

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

**МАРКОВА АННА ОЛЕКСАНДРІВНА**

УДК: 598.2:59/.5+502.05

**МІЖВИДОВІ ВІДНОСИНИ ТА ПОВЕДІНКОВІ ОСОБЛИВОСТІ  
ЛІСОВИХ ПТАХІВ НА МІСЦЯХ ВОДОПОЮ**

03.00.08 – зоологія

**АВТОРЕФЕРАТ**  
дисертації на здобуття наукового ступеня  
кандидата біологічних наук

**Київ – 2019**

Дисертацією є рукопис

Робота виконана на кафедрі екології та зоології ННЦ «Інститут біології та медицини» Київського національного університету імені Тараса Шевченка, м. Київ

**Науковий керівник:** доктор біологічних наук, професор  
**Серебряков Валентин Валентинович**  
КВНЗ «Вінницька академія неперервної освіти»  
професор кафедри екології, природничих та  
математичних наук

**Офіційні опоненти:** доктор біологічних наук, професор  
**Стойловський Володимир Петрович**  
Одеський національний університет  
імені І. І. Мечникова  
завідувач кафедри зоології

кандидат біологічних наук  
**Федун Олександр Миколайович**  
Національний університет «Чернігівський колегіум»  
імені Т. Г. Шевченка  
доцент кафедри біології

Захист відбудеться «17» вересня 2019 р. о 10:00 годині на засіданні спеціалізованої вченої ради Д 26.153.01 Інституту зоології ім. І. І. Шмальгаузена НАН України за адресою: 01030, Київ, вул. Богдана Хмельницького, 15.

З дисертацією можна ознайомитись у бібліотеці Інституту зоології ім. І. І. Шмальгаузена НАН України за адресою: 01030, Київ, вул. Богдана Хмельницького, 15.

Автореферат розісланий «\_\_\_» серпня 2019 р.

Вчений секретар  
спеціалізованої вченої ради,  
кандидат біологічних наук



Ю. К. Куцоконь

## ЗАГАЛЬНА ХАРАКТЕРИСТИКА РОБОТИ

**Актуальність теми.** Механізми, причини та наслідки різних типів поведінки тварин, особливо агоністичної, наразі широко досліджуються у світі. Особлива увага приділяється вивченню її відмінностей на різних територіях та значенні для біології, екології і соціальних відносин близьких й конкурентних видів (Duckworth et al., 2015; Dingemanse, Arava-Ajov, 2015).

Агресивність виду характеризує його здатність до конкурентної взаємодії, а агресивні взаємодії між видами впливають на структуру та динаміку багатовидових угруповань (Fraser et al., 2001; Dingemanse et al., 2003; Duckworth, Badyaev, 2007; Badyaev et al., 2008; Badyaev, Uller, 2009; Duckworth, Kruuk, 2009; Clobert et al., 2009; McDevitt et al., 2013; Aguillon, Duckworth, 2015).

Найбільш дослідженим елементом агресивної поведінки птахів залишається звукова комунікація, яку переважно вивчають в межах одного чи кількох близькоспоріднених видів (Smith, Harper, 2003; Searcy, Nowicki, 2005; Templeton et al., 2012). Вагомі результати у цьому напрямку зараз отримані для масових, або навпаки – рідкісних і зникаючих видів (Панов, 1978, 1982; Pearson, Rohwer, 2000; Jaakkonen et al., 2014; Forsman et al., 2007; Grabowska-Zhang et al., 2011) З вітчизняних робіт по звуковій комунікації треба відмітити праці Є. Д. Яблоновської-Грищенко (2006, 2007, 2008, 2010, 2012).

Але звукова комунікація, хоча й широко вивчається, є лише одним з складових елементів агоністичної поведінки птахів, яка не дає цілісного розуміння інших механізмів цих взаємодій, їх причин та наслідків.

Особливо актуальним наразі є вивчення поведінкових особливостей птахів на ділянках, які не належать до їх кормової або гніздової території, зокрема водопоїв, дослідження міжвидової агресії птахів на яких раніше не проводились. Наразі відсутні відомості про особливості агресивної взаємодії більшості видів.

Внутрішньовидова агресія зазвичай привертає більше уваги дослідників в той час як міжвидова агресія є складнішою та менш вивченою. Навіть для широко поширених видів птахів на території України не проведено досліджень з агресивної поведінки.

Робота присвячена вивченню агресивної поведінки птахів лісового комплексу на місцях водопою та аналізу її зв'язків із добовою динамікою та зайнятістю на місцях водопоїв та її відмінностей з різних територій Лісостепової зони України.

**Зв'язок роботи з науковими програмами, планами, темами.** Роботу виконано на кафедрі зоології ННЦ «Інститут біології» Київського національного університету імені Тараса Шевченка у рамках комплексної науково-дослідної теми «Збереження біорізноманіття та комплексне дослідження стратегій адаптації фіто-, зоо- та віробіоти України з використанням біоінформаційних технологій», ТЗ НДР № 11БФ 036-02, 01.01.2011 – 31.12.2015 рр., реєстраційний номер теми: 0111U004649.

**Мета і завдання дослідження.** Метою роботи було встановити характерні риси міжвидових агоністичних взаємодій птахів за даними про вияви реакції

агресії та основні поведінкові акти на місцях водопою у Лісостеповій зоні України.

Для досягнення мети були поставлені такі *завдання*:

1. Визначити добову активність прильоту та поведінкові акти різних видів птахів на водопої та їх зв'язок із випадками агресивної взаємодії;
2. Розробити метод обчислення успішності агресивної взаємодії та встановити рейтинг видів за цим показником;
3. Розробити класифікацію видів-агресорів відповідно до успішності їх захисту та нападу;
4. Виявити головні види-агресори, які демонструють реакцію агресії до більшості інших видів птахів на всіх досліджених територіях;
5. Встановити особливості відповіді видів-агресорів у випадках виникнення міжвидових агресивних взаємодій.

**Об'єкт дослідження** – птахи на території водопоїв у широколистяних лісах Лісостепової зони України.

**Предмет дослідження** – агресивні взаємодії різних видів птахів на водопої у гніздовий період.

**Методи дослідження:** загальноприйняті етологічні методи спостереження за поведінкою тварин у польових умовах (Аманова, 1965; Ильина, 1982). Використано методи спостереження розподілу уваги у часі (метод «Реєстрації окремих поведінкових виявів»), метод «Стимул-реакція», метод «Суцільно протоколювання») та метод розподілу уваги у просторі (метод «Тотального спостереження») (Попов, Ильченко, 2008) із модифікаціями, внесеними дослідником, які були необхідні для виконання цієї роботи. Самостійно розроблено метод обрахунку успішності агресивної взаємодії для встановлення рейтингу за агресивною взаємодією.

**Наукова новизна роботи.** У роботі вперше для України досліджено взаємодії різних видів лісових птахів на місцях водопою, розроблено та апробовано метод розрахунку рейтингу успішності агресивної взаємодії птахів при реакції захисту та нападу, запропоновано класифікацію птахів на групи за рейтингом успішності агресивної реакції у міжвидовій взаємодії, а також встановлено, що на дослідженій території більшість прильотів лісових птахів до водопоїв зумовлено потребою в купанні, а не питті води.

**Практичне значення роботи.** Одержані результати можуть бути використані для оптимізації функціонування об'єктів природно-заповідного фонду різних категорій та садово-паркових господарств шляхом приваблення птахів у лісові насадження, в першу чергу, де існує проблема з недостатністю водних ресурсів, а також для прогнозування можливих кількісних та якісних змін у складі лісових орнітокомплексів певних територій. Результати досліджень можуть бути використані при викладанні курсів етології, орнітології та екології у вищих навчальних закладах країни.

**Особистий внесок здобувача.** Робота є результатом шестирічних досліджень дисертанта. Автором самостійно заплановано, підготовлено та проведено польові дослідження у період з 2010 по 2015 рр. Здобувачем самостійно проведено збір, аналіз, статистичне опрацювання фактичного

матеріалу, визначення видової належності, статі, віку, класифікації поведінкового акту та агресивної поведінки згідно з етологічною класифікацією, розроблено оригінальну методику розрахунку рейтингу успішності агресивної взаємодії.

**Апробація результатів дисертації.** Результати дисертаційної роботи було представлено на всеукраїнських та міжнародних наукових конференціях. Міжнародні: VIII Міжнародна наукова конференція «Zoocenosis – 2015. Біорізноманіття та роль тварин в екосистемах» (Дніпропетровськ, 2015); XI Міжнародна наукова конференція студентів та аспірантів «Молодь та поступ біології» (Львів, 2015); IX Міжнародна конференція молодих науковців «Біологія: від молекули до біосфери» (Харків, 2014); VII Міжнародна конференція молодих науковців «Біологія: від молекули до біосфери» (Харків, 2012); VI Міжнародна конференція молодих науковців «Біологія: від молекули до біосфери» (Харків, 2011); V Міжнародна конференція молодих науковців «Біологія: від молекули до біосфери» (Харків, 2010); Міжнародна науково-практична конференція «Мониторинг окружающей среды» (Брест, 2010). Всеукраїнські: Всеукраїнська наукова конференція, присвячена 180-річчю заснування кафедри зоології «Зоологічна наука у сучасному суспільстві» (Київ, 2014); Конференція молодих дослідників-зоологів, присвячена 200-річчю від дня народження К. Ф. Кесслера (Київ, 2015); Конференція молодих дослідників-зоологів, присвячена 130-річчю від дня народження І.І. Шмальгаузена (Київ, 2014).

**Публікації.** За матеріалами дисертації опубліковано 24 наукових праць, зокрема, 13 статей (з них 8 – наукові статті у провідних фахових виданнях, рекомендованих Міністерством освіти і науки України, в тому числі одна входить до бази Scopus; 5 – у інших журналах) та 11 – матеріали і тези наукових публікацій.

**Структура та обсяг дисертації.** Дисертаційна робота складається зі вступу, шести розділів, висновків, списку літератури та 2 додатків. Дисертацію викладено на 225 сторінках друкованого тексту, з них 180 – основний текст. Робота містить 44 таблиці та 16 рисунків. Список літератури включає 213 джерел (з них 125 – англomовні). Додатки містять 72 рисунки: зображення агоністичних соціальних взаємодій 12-ти видів-агресорів, спільних для трьох вивчених територій; рейтинги успішності агресивної взаємодії 12-ти видів-агресорів на піддослідних територіях; фактично зібрані дані щодо міжвидових та внутрішньовидових контактів; перелік видів, які зареєстровано на піддослідних територіях.

**Подяки.** Автор висловлює щирі подяки всім хто сприяв виконанню та завершенню роботи: науковому керівнику д.б.н., проф. В. В. Серебрякову; зав. відділом фауни і систематики хребетних Інституту зоології ім. І.І. Шмальгаузена НАН України к.б.н. Г. Г. Гаврися; керівнику Українського центру кільцювання птахів к.б.н. А. М. Полуді; д.б.н. І. І. Дзеверіну за консультації, поради стосовно статистичного опрацювання матеріалу, допомогу та підтримку; д.б.н. Л. В. Горобцю, к.б.н. Н. С. Атамась, к.б.н. І. О. Балашову, к.б.н., доц. Н. О. Матушкіній, Г. В. Фесенку, к.б.н. О. С. Шевченко та к.б.н. І. В. Давиденку. Також дисертант висловлює подяку співробітникам відділу фауни та систематики хребетних Інституту зоології ім. І.І. Шмальгаузена НАН України, колегам з кафедри зоології ННЦ «Інституту біології та медицини» Київського

національного університету імені Тараса Шевченка, співробітникам дендрологічного парку «Олександрія» у м. Біла Церква, співробітникам кафедри біології людини і тварини природничо-географічного факультету Сумського державного педагогічного університету імені С. А. Макаренка.

## ОСНОВНИЙ ЗМІСТ РОБОТИ

### ДОСЛІДЖЕННЯ МІЖВИДОВИХ ВІДНОСИН ПТАХІВ НА МІСЦЯХ ВОДОПОЮ

Проаналізовано сучасні літературні джерела, що стосуються вивчення агоністичної поведінки птахів та деяких інших видів тварин. Більшість наукових публікацій є англійськими. Зазначено, що більшість з них є розрізненими і несистематизованими. Частина дослідників розглядає агресивну поведінку як один із механізмів прояву конкурентної боротьби (Arnott, Elwood, 2009; Reichert, Gerhardt, 2014; Foltz et. al., 2015), наприклад, під час вивчення кормової поведінки (Foltz et. al., 2015), вивчають її мінливість у різних географічних зонах (Мельниченко, 1998; Калиберная, 2009), а також у гніздовий період під час розселення та розмноження (Forsman et. al., 2007; Arnott, Elwood, 2009; Grabowska-Zhang et. al., 2011; Hasegawa et. al, 2014).

В останні десятиліття дослідники приділяють увагу міжвидовим взаємодіям, але зазвичай між близькими видами, які мають перекриття у екологічних нішах (Umapathy, Kumar, 2000; Mikami, Kawata, 2004; Forsman et. al., 2007a; Reiman, Robinson, 2010;). Схожі дослідження міжвидових і внутрішньовидових агресивних взаємодій проводили ще у 1970-х – 1980-х роках у СРСР (Панова, Іваницкий, 1975; 1979, Рябевиц, 1977; Іваницкий, 1980, 1982). У подальшому, глибше дослідили ці взаємодії лише у незначній частині тварин. Серед птахів найкраще вивченими є кури (Кайданов, 1965; Хайнд, 1975; Шилов, 1985; Хейфец, Линдсей, 1987; Shabanova, Malinova, 1988; Щербатов, Сидоренко, 1994; Кочиш и др., 2005; Шовен, 2009) та представники родини Воронові (Зорина, 1977; Кандауров, 1984; Крушинский, 1986; Лоренц, 1984, 1994).

Дослідження звукової вокалізації під час агоністичних взаємодій проводиться в першу чергу з метою розуміння, чи є поведінка агресивною, або просто загрозливою, і як реагує одержувач сигналу (Панов, 1978; 1982; Pearson, Rohwer, 2000; Яблонська-Грищенко, 2006, 2007, 2008, 2010, 2012; Forsman et.al., 2007a; 2007b; Grabowska-Zhang et.al., 2011; Templeton et.al., 2012; Jaakkonen et.al., 2014; Vehrencamp et. al., 2014). Значення звукової вокалізації при агресивній поведінці наразі є добре вивченим, як в практичному, так і теоретичному розумінні у (Smith, 1979; Grafen, 1990; Smith, Harper, 2003; Searcy, Nowicki, 2005; Beecher, 2008; Searcy, Beecher 2009). Досліджували переважно наймасовіші види або, навпаки, рідкісні видів птахів.

Викладено й різні погляди на такі поняття, як агресія, агоністична поведінка, ієрархія домінування (Scott, 1951; Feshbach, 1964; Kaufmann, 1965; Хайнд, 1975; Панов, 1978), неагресивна, або толерантна, поведінка (Sushma, Singh, 2006), амбівалентна поведінка та її розпізнавання (Хайнд, 1975).

Розглянуто різні фактори та причини виникнення агресивної поведінки (Azrin, Hutchinson, 1963; Berkowitz, 1963; Krutjt, 1964; Vowles, Halwood, 1966; Хайнд, 1975). Розглянуто взаємовплив різних фізіологічних факторів на поведінку тварин та механізми процесу прийняття рішення (Feshbach, 1964; Лоренс, 1966; Хайнд, 1975; Мак-Фарленд, 1988).

З'ясовано значення агресивної поведінки у формуванні внутрішновидової та міжвидової структури популяцій видів, їх ієрархії (Varley, Symmes, 1966; Хайнд, 1975; Shabalina, Malinova, 1988; Masters, 1989; Кочиш и др., 2005), механізми її формування та переваги, котрі вона надає (Кайдауров, 1965; Lorenz, 1966; Шилов, 1985; Хейфец, Линдсей, 1987; Щербатов, Сидоренко, 1994; Шовен, 2009). Представлено деякі методи етологічних спостережень за поведінкою тварин, описано їх методологію, особливості та недоліки (Попов, Ильченко, 2008). Охарактеризовано використання даних щодо поведінки у порівняльній етології як складової системетики та таксономії (Tinbergen 1952, 1962; Arntzen, Sparreboom, 1989; Ganslosser 1992; Панов, 2005).

Значення місць водопою для птахів розкрито у низці праць (Ларионов, 1927; Исаков, 1948; Левин, Губин, 1962; Серебряков, 1979; Дольник, 1979; Аманова, 1982, 2006; Горошко, Грищенко, 1989; Горобець, 2004, 2009; Лопарев, 2010).

## **ФІЗИКО-ГЕОГРАФІЧНА ХАРАКТЕРИСТИКА ТЕРИТОРІЇ ДОСЛІДЖЕННЯ**

У розділі наведено загальну фізико-географічну характеристику Лісостепової зони України: особливості клімату, рельєфу, ґрунтового покриву (Маринич, Шищенко, 2005). У підрозділах про Канівський природний заповідник, Державний дендрологічний парк «Олександрія» НАН України та Біологічний навчально-науковий стаціонар «Вакалівщина» наведено ландшафтно-географічні характеристики території досліджень, відмінності рекреаційного навантаження та картографічні матеріали, головні риси флори та фауни.

## **МАТЕРІАЛИ ТА МЕТОДИКА ДОСЛІДЖЕНЬ**

**Матеріали, місце та організація досліджень.** Матеріалом дослідження слугували результати польових спостережень поведінки птахів на водопої на трьох вибраних стаціонарних ділянках, що територіально відносять до Лісостепової зони України. Спостереження проведено в період кінця травня – на початку липня 2010, 2012, 2014, 2015 рр., що відповідає середині та кінцю гніздового сезону досліджених видів лісових птахів. Загалом проведено 559 годин спостережень за 100 днів та проаналізовано приблизно 34 тис. взаємодій птахів. Спостереження проводили з ранкових (4:00) до вечірніх (22:00) сутінок. Режим спостережень складався з 9 годин щодня.

**Дослідження поведінки птахів на місцях водопою.** Для вивчення динаміки активності прильоту птахів на водопій та поведінкових актів використано загальноприйняті етологічні методи (Аманова, 1965; Ильина, 1982). Для дослідження поведінки використано методи розподілення уваги у часі (метод

«Реєстрації окремих поведінкових проявів», метод «Стимул-реакція», метод «Суцільно протоколювання») та метод розподілу уваги у просторі (метод «Тотального спостереження») (Altman, 1974; Попов, Ильченко, 2008) із модифікаціями внесеними дослідником через необхідність виконання цієї роботи.

**Аналіз рейтингу успішності агресивної взаємодії.** У підрозділі показано, що наразі не існує єдиного узагальненого методу визначення агресивної поведінки тварин. У подібних роботах автори використовують або звичайний відсоток випадків агресії, або власні методи визначення ступеня виразності агресії, які для різних видів значно відрізняється. Тож, в рамках даного дослідження автором розроблено оригінальний метод розрахунку, за допомогою якого можна визначити успішність агресивної взаємодії виду у міжвидових контактах, з урахуванням випадків внутрішньовидової агресії. Новий метод демонструє рейтинг успішної агресивної взаємодії виду під час захисту та під час нападу. Описано умови використання цього методу, його переваги та обмеження.

Розрахунок частки успіху (У) та програшу (П) при захисті (з) та нападі (н):

$$\begin{aligned} A &= A_y + A_n ; \\ B &= B_y + B_n ; \\ U_z &= \frac{A_y}{(A+B)} ; \\ P_z &= \frac{A_n}{(A+B)} ; \\ U_n &= \frac{B_y}{(A+B)} ; \\ P_n &= \frac{B_n}{(A+B)} , \text{ де} \end{aligned}$$

A – загальна кількість випадків, коли птах агресивно реагує на інший вид, до того зайнявши місце першим (тобто захищає свій простір);

$A_y$  - кількість випадків агресії, що завершилась успіхом, тобто супротивник покинув територію;

$A_n$  - кількість випадків агресії, що завершилась поразкою, тобто птах сам покидає територію;

B – загальна кількість випадків, коли птах агресивно реагує на інший вид, коли прилетів на місце водопою вже після свого супротивника (тобто у випадку нападу);

$B_y$  - кількість випадків агресії, що завершилась успіхом, тобто супротивник покинув територію;

$B_n$  - кількість випадків агресії, що завершилась поразкою, тобто птах сам покидає територію.

Одержані показники є співвідношенням успіху (виграшу) та невдачі (програшу) агресивної взаємодії.

Рейтинг успішності захисту ( $P_{уз}$ ) відносно іншого конкретного виду встановлювали за різницею часток успішного захисту та програшу.

$$P_{уз} = U_z - P_z ;$$

Результат дає відповідь, чи є агресивне зіткнення при захисті із цим видом успішним (показник рейтингу буде зі знаком +) чи ні (показник може бути



від'ємним). Такий самий алгоритм застосовано для визначення показника успішності нападу ( $P_{ун}$ ):

$$P_{ун} = Y_n - П_n ;$$

Загальний рейтинг успішності як при захисті, так і при нападі для кожного виду на конкретній території (при взаємодії з усіма іншими видами птахів) розраховано як:

$$\begin{aligned} \sum P_{уз} &= P_{уз 1} + P_{уз 2} + \dots + P_{уз n} ; \\ \sum P_{ун} &= P_{ун 1} + P_{ун 2} + \dots + P_{ун n} ; \end{aligned}$$

Таким чином, для кожного виду визначали конкретну успішність при захисті та при нападі. У подальшому для кожного виду вираховували загальний показник успішності (сума рейтингу захисту та нападу) при контактах з усіма видами, тобто індивідуальний рейтинг успішності серед птахів конкретної території.

**Статистична обробка матеріалу.** Проведено з використанням пакетів програм Microsoft Excel 2007, StatPlus Pro 5.9.8, STATISTICA 7.0., PAST, R. Графіки побудовано у програмах Microsoft Excel 2007 та STATISTICA 7.0. Під час аналізу додатково використано ряд статистичних індексів, коефіцієнтів та методів: індекс Жаккара (PAST); перевірка на нормальність за критерієм Колмогорова-Смірнова (StatPlus Pro 5.9.8); параметричний метод кореляції Пірсона (StatPlus Pro 5.9.8); непараметричний метод кореляції Спірмена (StatPlus Pro 5.9.8); статистика Хопкінса на тенденцію до кластеризації: функція «get\_clust\_tendency()» пакету «faktoextra» (R); кофенетична кореляцію із показником Мантеля з пакета «vegan» (R); ієрархічний кластерний аналіз (STATISTICA 7.0); тест Уїлкоксона для незалежних виборок,  $\chi^2$  з поправкою Йейтса,  $\phi$ -критерій Фішера (STATISTICA 7.0).

## ПОВЕДІНКОВІ ОСОБЛИВОСТІ ПТАХІВ НА МІСЦЯХ ВОДОПОЮ

**Добова активність відвідування птахами місць водопою.** Добова активність прильоту на місця водопою є не достатньо вивченим аспектом екології птахів в лісових угрупованнях (Маркова, 2011, 2012; Маркова та ін., 2013), на відміну від аридних біотопів (Ларионов, 1927; Аманова, 1962, 1965, 1982, 2006; Добрынина, 1963). У підрозділі наведено оригінальні результати визначення динаміки відвідування птахами місця водопою на стаціонарах у лісах (рис. 1).

Дослідження добової динаміки прильотів птахів на водопій виявило два піки – ранковий (з 6.00 до 9.00) та денний (15.00). На усіх досліджуваних територіях динаміка є схожою. Подібні результати отримано також для аридних біотопів, але там встановлено наявність двох двовершинних піків – ранкового та вечірнього. Ранковий пік є більш вираженим як у аридних, так і лісових біотопах.

**Зайнятість птахів на місцях водопою.** З літератури, присвяченій птахам аридних територій, відомо, що на місця водопою вони прилітають з метою пиття, та, значно рідше, для купання (Аманова, 1982). У підрозділі представлено результати аналізу кореляційних зав'язків між активністю прильоту птахів на

водопій протягом світлової частини доби та характером зайнятості птахів на досліджуваних водопоях.



Рис. 1. Динаміка активності прильоту птахів на місця водопою протягом доби

Серед поведінкових актів виділяли: купання, пиття, пошук кормових об'єктів та інше. До іншого належать поведінкові акти, котрі не можна об'єктивно інтерпретувати. Виявлено, що серед усіх поведінкових актів динаміка активності прильоту найсильніше корелює із купанням (рис. 2).

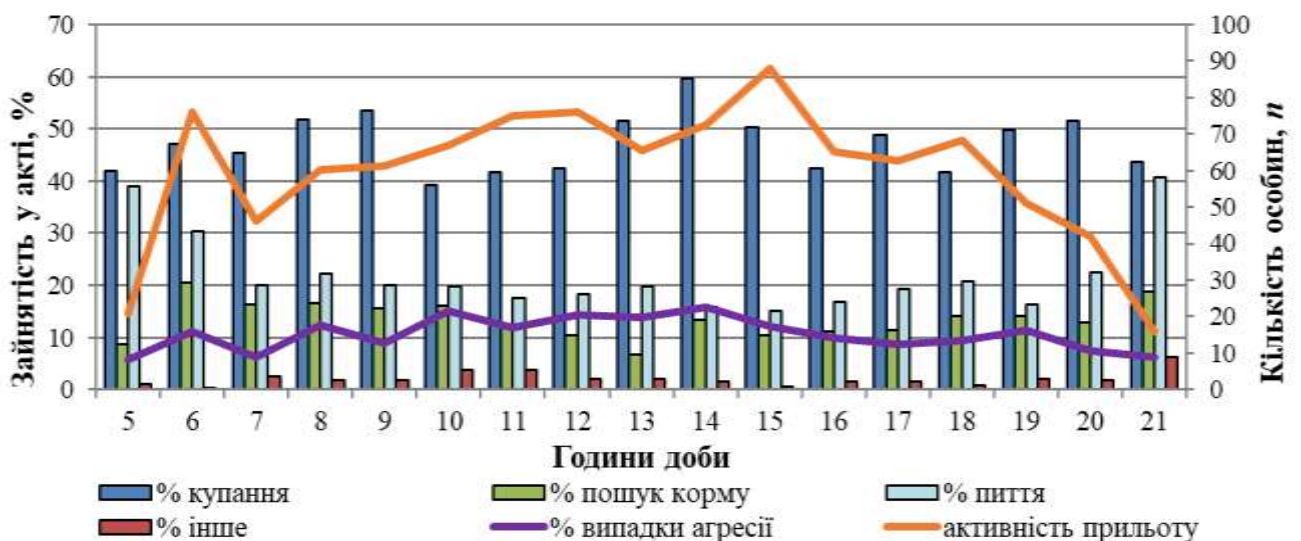


Рис. 2. Динаміка потреб птахів на водопі протягом доби у Канівському заповіднику

Купання має велике значення в охолодженні тіла птаха, у гігієнічних процедурах з очищення пір'яного покриву та шкіри, підтриманні належної структури оперення. Купання, також, може бути проявом зміщеної активності, способом зменшення збудження або необхідною складовою соціально-статевої поведінки (Zampiga, Noi, 2004). Нами виявлено сильний кореляційний зв'язок між динамікою чисельності птахів на водопі та їх зайнятістю у акті купання на усіх досліджуваних територіях: у Канівському заповіднику ( $r=0,930$ ;  $p<0,01$ ), дендропарку «Олександрія» ( $r=0,928$ ;  $p<0,01$ ) та біостаціонарі «Вакалівщина» ( $r=0,872$ ;  $p<0,01$ ).

У дендропарку «Олександрія» в ранкові години також виявлено пік прильоту птахів з метою пиття, тоді як протягом дня більшість прильотів пов'язані з купанням (рис. 3). На інших двох водопоях приліт птахів з метою купання та пошуку корму є більш вирівняним протягом дня.

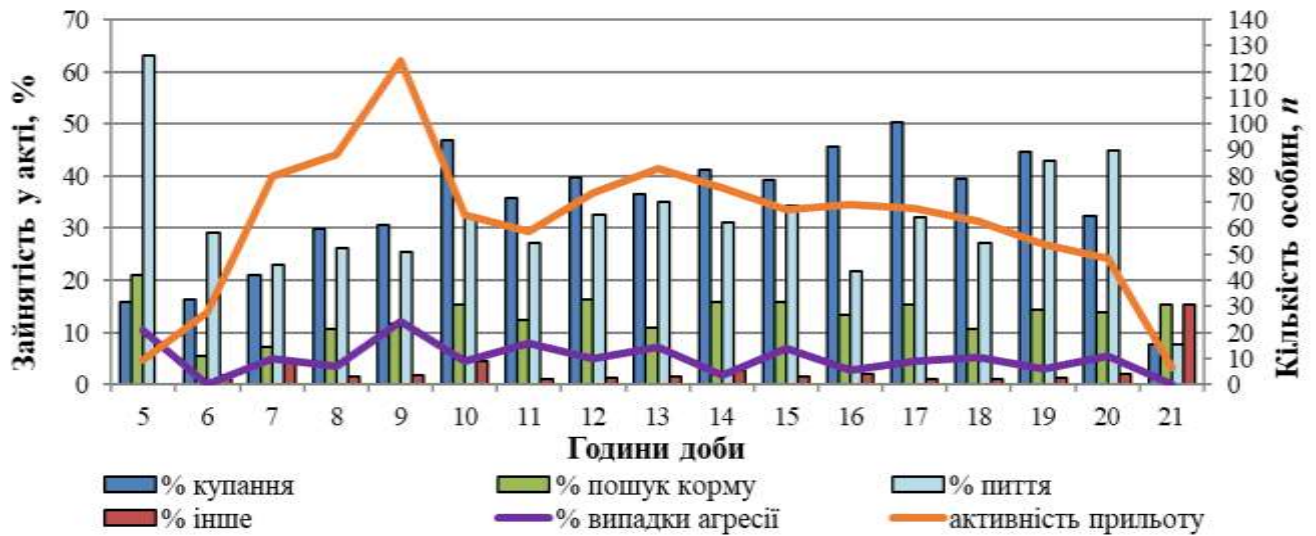


Рис. 3. Динаміка потреб птахів на водопої протягом доби у дендропарку «Олександрія»

**Прояв агресивної поведінки на місцях водопою протягом доби.** У підрозділі проаналізовано, чи пов'язані випадки агресивних зіткнень присутніх на водопої птахів із іншими поведінковими актами, а також із загальною кількістю присутніх поруч птахів. Кількість агресивних зіткнень сильно корелювала із кількістю птахів лише на території Канівського заповідника ( $r=0,902$ ;  $p<0,01$ ), та середньо у дендропарку «Олександрія» ( $r=0,643$ ;  $p<0,05$ ) і на території біостаціонару «Вакалівщини» ( $r=0,596$ ;  $p<0,05$ ).

З літературних даних щодо поведінки птахів на кормовій території відомо, що агресія зазвичай пов'язана з наявністю кормового ресурсу. За аналогією з цим, ми перевірили зв'язок агресії з використанням водного ресурсу (водопою) та встановили, що на кожній з досліджуваних ділянок прояв агресії був пов'язаний з іншим поведінковим актом. Так, у Канівському заповіднику виявлено кореляційний зв'язок агресії із зайнятістю у акті купання ( $r=0,864$ ;  $p<0,05$ ), у дендропарку «Олександрія» – із питтям ( $r=0,578$ ;  $p<0,05$ ), а на біостаціонарі «Вакалівщина» – із пошуком кормових об'єктів ( $r=0,774$ ;  $p<0,05$ ). Таким чином встановлено, що у нашому випадку прояв агресії більшою мірою залежить не від водного ресурсу, а від видової взаємодії.

## АНАЛІЗ ПРОЯВУ МІЖВИДОВОЇ АГРЕСІЇ

У розділі визначено індекс схожості досліджуваних територій за видовим багатством птахів. Загалом зареєстровано 47 видів птахів: 36 – представники ряду Горобцеподібні (Passeriformes), 6 – ряду Дятлоподібні (Piciformes), 3 – ряду Голубоподібні (Columbiformes), 1 – ряду Ракшоподібні (Coraciiformes), 1 – ряду Журавлеподібні (Gruiiformes). Більшість із зареєстрованих видів з'явилися на

місцях водопою за увесь період спостережень не більше 1–3 разів за 100 днів спостережень. Двадцять один вид є спільним на досліджуваних територіях: 3 види з ряду Дятлоподібні (Piciformes) та 18 – з ряду Горобцеподібні (Passeriformes).

**Основні види-агресори.** У підрозділі з використанням методу ієрархічного кластерного аналізу охарактеризовано 21 вид птахів за кількістю та направленістю випадків агресії (попередньо перевіривши статистикою Хопкінса на схильність даних до кластеризації). Види, які проявляють найменше агресії, згрупувалися у добре відокремлені кластери (рис. 4). За межами цих кластерів опинилися 12 видів, які на всіх територіях досліджень виявили максимальну кількість агресивних зіткнень із іншими видами (без розгляду схожості прояву агресії цих видів).

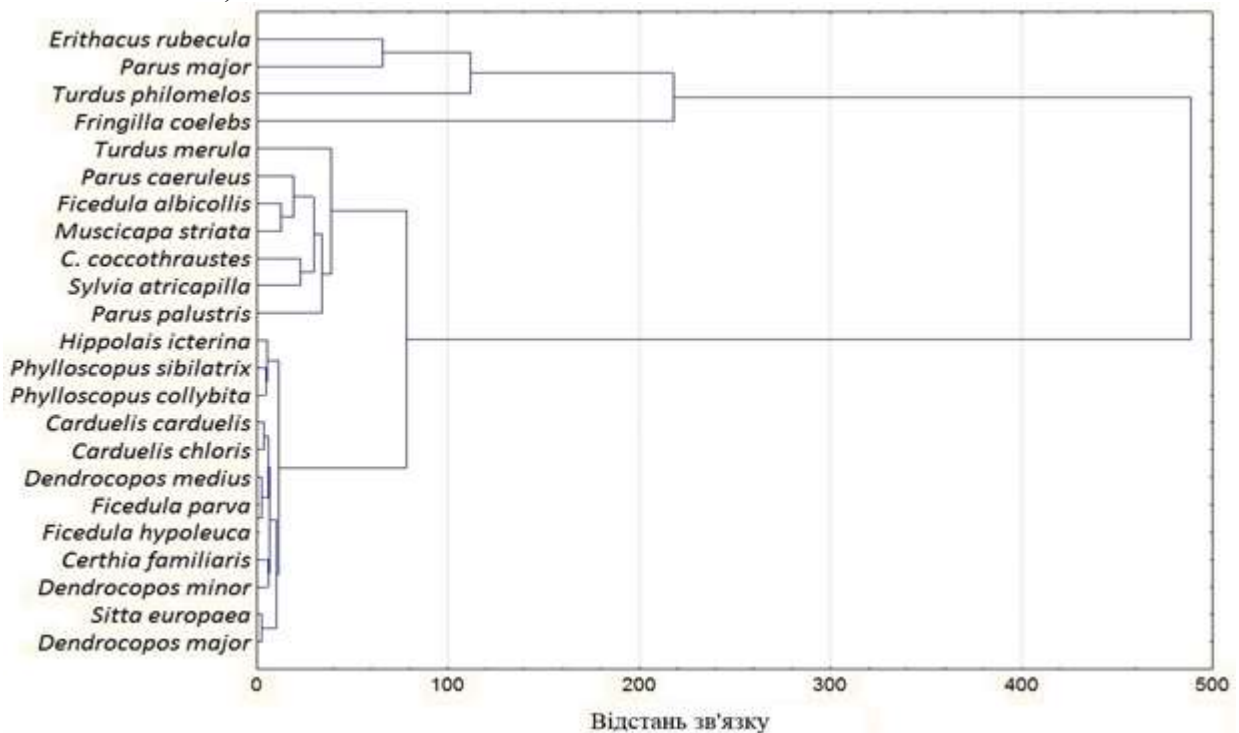


Рис. 4. Розподіл видів за проявом агресивної поведінки на місцях водопою у Канівському заповіднику

Найбільш агресивні види птахів потрапили у найбільш віддалені кластери, а найменш агресивні – згруповані поруч. Основними активними агресорами на підслідних територіях є: зяблик *Fringilla coelebs*, костогриз *Coccothraustes coccothraustes*, дрізд чорний *Turdus merula*, дрізд співочий *Turdus philomelos*, синиця велика *Parus major*, гаїчка болотяна *Parus palustris*, синиця блакитна *Parus caeruleus*, мухоловка білошия *Ficedula albicollis*. При цьому у Канівському заповіднику та дендропарку «Олександрія» до них належать кропив'янка чорноголова *Sylvia atricapilla* та вільшанка *Erithacus rubecula*. А на біостаціонарі «Вакалівщина» і у дендропарку «Олександрія» повзик *Sitta europaea* та щиглик *Carduelis carduelis*.

**Рейтинг успішності агресії при нападі та захисті.** У підрозділі проілюстровано результати оригінального методу обрахунку рейтингу успішності агресивної взаємодії птахів під час нападу та захисту (рис. 5). Залежно від цього кожний вид опиняється у певній зоні шкали, що характеризує його успішність.

Результати перевірено непараметричним критерієм Вілкоксона, що не виявив вірогідних відмінностей на різних точках спостережень. Обговорено умови та межі схожості результатів.

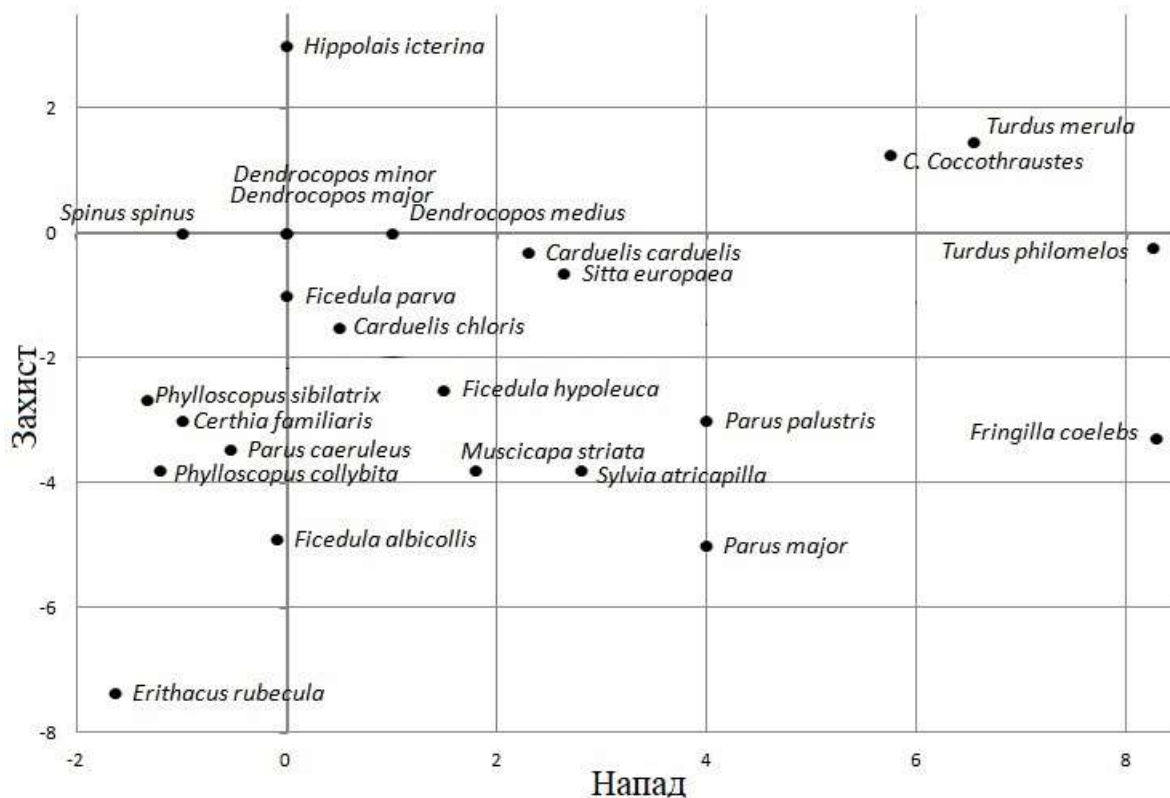


Рис. 5. Рейтинг успішності нападу та оборони птахів у державному дендропарку «Олександрія»

Згідно з отриманими результатами за рейтингом успішності агресивних зіткнень види розподілилися на 4 групи:

1. види, які успішно захищаються та нападають, тобто є безперечними домінантами на території;
2. види, які добре захищаються, але невдало нападають;
3. види, котрі погано захищаються і невдало нападають, також вони мають підлеглий статус;
4. види, які успішно нападають, але погано захищаються.

До першої групи видів належить *T. merula*. Він є домінантом на досліджуваних територіях. У Канівському заповіднику домінантами є також *T. philomelos*, *C. coccothraustes*, *F. albicollis*, *Ficedula hypoleuca*, *Dendrocopos minor*. На біостаціонарі «Вакалівщина» – *Aegithalos caudatus* та *Dendrocopos medius*. У дендропарку «Олександрія» – *Dendrocopos medius* та *C. coccothraustes*.

Жодного збігу видів для другої групи не виявлено. У дендропарку «Олександрія» така успішність агресивної поведінки характерна *Spinus spinus*. На біостаціонарі «Вакалівщина»: *D. medius*, *C. coccothraustes*, *Motacilla alba*. У Канівському заповіднику: *C. carduelis* та *D. major*.

До третьої групи видів належать *P. caeruleus* та *Certhia familiaris*, які займають підлегле положення у всіх досліджених біоценозах. У Канівському заповіднику таке саме положення займає *F. albicollis* та *Hippolais icterina*; на

біостаціонарі «Вакалівщина»: *Phylloscopus collybita*, *C. carduelis*, *D. minor*, *H. icterina*; у дендропарку «Олександрія»: *E. rubecula*, *F. albicollis*, *Ficedula parva*, *Phylloscopus sibilatrix*, *Ph. collybita*.

До четвертої групи входять: *S. europaea*, *Carduelis chloris*, *F. coelebs*, *P. palustris*, *P. major*, *S. atricapilla*. Крім того, як зазначено вище, ці види виявились найагресивнішими. Стратегія їхньої міжвидової поведінки виражається у швидкому активному нападі, але вони не витрачають енергію на захист території. До цієї категорії видів у Канівському заповіднику належать: *D. medius*, *Muscicapa striata*, *E. rubecula*, *Ph. sibilatrix*, *Ph. collybita*; на біостаціонарі «Вакалівщина»: *T. philomelos*, *S. spinus*, *F. albicollis*, *E. rubecula*; у дендропарку «Олександрія»: *T. philomelos*, *C. carduelis*, *M. striata*, *F. hypoleuca*.

Проаналізовано залежність результатів рейтингу від порівняння окремих морфологічних характеристик виду (середня маса та довжина тіла) та його щільності на території досліджень, а також від кількості зареєстрованих випадків як міжвидової, так і внутрішньовидової агресивної поведінки. Встановлено, що загальний рейтинг успіху агресії корелює із загальною кількістю випадків агресивної поведінки птахів ( $r=0,647$ ;  $p<0,01$ ); більшою мірою із міжвидовою агресивністю видів ( $r=0,714$ ;  $p<0,01$ ), ніж із внутрішньовидовою ( $r=0,478$ ;  $p<0,05$ ). Вага і довжина тіла також значно корелюють із сумарною успішністю агресивних зіткнень ( $r=0,745$ ;  $p<0,01$  і  $r=0,710$ ;  $p<0,01$ ).

Встановлено, що успішність агресивної взаємодії під час захисту і нападу мало корелюють між собою ( $r=0,324$ ;  $p>0,05$ ), проте більше пов'язані з іншими факторами. На успішність захисту найбільше впливає вага ( $r=0,774$ ;  $p<0,01$ ) та розмір ( $r=0,695$ ;  $p<0,01$ ) але менше – кількість агресивних реакцій ( $r=0,409$ ;  $p<0,05$ ), переважно за рахунок міжвидових конфліктів ( $r=0,455$ ;  $p<0,05$ ). Підтверджено, що розмір тіла забезпечує успіх під час захисту: чим птах є більшим, тим більший цей успіх.

Успішність нападу сильно корелює із агресивністю видів на території ( $r=0,847$ ;  $p<0,01$ ): більше у міжвидовій агресії ( $r=0,877$ ;  $p<0,01$ ), менше у внутрішньовидовій ( $r=0,788$ ;  $p<0,01$ ). Розмір виду менше корелює із успіхом під час нападу. Тобто ми бачимо, що на успішність захисту впливає розмір птаха, а на успішність нападу – кількість випадків міжвидової та внутрішньовидової агресії.

Часто вважають, що чисельність виду на території може впливати на частоту прояву агресії й на успішність зіткнень. Але у дисертації встановлено, що на усіх досліджених водопоях в усіх видів птахів такий зв'язок відсутній.

## **МІЖВИДОВА ТА ВНУТРІШНЬОВИДОВА АГРЕСІЯ ОСНОВНИХ ВИДІВ-АГРЕСОРІВ ПТАХІВ**

У розділі проаналізовано особливості поведінки головних 12 видів-агресорів на досліджених територіях. Для кожного з цих видів охарактеризовано: добову динаміку активності прильоту на водопій; динаміку зайнятості на водопої; зв'язок чисельності, зайнятості та випадків агресивної поведінки; вплив присутності поруч та агресивності інших видів птахів на зайнятість у поведінкових актах на водопої; активність прильоту та прояви агресії.

Встановлено співвідношення агресивних та неагресивних зіткнень у міжвидових та внутрішньовидових контактах (для порівняння) і частоту прояву агресії.

Вивчали значення певних морфометричних показників птахів для успішності агоністичної взаємодії між агресором та його об'єктом. Для більшості з них зв'язок агресії з розмірами жертви виявився відсутнім. Винятком становили представники родини Синицевих (*Paridae*) (табл. 1), для яких випадки агресивної поведінки вірогідно корелюють з вагою та довжиною тіла виду, на який спрямована агресія.

Таблиця 1

Показники кореляції (R) між проявом агресії синиць до інших масових видів птахів у Канівському природному заповіднику та розмірами цих видів

Вид	<i>Parus palustris</i>	<i>Parus caeruleus</i>	<i>Parus major</i>
Маса тіла	-0,540*	-0,455*	-0,759**
Довжина тіла	-0,573*	-0,479*	-0,721**

Примітка: \* –  $p < 0,05$ ; \*\* –  $p < 0,01$

Зі збільшенням лінійного розміру потенційної цілі, зменшувалася кількість випадків агресії синиць на неї. Тож підтверджено, що збільшення розміру видів зазвичай позитивно корелює з рангом у міжвидовій ієрархії (Іваницький, 1982). Також встановлений у роботі зв'язок успішності захисту зі збільшенням лінійних розмірів виду. Проте це стосується синиць. Для інших видів такого зв'язку не виявлено.

Для окремих видів встановлено критичну відстань, на якій виникає реакція агресії та зв'язок агресії із поведінковими актами на водопої відповідно їх статево-вікових груп. За модельний вид був вибраний зяблик (табл. 2). Виявлено значний зв'язок прояву агресії як між самцями або самками, а також відносно їхньої загальної кількості і стосовно ювенільних особин.

Таблиця 2

Показник кореляції (R) між проявом агресії статево-вікових груп *Fringilla coelebs* і кількісними показниками та поведінковими актами птахів на водопої

Зв'язок агресії із:	Самки ♀	Самці ♂	Ювенільні особини
Кількість особин своєї статі / віку	0,652**	0,747 ***	0,624**
Купанням	0,529**	0,704 ***	0,571 **
Питтям	0,526**	0,607**	0,502**
Пошуком корму	0,442*	0,308*	0,304*
Кількість особин свого виду	0,627**	0,752 ***	0,322*
Агресивністю особин свого виду	0,746***	0,782 ***	0,369*
Кількість усіх птахів	0,735***	0,591**	0,294*
Агресивністю усіх птахів	0,761 ***	0,729***	0,465*

Примітка: \* –  $p > 0,05$ ; \*\* –  $p < 0,05$ ; \*\*\* –  $p < 0,01$

Встановлено значний кореляційний зв'язок за перерахованими вище параметрами для дорослих самців і самок, на відміну від ювенільних особин, хоча

вони виявляли агресію як до особин свого виду (дорослих та ювенільних), так і до особин інших видів птахів.

Виділено три типи відповіді лісових птахів (виділених нами видів-агресорів) на міжвидову агоністичну взаємодію: перший – завжди пропорційна відповідь на звернену до них агресію; другий – прояв агресії на велику кількість інших видів, хоча мало хто з них виявляє агресію до нападника (рис. 6); третій – майже повна відсутність агресивної відповіді на напади з боку інших видів птахів.

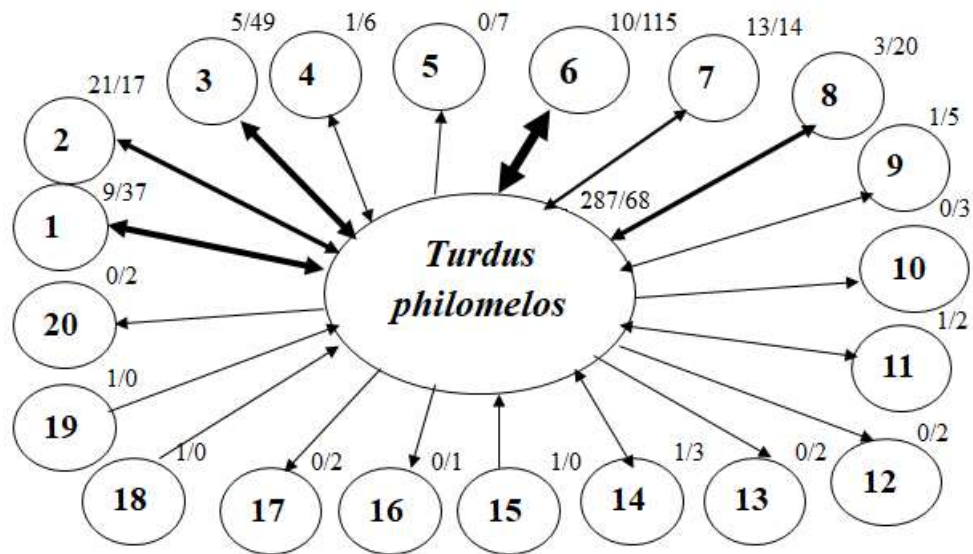


Рис. 6. Соціограма розподілу агресивних зіткнень *Turdus philomelos* на території Канівського заповідника

*Примітка:* Біля кожного виду праворуч зверху є дробове число, в якому вказано загальну кількість агресивних контактів: у чисельнику – ініційовані цим птахом, у знаменнику – напрямлених на нього. Номерами у кружечках позначено види, з якими відбулась взаємодія: 1 – *E. rubecula*; 2 – *T. merula*; 3 – *P. major*; 4 – *P. caeruleus*; 5 – *P. palustris*; 6 – *F. coelebs*; 7 – *C. coccothraustes*; 8 – *S. atricapilla*; 9 – *H. icterina*; 10 – *F. albicollis*; 11 – *M. striata*; 12 – *Ph. sibilatrix*; 13 – *Ph. collybita*; 14 – *C. carduelis*; 15 – *C. chloris*; 16 – *C. familiaris*; 17 – *S. europaea*; 18 – *D. major*; 19 – *D. minor*; 20 – *D. medius*; 21 – *F. parva*.

Дослідження міжвидової агоністичної взаємодії видів-агресорів дало підстави виділити групи птахів, згідно характером їх відповіді на агресію:

1 група: види, які завжди пропорційно відповідають на звернену до них агресію. До них належать зяблик *F. coelebs*, синиця велика *P. major*, костогриз *C. coccothraustes* та кропив'янка чорноголова *S. atricapilla*.

2 група: види, які проявляють агресію на велику кількість інших видів, проте мало хто виявляє агресію до них. До цих видів належать дрозди чорний *T. merula* та співочий *T. philomelos* і повзик *S. europaea*;

3 група: види, на які напрямлена значна кількість випадків агресії від інших видів птахів, проте вони самі майже не відповідають агресією на нападників. Таку реакцію виявляють синиця блакитна *P. caeruleus*, гаїчка болотяна *P. palustris* та щиглик *C. carduelis*.



## ВИСНОВКИ

1. Добова активність прильоту птахів лісового комплексу на місця водопою у Лісостеповій зоні України триває протягом усієї світлої частини доби; її пік припадає на ранок (6–9 година на різних ділянках). Також існує другий, менший пік прильоту птахів – близько 15-ї години.

2. Зростання кількості присутніх поруч особин птахів на досліджених водопоях зумовлює збільшення кількості випадків агресії. У Канівському заповіднику є сильний зв'язок між цими показниками, у дендропарку «Олександрія» й на біологічному стаціонарі «Вакалівщина» кореляційний зв'язок середньої сили.

3. Більшість прильотів лісових птахів до води протягом доби на досліджених водопоях зумовлені потребою у купанні. Виявлено сильний кореляційний зв'язок між динамікою кількості птахів та їх зайнятості у акті купання на усіх водопоях: у Канівському заповіднику, дендропарку «Олександрія» і на біостаціонарі «Вакалівщина». У дендропарку «Олександрія» в ранкові години виокремлюється великий пік прильоту птахів з метою пиття, тоді як протягом полуденних та вечірніх годин більшість прильотів пов'язані з купанням. На інших двох водопоях приліт птахів з метою купання більш вирівняний.

4. Із 21 виду птахів, спільних для всіх трьох досліджених територій, видами-агресорами є зяблик, костогриз, дрозди чорний і співочий, синиці велика і блакитна, гаїчка болотяна, мухоловка білошия. Кропив'янка чорноголова та вільшанка є ініціаторами агресивної взаємодії лише у Канівському заповіднику і дендропарку «Олександрія», а повзик та щиглик – на біостаціонарі «Вакалівщина» і в дендропарку «Олександрія».

5. Успішність агресивної взаємодії птахів лісових орнітокомплексів кількісно оцінена завдяки розробленому методу обрахунку рейтингу агресивної взаємодії.

6. За рейтингом успішності видів у агоністичних контактах виділено чотири групи видів: I – види-домінанти, які успішно захищаються і нападають; II – види, котрі успішно захищаються, але програють, коли самі нападають; III – види, які програють і захист, і напад, займають підлегле положення у досліджених умовах; IV – види, які успішно нападають, але програють захист. У частини видів птахів успішність агресивної поведінки відрізнялася на різних ділянках. На всіх ділянках до I групи належав чорний дрізд, до III – синиця блакитна і підкоришник, до IV – зяблик, вільшанка, кропив'янка чорноголова, синиця велика, гаїчка болотяна і зеленяк.

7. За характером відповіді на міжвидову агоністичну взаємодію видів-агресорів виділено три групи: (1) види, які завжди відповідають на звернену до них агресію (зяблик, синиця велика, костогриз і кропив'янка чорноголова); (2) види, які проявляють агресію на велику кількість інших видів, проте мало хто виявляє агресію до них (дрозди чорний і співочий, повзик); (3) види, на які спрямовано значну частку агресії від інших видів птахів, проте вони самі майже

не відповідають агресією на нападників (синиці блакитна, гаїчка болотяна та щиглик).

## СПИСОК ОПУБЛІКОВАНИХ ПТАЦЬ ЗА ТЕМОЮ ДИСЕРТАЦІЇ

*Статті у наукових фахових виданнях України, які входять до міжнародних наукометричних баз даних:*

1. Markova, A. 2017. Interspecific aggression of the Passerine birds (Aves, Passeriformes) on watering places in Wood-and-Steppe zone of Ukraine. *Vestnik zoologii* 51(6), p. 499–508.

*Статті у наукових фахових виданнях України, які входять до переліку МОН України:*

1. Маркова, А. О., Турчик, А. В., Горобець, Л. В. 2013. Особливості поведінки лісових птахів на місцях водопою. *Вісник КНУ імені Тараса Шевченка. Біологія* 63, с. 39–43. (особистий внесок здобувача: збір та обробка матеріалу, написання частини тексту)

2. Маркова, А. О. 2015. Реакція агресії у зяблика (*Fringilla coelebs* L., 1758) та пов'язані із нею поведінкові акти на водопої в природних та антропогенно змінених територіях. *Вісник Харківського національного університету імені В.Н.Каразіна. Серія: Біологія* 25, с. 285–294.

3. Маркова, А. О. 2016. Поведінкові акти та прояв агресії деяких птахів родини Paridae на місцях водопою у гніздовий період. *Науковий вісник Чернівецького університету. Біологічні системи* 8(2), с. 233–238.

4. Маркова, А. О. 2016. Міжвидова та внутрішньовидова агресія мухоловки білошиїї (*Ficedula albicollis*) та мухоловки сірої (*Muscicapa striata*). *Вісник Одеського національного університету. Біологія* 2(39), с. 97–108.

5. Маркова, А. О. 2016. Поведінкові акти та прояв агресії мухоловки білошиїї (*Ficedula albicollis*) та мухоловки сірої (*Muscicapa striata*) на місцях водопою. *Вісник Запорізького національного університету. Серія «Біологічні науки»* 2, с. 40–46.

6. Маркова, А. О. 2016. Агресивна поведінка вільшанки (*Erithacus rubecula*, *Muscicapidae*, *Passeriformes*, *Aves*) на місцях водопою лісостепової зони України. *Вісник Дніпропетровського університету. Біологія, екологія* 24(2), с. 283–289.

7. Маркова, А. О. 2018. Особливості агресивних взаємодій трьох видів родини Paridae з іншими видами птахів на місцях водопою. *Вісник Національного науково-природничого музею* 16, с. 89–98.

*Статті в інших виданнях (статті у неперіодичних збірниках наукових праць (ISBN), у т.ч. статті у збірниках за матеріалами конференцій):*

1. Маркова, А. О. 2015. Агресія птахів на місцях водопою у Канівському природному заповіднику. *Заповідна справа* 1(21), с. 66–73.

2. Маркова, А. О., Серебряков, В. В. 2015. Поведінкові акти чорного та співочого дроздів на місцях водопою. *Вісник КНУ імені Тараса Шевченка. Серія: Біологія* 70, с. 33–38. (особистий внесок здобувача: збір та обробка матеріалу, написання тексту)

3. Яненко, В. О., Казанник, В. В., Турчик, А. В., Маркова, А. О. 2015. Видовий склад і добова активність птахів державного дендрологічного парку «Олександрія» НАН України. *Західноукраїнське орнітологічне товариство «Troglodytes»* 5–6, с. 26–37. (особистий внесок здобувача: збір та обробка частини матеріалу)

4. Маркова, А. О., Серебряков, В. В. 2016. Differences in aggressive behavior of related species of flycatchers (*MUSCICAPIDAE*) family. *Вісник КНУ імені Тараса Шевченка. Серія: Біологія* 2(72), с. 63–68. (особистий внесок здобувача: збір та обробка матеріалу, написання тексту)

5. Маркова, А. О., Серебряков, В. В. 2016. Дослідження агресивної поведінки кропив'янки чорноголової (*Sylvia atricapilla*) на місцях водопою. *Scientific Journal «ScienceRise:Biological Science»* 2(2), с. 11–18. (особистий внесок здобувача: збір та обробка матеріалу, написання тексту)

*Тези наукових доповідей:*

1. Маркова, А. А., Гарабец, Л. В., Серебрякоу, В. В. 2010. Выкарыстанне месца уводапою для маніторынгу рэдкіх відаў птушак. *Мониторинг окружающей среды: сборник материалов международной научно-практической конференции (21–22 октября 2010 г., г. Брест)* – Брест: БрГУ, с. 179–180.

2. Горобець, Л. В., Горобець, М. Р., Маркова, А. О. 2011. Основні причини смертності птахів при відлові орнітологічними сітками-павутинками малих розмірів. *Теоретичні та практичні аспекти оології в сучасній зоології: Матеріали IV міжнародної науково-практичної конференції (5–8 жовтня 2011 року м. Київ – м.Канів)*, с. 47–48.

3. Маркова, А. О. 2011. Поведінкові особливості використання місць водопою лісовими птахами. *Матеріали VI міжнар. конф. молодих науковців (22–25 листопада 2011, м. Харків)*, с. 469–470.

4. Маркова, А. О. 2012. Основні поведінкові реакції птахів дендропарку «Олександрія» на місцях водопою. *Матеріали VII міжнар. конф. молодих науковців (20–23 листопада 2012, м. Харків)*, с. 270–271.

5. Маркова, А. О. 2014. Міжвидова агресія лісових птахів на місцях водопою. «Біологія: від молекули до біосфери». *Матеріали IX Міжнародної конференції молодих науковців (18–20 листопада 2014, Харків)*, с. 130–131.

6. Маркова, А. О. 2014. Прояв агресії у птахів лісових угруповань на місці водопою у Канівському природному заповіднику. *Зоологічний кур'єр. Тези доповідей Конференції молодих дослідників-зоологів (14 листопада 2014, Київ)* 8, с. 19.

7. Маркова, А. О. 2014. Багаторічна динаміка видового різноманіття птахів грабової діброви в околицях урочища Мокрий Яр у Канівському природному заповіднику. *Міжнародна наукова конференція, присвячена 180-річчю заснування кафедри зоології «Вивчення та збереження біорізноманіття в сучасних умовах» (26–28 вересня 2014 р. м. Київ та м. Канев)*, с. 36–39.

8. Маркова, А. О. 2015. Міжвидова і внутрішньовидова агресія деяких птахів родини Paridae на місцях водопою у гніздовий період. *Молодь і поступ біології:*

XI Міжнародна наукова конференція студентів та аспірантів. Збірник тез (20–23 квітня 2015, Львів), с. 294–295.

9. Маркова, А. О. 2015. Міжвидова агресія птахів на місцях водопою // Зоологічний кур'єр. Тези доповідей Конференції молодих дослідників-зоологів (18–19 листопада 2015, Київ) 9, с. 27–28.

10. Маркова, А. О. 2015. Міжвидові взаємодії вільшанки (*Erithacus rubecula*) у гніздовий період на місцях водопою. *Zoocenosis – 2015. Біорізноманіття та роль тварин в екосистемах: Матеріали VIII Міжнародної наукової конференції (Дніпропетровськ, Україна, 21–23 грудня 2015)*, с. 262–264.

11. Kazanyuk, V., Serebbrykov, V., Markova, A. 2016. Invasion of Waxwing *Bombycilla garrulous* in Polissya and Forest-steppe zone of Left-bank Ukraine. *Biological Invasions: Interactions with Environmental Change. Book of abstracts. Ries. C. & Krippel (eds.) (NEOBIOTA 2016 – 9<sup>th</sup> International Conference on Biological Invasions. Vianden, Luxembourg, 14–16 September 2016)*, p. 85.

## АНОТАЦІЯ

**Маркова А. О. – Міжвидові відносини та поведінкові особливості лісових птахів на місцях водопою. – Кваліфікаційна наукова праця на правах рукопису.**

Дисертація на здобуття наукового ступеня кандидата біологічних наук за спеціальністю 03.00.08 – зоологія. – Інститут зоології ім. І. І. Шмальгаузена НАН України, Київ, 2019.

Дисертація присвячена вивченню поведінки птахів лісових угруповань у Лісостеповій зоні України. У роботі вперше для України досліджено агоністичні взаємодії лісових птахів на місцях водопою з врахуванням динаміки прильоту на водопій протягом дня, зайнятості у поведінкових актах, чисельності та видового складу присутніх поруч птахів. Розроблено й апробовано метод розрахунку рейтингу успішності агресивної взаємодії птахів при реакції захисту та нападу, запропоновано класифікацію і розподіл птахів на групи за рейтингом успішності реакції агресії у міжвидовій взаємодії, а також встановлено, що на дослідженій території більшість прильотів лісових птахів до водопоїв, викликані потребою у купанні, а не в питті води.

У добовій динаміці прильотів лісових птахів на водопій у лісах наявні два піки – ранковий (з 6:00 до 9:00) і денний (15:00). Подібні результати відомі для аридних біотопів, але там наявні два двовершинні піки: ранковий і вечірній. Ранковий пік є більш вираженим як у аридних біотопах, так і у лісових.

Показано, що зростання кількості присутніх поруч особин птахів на водопої викликає зростання випадків агресії, а динаміка активності прильоту найбільше корелює із купанням, а не із питтям. Прояв агресії залежить не від ресурсу, а від видової взаємодії.

Найбільш агресивними видами птахів є: зяблик *Fringilla coelebs*, костогриз *Coccothraustes coccothraustes*, дрізд чорний *Turdus merula*, дрізд співочий *Turdus philomelos*, синиця велика *Parus major*, та блакитна *Parus caeruleus*, гаїчка болотяна *Parus palustris*, мухоловка білошия *Ficedula albicollis*, кропив'янка

чорноголова *Sylvia atricapilla*, вільшанка *Erithacus rubecula*, повзик *Sitta europaea*, щиглик *Carduelis carduelis*.

Запропоновано класифікацію лісових птахів за рейтингом успішності агресивної взаємодії: I група – доміанти у міжвидових відносинах; II група – види, які добре захищаються, але мають низький рейтинг нападу; III група – види, які програють і під час захисту, і під час нападу; IV група – види з низьким рейтингом захисту і високим рейтингом нападу.

Виокремлено типи відповіді птахів видів-агресорів на міжвидову агоністичну взаємодію: перший – завжди пропорційна відповідь на агресію; другий – прояв агресії на велику кількість інших видів, з котрих мало які виявляють агресію до нападника; третій – майже повна відсутність відповіді агресією на нападників, від яких трапляється значна кількість випадків агресії.

**Ключові слова:** поведінка, птахи, водопій, динаміка активності, міжвидові відносини, внутрішньовидові відносини, агресія, Лісостеп, Україна.

## АННОТАЦІЯ

**Маркова А. А. – Межвидовые взаимоотношения и особенности поведения лесных птиц на местах водопоя. – Квалификационная научная работа на правах рукописи.**

Диссертация на соискание ученой степени кандидата биологических наук по специальности 03.00.08 – зоология. – Институт зоологии им. И. И. Шмальгаузена НАН Украины, Киев, 2019.

Диссертация посвящена изучению поведения птиц лесных биотопов в Лесостепной зоне Украины. В работе впервые для Украины комплексно исследованы агонистические взаимодействия лесных птиц на местах водопоя, учитывая динамику прилета на водопой в течение дня, занятость в поведенческих актах, численность и видовой состав присутствующих рядом птиц. В суточной динамике прилетов лесных птиц на водопой в лесных биотопах есть два пика – утренний (с 6:00 до 9:00) и дневной (15:00). Подобные результаты известны для аридных биотопов, но там имеются два пика – утренний и вечерний. Утренний пик является более выраженным и в аридных биотопах, и в лесных. Установлено, что на исследованной территории большинство прилетов лесных птиц к водопоям вызваны необходимостью в купании, а не в питье. Разработан и апробирован метод расчета рейтинга успешности агрессивного взаимодействия птиц при реакции защиты и нападения. Определено 12 видов-агрессоров среди лесных птиц. Предложена классификация птиц на группы по рейтингу успешности реакции агрессии в межвидовых взаимодействиях. Выделено три типа видов, исходя из предпочитаемой склонности их ответа на проявленную в их сторону агрессию.

**Ключевые слова:** поведение, птицы, водопой, динамика активности, межвидовые отношения, внутривидовые отношения, агрессия, Лесостепь, Украина.

## ABSTRACT

**Markova A. O. Interspecific relationships and behavioral features of the forest birds on the watering places. – Qualifying scientific research on the rights of the manuscript.**

Dissertation to obtain the scientific degree of Candidate of Biological Sciences within the specialization 03.00.08 – zoology. – I. I. Schmalhausen Institute of zoology of NAS of Ukraine, Kyiv, 2019.

The dissertation is devoted to the study of the forest bird's behavior in the Forest-Steppe zone of Ukraine. In the study, the agonistic interactions of forest birds on watering places are investigated in complex for the first time in Ukraine considering dynamics of arrival to watering place during the day, involvement into behavioral acts, number and species composition of the birds that present nearby. Method of calculation of success rate in the aggressive interactions of the birds during defense and attack responses is proposed and approbated. Classification of the forest birds is proposed on the basis of the rating of success in interspecific aggressive interactions. It is also established that on the investigated areas most of the forest birds' arrivals to watering places are caused by the need for bathing, but not drinking.

There are two peaks of the arrival to the watering places in the forests: first peak in the morning (from 6:00 till 9:00) and second one during the daytime (15:00). Similar results are known for the arid habitats, but there are two bimodal peaks which present morning and evening. Therefore, the morning peak is more pronounced both in arid and forest biotopes.

It is shown that increasing of abundance of the birds that present nearby on the watering places causes increase in the number of aggression cases and that dynamics of activity in arrival correlate the most with bathing, but not with drinking. The display of aggression isn't relating to the water resources, but to the species interactions.

In studied areas the most aggressive species of the birds are: Chaffinch *Fringilla coelebs*, Hawfinch *Coccothraustes coccothraustes*, Blackbird *Turdus merula*, Song thrush *Turdus philomelos*, Great tit *Parus major*, Blue tit *Parus caeruleus*, Marsh tit *Parus palustris*, Collared flycatcher *Ficedula albicollis*, Blackcap *Sylvia atricapilla*, Robin *Erithacus rubecula*, Nuthatch *Sitta europaea*, Goldfinch *Carduelis carduelis*.

A classification of the forest birds is proposed on the basis of the rating of their success in aggressive interactions: group I – dominant species in the interspecific interactions; group II – species that good during defense, but has low rating in attack; group III – species that losing both during defense and attack; group IV – species with low rating of defense, but high rank in attack.

There are three types of the forest birds' species-aggressors response to the interspecific agonistic interactions: first type – species that responding to aggression they facing in equal proportion to it; second type – species that displaying aggression to a large number of other species, but few of these species are aggressive in response to them; third type – species that faces aggression from other species of birds, but almost not responding with aggressive attacks.

**Key words:** behavior, birds, watering places, activity dynamics, interspecific relationships, intraspecific relationships, aggression, Forest-Steppe, Ukraine.