke, J., & Gwinner, E. (2007). Increased sedentariness in European Blackbirds following urbanization: a consequence of local adaptation? *Ecology*, *88*(4), 882–890. <https://doi.org/10.1890/06-1105>
396. Pasquet, E., Barker, F. K., & Martens, J. (2014). Evolution within the nuthatches (Sittidae: Aves, Passeriformes): molecular phylogeny, biogeography, and ecological perspectives. *J. Orn.*, *155*(3), 755–765. <https://doi.org/10.1007/s10336-014-1063-7>
397. Pennell, M. W., & Harmon, L. J. (2013). An integrative view of phylogenetic comparative methods: connections to population genetics, community ecology, and paleobiology. *Ann. N.Y. Acad. Sci.*, *1289*, 90–105. <https://doi.org/10.1111/nyas.12157>
398. Petersen, B. (1947). Die geographische Variation einiger Fennoskandischer Lepidopteren. *Zoologiska bidrag från Uppsala*, *26*, 329–531.



399. Pfeifer G. (2000). Vorkommen und Ausbreitung des Schwarzkehlchens (*Saxicola torquata* Linnaeus 1766), in Schleswig-Holstein unter Einbeziehung der Bestandsentwicklung in den Nachbarländern. *Corax*, 18, 109–141.
400. Phillips, J. S. (1968). Stonechat breeding statistics. *Bird Study*, 15(2), 104–105. <https://doi.org/10.1080/00063656809476188>
401. Phillips, J. S. (1970). Inter-specific competition in Stonechat and Whinchat. *Bird study*, 17(4), 320–324. <https://doi.org/10.1080/00063657009476274>
402. Phillips, J. S., & Greig-Smith, P. (1980). Breeding and wintering sites of Stonechats. *Bird Study*, 27(4), 255–256. <https://doi.org/10.1080/00063658009476687>
403. Price, T., Lovette, I. J., Bermingham, E., Gibbs, H. L., & Richman, A. D. (2000). The imprint of history on communities of North American and Asian warblers. *Amer. Nat.*, 156(4), 354–367. doi: 10.1086/303397
404. Pudil, M., & Exnerová, A. (2015). Diet and foraging behaviour of the Whinchat (*Saxicola rubetra*). In Bastian, H.-V., & Feulner, J. (eds.), *Living on the Edge of Extinction in Europe*. Proc. 1st European Whinchat Symposium (pp. 125–134). LBV Hof.
405. Qvarnström, A., Wiley, C., Svedin, N., & Vallin N. (2009). Life-history divergence facilitates regional coexistence of competing *Ficedula* flycatchers. *Ecology*, 90(7), 1948–1957. <https://doi.org/10.1890/08-0494.1>
406. Ree V. (1977). Underartene av svartstrupe i Norge. *Fauna Norv.*, 30(1), 41–47.
407. Riedman, M. L. (1982). The Evolution of Alloparental Care and Adoption in Mammals and Birds. *Quart. Rev. Biol.*, 57(4), 405–435. <https://www.jstor.org/stable/2826887>
408. Risely, A., Blackburn, E., & Cresswell, W. (2015). Patterns in departure phenology and mass gain on African non-breeding territories prior

- to the Sahara crossing in a long-distance migrant. *Ibis*, 157(4), 808–822.  
<https://doi.org/10.1111/ibi.12288>
409. Rödl, T. (1994). The wintering of territorial Stonechat pairs (*Saxicola torquata*) in Israel. *J. Orn.*, 136(4), 423–433.  
<https://doi.org/10.1007/BF01651589>
410. Rubolini, D., Spina, F., & Saino, N. (2004). Protandry and sexual dimorphism in trans-Saharan migratory birds. *Behav. Ecol.*, 15(4), 592–601.  
<https://doi.org/10.1093/beheco/arh048>
411. Saether, B.-E. (1983). Mechanism of interspecific spacing out in a territorial system of the Chiffchaff *Phylloscopus collybita* and the Willow Warbler *P. trochilus*. *Ornis Scand.*, 14, 154–160.  
<https://doi.org/10.2307/3676020>
412. Sanderson, F. J., Donald, P. F., Pain, D. J., Burfield, I.J., & van Bommel, F. P. J. (2006). Long-term population declines in Afro-Palaearctic migrant birds. *Biol. Conserv.*, 131(1), 93–105.  
<https://doi.org/10.1016/j.biocon.2006.02.008>
413. Sangster, G., Alström, P., Forsmark, E., & Olsson, U. (2010). Multi-locus phylogenetic analysis of Old World chats and flycatchers reveals extensive paraphyly at family, subfamily and genus level (Aves: Muscicapidae). *Mol. Phylogen. Evol.*, 57(1), 380–392.  
<https://doi.org/10.1016/j.ympev.2010.07.008>
414. Sangster, G., Collinson, J.M., Helbig, A.J., Knox, A.G., & Parkin, D.T. (2004). Taxonomic recommendations for British birds: second report. *Ibis*, 146(1), 153–157. <https://doi.org/10.1111/j.1474-919X.2004.00268.x>
415. Savchenko G., & Ronkin V. (2018). Grazing, abandonment and frequent mowing influence the persistence of the steppe marmot, *Marmota bobak*. *Haquetia*, 17(1), 25–34. <https://doi.org/10.1515/hacq-2017-0009>
416. Schatilloff, J. (1860). Katalog meines Ornithologischen Museums der Vögel Tauriens, im Dorfe Schatillofka (Tamak) an der Mündung des Karasu

- ins faule Meer nebst einigen an Ort und Stelle gesammelten Notizen. *Bull. Soc. Imp. Nat. Mosc.*, 33(2), 488–518.
417. Schelcher, R. (1919). Ornithologische Beobachtungen in Galizien. *Verh. Orn. Ges. Bayern*, 14(1), 3–36.
418. Schmaljohann, H., Meier, C., Arlt, D., Bairlein, F., van Oosten, H., Morbey, Y. E., Åkesson, S., Buchmann, M., Chernetsov, N., Desaever, R., Elliott, J., Hellström, M., Liechti, F., López, A., Middleton, J., Ottosson, U., Pärt, T., Spina, F., & Eikenaar, C. (2015). Proximate causes of avian protandry differ between subspecies with contrasting migration challenges. *Behav. Ecol.* 27(1), 321–331.
419. Schmidt K., & Hantge E. (1954). Studien an einer farbig beringten Population des Braunkehlchens (*Saxicola rubetra*). *J. Orn.*, 95(1/2), 130–173. <https://doi.org/10.1007/BF01951433>
420. Schuster A. (1994). Habitat selection of three sit-and-wait predators. *J. Orn.*, 135(Sonderheft. *Research Notes on Avian Biology 1994: Selected Contributions from the 21st International Ornithological Congress*), 189.
421. Sedláček, O., Cikánová, B., & Fuchs, R. (2006). Heterospecific rival recognition in the Black Redstart (*Phoenicurus ochruros*). *Ornis Fenn.*, 83, 153–161.
422. Shitikov, D., Vaytina, T., & Samsonov, S. (2017). Whinchat in the abandoned fields of the ‚Russky Sever‘ national park. *WhinCHAT*, 1, 82–83.
423. Siems-Wedhorn, C. (2019). Braunkehlchen (*Saxicola rubetra*) und Blühflächen – Ergebnisse einer Untersuchung in den Jahren 2018 und 2019 im Landkreis Lüchow-Dannenberg, Niedersachsen. *WhinCHAT*, 4, 59–66.
424. Sim, I. M. W., Ludwig, S. C., Grant, M. C., Loughrey, J. L., Rebecca, G. W., & Reid, J. M. (2013). Postfledging Survival, Movements, and Dispersal of Ring Ouzels (*Turdus torquatus*). *Auk*, 130(1), 69–77. <https://doi.org/10.1525/auk.2012.12008>
425. Skellam, J. G. (1958). The mathematical foundations underlying the use of line transects in animal ecology. *Biometrics*, 14(3), 385–400.

426. Smith J.N.M., & Merkt J.R. (1980). Development and stability of single-parent family units in the Song Sparrow. *Can. J. Zool.*, 58, 1869–1875. <https://doi.org/10.1139/z80-255>
427. Sokolov, L. V., & Payevsky, V. A. (1998). Spring temperatures influence year-to-year variations in the breeding phenology of passerines on the Courish Spit, eastern Baltic. *Avian Ecol. Behav.*, 1, 22–36.
428. Spina, F., Massi, A., & Montemaggiori, A. (1994). Back from Africa: who's running ahead? Aspects of differential migration of sex and age classes in Palearctic–African spring migrants. *Ostrich*, 65(2), 137–150. <https://doi.org/10.1080/00306525.1994.9639676>
429. Stastny, K., Randik, A., & Hudec, K. (1987). *Atlas hnizdniho pozsireni ptaku v CSSR 1973/77*. Academia.
430. Stewart, R. E., & Kantrud, H. A. (1972). Population estimates of breeding birds in North Dakota. *Auk*, 89(4), 766–788. <https://doi.org/10.2307/4084108>
431. Stutchbury, B. J. M., Morton, E. S., & Woolfenden, B. (2007). Comparison of the mating systems and breeding behavior of a resident and a migratory tropical flycatcher. *J. Field Ornithol.*, 78(1), 40–49. <https://doi.org/10.1111/j.1557-9263.2006.00083.x>
432. Suter, W. (1988a). *Saxicola rubetra* – Braunkehlchen. In Glutz von Blotzheim, U. N. (hrsg.), *Handbuch der Vogel Mitteleuropas. Bd. 11/I. Passeriformes (2. Teil) – Turdidae. Schmärtzer und Verwandte: Erithacinae* (S. 392–446). Aula Verlag.
433. Suter, W. (1988b). *Saxicola torquata* – Schwarzkehlchen. In Glutz von Blotzheim, U. N. (hrsg.), *Handbuch der Vogel Mitteleuropas. Bd. 11/I. Passeriformes (2. Teil) – Turdidae. Schmärtzer und Verwandte: Erithacinae* (S. 446–509). Aula Verlag.
434. Svensson, E., & Hedenstrom, A. (1999). A phylogenetic analysis of the evolution of moult strategies in Western Palearctic warblers (Aves:

- Sylviidae). *Biol. J. Linn. Soc.*, 67(2), 263–276.  
<https://doi.org/10.1006/bijl.1998.0302>
435. Tallis, J. H. (1991). *Plant Community History. Long-term changes in plant distribution and diversity*. Springer Verlag.
436. Taylor, J. A. (2015). *Determinants of variation in productivity, adult survival and recruitment in a declining migrant bird: the Whinchat (Saxicola rubetra)*. Ph.D. thesis. Lancaster University.
437. Theiß, N. (1993). Hohe Siedlungsdichte von Blaukehlchen *Luscinia svecica cyanecula*, Braunkehlchen *Saxicola rubetra* und Schwarzkehlchen *Saxicola torquata* in gleicher Biotopstruktur. *Orn. Anz.*, 32, 1–9.
438. Tomiałojć, L. (1990). *Ptaki Polski. Rozmieszczenie i liczebność*. Wydanie drugie zmienione. PWN.
439. Tøttrup, A.P., & Thorup, K. (2008). Sex-differentiated migration patterns, protandry and phenology in North European songbird populations. *J. Orn.*, 149(2), 161–167. <https://doi.org/10.1007/s10336-007-0254-x>
440. TRIM (TRends & Indices for Monitoring data). (2019). Retrieved from <https://www.cbs.nl/en-gb/society/nature-and-environment/indices-and-trends--trim-->
441. Urquhart, E. (2002). *Stonechats. A Guide to the Genus Saxicola*. Christopher Helm.
442. Valera, F., Rey, P., Sanchez-Lafuente, A. M., & Muñoz-Cobo, J. (1993). Expansion of Penduline Tit (*Remiz pendulinus*) through migration and wintering. *J. Orn.*, 134(3): 273–282.  
<https://doi.org/10.1007/BF01640423>
443. Van Beusekom, R., Alefs, P., & van Dijk, A. (2019). The Whinchat breeding in the Netherlands - Distribution, numbers, habitats and conservation. *WhinCHAT*, 4, 75-79.
444. Vega Rivera, J. H., Rappole, J. H., McShea, W. J., & Haas, C. A. (1998). Wood Thrush postfledging movements and habitat use in Northern Virginia. *Condor*, 100(1), 69–78. <https://doi.org/10.2307/1369898>

445. Vickery, J. A., Ewing, S. R., Smith, K. W., Pain, D. J., Bairlein, F., Škorpilová, J., & Gregory, R. D. (2014). The decline of Afro-Palaeartic migrants and an assessment of potential causes. *Ibis*, *156*, 1–22. <https://onlinelibrary.wiley.com/doi/pdf/10.1111/ibi.12118>
446. Weathers, W. W., & Sullivan, K. A. (1991). Foraging efficiency of parent juncos and their young. *Condor*, *93*, 346–353. <https://doi.org/10.2307/1368950>
447. Webb, C. O., Ackerly, D. D., McPeck, M. A., & Donoghue, M. J. (2002). Phylogenies and community ecology. *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, *33*, 475–505. <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.33.010802.150448>
448. Wesołowski, T., & Fuller, R. J. (2012). Spatial variation and temporal shifts in habitat use by birds at the European scale. In Fuller, R.J. (ed.), *Birds and Habitat: Relationships in Changing Landscapes* (pp. 63–92). Cambridge University Press.
449. Wiklund, C., & Fagerström, T. (1977). Why do males emerge before females? A hypothesis to explain the incidence of protandry in butterflies. *Oecologia*, *31*(2), 153–158. <https://doi.org/10.1007/BF00346917>
450. Wink, M., Sauer-Gurth, H., Heidrich, P., Witt, H.-H., & Gwinner, E. (2002). A molecular phylogeny of Stonechats and related Turdids. In Urquhart, E. *Stonechats. A Guide to the Genus Saxicola* (pp. 22–30). Christopher Helm.
451. Witt K. (Hrsg.). (1984). Brutvogelatlas Berlin (West). *Orn. Bericht Berlin (West)*, *9* (Sonderheft), 1–384.
452. Wittmann, U., Heidrich, P., Wink, M., & Gwinner, E. (1995). Speciation in the Stonechat (*Saxicola torquata*) inferred from nucleotide sequences of the cytochrome-b gene. *J. Zool. Syst. Evol. Res.*, *33*, 116–122. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0469.1995.tb00965.x>
453. Włodarczyk, R., Szafara, D., Kaczmarek, K., Janiszewski, T., & Minias, P. 2020. Migratory behaviour and survival of Great Egrets after

- range expansion in Central Europe. *PeerJ*, 8, e9002.  
<https://dx.doi.org/10.7717/peerj.9002>
454. Wysocki, D., Cholewa, M., & Jankowiak, Ł. 2018. Fledgling adoption in European Blackbirds: an unrecognized phenomenon in a well-known species. *Beh. Ecol.* 29(1), 230–235. <https://doi.org/10.1093/beheco/axx147>
455. Yapp, W. P. (1956). The theory of line transects. *Bird study*, 3(2), 93–104. <https://doi.org/10.1080/00063655609475840>
456. Zeigler D. (2007). *Understanding biodiversity*. Praeger Publishers.
457. Ziegler G. (1966). Beobachtungen an Schwarzkehlchen, *Saxicola torquata rubicola*, im nordlichen Teil des Kreises Minden/Westf. *J. Orn.*, 107(2), 187–200. <https://doi.org/10.1007/BF01674888>
458. Zink, R. M., Pavlova, A., Drovetski, S., Wink, M., & Rohwer, S. (2009). Taxonomic status and evolutionary history of the *Saxicola torquata* complex. *Mol. Phyl. Evol.*, 52(3), 769–773. <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2009.05.016>
459. Zuccon D., & Ericson P.G.P. (2010). A multi-gene phylogeny disentangles the chat-flycatcher complex (Aves: Muscicapidae). *Zool. Scripta*, 39, 213–224. [https://www.nrm.se/download/18.396afe4c127aa7f284980005836/Zuccon+&+Ericson+2010+chat-flycatchers.pdf](https://www.nrm.se/download/18.396afe4c127aa7f284980005836/Zuccon+%26+Ericson+2010+chat-flycatchers.pdf)

**ДОДАТКИ**  
**ДОДАТОК А**

Таблиця А.1.

**Біциклія у окремих пар трав'янки лучної на стаціонарній ділянці у заплаві р. Муром.**

Характеристика явищ циклу розмноження	Номер випадку та рік		
	1 (2001)	2 (2002)	3 (2002)
Ідентифікація партнерів у парі	Самець № 7 (закільцьований 3.06.2001 р.), самка незакільцьована	Самка № 93 (закільцьована 10.06.2002 р.), самець незакільцьований	Самка № 202 (закільцьована 10.06.2002 р.), самець незакільцьований
Перше спостереження пари на гніздовій території	29.05	4.05	4.05
Дата початку яйцекладки першої кладки	10.05	10.05	16.05
Середня дата початку яйцекладки у першому циклі розмноження	16.05 (n = 4)	15.05 (n = 7)	15.05 (n = 7)
Величина першої кладки/ кількість пташенят, що успішно вилетіли	6/6	7/7	6/6
Чи відбулася зміна території після переходу до другого циклу?	Ні	Ні	Ні
			Самець № 46 (закільцьований 15.07.2002 р.), самка № 40 (закільцьована 15.07.2002 р.)
			24.04 (самець № 46), 7.05 (самка № 40)
			16.05
			15.05 (n = 17)
			7/2
			Ні



Продовження таблиці А.1.

Характеристика явищ циклу розмноження	Номер випадку та рік		
	1 (2001)	2 (2002)	3 (2002)
Ідентифікація партнерів у парі	Самець № 7 (закільцьований 3.06.2001 р.), самка незакільцьована	Самка № 93 (закільцьована 10.06.2002 р.), самець незакільцьований	Самка № 202 (закільцьована 10.06.2002 р.), самець незакільцьований
Чи відбулася зміна партнера між циклами?	Можливо, самець № 7 утворив нову пару	Ймовірно, ні	Ймовірно, ні
Відстань між гніздами у першому та другому циклах, м	30	15	15
Дата початку яйцекладки другої кладки	21.06	26.06	3.07
Середня дата початку яйцекладки у повторному циклі розмноження	19.06 (n = 3)	23.06 (n = 6)	23.06 (n = 6)
Величина другої кладки/ кількість пташенят, що успішно вилетіли	4/4	4/4	5/0
			Точна дата невідома, але, ймовірно, насиджування припало на другу половину першої декади липня – середину липня
			4 (2003) Самець № 46 (закільцьований 15.07.2002 р.), самка № 40 (закільцьована 15.07.2002 р.)
			Ні
			?
			20.06 (n = 3)
			Невідомо

Продовження таблиці А.1.

Характеристика явищ циклу розмноження	Номер випадку та рік		
	1 (2001)	2 (2002)	3 (2002)
Ідентифікація партнерів у парі	Самець № 7 (закільцьований 3.06.2001 р.), самка незакільцьована	Самка № 93 (закільцьована 10.06.2002 р.), самець незакільцьований	Самка № 202 (закільцьована 10.06.2002 р.), самець незакільцьований
Проміжок часу (у днях) між початком яйцекладки у першій і другій кладці	42	47	48
Проміжок часу (у днях) між вильотом молодих першої кладки з гнізда та початком яйцекладки у другій кладці	13	15	19 (визначений приблизно)
Примітки	Поведінка самки у першому циклі (довге перебування разом із виводком за межами гніздової території) могла свідчити про те, що другий цикл гніздування самець № 7 реалізував із іншою самкою		Гніздо другої кладки не було знайдене, але за поведінкою дорослих птахів визначені часові рамки фаз яйцекладки і насиджування; виводок першої кладки розпався 3.07; гніздо другої кладки було втрачене на стадії насиджування, проте пара лишалася на гніздовій території до 6.08, коли зв'язок між партнерами урвався
			Самець № 46 (закільцьований 15.07.2002 р.), самка № 40 (закільцьована 15.07.2002 р.)
			4 (2003)

Таблиця А.2.

**Нормальні треті кладки у трав'янки європейської чорноголові на стаціонарній ділянці у заплаві р. Муром.**

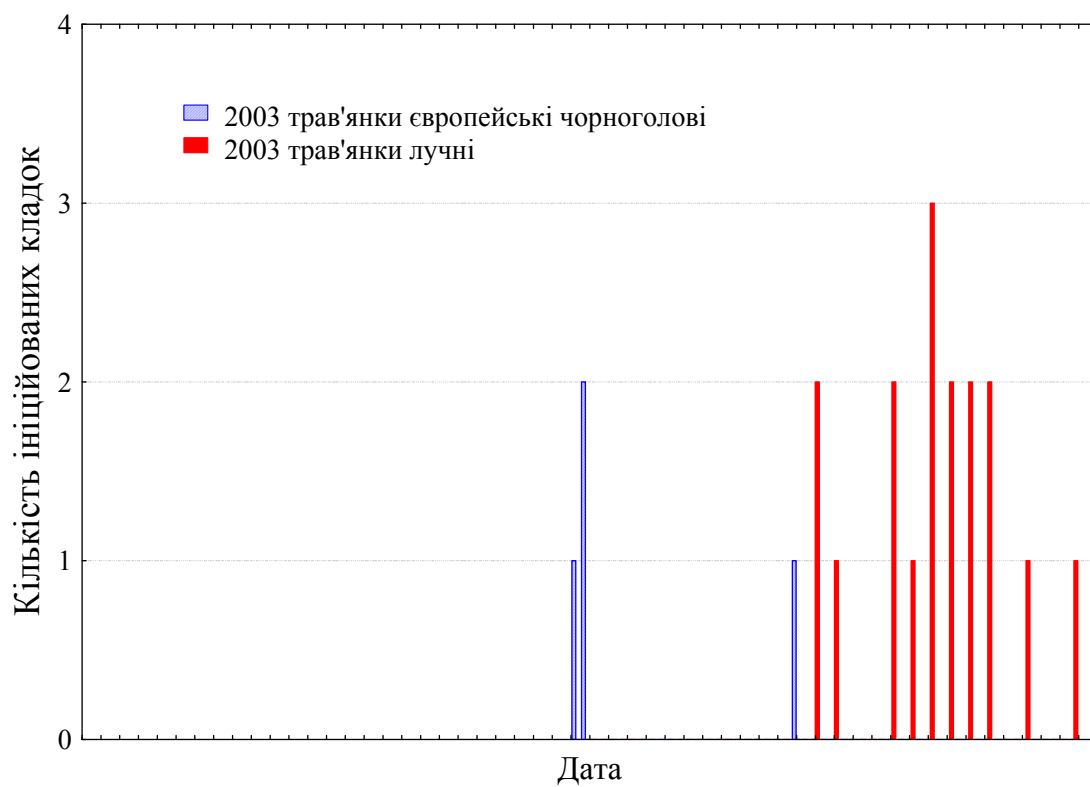
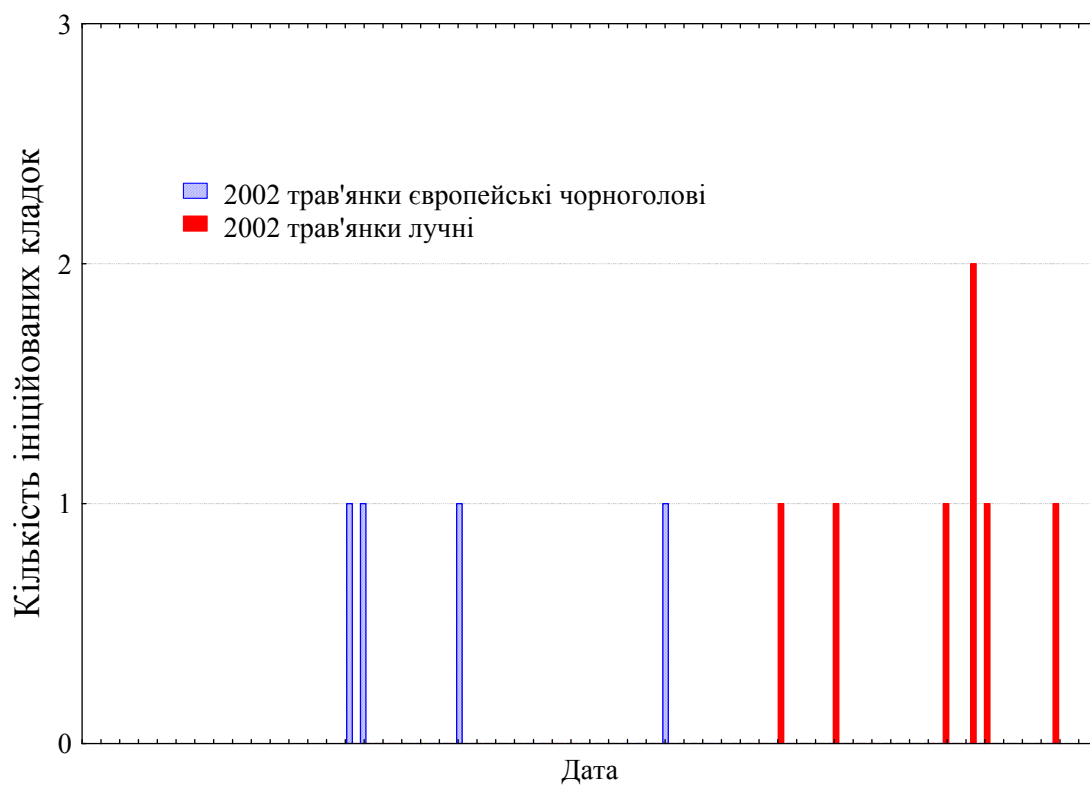
Характеристика явищ циклу розмноження	Номер випадку та рік		
	1 (2001)	2 (2002)	3 (2003)
Ідентифікація партнерів у парі	Самець № 43, [самка № 44] (закільцьовані) 24.05.2001 р.), самка № 46 (закільцьована 5.07.2001 р.)	Самець № 65 (закільцьований 14.05.2002 р.), самка незакільцьована	Самець № 34 (закільцьований 3.07.2001 р.), самка незакільцьована
Перше спостереження пари на гніздовій території	31.03 (самець № 43 та самка № 44)	9.04	15.04
Дата початку яйцекладки першої кладки	[28.04] та приблизно 28.04 (можливо раніше)	20.04	26.04
Величина першої кладки/ кількість пташенят, що успішно вилетіли	[6/0], ?/2-3	7/6	7/7
Чи були закільцьовані пташенята першої кладки?	[так], ні	так	так
Дата початку яйцекладки другої/другої повторної кладки	8.06	невідома/5.07	приблизно 14-15.06
Величина другої/ другої повторної кладки/ кількість пташенят, що успішно вилетіли	4/4	4/4	?/щонайменше 4
Чи були закільцьовані пташенята другої/ другої повторної кладки?	Так	Так	ні

## Продовження таблиці А.2.

Характеристика явищ циклу розмноження	Номер випадку та рік		
	1 (2001)	2 (2002)	3 (2003)
Ідентифікація партнерів у парі	Самець № 43, [самка № 44] (закільцьовані 24.05.2001 р.), самка № 46 (закільцьована 5.07.2001 р.)	Самець № 65 (закільцьований 14.05.2002 р.), самка незакільцьована	Самець № 34 (закільцьований 3.07.2001 р.), самка незакільцьована
Дата початку яйцекладки третьої кладки	кінець другої декади липня	кінець першої декади серпня	31.07
Величина третьої кладки/число пташенят, що успішно вилетіли	?/не менше 3	?/0	5/0
Чи були закільцьовані пташенята 3-ої кладки?	Ні	Ні	ні
Проміжок часу (у днях) між початком яйцекладки у першій і третій кладці	достеменно невідомий	достеменно невідомий	96
Останнє спостереження дорослих птахів на гніздовій території	Самець № 43 – 8.10, самка № 46 – 19.10	Самець № 65 та самка – 20.10	Самець № 34 та самка – 27.08
Примітки	Наймовірніше, самець № 43 навесні утворив союз із двома самками; у квадратних дужках – дані щодо першої кладки із самою № 44, яка після загибелі пташенят цієї кладки остаточно залишила територію	Друга кладка цієї пари загинула (гніздо не було знайдене) і птахи стали до повторного другого циклу розмноження	Гніздо другої кладки не вдалося відшукати, але пташенята успішно з нього вилетіли

## ДОДАТОК Б

Дати початку перших кладок трав'янок європейської чорноголові і лучної по окремих роках.



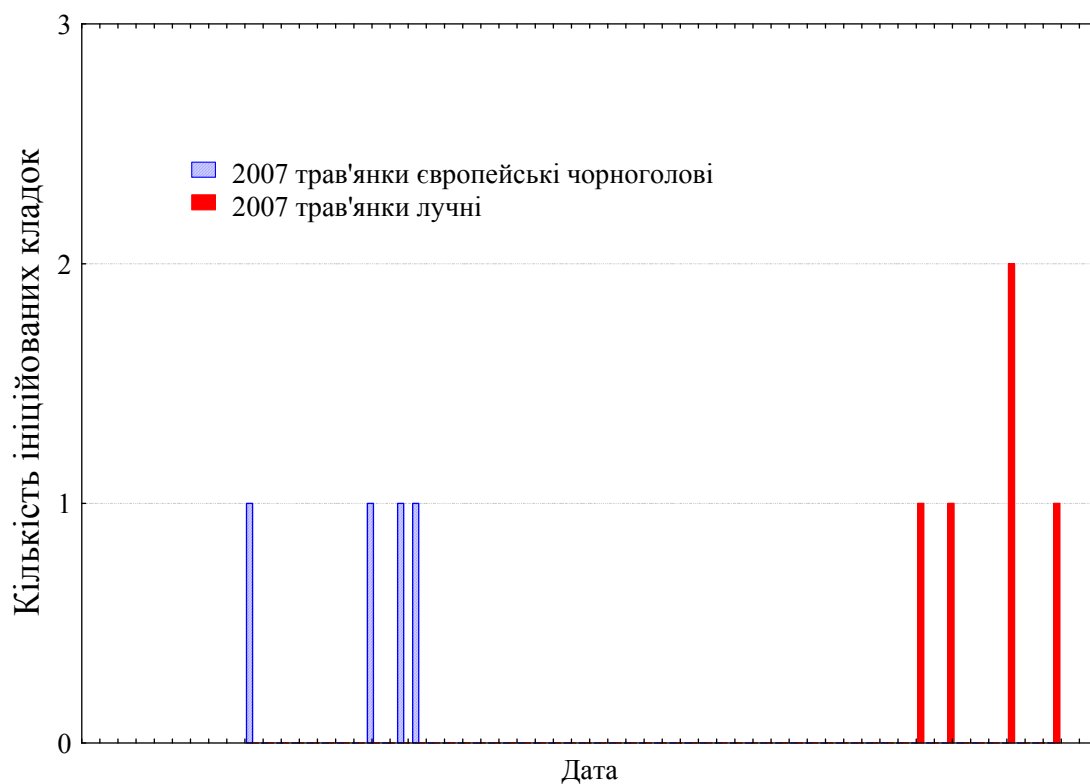
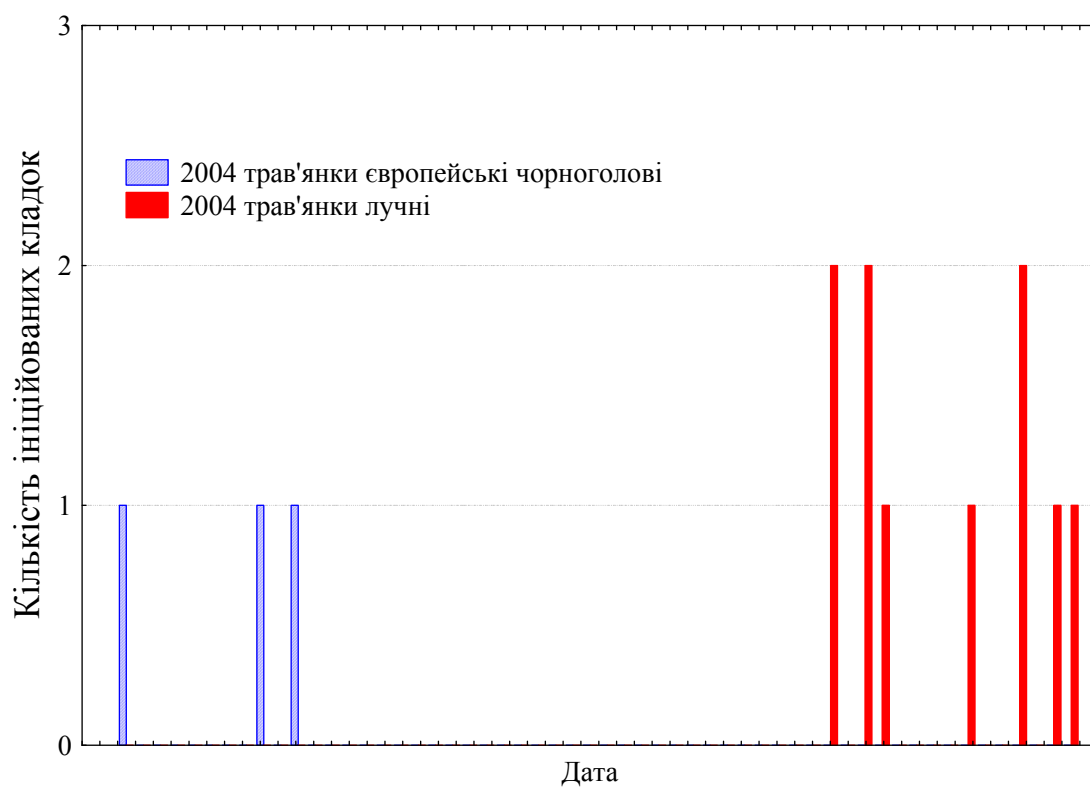


Рис. Б.1. Дати ініціації перших кладок у гніздах трав'янок європейської чорноголової та лучної у заплаві р. Муром у 2001–2004 рр., 2007 р. (ціна поділки шкали часу – приблизно 1 день, нульове значення відповідає 1 квітня).

## ДОДАТОК В

Таблиця В.1

**Біотопний розподіл та чисельність трав'янок лучної та європейської чорноголової на території Північно-Східної та Східної України.**

Біотоп	Трав'янка лучна				Трав'янка європейська чорноголова			
	Середня щільність населення, $D_{\text{ср}} \pm S_{\text{ср}}$ , ос/км <sup>2</sup>	Межі варіації щільності населення, $D_{\text{min}} - D_{\text{max}}$ , ос/км <sup>2</sup>	Частка участі в населенні, р, %	Межі варіації частки участі в населенні, %	Середня щільність населення, $D_{\text{ср}} \pm S_{\text{ср}}$ , ос/км <sup>2</sup>	Межі варіації щільності населення, $D_{\text{min}} - D_{\text{max}}$ , ос/км <sup>2</sup>	Частка участі в населенні, р, %	Межі варіації частки участі в населенні, %
1. Заплавні луки, позазаплавні луки та болота у низинних місцезонах	55,6 ± 6,15	4,4 – 155,0	9,1 ± 1,17	1,0 – 33,3	6,9 ± 0,20	3,2 – 28,0	0,9 ± 0,33	0,6 – 5,8
1.1 Заплавні луки	73,3 ± 0,19	20,0 – 155,0	11,1 ± 0,16	3,4 – 33,3	8,2 ± 0,19	3,2 – 23,3	1,4 ± 0,16	0,6 – 2,8

Продовження таблиці В.1.

	Трав'янка лучна				Трав'янка європейська чорноголова			
	$D_{cp} \pm S_{cp}$ , ос/км <sup>2</sup>	$D_{min} -$ $D_{max}$ , ос/км <sup>2</sup>	p, %	$p_{min} -$ $p_{max}$ , %	$D_{cp} \pm S_{cp}$ , ос/км <sup>2</sup>	$D_{min} -$ $D_{max}$ , ос/км <sup>2</sup>	p, %	$p_{min} -$ $p_{max}$ , %
Біотоп	84,8 ±	23,8 –	12,4 ±	5,0 –	8,7 ±	3,2 – 23,3	1,4 ±	0,6 –
	0,28	155,0	0,20	30,0	0,21		0,17	2,8
1.1.1 Короткозаплавні луки у лісостеповій та степовій зонах	53,2 ±	20,0 –	13,3 ±	8,0 –	–	–	–	–
1.1.2 Тривалозаплавні луки в заплавах середніх та великих річок з середнім – сильним впливом випасу	0,22	72,1	0,23	33,3				
1.1.3 Середне- та тривалозаплавні луки у степовій зоні, з середнім впливом випасу	52,8 ±	42,6 –	6,9 ±	3,4 –	–	–	–	–
	0,22	87,7	0,42	10,4				
1.2 Позазаплавні луки та болота у низинних місцезолоннях	46,2 ±	4,4 –	7,0 ±	1,0 –	+ <sup>4</sup>	0 – 28,0	+	0 – 5,8
	6,75	133,3	1,20	27,7				
1.2.1 Позазаплавні луки	41,0 ±	4,4 –	6,4 ±	1,0 –	+	0 – 6,4	+	0 – 0,9
	7,56	133,3	1,28	27,7				

<sup>4</sup> Для тих біотопів, де трав'янка європейська чорноголова траплялася не на кожному маршруті (перелоги, поля і т. ін.), наведені лише відомості про межі варіації показників щільності населення та частки участі у населенні, оскільки середньозважені показники характеризувалися надто великою похибкою середніх значень.



Продовження таблиці В.1.

Біотоп	Трав'янка лучна			Трав'янка європейська чорноголова		
	$D_{cp} \pm S_{cp}$ , ос/км <sup>2</sup>	$D_{min}$ – $D_{max}$ , ос/км <sup>2</sup>	$D_{cp} \pm S_{cp}$ , ос/км <sup>2</sup>	$D_{min}$ – $D_{max}$ , ос/км <sup>2</sup>	$D_{cp} \pm S_{cp}$ , ос/км <sup>2</sup>	$D_{min}$ – $D_{max}$ , ос/км <sup>2</sup>
1.2.1.1 Солонцюваті та солончакові позазаплавні луки з помірним – сильним впливом випасу	13,3 ± 3,52	4,4 – 28,6	4,2 ± 1,13	1,0 – 10,6	–	–
1.2.1.2 Вологі позазаплавні луки на засолених ґрунтах, без впливу випасу	18,4 ± 0,77	12,8 – 54,1	2,1 ± 0,11	1,7 – 2,2	0 – 6,4	0 – 0,9
1.2.1.3 Вологі та сирі позазаплавні луки на помірно засолених ґрунтах, з середнім – сильним впливом випасу	49,5 ± 0,18	10,7 – 133,3	4,9 ± 0,24	1,2 – 19,6	–	–
1.2.1.4 Сухі та вологі позазаплавні луки на помірно засолених ґрунтах, з середнім – сильним впливом випасу	89,2 ± 0,22	34,7 – 128,7	17,1 ± 0,30	8,7 – 27,7	–	–

Продовження таблиці В.1.

Біотоп	Трав'янка лучна				Трав'янка європейська чорноголова			
	$D_{\text{ср}} \pm S_{\text{ср}}$ , ос/км <sup>2</sup>	$D_{\text{min}}$ – $D_{\text{max}}$ , ос/км <sup>2</sup>		$D_{\text{ср}} \pm S_{\text{ср}}$ , ос/км <sup>2</sup>	$D_{\text{min}}$ – $D_{\text{max}}$ , ос/км <sup>2</sup>		$D_{\text{ср}} \pm S_{\text{ср}}$ , ос/км <sup>2</sup>	$D_{\text{min}}$ – $D_{\text{max}}$ , ос/км <sup>2</sup>
1.2.2 Немеліоровані осокові болота у позаплавних, низинних місцезолуженнях	65,5 ± 0,20	35,0 – 101,4	7,7 ± 0,28	4,4 – 30,0	+	0 – 28,0	+	0 – 5,8
2. Різотравно-злакові лучні степи по корінних берегах річок та схилах балок	74,5 ± 0,22	20,4 – 155,0	18,2 ± 0,15	5,6 – 29,9	–	–	–	–
3. Крейдяні степи по корінних берегах річок та схилах балок	36,8 ± 0,19	2,5 – 121,4	7,8 ± 0,18	0,4 – 27,9	14,3 ± 0,30	5,0 – 39,0	3,5 ± 0,27	1,0 – 10,5
4. Кам'янисті степи по схилах скельних останців		4,4		2,0	–	–	–	–
5. Рівнинні різотравно-злакові степи		100,5		25,3	–	–	–	–

	Трав'янка лучна			Трав'янка європейська чорноголова		
	$D_{cp} \pm S_{cp}$ , ос/км <sup>2</sup>	$D_{min}$ – $D_{max}$ , ос/км <sup>2</sup>	$D_{cp} \pm S_{cp}$ , ос/км <sup>2</sup>	$D_{min}$ – $D_{max}$ , ос/км <sup>2</sup>	$D_{cp} \pm S_{cp}$ , ос/км <sup>2</sup>	$D_{min}$ – $D_{max}$ , ос/км <sup>2</sup>
Біотоп						
6. Рівнинні степи на піщаних та супіщаних різновидах ґрунтів (піщані степи)	7,7 ± 0,73	2,2 – 17,2	3,7 ± 0,54	1,2 – 6,8	–	–
7. Перелоги на місці позазаплавних луків		176,1		23,4	–	–
8. Поля озимих зернових культур та бобових багатолітників, перелоги	15,4 ± 0,12	6,5 – 40,0	6,3 ± 0,16	0,9 – 19,7	0 – 4,8	0 – 2,3
9. Сухі стави-відстійники цукрових заводів, що заростають рудеральною рослинністю	24,7 ± 13,4	4,2 – 50,0	7,4 ± 3,60	0,3 – 11,9	–	–
10. Узлісся лісів у позазаплавних низинних місцезоленнях	48,0 ± 0,25	7,0 – 138,9	5,9 ± 0,30	0,7 – 24,9	–	–

## ДОДАТОК Г

Таблиця Г.1

**Біотопний розподіл та чисельність трав'янок лучної і європейської  
чорноголової в Європі.**

Біотоп	Чисельність (щільність населення, ос/км <sup>2</sup> )	
	Трав'янка лучна	Трав'янка європейська чорноголова
Субальпійські та альпійські луки	75–200	2–6 <sup>5</sup>
Заплавні луки, позазаплавні луки у низинних місцезолуженнях	В оптимальних умовах – 80–150, Середня – 25–65, За умов інтенсивного сільськогосподарського використання – < 10	5–30
Низинні болота	25–120	+ <sup>6</sup>
Верхові та перехідні болота	25–110	1,5–20
Суходільні луки та лучні стеги по схилах	28–40	8–12
Рівнинні різнотравно- злакові стеги	190–310	–
Піщані дюни, піщані стеги	+	+
Кам'яністі стеги	+	+
Морське узбережжя із скельними виходами, скелясті береги річок	–	< 60

<sup>5</sup> В Українських Карпатах (Сеник, 2004)

<sup>6</sup> У тих випадках, коли неможливо було знайти дані щодо чисельності, проте було відоме, що вид гніздиться у цих біотопах, використовували позначку «+», а у випадках відсутності виду – позначку «–».

## Продовження Таблиці Г.1

Біотоп	Чисельність (щільність населення, ос/км <sup>2</sup> )	
	Трав'янка лучна	Трав'янка європейська чорноголова
Зарості чагарників (за межами Середземномор'я)	10–60	< 25
Верещатники	+	5–25
Гарига	–	55–90
Пустирі та перелоги на рівнинах	В оптимальних умовах – 30–190, У субоптимальних умовах – 1–10	< 35
Відвали, дамби та стави-відстійники цукрових заводів	< 10	+
Поля багаторічних трав	+	< 10
Поля зернових культур	Середня – < 5, проте в оптимальних умовах – 75–90	Зазвичай < 1
Узлісся і подібні їм біотопи – узлісся лісів, окрайки лісосмуг, вирубки, культури лісових порід, розріджені ліси, галявини всередині великих лісових масивів, гари	Середня – < 15, проте в оптимальних умовах – 20–80	+
Сади, виноградники	–	5–15

## ДОДАТОК Д

Таблиця Д.1

### Кореляція між показниками чисельності трав'янок лучної і європейської чорноголової та параметрами структури біотопу і факторами впливу в умовах крайнях степів Північно-Східної та Східної України.

Фактори	Величини рангових коефіцієнтів кореляції між показниками чисельності та параметрами структури біотопу і факторами впливу											
	Трав'янка лучна					Трав'янка європейська чорноголова						
	Щільність	Частка участі в населенні	Частота трапляння	Щільність	Частка участі в населенні	Частота трапляння	Щільність	Частка участі в населенні	Частота трапляння	Щільність		
$\rho^7$	$\tau^8$	$\rho$	$\tau$	$\rho$	$\tau$	$\rho$	$\tau$	$\rho$	$\tau$	$\rho$	$\tau$	
Географ. широта	-	-	-	-	-	0,250 <sup>9</sup>	-	-	-	-	-	-
Проект. покриття	-	-	-	-	-	-	-0,276	-	-0,254	-0,333	-0,289	-
Показник ерозії І	-	-	-	-	-	-	-0,296	-	-0,268	-	-0,246	-

<sup>7</sup> Ранговий коефіцієнт кореляції Спірмена

<sup>8</sup> Ранговий коефіцієнт кореляції Кендала

<sup>9</sup> Вірогідний коефіцієнт кореляції;  $p < 0,05$

Продовження таблиці Д.1.

Фактори	Величини рангових коефіцієнтів кореляції між показниками чисельності та параметрами структури біотопу і факторами впливу											
	Трав'янка лучна						Трав'янка європейська чорноголова					
	Щільність		Частка участі в населенні		Частота трапляння		Щільність		Частка участі в населенні		Частота трапляння	
	$\rho^{10}$	$\tau^{11}$	$\rho$	$\tau$	$\rho$	$\tau$	$\rho$	$\tau$	$\rho$	$\tau$	$\rho$	$\tau$
Показник ерозії П	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Насадж. деревних порід	-	-	-	-	-	-	0,286	-	0,375	<b>0,360</b> <sup>12</sup>	-	0,277
Ступінь пасов. навант.	0,337	0,272	0,346	0,282	0,355	0,292	-	-	-	-	-	-

<sup>10</sup> Ранговий коефіцієнт кореляції Спірмена

<sup>11</sup> Ранговий коефіцієнт кореляції Кендала

<sup>12</sup> Вірогідний коефіцієнт кореляції;  $p < 0,01$

## ДОДАТОК Е

Таблиця Е.1

**Етапи розселення грав'янки європейської чорноголової в Україні та в суміжних країнах у XIX–XXI століттях.**

Дата зустрічі	Статус зустрічі	Місце зустрічі	Географічні координати	Джерело
<b>Реєстрації залітних птахів</b>				
до 1851 р.	одинокий птах	м. Новомиргород <sup>13</sup> , Кіровоградська обл.	48,808056° півн. ш., 31,641556° сх. д.	Кесслер, 1851
7.04.1851 р. <sup>14</sup>	одинокий птах	с. Тулиголове, Городоцький р-н, Львівська обл.	49,603889° півн. ш., 23,636528° сх. д.	Бокотей, Соколов, 2000
кінець 1870-х рр.	кілька особин	околиці м. Бахмут, Бахмутський р-н, Донецька обл.	48,593083° півн. ш., 37,942361° сх. д.	Сомов, 1897
24.07.1894 р.	одинокий птах	с. Гряково, Чутівський р-н, Полтавська обл.	49,638361° півн. ш., 35,405833° сх. д.	Зарудный, 1911
5.03.1901 р.	одинокий птах	с. Кізомис, Білозерський р-н, Херсонська обл.	46,562111° півн. ш., 32,365028° сх. д.	Клименко, 1950

<sup>13</sup> Усі назви географічних пунктів подано відповідно до сучасних змін та транскрипції

<sup>14</sup> Дати наведені за новим стилем



Дата зустрічі	Статус зустрічі	Місце зустрічі	Географічні координати	Джерело
<b>Реєстрації залітних птахів</b>				
11.05.1903 р.	одинокий птах	с. Вижловичі, Пінський р-н, Брестська обл., Республіка Білорусь	52,167° півн. ш., 25,833° сх. д.	Федюшин, Долбик, 1967
23.03.1909 р.	пара птахів	с. Рожепи, Жмеринський р-н, Вінницька обл.	49,138917° півн. ш., 27,867056° сх. д.	Герхнер, 1928
8.03.1909 р.	одинокий птах	смт Асканія-Нова, Чаплинський р-н, Херсонська обл.	46,483889° півн. ш., 33,857639° сх. д.	Снигировский, 1925
20.03.1909 р.	6 особин	Оболонь, м. Київ	50,516583° півн. ш., 30,520889° сх. д.	Шарлемань, 1926
літо 1920 р.	залітний птах	м. Рівне, Рівненська обл.	50,585028° півн. ш., 26,245667° сх. д.	Шарлемань, Портенко, 1926
29–30.03.1922 р.	пара птахів	с. Почапінці, Лисянський р-н, Черкаська обл.	49,282972° півн. ш., 30,915945° сх. д.	Портенко, 1923
1.05.1932 р.	залітний птах	м. Дубляни, Львівський р-н, Львівська обл.	49,914306° півн. ш., 24,086583° сх. д.	Michyński, 1962 (цит. за Страутман, 1963)

Дата зустрічі	Статус зустрічі	Місце зустрічі	Географічні координати	Джерело
<b>Ресстрації залітних птахів</b>				
15.05.1934 р.	залітний птах	м. Дубляни, Львівський р-н, Львівська обл.	49,914306° півн. ш., 24,086583° сх. д.	Міczyński, 1962 (цит. за Страутман, 1963)
16.03.1937 р.	одинок самка	м. Твер, Тверська обл., Російська Федерація	56,767° півн. ш., 36° сх. д.	Зиновьев, 1991
14.04.1941 р.	залітний дорослий самець	смт Графське, Волноваський р-н, Донецька обл.	47,186417° півн. ш., 37,320056° сх. д.	Колекція Музею природи ХНУ імені В. Н. Каразіна
липень 1946 р.	одинокий птах	Західніше м. Гомеля, Гомельська обл., Республіка Білорусь	52,417° півн. ш., 30,783° сх. д.	Никифоров и др., 1997
липень 1952 р.	одинокий птах	м. Шацьк, Волинська обл.	51,501917° півн. ш., 23,953528° сх. д.	Страутман, 1963
11.06.1955 р.	одинокий самець	ур. Дерябка, Спаський р-н, Рязанська обл., Російська Федерація	54,567° півн. ш., 40,933° сх. д.	Птушенко, 1962

Дата зустрічі	Статус зустрічі	Місце зустрічі	Географічні координати	Джерело
<b>Реєстрації залітних птахів</b>				
12.05.1963 р.	пара птахів	східна частина Окського заповідника, Рязанська обл., Російська Федерація	54,8° півн. ш., 41,033° сх. д.	Сапегина, 2009
вересень 1975 р.	одинокий птах	смт Суховеркове, Калінінський р-н, Тверська обл., Російська Федерація	56,617° півн. ш., 35,567° сх. д.	Зиновьев, 1991
31.05— 4.06.1979 р.	одинокий самець	с. Макове, Шосткінський р-н, Сумська обл.	51,846139° півн. ш., 33,642695° сх. д.	Белик, Москаленко, 1993
18.06.1979 р.	одинокий птах	Галдимське торфяне болото, Тамбовський р-н, Тамбовська обл., Російська Федерація	53,045° півн. ш., 41,606945° сх. д.	Соколов, Лада, 2000
червень 1980 р.	одинокий птах	с. Тургинове, Калінінський р-н, Тверська обл., Російська Федерація	56,5075° півн. ш., 35,978055° сх. д.	Зиновьев, 1991
8.09.1992 р.	одинокий птах	с. Смеліж, Суземський р-н, Брянська обл., Російська Федерація	52,440139° півн. ш., 33,954667° сх. д.	Кайгородова, Косенко, 2009
6.04.1996 р.	пара птахів	с. Красна Слобода, Суземський р-н, Брянська обл., Російська Федерація	52,43° півн. ш., 34,017° сх. д.	Кайгородова, Косенко, 2009

Дата зустрічі	Статус зустрічі	Місце зустрічі	Географічні координати	Джерело
<b>Ресстрації залітних птахів</b>				
1.04.1997 р.	одинокий самець	околиці м. Калуги, Калузька обл., Російська Федерация	54,5° півн. ш., 36,167° сх. д.	Галчѐнков, 2000
1998 р.	одинокий птах	заповідник «Калузькі засіки», Калузька обл., Російська Федерация	54,567° півн. ш., 35,617° сх. д.	Галчѐнков, 2000
17.05.1999 р.	одинокий самець	с. Подоложь, Старорусський р-н, Новгородська обл., Російська Федерация	58,133° півн. ш., 31,0° сх. д.	Пантелеєв, 2001
30.03.2004 р.	одинокий самець	оз. Чорне, Березовський р-н, Брестська обл, Республіка Білорусь	52,483° півн. ш., 25,25° сх. д.	Китель и др., 2011
25.03.2005 р.	одинокий самець	околиці м. Кобринь, Кобринський р-н, Брестська обл., Республіка Білорусь	52,2° півн. ш., 24,3° сх. д.	Китель и др., 2011
3.04.2005 р.	одинокий самець	оз. Олтуське, Малоритський р-н, Брестська обл., Республіка Білорусь	51,683° півн. ш., 23,95° сх. д.	Китель и др., 2011

Дата зустрічі	Статус зустрічі	Місце зустрічі	Географічні координати	Джерело
<b>Гніздові знахідки</b>				
6.03.1836 р.	пролітний або гніздовий птах	Одеський ботанічний сад, м. Одеса, Одеська обл.	46,44475° півн. ш., 30,764278° сх. д.	Nordmann, 1840
07.1849 р.	гніздова пара	с. Вихватинці, Рибницький р-н, Молдова	47,678583° півн. ш., 28,99° сх. д.	Пекло, 2002
5–15.07.1858 р.	гніздові птахи	Малий Фонтан, м. Одеса, Одеська обл.	46,44625° півн. ш., 30,770417° сх. д.	Кесслер, 1860
07.1867 р.	виводок здатних літати молодих птахів	околиці м. Умані, Черкаська обл.	48,616195° півн. ш., 30,235167° сх. д.	Goebel, 1870
27.05– 4.06.1876 р.	два гнізда із кладками	околиці м. Умані, Черкаська обл.	48,714917° півн. ш., 30,245056° сх. д.	Goebel, 1879
серпень 1891 р.	гніздові птахи	с. Каштанівка, Кам'янець-Подільський р-н, Хмельницька обл.	48,630833° півн. ш., 26,958778° сх. д.	Михаловский, 1894
10.09.1904 р.	гніздовий птах	с. Демківка, Тростянецький р-н, Вінницька обл.	48,552556° півн. ш., 29,0745° сх. д.	Пекло, 2002

Дата зустрічі	Статус зустрічі	Місце зустрічі	Географічні координати	Джерело
<b>Гніздові знахідки</b>				
22.06.1907 р.	гніздовий птах	с. Рухотин, Хотинський р-н, Чернівецька обл.	48,526833° півн. ш., 26,206556 ° сх. д.	Браунер, 1904–1908
17.06– 16.07.1913 р.	гніздові пари	с. Калиня, Кам'янець-Подільський р-н, Хмельницька обл.	48,692945° півн. ш., 26,738139 ° сх. д.	Храневич, 1929
7.04.1914 р.	гніздовий птах	с. Вихватнівці, Кам'янець-Подільський р-н, Хмельницька обл.	48,679722° півн. ш., 26,844945° сх. д.	Храневич, 1929
28.06.1914 р.	гніздові птахи	с. Слободзея-Варанкеу, Сороцький р-н, Молдова	48,074583° півн. ш., 26,452583° сх. д.	Бучинский, 1915
18– 31.08.1917 р.	гніздова пара із льотними молодими	с. Кривче, Чортківський р-н, Тернопільська обл.	48,690833 ° півн. ш., 26,100611 ° сх. д.	Schelcher, 1919
20.06.1918 р.	гніздо	околиці м. Умань, Уманський р-н, Черкаська обл.	48,756306° півн. ш., 30,179417° сх. д.	Селиверстов, 2007
30.09.1918 р.	ймовірно гніздовий птах	околиці м. Кам'янець-Подільського, Хмельницька обл.	48,640417° півн. ш., 26,611417° сх. д.	Храневич, 1929

Дата зустрічі	Статус зустрічі	Місце зустрічі	Географічні координати	Джерело
<b>Гніздові знахідки</b>				
літо 1920 р.	кілька особин	околиці м. Бердичева, Бердичівський р-н, Житомирська обл.	49,872083° півн. ш., 28,573111° сх. д.	Шарлемань, 1926
1920-ті рр.		с. Зелений Гай, Заліщицький р-н, Тернопільська обл.	48,674056° півн. ш., 25,644861° сх. д.	Kuntze, Noskiewicz, 1938
1920-ті рр.		с. Добрівляни, Заліщицький р-н, Тернопільська обл.	48,677139° півн. ш., 25,763972° сх. д.	Kuntze, Noskiewicz, 1938
1920-ті рр.		смт Мельниця-Подільська, Чортківський р-н, Тернопільська обл.	48,592806° півн. ш., 26,152861° сх. д.	Kuntze, Noskiewicz, 1938
1920-ті рр.		с. Устя, Борщівський р-н, Тернопільська обл.	48,607639° півн. ш., 26,072611° сх. д.	Kuntze, Noskiewicz, 1938
29.03– 29.06.1925 р.	3 гніздові пари, один виводок	Байкове кладовище, м. Київ	50,417333° півн. ш., 30,507111° сх. д.	Аргиропуло, 1925
літо 1925 р.	кілька гніздових пар	Печерськ, м. Київ	50,453195° півн. ш., 30,534361° сх. д.	Шарлемань, 1926 р.

Дата зустрічі	Статус зустрічі	Місце зустрічі	Географічні координати	Джерело
<b>Гніздові знахідки</b>				
1920-ті рр.	гніздові птахи	с. Руські Комарівці, Ужгородський р-н, Закарпатська обл.	48,516806° півн. ш., 22,432611° сх. д.	Грабар, 1997
23.06.1926 р.	гніздо	околиці м. Тальне, Тальнівський р-н, Черкаська обл.	48,885278° півн. ш., 30,760889° сх. д.	Селиверстов, 2007
25.04.1926 р.	гніздові птахи	околиці м. Києва	50,334972° півн. ш., 30,530806° сх. д.	Кистяківський, 1927
5.06.1926 р.	гніздовий птах	с. Панське, Золотоніський р-н, Черкаська обл.	49,523333° півн. ш., 32,062° сх. д.	Гавриленко, 1929, 1958б
24.08.1927 р.	Три пари із виводками	с. Казавчин, Голованівський р-н, Кіровоградська обл.	48,266778° півн. ш., 29,968306° сх. д.	Портенко, 1928
31.07– 22.08.1927 р.	Дві пари із гніздовою поведінкою	с. Піщана, Подільський р-н, Одеська обл.	48,121083° півн. ш., 29,709306° сх. д.	Портенко, 1928
кінець 1920- х рр.	гніздові птахи	околиці м. Біла Церква, Білоцерківський р-н, Київська обл.	49,793417° півн. ш., 30,058611° сх. д.	Великохатько, 1929



Дата зустрічі	Статус зустрічі	Місце зустрічі	Географічні координати	Джерело
<b>Гніздові знахідки</b>				
2.10.1928 р.	гніздові птахи	с. Іванківці, Хмельницький р-н, Хмельницька обл.	49,491861° півн. ш., 26,946167° сх. д.	Пекло, 2002
23.04.1935 р.	гніздовий птаха	с. Ірклів, Чорнобаївський р-н, Черкаська обл.	49,51 ° півн. ш., 32,331028° сх. д.	Гавриленко, 1958а,б
27.05.1946 р.	гніздові птахи	с. Чорнівка, Новоселицький р-н, Чернівецька обл.	48,39875° півн. ш., 26,024778° сх. д.	Третьяков та ін., 1991; Клитин, 1950
21.07.1948 р.	гніздові птахи	м. Виноградів, Берегівський р-н, Закарпатська обл.	48,191695° півн. ш., 23,0545° сх. д.	Пісулінська та ін., 2016
8.05.1948 р.	гніздові птахи	с. Тросник, Берегівський р-н, Закарпатська обл.	48,089722° півн. ш., 22,943629° сх. д.	Пекло, 2002
28.10.1949 р.	гніздові птахи	с. Оноковці, Ужгородський р-н, Закарпатська обл.	48,657° півн. ш., 22,348583° сх. д.	Потіш, Потіш, 2013
12.06.1950 р.	гніздові птахи	с. Малий Березний, Великоберезнянський р-н, Закарпатська обл.	48,849583° півн. ш., 22,425333° сх. д.	Потіш, Потіш, 2013

Дата зустрічі	Статус зустрічі	Місце зустрічі	Географічні координати	Джерело
<b>Гніздові знахідки</b>				
13.05.1950 р.	гніздові птахи	с. Глибоке, Ужгородський р-н, Закарпатська обл.	48,542139° півн. ш., 22,425333° сх. д.	Потіш, Потіш, 2013
1951 р.	гніздові птахи	смт Крижопіль, Вінницька обл.	48,3735° півн. ш., 28,880556° сх. д.	Марисова, 1966
21– 22.09.1951 р.	гніздові птахи	м. Заліщики, Чортківський р-н, Тернопільська обл.	48,659583° півн. ш., 25,744472° сх. д.	Страутман, 1963
10.06.1951 р.	гніздові птахи	с. Верхній Коропець, Мукачівський р-н, Закарпатська обл.	48,440583° півн. ш., 22,799972° сх. д.	Потіш, Потіш, 2013
7.04.1951 р.	гніздові птахи	смт Великий Бичків, Рахівський р-н, Закарпатська обл.	47,987667° півн. ш., 24,023778° сх. д.	Потіш, Потіш, 2006
21.09.1951 р.	гніздові птахи	с. Добрівляни, Заліщицький р-н, Тернопільська обл.	48,677139° півн. ш., 25,763972° сх. д.	Бокотей, Соколов, 2000
23–24.06.1953 р.	гніздові птахи	с. Бахмут, Калараський р-н, Молдова	47,156250° півн. ш., 28,342105° сх. д.	Гладков, 1954а,б

Дата зустрічі	Статус зустрічі	Місце зустрічі	Географічні координати	Джерело
<b>Гніздові знахідки</b>				
13.06.1953 р.	гніздовий птаха	с. Бравіча, Калараський р-н, Молдова	47,392857° півн. ш., 28,684211° сх. д.	Гладков, 1954а,б
Літо 1953 р.	гніздові птахи	ур. Чорний Ліс, Кіровоградська обл.	48,3735° півн. ш., 28,880556° сх. д.	Марисова, 1966 (Зоол. музей Київськ. ун-ту)
2.06.1953 р.	гніздові птахи	м. Хогин, Хотинський р-н, Чернівецька обл.	48,534333° півн. ш., 26,491806° сх. д.	Третьяков та ін., 1991
1950-ті рр.	гніздові птахи	м. Хмельницький, Хмельницька обл.	49,396806° півн. ш., 26,923278° сх. д.	Марисова, 1966
1950-ті рр.	гніздові птахи	р. Збруч, Хмельницька обл.	48,720667° півн. ш., 26,243695° сх. д.	Марисова, 1966
15.06.1955 р.р.	гніздові птахи	с. Бахмут, Калараський р-н, Молдова	47,330357° півн. ш., 28,105263° сх. д.	Колл. Музею природи ХНУ
1950-ті рр.	гніздові птахи	с. Угринь, Чортківський р-н, Тернопільська обл.	48,9775° півн. ш., 25,854° сх. д.	Марисова, 1966

Дата зустрічі	Статус зустрічі	Місце зустрічі	Географічні координати	Джерело
<b>Гніздові знахідки</b>				
1950-ті рр.	гніздові птахи	с. Млинки, Бучацький р-н, Тернопільська обл.	48,932222° півн. ш., 25,262639° сх. д.	Марисова, 1966
1950-ті рр.	гніздо	м. Кам'янець-Подільський, Хмельницька обл.	48,700778° півн. ш., 26,562833° сх. д.	Марисова, 1966
15.05.1955 р.	гніздові птахи	с. Великі Ком'яти, Берегівський р-н, Закарпатська обл.	48,243306° півн. ш., 22,958472° сх. д.	Потіш, Потіш, 2013
1950-ті рр.	гніздові птахи	смт Чинадієво, Мукачівський р-н, Закарпатська обл.	48,468722° півн. ш., 22,79725° сх. д.	Страутман, 1963
1950-ті рр.	гніздові птахи	с. Кушниця, Іршавський р-н, Закарпатська обл.	48,45275° півн. ш., 23,267389° сх. д.	Страутман, 1963
1950-ті рр.	гніздові птахи	с. Довге, Хустський р-н, Закарпатська обл.	48,352667° півн. ш., 23,270695° сх. д.	Страутман, 1963
1950-ті рр.	гніздові птахи	р. Жванчик, Хмельницька обл.	48,721972° півн. ш., 26,415167° сх. д.	Марисова, 1966

Дата зустрічі	Статус зустрічі	Місце зустрічі	Географічні координати	Джерело
<b>Гніздові знахідки</b>				
1950-ті рр.	гніздові птахи	р. Смогрич, Хмельницька обл.	48,765806° півн. ш., 26,555639° сх. д.	Марисова, 1966
1950-ті рр.	гніздові птахи	р. Мукша, Хмельницька обл.	48,735225° півн. ш., 26,638528° сх. д.	Марисова, 1966
19.05.1959 р.	гніздо із кладкою	с. Бравіча, Калараський р-н, Молдова	47,392857° півн. ш., 28,684211° сх. д.	Аверин, Ганя, 1970
16.06.1959 р.	гніздові птахи	с. Онут, Заставнівський р-н, Чернівецька обл.	48,576778° півн. ш., 26,047833° сх. д.	Трегьяков та ін., 1991
22.06.1959 р.	гніздові птахи	с. Баламутівка, Заставнівський р-н, Чернівецька обл.	48,543667° півн. ш., 26,07875° сх. д.	Трегьяков та ін., 1991
14– 17.03.1960 р.	гніздова пара	с. Кошниця, Дубесарський р-н, Молдова	47,146389° півн. ш., 29,118861° сх. д.	Аверин, Ганя, 1970
20.06.1962 р.	Зльотки	с. Сіпотень, Калараський р-н, Молдова	47,285714° півн. ш., 28,157895° сх. д.	Аверин, Ганя, 1970

Дата зустрічі	Статус зустрічі	Місце зустрічі	Географічні координати	Джерело
<b>Гніздові знахідки</b>				
8.06.1962 р.	гніздові птахи	с. Бузовиця, Кельменецький р-н, Чернівецька обл.	48,50875° півн. ш., 26,93925° сх. д.	Третяков та ін., 1991
початок 1960-х рр.	гніздові пари	околиці м. Красногорівка, Мар'їнський р-н, Донецька обл.	48,008417° півн. ш., 37,5355° сх. д.	В. Д. Коханов, усне повідомл.
11.03.1962 р.	ймовірно гніздовий птах	с. Яреськи, Шишацький р-н, Полтавська обл.	49,837667° півн. ш., 33,87175° сх. д.	Гавриленко, 1965
9.06.1962 р.	виводок	Яківчанська гора, м. Полтава	49,613833° півн. ш., 34,56025° сх. д.	Гавриленко, 1965
27– 28.07.1962 р.	виводок	смт Борисівка, Борисівський р-н, Белгородська обл., Російська Федерація	50,621111° півн. ш., 36,052528° сх. д.	Овчинникова, 1980
07.1962 р.	виводок	заплава р. Усманки, Воронежська обл., Російська Федерація	51,67° півн. ш., 39,367° сх. д.	Барабаш-Никифоров, Семаго, 1963

Дата зустрічі	Статус зустрічі	Місце зустрічі	Географічні координати	Джерело
<b>Гніздові знахідки</b>				
20.06.1963 р.	гніздові птахи	с. Петрашівка, Герцаївський р-н, Чернівецька обл.	48,107972° півн. ш., 26,090972° сх. д.	Третьяков та ін., 1991
18.06.1963 р.	виводок	с. Сем'янівка, Полтавський р-н, Полтавська обл.	49,678445° півн. ш., 34,597945° сх. д.	Гавриленко, 1965
3.06.1965 р.	гніздові птахи	с. Василівка, Сокирянський р-н, Чернівецька обл.	48,5303332° півн. ш., 27,482139° сх. д.	Третьяков та ін., 1991
10.06.1965 р.	виводок	м. Полтава	49,578833° півн. ш., 34,609861° сх. д.	Колл. Музею природи ХНУ імені В. Н. Каразіна
1965– 1967 рр.	виводок, гніздо	с. Вакалівщина, Сумський р-н, Сумська обл.	51,030083° півн. ш., 34,930583° сх. д.	Матвиенко, 2009
3.07.1966 р.	гніздові птахи	околиці м. Фастів, Фастівський р-н, Київська обл.	50,104778° півн. ш., 29,9247° сх. д.	Пекло, 2002
1.06.1973 р.	гніздова пара із виводком	с. Кочережки, Павлоградський р-н, Дніпропетровська обл.	48,656722° півн. ш., 35,720195° сх. д.	Пекло, 2002

Дата зустрічі	Статус зустрічі	Місце зустрічі	Географічні координати	Джерело
<b>Гніздові знахідки</b>				
10.07.1973 р.	гніздова пара	с. Міжгір'я, Білогорський р-н, Автономна Республіка Крим	44,984889° півн. ш., 34,401806° сх. д.	Костин, 1983; Пекло, 2002
1973 р.	гніздування	с. Баркаловка, Горшеченський р-н, Курська обл., Російська Федерація	51,533° півн. ш., 37,65° сх. д.	Власов, Миронов, 2008
липень 1974 р.	выводок	м. Пушине, Серпухівський р-н, Московська обл., Російська Федерація	54,833° півн. ш., 37,583° сх. д.	Томкович, 1995
27.04.1975 р.	гніздові птахи	с. Ходосівка, Обухівський р-н, Київська обл.	50,282139° півн. ш., 30,527111° сх. д.	Пекло, 2002
28.04.1975 р.	гніздові птахи	с. Трахтемирів, Канівський р-н, Черкаська обл.	49,980972° півн. ш., 31,3355° сх. д.	Пекло, 2002
1975 р.	гніздо	м. Курськ, Курська обл., Російська Федерація	51,683° півн. ш., 36,083° сх. д.	Сердюк, 1979
1976– 1977 рр.	2–3 гніздові пари із выводками	с. Миколаївка, Луганський р-н, Луганська обл.	48,599111° півн. ш., 39,52275° сх. д.	Ветров, 2014



Дата зустрічі	Статус зустрічі	Місце зустрічі	Географічні координати	Джерело
<b>Гніздові знахідки</b>				
1978 р.	дві гніздові пари	Зміївський р-н, Харківська обл.	49,653695° півн. ш., 36,334695° сх. д.	Лисецкий, 1981
1978 р.	гніздування	с. Давидівка, Лискинський р-н, Воронежська обл., Російська Федерація	51,183° півн. ш., 39,433° сх. д.	Воробьёв, Лихацкий, 1987
1978 р.	гніздування	с. Хохол, Хохольський р-н, Воронежська обл., Російська Федерація	51,583° півн. ш., 38,817° сх. д.	Воробьёв, Лихацкий, 1987
31.07.1983 р.	8 гніздових пар	між селами Миколаївка Луганського р-ну та Макарів Яр Сорокинського р-ну, Луганська обл.	48,579445° півн. ш., 39,637306° сх. д.	Ветров, 2014
24.07.1984 р.	виводок	с. Попівка, Сороківський р-н, Луганська обл.	48,376972° півн. ш., 39,904445° сх. д.	Ветров, 2014
22.04.1984 р.	гніздовий птах	с. Кружилівка, Сороківський р-н, Луганська обл.	48,576278° півн. ш., 39,817611° сх. д.	Ветров, 2014
4.07.1984 р.	гніздовий птах	с. Жовте, Слов'яносербський р-н, Луганська обл.	48,649445° півн. ш., 39,084556° сх. д.	Ветров, 2014

Дата зустрічі	Статус зустрічі	Місце зустрічі	Географічні координати	Джерело
<b>Гніздові знахідки</b>				
22.07.1984 р.	гніздовий птах	с. Кримське, Новоайдарський р-н, Луганська обл.	48,748778° півн. ш., 38,751° сх. д.	Ветров, 2014
22.07.1984 р.	гніздо з пташенятами	м. Лисичанськ, Луганська обл.	48,847917° півн. ш., 38,486695° сх. д.	Ветров, 2014
22.07.1984 р.	виводок	с. Біла Гора, Попаснянський р-н, Луганська обл.	48,843611° півн. ш., 38,624333° сх. д.	Ветров, 2014
2.08.1984 р.	виводок	Богучарський р-н, Воронежська обл., Російська Федерація	49,933° півн. ш., 40,617° сх. д.	Вороб'єв, Лихацкий, 1987
13.06.1985 р.	гніздова пара	с. Бутківка, Старобільський р-н, Луганська обл.	49,401945° півн. ш., 38,943195° сх. д.	Ветров, 2014
8.07.1985 р.	гніздова пара	с. Хворостянівка, Старобільський р-н, Луганська обл.	49,163417° півн. ш., 38,869556° сх. д.	Ветров, 2014
9.07.1985 р.	гніздова пара	с. Співаківка, Новоайдарський р-н, Луганська обл.	49,064278° півн. ш., 38,894333° сх. д.	Ветров, 2014

Дата зустрічі	Статус зустрічі	Місце зустрічі	Географічні координати	Джерело
<b>Гніздові знахідки</b>				
22.05.1985 р.	гніздова пара	сmt Лозно-Олександрівка, Білокуракінський р-н, Луганська обл.	49,843415° півн. ш., 38,775778° сх. д.	Ветров, 2014
1980-ті рр.	гніздування	національний заповідник «Галича Гора», Липецька обл., Російська Федерація	52,6° півн. ш., 38,917° сх. д.	Недосекин, Сарычев, 1989
1986 р.	гніздові птахи	долина р. Сів. Дінця біля ст. Нижньокундрюченської, Ростовська обл., Російська Федерація	47,717° півн. ш., 40,933° сх. д.	Белик, 1999
1989 р.	гніздові пари	північні схили масиву Чатирдаг, Сімферопольський р-н, Автономна Республіка Крим	44,835639° півн. ш., 34,278778° сх. д.	Абакумов и др., 1995
1989 р.	гніздові пари	Карадазький заповідник, Феодосійська міська рада, Автономна Республіка Крим	44,953° півн. ш., 35,229417° сх. д.	Абакумов и др., 1995
14.05.1990 р.	гніздо з пташенятами	Орехово-Борисово, м. Москва, Російська Федерація	55,624167° півн. ш., 37,705833° сх. д.	Томкович, 1995

Дата зустрічі	Статус зустрічі	Місце зустрічі	Географічні координати	Джерело
<b>Гніздові знахідки</b>				
1992 р.	гніздові пари	околиці оз. Чокрацького, Ленінський р-н, Автономна Республіка Крим	45,463556° півн. ш., 36,315417° сх. д.	Абакумов и др., 1995
25.05.1993 р.	гніздовий птах	с. Ісакове, Воскресенський р-н, Московська обл., Російська Федерація	55,4° півн. ш., 38,583° сх. д.	Волков, Шгарев, 2001
1.07.1994 р.	гніздо	с. Резервне, Балаклавський р-н Севастопольської міської ради, Автономна Республіка Крим	44,47225° півн. ш., 33,671306° сх. д.	Цвелых, 2006
початок липня 1994 р.	гніздова пара	с. Біла Гірка, Богучарський р-н, Воронежська обл., Російська Федерація	49,783° півн. ш., 40,95° сх. д.	Белик, 2005
початок липня 1994 р.	гніздова пара	с. Сухий Донець, Богучарський р-н, Воронежська обл., Російська Федерація	49,817° півн. ш., 40,917° сх. д.	Белик, 2005
початок липня 1994 р.	гніздова пара	с. Полтавка, Богучарський р-н, Воронежська обл., Російська Федерація	49,867° півн. ш., 40,55° сх. д.	Белик, 2005
19.05.1996 р.	гніздовий птах	смт Щebetівка, Феодосійська міська рада, Автономна Республіка Крим	44,948833° півн. ш., 35,15125° сх. д.	Кинда и др., 2003

Дата зустрічі	Статус зустрічі	Місце зустрічі	Географічні координати	Джерело
<b>Гніздові знахідки</b>				
7.05– 2.06.1996 р.	гніздовий птах	околиці м. Пущине, Серпухівський р-н, Московська обл., Російська Федерація	54,8° півн. ш., 37,6° сх. д.	Архипов, Редькин, 2005
1998– 1999 рр.	15– 20 гніздових пар	с. Покровка, Веселинівський р-н, Миколаївська обл.	47,365945° півн. ш., 31,562889° сх. д.	Рединов, 1999
1998– 1999 рр.	1–3 гніздові пари	верхів'я р. Березань, с. Степове, Миколаївський р-н, Миколаївська обл.	47,166667° півн. ш., 31,508333° сх. д.	Рединов, 1999
11.05.1998 р.	гніздовий птах	х. Білогорський, Шолохівський р-н, Ростовська обл., Російська Федерація	49,6° півн. ш., 41,683° сх. д.	Белик, 2005
25.04.2000 р.	гніздова пара	заплава р. Оки, Перемишльський р-н, Калузька обл., Російська Федерація	54,43° півн. ш., 36,483° сх. д.	Галчєнков, 2000
5.06.2001 р.	гніздовий птах	с. Грушівка, Судацький р-н, Автономна Республіка Крим	45,028861° півн. ш., 34,963139° сх. д.	Кинда и др., 2003
2001 р.	виводок	рибницькі стави "Страдочь", Брестська обл., Республіка Білорусь	51,894445° півн. ш., 23,789722° сх. д.	Абрамчук и др., 2003

Дата зустрічі	Статус зустрічі	Місце зустрічі	Географічні координати	Джерело
<b>Гніздові знахідки</b>				
4–5.07.2002 р., 19.07.2003 р.	4 виводки	сmt Багерове, Ленінський р-н, Автономна Республіка Крим	45,390139° півн. ш., 36,30875° сх. д.	Кинда и др., 2003
05.2002 р.	гніздові пари	околиці сmt Матвіїв Курган, Магвіво-Курганський р-н, Ростовська обл., Російська Федерація	47,567° півн. ш., 38,717° сх. д.	Бахтадзе, 2002
05.2002 р.	гніздові пари	х. Недвіговка, М'ясниківський р-н, Ростовська обл., Російська Федерація	47,267° півн. ш., 39,367° сх. д.	Бахтадзе, 2002
05.2002 р.	гніздові пари	с. Олександрівка, Тарасівський р-н, Ростовська обл.	48,783° півн. ш., 40,817° сх. д.	Бахтадзе, 2002
червень 2003 р.	гніздова пара	сmt Шилове, Шиловський р-н, Рязанська обл., Російська Федерація	54,367° півн. ш., 40,833° сх. д.	Николаев, 2013
5.06.2004 р.	гніздові птахи	с. Кузнецівка, Комарицький р-н, Брянська обл., Російська Федерація	52,33° півн. ш., 34,9° сх. д.	Кайгородова, Косенко, 2009
20.05.2005 р.	гніздова пара	Субаткан-яйла, Сімферопольський р-н, Автономна Республіка Крим	45,876972° півн. ш., 34,371639° сх. д.	Цвельх, 2006

Дата зустрічі	Статус зустрічі	Місце зустрічі	Географічні координати	Джерело
<b>Гніздові знахідки</b>				
22.04– 4.06.2005 р.	гніздова пара	с. Тульчине, Серпухівський р-н, Московська обл., Російська Федерація	54,833° півн. ш., 37,7° сх. д.	Архипов, Редькин, 2005
19.05.2007 р.	виводок	с. Ляхівці, Малоритський р-н, Брестська обл., Республіка Білорусь	51,783° півн. ш., 24,183° сх. д.	Китель и др., 2011
8.09.2007 р.	виводок	рибницькі стави "Селець", Березівський р- н, Республіка Білорусь	52,611° півн. ш., 24,935° сх. д.	Китель и др., 2011
7.06.2009 р.	гніздова пара	с. Красна Слобода, Суземський р-н, Брянська обл., Російська Федерація	52,43° півн. ш., 34,017° сх. д.	Кайгородова, Косенко, 2009
05.2009 р.	гніздовий птах	м. Скопин, Скопинський р-н, Рязанська обл., Російська Федерація	53,783° півн. ш., 39,533° сх. д.	Николаев, 2013
05.2011 р.	гніздова пара	околиці м. Рязані, Рязанська обл., Російська Федерація	54,533° півн. ш., 39,683° сх. д.	Николаев, 2013
2012–2013 рр.	виводок та гніздо	с. Дивилки, Милославський р-н, Рязанська обл., Російська Федерація	53,6° півн. ш., 39,033° сх. д.	Николаев, 2013

## Продовження таблиці Е.1

Дата зустрічі	Статус зустрічі	Місце зустрічі	Географічні координати	Джерело
<b>Гніздові знахідки</b>				
2013–2014 рр.	виводок	с. Деревенське, Спаський р-н, Рязанська обл., Російська Федерація	54,5° півн. ш., 40,683° сх. д.	Фіонина, Николаев, 2014
14.05.2013 р.	гніздова пара	с. Хильчиха, Наровлянський р-н, Гомельська обл., Республіка Білорусь	51,595167° півн. ш., 29,476278° сх. д.	Назарчук, 2013