

**КИЇВСЬКИЙ НАЦІОНАЛЬНИЙ УНІВЕРСИТЕТ
ІМЕНІ ТАРАСА ШЕВЧЕНКА**

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

Кваліфікаційна наукова
праця на правах рукопису

МАРКОВА АННА ОЛЕКСАНДРІВНА

УДК: 598.2:59/.5+502.05

ДИСЕРТАЦІЯ
МІЖВИДОВІ ВІДНОСИНИ ТА ПОВЕДІНКОВІ ОСОБЛИВОСТІ
ЛІСОВИХ ПТАХІВ НА МІСЦЯХ ВОДОПОЮ

03.00.08 – зоологія

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

_____ /А. О. Маркова/

(підпис, ініціали та прізвище здобувача)

Науковий керівник: доктор біологічних наук, професор, Серебряков В. В

Київ – 2019

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 особливу увагу приділено вивченню та аналізу прояву агресивної поведінки при зустрічі різних видів птахів, враховуючи динаміку прильоту на водопій протягом дня, зайнятості у поведінкових актах та чисельності та видовому складу присутніх поруч птахів. Розроблено та апробовано метод розрахунку рейтингу успішності агресивної взаємодії птахів при реакції захисту та нападу.

Польові спостереження за поведінкою птахів на водопої проводили на трьох територіях, що належать до Лісостепової зони та входять до трьох областей України: державний дендрологічний парк «Олександрія» (Київська обл.), Канівський природний заповідник (Черкаська обл.) та біологічний стаціонар «Вакалівщина» (Сумська обл.). Дослідження охоплюють період 2010-2015 років. Спостереження проведено в кінці травня – початку липня, що відповідає середині та кінцю гніздового періоду, у час з ранкових сутінок (4:00) до вечірніх (22:00). Загалом проведено 559 годин спостережень та проаналізовано приблизно 34 тис. взаємодій. В місцях дослідження зареєстровано 47 видів птахів, з них 21 є спільним на досліджуваних територіях.

У роботі використано загальноприйняті етологічні методи спостереження за поведінкою тварин у польових умовах. Використовували 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») із модифікаціями внесеними дослідником, необхідними для виконання даної роботи.

Дослідження добової динаміки прильотів птахів на водопій у лісах виявило два піки – ранковий (з 6:00 до 9:00) та денний (15:00). Подібні результати відомі також для аридних біотопів, але там наявні два двовершинні піки: ранковий та вечірній піки. Таким чином ранковий пік є двовершинним та більш вираженим і у аридних біотопах і у лісових.

Показано, що зростання чисельності присутніх поруч особин птахів на водопой викликає зростання кількості випадків агресії, а динаміка активності прильоту найсильніше корелює із купанням, а не із питтям.

Перевірено зв'язок прояву агресії із використанням водного ресурсу. Виявлено, що на кожній з досліджуваних територій прояв агресії пов'язаний із якимось певним поведінковим актом. Так, у Канівському заповіднику виявлено сильний зв'язок агресії птахів із зайнятістю у акті купання, у дендропарку «Олександрія» – із питтям, а на біостаціонарі «Вакалівщина» – із пошуком кормових об'єктів. А отже прояв агресії в більшій мірі має залежати не від ресурсу, а від видової взаємодії.

В роботі уперше для України розроблено та апробовано метод розрахунку рейтингу успішності агресивної взаємодії птахів при реакції захисту та нападу. Визначено, що результат успішності агресивних зіткнень є схожим на різних територіях. Для аналізу агресивних взаємодій враховували кількість зіткнень кожного виду із особинами свого та інших видів або відсутність агресивної чи толерантну поведінку. Методом ієрархічного кластерного аналізу виділено найбільш агресивних, тобто таких, які виявили агресію найбільшу кількість разів до найбільшої кількості інших видів. До них належать: зяблик *F. coelebs*, костогриз *C. coccothraustes*, дрізд чорний *T. merula*, дрізд співочий *T. philomelos*, синиця велика *P. major*, та блакитна *P. palustris*, гаїчка болотяна *P. caeruleus*, мухоловка білошия *F. albicollis*, кропив'янка чорноголова *S. atricapilla*, вільшанка *E. rubecula*, повзик *S.*

europaea, щиглик *C. carduelis*.

Відповідно до результатів рейтингу успішності агресивної взаємодії, запропоновано класифікацію лісових птахів на 4 групи: I група – це доміанти у міжвидових відносинах; II група – це види, які добре захищаються, але мають низький рейтинг нападу; III група – види, що програють і під час захисту а під час нападу; IV група – види з низьким рейтингом захисту і високим рейтингом нападу.

Комплексно проаналізовано особливості поведінки 12 видів-агресорів на досліджуваних територіях. Для кожного з цих видів встановлено: динаміку активності прильоту на водопій, динаміку зайнятості на водопої, досліджено зв'язок чисельності, зайнятості та випадків агресивної поведінки, вплив присутності та агресивності інших видів птахів поруч на зайнятість у поведінкових актах на водопої, активність прильоту та прояв агресії. Для певних видів встановлено критичну відстань, на якій починається реакція агресії та . прояв агресивної поведінки у межах статеві-вікової структури птахів. Встановлено співвідношення агресивної та не агресивної поведінки на різних територіях у міжвидових та внутрішньовидових взаємодіях (для порівняння) та частоту прояву агресії.

Виділено три типи характеру відповіді лісових птахів видів-агресорів на міжвидову агоністичну взаємодію: перший – це види, які завжди пропорційно відповідають на звернену до них агресію; другий – це види, які проявляють агресію на велику кількість інших видів, проте мало хто виявляє агресію до них; третій – це види, на які напрямлена значна кількість випадків агресії від інших видів птахів угруповання, проте вони самі майже не відповідають агресією на нападників.

В роботі уперше для України комплексно досліджено агоністичні взаємодії лісових птахів на місцях водопою, розроблено метод розрахунку рейтингу успішності агоністичної взаємодії птахів при реакції захисту та нападу, запропонована класифікація птахів на групи за рейтингом успішності реакції агресії у міжвидовий взаємодії, а також встановлено, що на

дослідженій території більшість прильотів лісових птахів до водопоїв викликані потребою у купанні а не питті води.

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

Список публікацій здобувача

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 ВАК/МОН України):

1. Маркова, А.О., Турчик, А.В., Горобець, Л.В. 2013. Особливості поведінки лісових птахів на місцях водопою. *Вісник КНУ ім. Т. 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. 285–94.
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 білошиї (*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 білошиї (*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 поведінки 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 ім. 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 ім. 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 уадапою для маніторынгу рэдкіх відаў птушак. Мониторинг окружающей среды: сборник материалов международной научно-практической конференции, Брест, 21-22 октября 2010 г. – 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, 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 року, с. 469–470.
4. Маркова, А.О. 2012. Основні поведінкові реакції птахів дендропарку «Олександрія» на місцях водопою. Матеріали VII між нар. конф. молодих науковців 20–23 листопада 2012 року, 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. Kazannyk, 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 – 9th International Conference on Biological Invasions. Vianden, Luxembourg, 14-16 September 2016)*, p. 85.

ABSTRACT

Markova A.O. Interspecific relationships and behavioral features of the forest birds in the watering places. – Qualification scientific 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. Especial attention in the work is given to the study and analysis of displaying aggressive behavior during an encounter in the different species of birds considering dynamics of arrival to water place during the day, involvement into behavioral acts, numbers and species composition of the birds that present nearby. A new method of calculation success rate in the aggressive

interactions of the birds during the defensive and attack responses is proposed and approbated.

Field observations on the birds' behavior on the watering places were carried on the three territories within Forest-Steppe zone in three regions of Ukraine: National Arboretum "Oleksandriya" (Kyiv reg.), Kaniv Nature Reserve (Cherkasy reg.), biological station "Vakalivshchyna" (Sumy reg.). Studies are covering period 2010-2015. Observations were carried during late May – early July, which corresponds to the middle and late nesting period, at time from early twilight (4:00) till evening (22:00). The 559 hours of observations were carried and about 34 thousands of interactions were analyzed. The 47 species of birds were registered in studied places, including 21 common for all studied areas.

The commonly accepted ethological methods of the animal behavior observation in the field were used in the work. Following were used: methods of splitting attention in time (Method "Registration of some behavioral displays", Method "Stimulus-reaction", Method "Complete protocoling") and method of splitting attention in space (Method "All-out observation") with modifications by author that were necessary for completing this study.

The studying of daily dynamics of birds' arrival to the watering places in the forests has revealed two peaks – in the morning (from 6:00 till 9:00) and during the daytime (15:00). Similar results are known for the arid biotopes, but there two bimodal peaks are present: in the morning and in the evening. Therefore, the morning peak is bimodal and more pronounced both in arid and forest biotopes.

It is shown that increasing of abundance of the birds that present nearby on the water places is causes increase in the number of aggression cases and dynamics of activity in arrival is correlate the most with bathing, but not with drinking.

The connection between the display of aggression and using water resources is checked out. It is revealed that on each studied area the display of aggression is associated with some peculiar behavioral act. In this way in Kaniv Reserve the strong connection of birds' aggression with involvement in the act of bathing is revealed; in Arboretum "Oleksandriya" – with drinking; in station "Vakalivshchyna" – with

searching feeding objects. Therefore, the display of aggression should be more related not to the resources, but to the species interactions.

A method of calculation success rate in the aggressive interactions of the birds during the defensive and attack responses is proposed and approbated for the first time. It is adjusted that result of successfulness in aggressive interactions is similar on the different territories. The number of interactions of each species with individuals of its own species and of other species, absent of aggression or tolerant behavior were considered for analysis of aggressive interactions. The most aggressive species of birds, meaning ones that displayed aggression most times against most other species, were determined using method of hierarchical cluster analysis. These species include: Chaffinch *F. coelebs*, Hawfinch *C. coccothraustes*, Blackbird *T. merula*, Song Thrush *T. philomelos*, Great Tit *P. major*, Blue Tit *P. palustris*, Marsh Tit *P. caeruleus*, Collared Flycatcher *F. albicollis*, Blackcap *S. atricapilla*, Robin *E. rubecula*, Nuthatch *S. europaea*, Goldfinch *C. carduelis*.

A classification of the forest birds is proposed on the basis of the rating of 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.

The behavioral features of 12 species-aggressors on the studied areas are analyzed in complex. For each of these species following is founded: dynamics of arrival to water places, dynamics of actions on water places; investigated a correlation of the number of individuals, actions and cases of aggressive behavior; influence of presence and aggression behavior other nearby species of birds for action behavior on water places, dynamics of arrival and display aggression. For certain species, we installed critical distance at which the reaction of aggression begins, display aggressive behavior within the sexual-age structure. We installed ratio of aggressive and non-aggressive behavior in different territories in interspecific and intraspecific interactions (for comparison) and the frequency of displaying aggression.

Three types of character response of forest birds of species-aggressors to interspecies agonistic interaction are identified: first type – species, that are always proportionate to the aggression they are meeting; second type – species, that show aggression on a large number of other species, but few are aggressive towards them; third type – species, for which are directed a large number cases aggression from other species of birds grouping, but they almost don't correspond to aggression attackers.

In the study, the agonistic interactions of forest birds on water place are investigated in complex for the first time in Ukraine. A method of calculation success rate in the agonistic interactions of the birds during the defensive and attack responses is developed. A classification of the birds on groups according to the rating of the success of aggression reaction in interspecific interaction is proposed. As well, on the investigated areas was established, most of arrivals of forest birds to water places are caused by the need for bathing but not drinking water.

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

ЗМІСТ

АНОТАЦІЯ.....	2
ПЕРЕЛІК УМОВНИХ СКОРОЧЕНЬ ТА ПОЗНАЧЕНЬ.....	14
ВСТУП.....	15
РОЗДІЛ 1. СТАН ВИВЧЕННЯ МІЖВИДОВИХ ВІДНОСИН ПТАХІВ НА МІСЦЯХ ВОДОПОЮ.....	21
1.1. Поняття агресії.....	24
1.2. Причини виникнення агресивної поведінки.....	25
1.3. Структура та одиниці поведінки.....	28
1.4. Розпізнавання поведінкових реакцій.....	29
1.5. Механізми процесу прийняття рішення.....	30
1.6. Взаємовплив фізіологічних потреб.....	32
1.7. Значення місць водопою у житті птахів.....	33
1.8. Значення агресивної поведінки	35
1.9. Формування ієрархії.....	37
1.10. Деякі методи етологічних досліджень.....	40
1.11. Використання етологічних даних.....	45
РОЗДІЛ 2. ФІЗИКО-ГЕОГРАФІЧНА ХАРАКТЕРИСТИКА ТЕРИТОРІЇ ДОСЛІДЖЕННЯ.....	48
2.1. Канівський природний заповідник.....	51
2.2. Державний дендрологічний парк «Олександрія» НАН України.....	55
2.3. Біологічний навчально-науковий стаціонар «Вакалівщина»...	57
РОЗДІЛ 3. МАТЕРІАЛИ ТА МЕТОДИКА ДОСЛІДЖЕНЬ.....	61
3.1. Матеріали, місце та організація досліджень.....	61
3.2. Методи досліджень.....	63
3.3. Статистична обробка матеріалу.....	66
РОЗДІЛ 4. ПОВЕДІНКОВІ ОСОБЛИВОСТІ ПТАХІВ НА МІСЦЯХ ВОДОПОЮ.....	72
4.1. Добова активність відвідування птахами місць водопою.....	72

4.2. Розподіл зайнятості птахів протягом доби	75
4.3. Прояв агресії птахів по відношенню один до одного.....	79
РОЗДІЛ 5. АНАЛІЗ ПРОЯВУ МІЖВИДОВОЇ АГРЕСІЇ.....	83
5.1. Основні види-агресори	84
5.2. Рейтинги успішності агресії при нападі та захисті.....	86
РОЗДІЛ 6. МІЖВИДОВА ТА ВНУТРІШНЬОВИДОВА АГРЕСІЯ ПТАХІВ ОСНОВНИХ ВИДІВ-АГРЕСОРІВ.....	94
6.1. Кропив'янка чорноголова <i>Sylvia atricapilla</i>	97
6.2. Представники родини Мухоловкові (<i>Muscicapidae</i>).....	107
6.2.1. Мухоловка білошия <i>Ficedula albicollis</i>	107
6.2.2. Вільшанка <i>Erithacus rubecula</i>	113
6.2.3. Дрізд чорний <i>Turdus merula</i> та співочий <i>Turdus philomelos</i> ..	123
6.3. Представники родини Синицеві (<i>Paridae</i>).....	134
6.4. Повзик <i>Sitta europaea</i>	152
6.5. Представники родини В'юркові (<i>Fringillidae</i>).....	157
6.5.1. Зяблик <i>Fringilla coelebs</i>	157
6.5.2. Щиглик <i>Carduelis carduelis</i>	166
6.5.3. Костогриз <i>Coccothraustes coccothraustes</i>	172
ВИСНОВКИ.....	179
СПИСОК ВИКОРИСТАНИХ ДЖЕРЕЛ.....	181
ДОДАТОК А СОЦІОГРАММИ.....	201
ДОДАТОК Б РЕЙТИНГИ УСПІШНОСТІ АГРЕСИВНОЇ ВАЗАЄМОДІЇ.....	214

ПЕРЕЛІК УМОВНИХ СКОРОЧЕНЬ ТА ПОЗНАЧЕНЬ

КПЗ	Канівський природний заповідник
ВВ	Внутрішньовидові (відносини)
МВ	Міжвидові (відносини)
ВБУ	Водно-болотяні угіддя

ВСТУП

Актуальність теми. Птахи – найбільш динамічно мінливий у часі та просторі клас хордових тварин. Тому є необхідними регулярні фауністичні та екологічні дослідження цієї групи задля формування актуального розуміння їх поширення, міграційних переміщень, фенологічних явищ, біологічних та екологічних особливостей, поведінки.

Дослідження міжвидових взаємодій тварин має важливе значення для розуміння загальних питань та механізмів популяційної екології та еволюційної біології [91, 115, 119, 186]. Вивчення зміни поведінки як всередині, так і між окремими різними видами та групами тварин, дають розуміння фенотипової пластичності та особливостей поведінки у межах єдиної адаптивної структури. Міжвидова агресія має важливі наслідки для екологічних процесів та дає відповіді на причини зміни еволюційних стратегій поведінки. Взаємодія між окремими видами є одним з основних факторів зміни поведінкових варіацій на різних рівнях ієрархії [115, 159, 174]. Соціальні взаємодії призводять до перебудови складних типів поведінки і мають властивість виникати на рівні групи. Такий механізм зміни поведінкової стратегії має невідомі еволюційні наслідки, що обґрунтовує його подальше вивчення [133, 175, 211].

Агресивні взаємодії між видами є механізмом, котрий впливає на модель та динаміку угруповань [130, 157], характеризує здатність до конкурентної спроможності за ресурси [104, 106, 114, 169, 170, 181, 189, 197] а також під час поширення виду [90, 99, 116, 118, 120, 127]. Ці взаємодії регулюються умовами оточуючого середовища та поведінкою батьківських особин [90, 98, 108, 138, 117, 166].

Найбільш вивченим елементом агоністичних (агресивних) взаємодій є звукова вокалізація під час реакції агресії [100, 185, 186, 192, 193, 198]. Переважна більшість досліджень з вокалізації птахів під час агресії проведена на найбільш масових видах або, навпаки – рідкісних або зникаючих [56, 57,

125, 126, 134, 150, 176, 206]. У цій області досліджень слід відмітити вклад Яблоновскої-Грищенко на території України [84-88].

Питання міжвидової та внутрішньовидової агресії займає особливе місце у вивченні поведінки тварин. Зазвичай, під агресією мають на увазі адресовану до іншої особини поведінку, яка може призвести до нанесення ушкоджень і часто пов'язана з встановленням певного ієрархічного статусу, отриманням доступу до певного об'єкту або права на територію [74, 60, 61, 64, 175, 195, 199, 202]. На сьогодні у світі широко вивчають питання причин та наслідків агресії серед тварин. Велику увагу приділено дослідженню відмінностей поведінки на різних територіях, значення поведінкових стереотипів для біології, екології та соціальних відносин близьких та конкурентних видів. Є незначна кількість досліджень із багаторічним вивченням внутрішньовидових агресивних взаємодій тварин [145, 210]. Окремі роботи присвячені міжвидовій агресії близьких видів, чий екологічний ніші перекриваються [195]. За останні десятиліття накопичено значну кількість нових даних стосовно агресивної поведінки різних груп тварин [180, 196], у тому числі й птахів, наприклад: зяблик *Fringilla coelebs* [124], мухоловка-білошийка *Ficedula albicollis* [125], синиця велика *Parus major* [125, 134], мексиканська чечевиця *Haemorrhous mexicanus* [144] та ін.

У світі вивчають звукову комунікацію як елемент взаємодії, що має вказувати на характер цієї взаємодії, мету та подальшу поведінку. Але агресивні поклики не гарантують, що після них точно послідує бійка, та за ними неможна спрогнозувати переможця. Все ще залишається багато білих плям у розумінні інших механізмів агресивної поведінки, її причин та наслідків. Корисним для цього є дослідження птахів в місцях, які не належать до кормової або гніздової території окремих особин – наприклад таких, як водопій. Дослідження міжвидових взаємодій птахів раніше не проводили на водопоях.

Наразі відсутні відомості про особливості агресивної взаємодії більшості видів. Навіть для широко поширених видів території України не проведено досліджень з агресивної поведінки.

Залишаються невідомими різні механізми взаємодії. Внутрішньовидова агресія зазвичай привертає більше уваги дослідників в той час як міжвидова є складнішим та менш вивченим колом досліджень.

Необхідно вивчати причини прояву агресії, її механізми, вірогідності, встановлювати фактори, що забезпечують перемогу або програш. У цій галузі таких даних мало не лише стосовно птахів, а й більшості різних груп тварин.

Зв'язок роботи з науковими програмами, планами, темами. Роботу виконано на кафедрі зоології ННЦ «Інститут біології» Київського національного університету ім. Т. 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. № державної реєстрації теми: 0111U004649.

Мета і завдання дослідження. *Мета роботи* – 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 було поставлено 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 – стандартні методи етологічних спостережень [2, 28] а також методи розподілення уваги у часі (метод «Реєстрації окремих поведінкових виявів», метод «Стимул-реакція», метод «Суцільно протоколювання») та метод розподілу уваги у просторі (метод «Тотального спостереження») [62]. Статистична обробка результатів здійснена з використанням стандартних статистичних методик [38] з використанням пакетів програм Microsoft Excel 2007, StatPlus Pro 5.9.8, STATISTICA 7.0., Past, R.

Наукова новизна одержаних результатів. 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 одержаних результатів. 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. 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 об'єм 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 – англомовні). 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.

РОЗДІЛ 1.

ДОСЛІДЖЕННЯ МІЖВИДОВИХ ВІДНОСИН ПТАХІВ НА МІСЦЯХ ВОДОПОЮ

У широкому розумінні дослідженню особливостей прояву агресивної поведінки тварин присвячено значу частину сучасних наукових робіт. Проте на практиці ці знання є розрізненими та несистематизованими. Частина дослідників розглядають агресивну поведінку як один з механізмів прояву конкурентної боротьби [95, 124, 180]. Часто таку агресію спостерігають під час вивчення кормової поведінки [124] та її мінливості у різних географічних зонах [31, 51] а також у гніздовий період під час розселення та розмноження [95, 125, 134, 144]. Більшість дослідників концентрують свою увагу на звукових комунікаційних реакціях [55, 56, 58, 84-88, 103, 105, 125, 126, 134, 150, 176, 206]. Перевага віддається найбільш масовим видам або рідкісним зникаючим.

Значення звукової вокалізації під час агресивних взаємодій добре вивчалось з практичної та теоретичної точки зору [100, 135, 185, 186, 192, 193]. У агоністичних взаємодіях часто вивчають звукову вокалізацію як спосіб зрозуміти чи є поведінка агресивною або просто загрозливою, і яка буде реакція від одержувача сигналу [198]. Так само, звукова вокалізація, як один з важливих елементів підтримки комунікаційного зв'язку серед тварин, залишається основною темою еволюційної біології [91, 186, 193]. Еволюція таких адаптивних відповідей вимагає надійного зв'язку між сигналом, який викликає реакцію, і середовищем, в якій живе вид [98].

В останні десятиліття серед робіт, присвячених дослідженню агресії у контексті конкурентних взаємодій птахів, починають приділяти увагу міжвидовим взаємодіям, але зазвичай – близьким видам, що мають спільне перекриття у екологічних нішах [126, 167, 168, 173, 178, 203]. У західних дослідженнях таку агресію часто називають «неспецифічною», вказують на її поширеність серед тварин і відсутність розуміння її наслідків та необхідність

вивчення її механізмів [139, 140; 178]. Подібні дослідження з вивчення і міжвидових і внутрішньовидових агресивних взаємодій проводили ще у 70-80-хх. роках у СРСР [52-54, 63]. Тоді і було встановлено що міжвидові відносини є асиметричними і тісно пов'язані із внутрішньовидовою агресією існуючих разом видів, що кількість міжвидових контактів є значно більшою за внутрішньовидові [25], вивчали домінування у агресивному контакті [24, 60, 61, 64, 89, 103, 142]. Але глибшого вивчення ці дослідження набули лише для незначної частини тварин, серед птахів найкраще вивченими є кури [30, 35, 77, 74, 81-83, 190] та представники родини Вранових [23, 32, 36, 42, 43].

Проте в межах міжвидових взаємодій тварин, є цікаві дослідження щодо прийняття рішення між боротьбою та утечею [196] чи значенням знайомства із сусідом [156]. А це вказує на існування індивідуальної поведінкової реакція особин певної групи на зовнішні ознаки та тип поведінки представників свого або сусіднього виду [115], що виникає на рівні групи, впливає на соціальні взаємодії та призводять до перебудови складних типів поведінки. Такий механізм зміни поведінкової стратегії має невідомі еволюційні наслідки, що обґрунтовує його подальше вивчення [133, 211].

Інша частина науковців при вивченні агресивної поведінки робить акцент на її значенні у формуванні ієрархічної структури всередині окремої, часто територіально обмеженої, групи тварин [74-77, 82, 162, 165, 205]. У сучасній науковій англomовній літературі під ієрархічною структурою групи мають на увазі соціальну структуру. І вже у межах дослідження соціальних взаємодій прояву агресії віддають роль механізму встановлення ієрархії в групі, та результату виконання своєї ролі у сформованій структурі. У цих дослідженнях часто розрізняють агресію як таку від явища домінування та докладно вивчають та описують роль та завдання кожної особини в залежності від займаного рангу у групі а також механізм зміни свого рангу [160]. Особливо широкого поширення цей рух набув у ОША на прикладі дятлів. Наприклад, Уолтером Кенінгом вивчалася соціально поведінка жолудевого або мурашиного дятла *Melanerpes formicivorus* [152, 153]. Джефрі Р. Уолтерс

присвятив багато робіт кокардовому дятлу *Picoides borealis* [208, 209], як рідкісному зникаючому виду, що активно охороняється та вивчається, а також намагався розробити методи управління цим видом. У Європі подібні дослідження докладно вивчав В. С. Фрідман на прикладі звичайних строкатих дятлів [71-73].

Так само, агресивна поведінка птахів активно вивчається у зв'язку з розширенням ареалу видів. Так, в поведінковій екології важливим питанням є те, як механізми, що відбуваються в навколишньому середовищі, впливають на формування і зміни в угрупованнях тварин. Поведінка може полегшити колонізацію нової території, але механізми, що лежать в основі цього процесу, недостатньо вивчені а спостереження рідкісні. Дослідження за синицями в США вказують на те, що агресія сприяє розширенню діапазону розльоту птахів [118]. Так, більш агресивні види відтісняють зі своєї території менш агресивних. Наприклад, більш конкурентноспроможний вид синиць додає більше андрогенів у яйця, в результаті чого народжуються більш агресивні самці котрі швидко розлітаються та збільшує щільність виду. Таким чином може відбуватися передбачувана динаміка в угрупованнях, не дивлячись на випадковість локальних поведінкових взаємодій [119]. Хоча, поведінкові зміни серед популяцій не завжди викликані поведінковою гнучкістю, але сильно впливають на адаптивну інтеграцію розповсюдження виду а агресія зменшує тривалість зміни ареалу цих видів.

Взаємодія між особинами часто впливає на моделі популяцій і угруповань [157, 158]. «Батьківські ефекти» можуть пов'язувати фенотипові зміни із умовами навколишнього середовища між поколіннями, що робить їх потенційно важливим фактором динаміки населення [99, 102, 131, 182]. Зокрема, розсіювання виду та конкурентоспроможність потомства часто залежать від умов, в яких знаходяться батьківські особини [164, 213].

Розуміння причин розселення важливо, оскільки воно сильно впливає на динаміку та еволюцію населення. Однак контекстна залежність рішень про розосередження, таких як вплив соціальних взаємодій і доступність ресурсів,

рідко відокремлена від внутрішніх чинників, таких як особистість тварини. На розширення ареалу впливають: агресивність особин, агресивність її батьків, обмеженість ресурсів на батьківській території [90, 107, 108, 110, 116, 118, 127, 138, 143, 154, 166]. Поведінкові риси, такі як агресія, сміливість і соціальність, так само пов'язані з розселенням серед різних груп тварин [108, 110, 116, 118, 127, 162, 166, 171]. Передбачається, що кореляції між особистістю особини і поширенням виду часто відображають функціональний зв'язок, при якій риса особистості безпосередньо викликає варіації в дисперсійній поведінці [111, 120]. Нарешті, агресія як фенотипово, так і генетично корелює з розширенням ареалу виду, тому агресивні особини частіше, ніж неагресивні, розходяться від своєї батьківської популяції [118, 119].

1.1. Поняття агресії

Сам термін «агресії» важко піддається точному визначенню, проте зазвичай, вживаючи цей термін, мають на увазі адресовану до іншої особини поведінку, яка може призвести до нанесення ушкоджень і часто пов'язане з встановленням певного ієрархічного статусу, встановленням високого рангу, отриманням доступу до визначеного об'єкту або права на якусь територію [123, 151].

Також під агресивністю розуміють пози загрози, за якими може послідувати напад на суперника, зустрічаються упереміж з позами підпорядкування. Таким чином, напад, загроза, підпорядкування, втеча утворюють складний комплекс, який часто називають «агоністичною поведінкою» [74]. Виділити з цього комплексу суто агресивну поведінку досить важко.

Агресивна поведінка за визначенням в нормі повинна бути спрямована на іншу особину, і її, зазвичай, викликають властиві цій особині подразники, які можуть бути зоровими, слуховими або нюховими [74]. Таким чином, агресія виникає в першу чергу внаслідок близькості іншої особини.

Агоністична поведінка (Agonistic behaviour) – це будь-яка соціальна

поведінка, пов'язана з боротьбою. Цей термін має більш широке значення, ніж агресивна поведінка, оскільки він включає в себе погрози, демонстрацію себе, втечу, підпорядкування і примирення [184].

Неагресивна, або толерантна, поведінка – перебування особин одного чи різних видів птахів поруч без прояву агресії один до іншого, враховуючи ігрову поведінку та сигнальні відклики [195].

1.2. Причини виникнення агресивної поведінки

Вільям Мак-Дугалл припускав, що агресивна поведінка виникає внаслідок «фрустрації» - ситуації, коли перед твариною встає конфлікт між різними іншими видами активності. У подальшому цю точку зору активно розробляли Дж. Доллард та Н. Міллер [74], що знайшло своє відображення у вивченні поведінки людини. Н. Міллер припускав, що фрустрація породжує багато реакцій, а агресія є однією з них. Наприклад, тварини, загнані у куток, вступають у бійку, що треба розглядати як результат фрустрації, зумовленої неможливістю відступити. Таким чином, фрустрація розглядається просто як готовність до агресії, тоді як саме виникнення агресії залежить від інших факторів – внутрішнього стану, зовнішніх подразників, гальмівних впливів і т.і.

Проте визначення факторів, що викликають фрустрацію є гнучким [101]. Наприклад, прояв агресії, якій безпосередньо передують неприємна для тварини подія, або подія пов'язана із фрустрацією, не дуже відрізняється від агресії, викликаній близькістю іншої особини.

1. Фактор внутрішнього стану тварини. Про існування залежності між агресивністю та внутрішнім станом тварин свідчать бійки горобиних птахів. Наприклад, агресія пов'язана із станом голоду. У горобиних птахів спостерігаються внутрішньовидові сутички в зимових зграях, які часто виникають поблизу їжі, причому напад здійснюється на родичів, що знаходяться на відстані декількох сантиметрів або близько метра. Такі зимові бійки відрізняються, принаймні за інтенсивністю, від бійок, які можна

спостерігати в сезон розмноження, коли відбувається вибір та охорона територій.

Експериментатори [97] розглядають «перехід від харчового підкріплення реакції до її гашення як неприємна для тварини подія, яка викликає агресію»: агресивність при попарних сутичках у домашніх курей виражена сильніше, коли птахи голодні, а їжа лежить на видному місці, але недосяжна (накрита плексігласом) [74]. Систематичні польові спостереження за агресією, викликаною фрустрацією, нечисленні, проте Гуго Ван Лавік-Гудолл [74] проводячи дослідження на шимпанзе виявив, що у них починає проявлятися агресивність, коли закінчуються приготовані для них запаси бананів.

У більшості видів птахів територіальні конфлікти відбуваються тільки навесні, коли статеві залози активні і виділяють статеві гормони. Природа і інтенсивність цих конфліктів залежать від стадії шлюбного циклу [207]. Однак бійки через території залежать не тільки від рівня гормонів. Таким чином, хоча відмінності між зимовими сутичками і бійками за територію у горобиних птахів явно корелюють з відмінностями внутрішнього стану, зв'язок між внутрішнім станом і інтенсивністю агресивної поведінки далеко не явний. Польові спостереження над різними видами птахів показали, що бійки в зграях відбуваються частіше, коли холодно і мало їжі, звичайно, якщо умови не надто суворі [74, 147]. Це, однак, не обов'язково означає, що фактори, які викликають посилення харчового спонукання (наприклад, тривале позбавлення їжі), також впливають на ступінь агресивної поведінки.

2. Фактори зовнішнього подразнення. Більшість випадків агресії, відмічених у природних умовах, є прямою реакцією на близькість іншої тварини, коли вона наближається або до першої (наприклад, при підтримці «індивідуальної дистанції» і «системи домінування»), або до важливих для першої тварини об'єктів – до гнізда, індивідуальної території і т. і. У кожному випадку присутність суперника може викликати як уникнення і втечу, так і агресію.

Під час бійок за гніздову ділянку агресію у цих видів викликає не просто близькість іншого птаха, але й його присутність в межах певної ділянки. Лише на ранніх стадіях розмежування територій агресивність не пов'язана з певною ділянкою. Часто ймовірність або інтенсивність нападу на суперника зменшується із збільшенням відстані від якого-небудь важливого об'єкта, наприклад місця, де розташоване гніздо, хоча, наприклад, у звичайних мартинів, що гніздяться колоніями, близькість суперника до власника території важливіша, ніж відстань до центру території [74].

Досліджуючи поведінку зябликів у неволі П. Марлер [74] виявив «50%-ву дистанцію», тобто таку відстань між двома особинами, при якій ймовірності того, що вони будуть терпіти один одного або нападати, рівні. Схожі результати отримав Р. Дж. Ендрю [74] при дослідженні в неволі звичайних вівсянок; він припустив, що число сутичок в період позбавлення їжі зростає внаслідок посилення рухової активності, а отже, і частоти зіткнень біля локальних джерел їжі [74]. Подібні дослідження біля джерел води не проводили, хоча зв'язок голоду із спрагою є достатньо відомим, що може вказувати на можливість спостереження подібних реакцій агресії біля джерел води.

П. Марлер та Р. Дж. Ендрю [74] на підставі своїх спостережень підкреслили, що для викликання агресії зовнішні подразники грають більш важливу роль, ніж внутрішній стан. Вплив внутрішнього стану позначається не на ймовірності виникнення агресивної поведінки при зіткненнях, а на ймовірності або тривалості самих сутичок: при територіальній поведінці птах нападає на інших птахів щоразу, як вони виявляються в межах певної ділянки. Внутрішні стани, що призводять, з одного боку, до зграйної, а з іншого – до територіальної поведінки, безсумнівно, повинні грати тут певну роль. У зграях причиною агресії є просто близькість інших особин. З цієї точки зору внутрішній стан можна розглядати як фактор, що визначає ситуацію, досягти котру можна шляхом бійки. Він впливає на вибірковість сприйняття подразників, а не на інтенсивність поведінки [147].

У голубів агресивність може залежати від харчового підкріплення; тривалість і частота сутичок виявляються у них різними залежно від режиму підкріплення [97]. Ймовірно, ступінь такої агресивної поведінки може змінюватися під впливом позбавлення їжі. Зрозуміло, не можна очікувати, що голод однаково впливає на агресивну поведінку у всіх птахів. Наприклад, у молодих Банківських півнів *Gallus gallus* голод збільшує число ударів дзьобом під час бійок, не впливаючи, проте, на частоту самих бійок [155]. Не викликає сумнівів, що подразники, які виходять від інших представників свого виду, можуть впливати на агресивність. Так самці амадини *Taeniopygia guttata* поведуться агресивніше, якщо в сусідній клітці сидить інша особина, особливо якщо вона вже знайома [74].

Отже, ми можемо прослідкувати взаємозв'язок між зазначеними факторами. Внутрішній стан тварини (голод, холод, вплив статевих гормонів, пошук ресурсів) призводять до збільшення рухової активності, що веде до більшої кількості зустрічей з іншими особинами у межах близької ділянки (тобто це вже зовнішні впливи). І конфлікт між необхідністю задовольнити внутрішні потреби організму та прийняттям поведінкової стратегії із іншою особиною призводять до фрустрації, що може проявитися як агресія. Але внутрішній стан тварини буде впливати на силу (інтенсивність) агресії, а зовнішні фактори – на частоту прояву агресії.

Питання про можливий взаємозв'язок голоду та агресії є достатньо вивченим в лабораторних умовах та переважно для внутрішньовидових взаємодій. При цьому місця водопою, в природних умовах, як територія із необхідним життєвим ресурсом, залишаються не вивченими у комунікаційно-ієрархічному аспекті міжвидових відносин птахів, що формуються завдяки агресії.

1.3. Структура та одиниці поведінки

При дослідженні поведінки дуже важливо розрізняти одиниці поведінки. Безперервний потік (континуум) поведінки може бути розбитий на одиниці

одного рангу або ж на ієрархічно організовані одиниці декількох рангів. Вже більше 65 років тому була запропонована схема ієрархічної організації поведінки, але практичне застосування цього принципу є привілеєм одиничних досліджень [56]. Більшість дослідників користуються методом «одновимірною» дроблення поведінкового потоку. Насправді, це не стільки дроблення в повному розумінні, скільки виокремлення із загального потоку поведінки окремих стереотипних реакцій, які визначаються як «ритуалізування демонстрації» або «комплекс фіксованих дій» (КФД).

Важливо зауважити, що пріоритет такого типологічного підходу над стохастичним з'явився з потреб порівняльної філогенетичної етології, заради зіставлення видоспецифічних (найбільш стереотипних) особливостей поведінки різних видів, і він до цих пір зберігає свою продуктивність у цій галузі. Однак цей підхід не володіє достатніми підставами і необхідною роздільною здатністю в сфері дослідження тонких механізмів комунікації між особинами одного виду.

1.4. Розпізнавання поведінкових реакцій

Розпізнавання поз погрози є важливою причиною зменшення кількості бійок між особинами, а тобто і збереження свого виду і зменшення марних затрат енергії. Важливого знання набуває амбівалентна поведінка - явище, коли початкові рухи, відповідні двом тенденціям, комбінуються в єдине ціле так, що виникає форма поведінки, до якої входять складові, характерні для обох тенденцій. Такі пози виникають головним чином у тих випадках, коли обидві тенденції викликаються одним і тим же об'єктом. Наприклад, навесні великі синиці влаштовуються парами на територіях, які захищаються в першу чергу самцями. Уздовж меж територій йде вузька смужка «нічийної землі», на якій відбуваються тривалі сутички. Справа рідко доходить до справжньої бійки, але кожен птах по черзі то нападає, то рятується втечею, демонструючи в проміжках хитромудру послідовність поз і рухів.

Ключем до розуміння основи поведінки під час таких сутичок слугує той

факт, що практично вони відбуваються тільки в прикордонній зоні. У прикордонній зоні прагнення до нападу і втечі більш-менш врівноважені: іноді може переважати одна тенденція, іноді інша. Оскільки поза загрози з піднятою головою в одних випадках супроводжується наближенням до суперника, а в інших – втечею, вона пов'язана з досить нестійкою рівновагою між цими двома конфліктними тенденціями. Багато інших поз і рухів, що спостерігаються під час сутичок, також пов'язані з конфліктними тенденціями до нападу або втечі [147].

Поведінка птахів при погрозах і залицянні дуже складна. Аналізуючи бійки у курей Е. Беймер [74] встановив, що результати сутичок залежать від відносного ієрархічного статусу особин в групі, а вже на нього накладається або впливає коливання між тенденціями до нападу і втечі. Існує три групи факторів, діючих окремо, одні з них повинні викликати агресивну поведінку, інші – статеву, а треті – втечу. Таким чином, кожна поза загрози пов'язана з певним діапазоном абсолютної і відносної сили тенденцій до нападу і втечі. Подібним чином формування шлюбної пари у різних видів починається з агресивної поведінки особин однієї статі (зазвичай самців) по відношенню до інших особин. Наступні зміни поведінки залицання можна зрозуміти на основі змін тенденцій до нападу, втечі або статевої поведінки.

1.5. Механізми процесу прийняття рішення

Згідно Мак-Фарленда [44] коли говорять, що тварина приймає рішення, не маєється на увазі наявність свідомого наміру, а просто констатується, що тварина віддає перевагу одним з альтернативних варіантів поведінки на відміну від інших. Таке рішення розглядається як випадкове або як результат якогось стохастичного процесу. Однак тварина, яка живе у відносно стабільному і незмінному середовищі, може приймати рішення на основі простих правил. Складається враження, що поведінка деяких видів тварин в основному заздалегідь запрограмована, а прийняття рішення здійснюється стандартним шляхом.

Якщо поведінка тварини відхиляється від суворого шаблону, перед твариною негайно постає проблема вибору з декількох поведінкових альтернатив. Це пов'язано або з тим, що вона не може одночасно здійснювати несумісні дії, або з тим, що в кожен момент часу вона може звертати увагу тільки на один комплекс дій. Одна з можливостей досягти цього – скористатися правилом суворої ієрархії активностей. Сила прагнення тварини до виконання певної діяльності залежить як від внутрішніх, так і від зовнішніх факторів. Наприклад, прагнення тварини знайти собі їжу визначається ступенем голоду і зовнішніми сигналами, які вказують на наявність їжі. Довгий час вважалося, що конкуренція спонукань (drives) здійснюється таким чином, що найбільш сильне спонукання виявляється в поведінці тварини, а інші спонукання будуть гальмуватися або їх вплив на поведінку тварини буде блокуватися [160].

Таку теорію конкуренції мотивацій [44] тепер прийнято вважати не вірною, оскільки якщо у тварини голод буде трохи сильніше спраги, то шматочок їжі зменшить голод, і тепер уже спрага виявиться сильнішою. Один ковток води відновить колишню ситуацію. Такі коливання не можуть бути ефективною формою поведінки, тому було висунуто цілий ряд інших припущень щодо механізмів організації поведінки. Одним із них є поняття «гістерезис». Гістерезис – це певний механізм, що забезпечує затримку між стимулом і реакцією на нього [74]. Наявність гістерезису призводить до того, що тварина відчуває зменшення почуття голоду не відразу, як тільки почне їсти, а лише значний час по тому. Виходячи з цього, можна собі уявити, що існує просте правило конкуренції для вибору однієї з тенденцій до поведінки, але при цьому будь-яка тенденція представляє собою результат взаємодії різноманітних факторів, кожен з яких ретельно зважений з точки зору того, наскільки він відображає найголовніші інтереси тварини.

Основне правило прийняття рішень, яким користуються тварини, базується на деякій формі конкурентних відносин. Коли ж ми зустрічаємося з порушеннями цього правила, то їх можна пояснити, припускаючи, що тварині

доводиться відповідним чином вивіряти і зважувати різні фактори, які об'єднуються і породжують тенденцію для виконання певного типу поведінки [44].

Інший механізм прийняття рішення твариною – це операціональний підхід. Цей підхід визначає явище тільки з точки зору його параметрів, що спостерігаються. Це цінний підхід для того, щоб розпочати аналіз якогось складного процесу, не будуючи заздалегідь ніяких спеціальних концепцій. Ідея конкуренції поведінкових тенденцій за можливість свого відкритого вираження має на увазі, що різні активності, які ми спостерігаємо, мають рівнозначні статуси, оскільки кожна з них перемагає у процесі конкуренції [44].

За деяких обставин конкуренція мотивацій виявляється найбільш відповідною і можливою формою організації перемикання двох поведінкових актів, особливо в тому випадку, коли відповідний зовнішній стимул змінює мотиваційний стан тварини. При появі хижака тварина, чим би вона не була зайнята, швидше за все, перерве свою діяльність, оскільки у неї раптово посиляться мотивація уникнення небезпеки. Однак в іншій ситуації для тварини може виявитися важливим закінчити розпочату діяльність і загальмувати на цей час інші мотиваційні тенденції. Подальша поведінкова активність проявляється після цього як результат розгальмовування. Можна припустити, що в деяких обставинах тварині вигідніше переривати свою поточну поведінку і виділити час на те, щоб озирнутися, чи немає поблизу хижаків або конкурентів.

1.6. Взаємовплив фізіологічних потреб

Відомо, що голод і спрага тісно пов'язані один з одним, і вплив одного з цих факторів на поведінку обумовлений іншим, хоча це ще не означає необхідність існування більш загальних закономірностей [44, 74].

Згідно концепції Дж. Ф. Халла (J. F. Hall) усі фізіологічні потреби і подразники розглядаються як такі, що сприяють загальному спонуканню, яке

в свою чергу впливає на поведінку в цілому. Фізіологічні потреби або подразники, при нормальних умовах пов'язані з одним типом поведінки, можуть посилювати і інші його типи, хоча і не завжди. Крім того, необхідно врахувати як гальмівну, так і полегшуючу дію їх впливу. Фактори, що визначають одну активність, можуть полегшувати іншу, коли вони помірної сили, і пригнічувати її, коли стають сильнішими [123].

Якщо полегшуючий вплив якого-небудь фактора на явно «невідповідну» активність встановлено, то потрібно показати, що це явище краще пояснюється на підставі концепції загального спонукання. Д. Біндра [74] віддає перевагу розгляданню цієї проблеми, постулюючи обмежене число центральних станів (які він пов'язує з такими термінами, як «страх», «занепокоєння», «фрустрація» і «збудження»), кожне з яких здатне впливати на цілий ряд різних реакцій. Н. Міллер [74] висловив думку, що спонукання мають деякі властивості сильних подразників і генералізація спонукань являє собою якийсь особливий випадок генералізації дії роздратування.

1.7. Значення місць водопою у житті птахів

Вода є одним із найважливіших абіотичних факторів, дефіцит якої має негативні наслідки як для орнітоценозів, так й для біогеоценозів загалом [3]. У всіх видів птахів існують еколого-фізіологічні та поведінкові пристосування, які певною мірою послаблюють тиск даного фактору [11, 40].

За способом отримання води птахів можна розділити на три групи [4]. Комахоїдні птахи, згідно спостережень за ними в аридних умовах [1, 4, 15], або ж зовсім не користуються водопоєм, або відвідують його не регулярно – в тих випадках, коли вони опинилися поруч. Але при виборі місця водопою важливе значення має біотоп, в якому він розташований. Також на видове різноманіття комахоїдних птахів, що прилітають до місць водопою, впливає не лише місце його розташування, але й особливості харчування видів цієї групи. Тому що серед комахоїдних птахів, багато видів можуть цілком задовольняти потреби організмом вологи виключно за рахунок води, що

міститься в їжі.. Такі відомості є не лише про види, типові орнітофауні пустель, але стосовно його широко розповсюдженого виду, як синиця велика. Згідно спостережень на Репетекській станції (Каракуми), особини цього виду взагалі не відвідують водопій [41]. Згідно останніх досліджень, у лісових екосистемах має місце абсолютно протилежна ситуація – синиця велика та зяблик звичайний є одними із найбільш представлених видів на водопої грабової діброви Канівського природного заповідника [9]. Зерноїдні птахи потребують наявності місць водопою а потреба у воді зростає із підвищенням температури повітря [2], а хижі та комахоїдні – не потребують. Ця система розроблена на птахів аридних біотопів. Іншого поділу птахів в літературних джерелах не знайдено.

До поведінкових пристосувань для поповнення втрат води організмом належить розподіл добової активності птаха. Розподіл добової активності та її зв'язок із регуляцією водного обміну у птахів найкраще вивчений на прикладі аридних біотопів [39], а енергетичні затрати на політ до місць водопою незначні [6, 16].

На жаль, добова активність прильоту лісових екосистем є досі маловивченою. Частково цим займався Ф.І. Страутман, який у вересні 1957 року спостерігав за птахами дубово-букових лісів гірської частини Криму [29], (виняток – стаття В.В. Серебрякова в 1979 році [65]), займався Горобець Л. В. Він досліджував активність прильоту на водопій птахів у лісових екосистемах на території Канівського природного заповідника, використовуючи дані журналів кільцювання у КПЗ, датовані 1978 – 2011 рр.

Ф.І. Страутман встановив, що відвідування птахами водопою має регулярний характер і для деяких видів неодноразово повторюється протягом доби. Результати Л.В. Горобця значно розкрили це питання: була встановлена взаємозалежність динаміки прильоту на водопій від погодних умов, а також від фізіологічного стану птахів.

Згідно даних, що містяться в науковій літературі, кліматичні та екологічні фактори (стан погоди: температура, вологість повітря, опади тощо)

також впливають на активність прильоту птахів на водопій. Зокрема з підвищенням температури повітря зростає частота прильотів, а при збільшенні хмарності – зменшується [2, 14]. В Канівському природному заповіднику добову активність птахів досліджували в різних аспектах: активність принесення корму [18] та активність прильоту на водопій [9].

Питання активності відвідування водопою певною мірою вивчене на прикладі птахів аридних біотопів. Щодо птахів лісових екосистем є кілька публікацій, які є першими працями, присвяченими дослідженню водопійного режиму птахів в грабовій діброві та садибі Канівського природного заповідника науковцями Київського національного університету імені Тараса Шевченка [9, 12].

Загалом слід вказати, що дослідження за поведінкою птахів на водопію не проводилися, та безпосередньо є не вивченим можливий зв'язок агресивної поведінки різних видів між собою у встановленні ієрархічної структури угруповань. Саме тому ми знаходимося ще тільки на порозі створення методик вивчення та аналізу цього питання, що потребує накопичення великого масиву матеріалів та пошуку новітніх технологій у вирішенні поставлених завдань. З урахуванням важливості місць водопою у лісових екосистемах, та очевидними його перевагами (доступність для спостереження, наявність необхідних ресурсів (вода, гідробіоти, комахи, матеріал для гнізд, місце для схованок) немає літературних даних про дослідження міжвидових відносин на цих «нейтральних територіях».

1.8. Значення агресивної поведінки

Головне значення агресивної поведінки у міжвидових (і міжгрупових) взаємодіях – це зменшення конкуренції всередині виду чи групи. По-перше, угрупованню необхідна агресія по відношенню до іншої групи особин свого ж виду, щоб всередині своєї групи агресія була відсутня. А по-друге – напружені відносини, що виникли внаслідок агресивних мотивів та із ієрархії, надають їй, ієрархії, структуру та пружність. І внутрішньовидова і міжвидова агресія

має на меті захист свого потомства, боротьбу за кормові ресурси, життєвий простір. Як було зазначено раніше, агресія виникає внаслідок фрустрації і внутрішні й зовнішні фактори тут мають вплив. Наприклад, у голодних птахів «дистанція толерантності», «терпимості», зростає. А у межах ієрархії, цю дистанцію зазвичай порушуються особи низького рангу, що призводить до сутичок. Таке скорочення дистанції сприймається як провокаційний стимул нападу для домінантної особи, та вимагає в неї відповідної реакції доказу свого рангу у групі.

Відомо, що харчова поведінка у птахів є видоспецифічною та успадкованою, але внаслідок високої біологічної значущості, харчові потреби у стані голоду і спраги часто ламають стереотип поведінки.

Агресивність у птахів є генетично обумовленою ознакою [35]. Про це вказують дослідження проведені на кількох лініях курей, порід леггорн і род-айленд, котрі показали, що для кожної породи і лінії характерний свій певний рівень агресії. Найагресивнішими серед курей завжди мають більшу масу тіла, але прояв агоністичної поведінки залежить від індивідуальних фізіологічних особливостей особи. Такі особливості повторюються у ряді поколінь та пояснюються генетично обумовленою кореляцією між мірою агресивності у групі і масою тіла, статевим дозріванням та яйценосністю. На базі цих досліджень ми можемо припустити, що таке генетичне успадкування прояву агресії характерно й іншим видам птахів, у тому числі й диким горобиним. Це підштовхує нас до вивчення агресії у природних умовах.

Прояв агресивної поведінки часто має передбачуваний результат – формування та підтримка «ієрархії». Докладно ієрархію вивчено на прикладі курчат домашніх курей [74, 205]. Так було виявлено кілька типів ієрархій, найвідомішими з яких є: ланцюгова, трикутна та коли одна тварина домінує над усіма іншими. Домінування має важливе значення у формуванні соціальних взаємодій у групі. Домінування є ширшим поняттям ніж агресивність і означає відношення однієї особи до іншої, виражене або в агресії або в іншій поведінковій формі. Є дані про наявність позитивної

кореляції між домінуванням та агресивністю у півнів, але для кожної породи курей такий коефіцієнт є різним [190]. Важливо зауважити, що за різних умов можуть домінувати різні особини групи. Тому немає однозначної залежності між ієрархією особин у групі та лідерством (домінуванням). У кожному конкретному випадку доводиться експериментально встановлювати структуру домінування у групі. І у цьому випадку важливо приділяти увагу вивченню поведінки не лише домінуючих особин (адже прийнято вважати, що «ієрархія домінування» - структура нав'язана згори), але й особинам низького рангу. Так дослідження С.Н.Ф. Rowell на прикладі павіанів (*Papio Erxleben*, 1777) у неволі [74] вказують, що у підтримці встановленої ієрархії важливу роль мають низькорангові особини, що підпорядкування – це не просто відсутність домінування: «... підлегла тварина ... ретельно дотримується і підтримує ієрархічні відносини, тоді як про домінуючу можна було б сказати, що в групових взаєминах вона знаходиться «бездумно».

Складність ієрархії як біосоціального явища буває різною, але за П.Р. Мастерсом [165] ієрархії є агоністичні та гедоністичні. Ми розглядаємо приклади агоністичних ієрархій, оскільки ранги у них визначаються внаслідок агресивних взаємодій між особинами: сутичок, боїв та інших конфліктних взаємодій, що проявляються у актах агресивної поведінки.

1.9. Формування ієрархії

Агресія відіграє дуже важливу роль у формуванні ієрархії оскільки пов'язана із встановленням рангу особини у групі. Так, вже на початковому етапі формування ієрархії, частина особин утворює групу, що веде активну боротьбу між собою [. Вони стають вищими рангами. Інша ж частина особин ніколи не приймають участь у сутичках та в ієрархії стають нижчими рангами. І ті й інші можна виявити вже у перший же день формування ієрархії. За своєю характеристикою домінанти – невтомні, активно шукають бійки, вступають у велику кількість конфліктів із усіма особинами, зберігають високий рівень агресії протягом невтомні, активно шукають бійки, вступають у велику

кількість конфліктів із усіма особинами, зберігають високий рівень агресії протягом усіх діб формування групи. Чим більше здійснено бійок від загальної агресії, тим вище буде займаний ранг особини [83]. До уваги береться не лише кількість самих бійок, але й їх результат: виграш призводить до збільшення рангу, програш залишає особину на нижчих рангах. Число перемог може варіювати, але індивідуальним показником для кожної особини. Ранг залежить від кількості перемог та кількості програшей відносно загального рівня агресії. На базі цього, можна припустити, що такі закони будуть працювати й на рівні виду у межах міжвидових взаємодій.

Е. Хейфец [77] виділяв 7 чинників, що забезпечували б досягнення високого рангу у групі птахів, головними із яких були маса тіла та здатність залякувати інших особин без самої бійки. Згідно Р. Шовена [82] при першій сутичці, успіх буде залежати від маси тіла, вже наявного рангу особини на момент бійки, наявності чи відсутності линяння. Ці фактори мають першочергове значення, решта залежить від індивідуального досвіду птаха. Як згадувалося раніше, підпорядкування – це важливий чинник організації та підтримки ієрархії і наявність ритуальних (безпечних) сутичок має значення тільки й випадку, якщо переможена особина пам'ятає їх результат так, наче серйозно постраждала [82].

Як тільки ієрархічні взаємовідносини сформувалися, кількість сутичок і нападів у групі різко скорочується. Проте життя в групі протікає на певному агресивному фоні. Агресивні конфлікти в цей період частіше носять ритуальний характер з демонстрацією переваг одних особин над іншими. Але і в цей період можуть відбуватися швидкоплинні сутички між видами і особинами, що займають близькі ієрархічні ранги [83]. Агресивна боротьба поновлюється, коли в зграї з'являються нові особини. В цей час старі члени групи випробовують свої сили в зіткненнях з чужинцем, що зрештою призводить до зміни рангу особин у сформованій раніше ієрархії. Таке явище відбувається неодноразово на місці водопою, де йде постійний транзит нових особин і видів, що дозволяє детально вивчити будь-які варіанти комбінацій

таких зіткнень.

Дослідженнями встановлено, що домінантами стають особини із сильною збудливою нервовою системою, здатні довгий час витримувати агресію з боку інших [30, 81]. Агресія слугує інструментом швидко досягти вищого ранку в групі, що забезпечує доступ до життєвоважливих ресурсів: корм, вакантна ділянка території, самки, можливість першим підійти до годівниці і т.і.

Механізм ієрархії ефективно працює на обмеженій території, де структура групи ґрунтується на нерівнозначності особин що в неї входять, а особини-домінанти можуть виконувати будь-яку діяльність, необмежено пересуватися по усій території, першими підходити до корму, безперешкодно копулювати із самками та займати будь-яку ділянку. Підпорядковані ж особини досить обмежені в пересуванні у присутності домінантів, та при ній приймають позу «підпорядкування», таким чином стримують агресію особини вищого рівня, до їжі підходять тільки за відсутності поруч домінанта.

Згідно К. Лоренца ієрархія, територіальність та індивідуальна дистанція («дистанція толерантності, терпимості») знаходяться у діалектичній єдності та трансформуються з одного в інше [160]. Їх спільність полягає у тому, що жодна особина не вважає яку-небудь ділянку своєю власною, проте не усі місця для неї є однаково доступними.

Як вже було зазначено раніше, питання агресивних взаємодій та ієрархії добре вивчені на прикладі курей та представників родини Воронових. Причиною тому є те, що кури поширений свійський вид, що живе поруч з людиною, зграйні, що дало можливість постійно бути поруч та досліджувати їх поведінку протягом усього життя. Воронові види – також схильні до скупчення (ночівлі) синантропні види, що теж завжди поруч із людиною, що дає можливість їх легко досліджувати на відміну від поодиноких потайливих видів птахів. Завдяки працям зарубіжних дослідників, нам відомо, що різні представники родини Дятлів схильні до соціальності, кожен вид у певній мірі, та навіть за рівнем цих соціальних взаємодій, визначено еволюційний порядок

виникнення представників Дятлових [71-73]. Нажаль, подібних систематизованих даних немає для інших представників птахів. Головними причинами цього є те, що науковці поки не ставили такої мети; важкість проведення таких досліджень у лабораторних умовах, оскільки дані будуть відхилятися від норми поведінки; часто у природі важко знайти постійне місце локалізації птахів через природну лякливість або через певний біологічний період у житті птаха. Це є взаємозалежними факторами, що поки не дозволяють нам стверджувати про наявність чи відсутність соціальної структури у представників лісових птахів, котрих зазвичай прийнято вважати поодинокими територіальними видами.

1.10. Деякі методи етологічних досліджень

Під час проведення досліджень за поведінкою тварин, прийнято використовувати загальні методи етологічних спостережень [62]. Серед методів спостережень розподілення уваги спостерігача у часі, є дві групи. Для першої групи спочатку задається певний постійний (як правило рівномірний) режим реєстрації. Вибір моменту реєстрації при цьому ніяк не залежить від поведінки об'єкта спостережень. В кінці заздалегідь визначеного часового інтервалу, спостерігач реєструє форму поведінки, яка проявлялася в момент переходу між інтервалами (часовий зріз), або відзначає наявність або відсутність кожної форми поведінки протягом минулого інтервалу («One-Zero» реєстрація). Такий підхід дозволяє отримувати оцінки частоти виникнення одних елементів поведінки щодо інших елементів.

При іншому підході вибір моменту реєстрації обумовлений послідовністю подій, що спостерігаються. Спостерігач реєструє якусь, заздалегідь обумовлену, подію в той момент, коли вона відбувається. Цією подією може бути певна форма поведінки (метод «Окремих поведінкових виявів»), певна зміна в зовнішньому середовищі (метод «Стимул-реакція») або початок будь-якої нової форми поведінки (можливо, так само, і закінчення поточної форми поведінки або момент переходу між двома формами) (метод

«Суцільного протоколювання»). При дослідженні міжвидової поведінки треба використовувати методи із другої групи розподілення уваги спостерігача у часі.

Метод реєстрації окремих поведінкових виявів (ОП) є корисним у випадку, коли досліджується лише якийсь певний поведінковий акт або реакція. Цей метод не вказує на бюджет часу, витрачений на взаємодію, але дозволяє оцінити усі випадки, частоту та напрям шуканої поведінки.

При застосуванні методу необхідно впевнитися у здатності спостерігача реєструвати дійсно усі шукані поведінкові вияви, що цікавлять спостерігача, за час спостереження. У тому випадку, якщо такі події відбуваються занадто часто і спостерігач не встигає їх реєструвати, доводиться переходити на менш дробовий рівень виділення одиниць поведінки (наприклад, від опису дій тварин при контактах через реєстрацію їх поз, поведінкових послідовностей або форм активності). Якщо перехід до менш дробового поділу поведінки небажаний, то можна скоротити кількість проявів для реєстрації, використати кіно- або фотозйомку або, нарешті, змінити метод спостережень.

При використанні методу «ОП» особливо важливо точно враховувати дійсну тривалість спостереження (тобто тривалість того проміжку часу, коли спостерігач гарантовано реєстрував все "окремі прояви"). Це необхідно для розрахунку частоти таких проявів.

Найбільш типові завдання, які вирішуються цим методом – опис системи взаємовідносин в групі тварин; опис взаємин матері з потомством; виявлення частоти певних станів тваринного (наприклад, годування, взаємодії). За допомогою цього методу також оцінюють частоту і тривалість прояву тих чи інших станів, а також зміни цих показників в залежності від зовнішніх умов (наприклад: середня тривалість безперервного неспання у тварин при одиночному і груповому утриманні). Метод «ОП» особливо підходить для вивчення рідкісних поведінкових проявів.

Обмеження методу пов'язано із неповнотою запису (реєструються тільки окремі поведінкові реакції, прояви життєдіяльності тварин; спостерігач

не отримує уявлення про цілісну послідовність поведінки), а також із неможливістю реєструвати кілька подій одночасно або з мінімальними інтервалами часу (зокрема, це накладає обмеження на ступінь дробності одиниць поведінки, тому що чим дрібніші ці одиниці, тим частіше вони слідують один за одним).

Процедура спостереження методом «ОП» проста - дослідник постійно тримає в полі зору об'єкти спостереження і зазначає всі випадки шуканої поведінки. Якщо враховується і тривалість проявів, то необхідно засікати час за допомогою секундоміра або використовувати відлік часу, записаний на магнітофон. У тих випадках, коли події слідують один за одним з великою частотою, можна реєструвати їх за допомогою диктофона, а потім, прослуховуючи запис з секундоміром, вимірювати необхідні часові показники.

Запис спостережень методом «ОП» зазвичай ведуть за допомогою системи умовних позначень, якими позначають шукану поведінку, або більш дробові одиниці поведінки. Доцільно, а в деяких варіантах застосування методу і необхідно, відзначати час початку і закінчення кожного поведінкового прояву. Якщо спостерігають поведінку кількох тварин, то в порядку запису має бути відображено хто є ініціатором контакту, а хто - реципієнтом. Для цього можна застосовувати табличні форми запису (зокрема, соціометричні матриці), але можна і в кожному записі відзначати спочатку ініціатора контакту, потім зміст контакту, а в кінці - реципієнта контакту. При дефіциті часу можна скористатися відліком часу, записаним на магнітофон.

Таким чином, метод «окремих поведінкових виявів» вирішує задачу опису системи взаємовідносин тварин на окремій піддослідній території, виявляє динаміку поведінкової взаємодії та підходить для вивчення рідкісних поведінкових проявів. У порядку запису даних цим методом відображено спочатку хто є ініціатором контакту, потім зміст контакту, а у кінці – реципієнт контакту. Недоліком такого методу є неможливість реєструвати кілька подій одночасно чи з мінімальним інтервалом часу. Але вибраний метод добре

поєднується з будь-яким іншим методом спостереження. Тому додатково можна використовувати й інші методи розподілу уваги у часі.

Метод «Стимул-реакція» («СР»): базується на основній ідеї – як тварина реагує на окремі стимули, котрі визначає сам дослідник. Саме цей метод етологічних спостережень дає найточнішу уяву про те, котрі зовнішні стимули є для тварини значимими, а які просто ігноруються. Єдиною умовою застосування методу «СР» є наявність чітких критеріїв реакції тварини. При візуальних спостереженнях цим методом поведінку дроблять на частини досить грубо - на рівні поз, або навіть поведінкових послідовностей. Метод «Стимул-реакція» передбачає постійне спостереження за тваринами та змінами як їх поведінки так і зовнішніх факторів, що можуть вплинути на поведінку. Звичайно й цей метод має певні недоліки, такі як:

- неможливо реєструвати усі реакції та усі стимули;
- причинно-наслідкові зв'язки встановлено лише між двома подіями, що настають одна за одною, хоча насправді кожна зміна поведінки є наслідком цілого ланцюга подій як поза організмом, так і всередині;
- при спостереженні за кількома тваринами одночасно, необхідно враховувати, що зміни у поведінці одного з них (реакція) є потенційним стимулом для зміни інших.

Метод «СР» легко поєднується з будь-яким іншим методом, що має дві характеристики: реєстрація поведінки з відмітками часу; враховувано зміни зовнішнього середовища, які можуть впливати на поведінку тварин.

Метод «суцільного протоколювання» (СП). Цей метод вирішує усі проблеми, котрі виникають у вище зазначених методах. Головною його перевагою є неперервний та максимально повний запис усіх поведінкових актів тварини. Користуючись цим методом, зазвичай реєструють поведінкові акти, ініційовані об'єктом, а в деяких випадках і акти, спрямовані на об'єкт, але метод можна модифікувати так, щоб він реєстрував послідовність поведінки або зміни місця розташування тварини. Цінність зібраного

матеріалу таким методом значно зростає якщо вдається відмітити й дію усіх зовнішніх потенційних стимулів.

По відношенню до окремої тварини метод «СП» може вирішувати усі ті завдання, які описані для зазначених вище раніше методів (оскільки суцільну форму запису можна легко перетворити в будь-який з наведених вище форматів спостережень). Суцільне протоколювання дозволяє підраховувати реальну кількість і частоту різних форм поведінки. Якщо реєструється час переходу від однієї форми до іншої, то можна так само розрахувати тривалість окремих форм поведінки та оцінити загальні часові характеристики поведінкового потоку. Метод «СП» при спостереженнях за окремим (фокальним) тваринам дає можливість найбільш повної реєстрації поведінки і це єдиний спосіб повного, без втрат, збору даних про послідовність поведінки.

Найбільш типове застосування методу «СП» - це спостереження за малодоступними об'єктами, тобто спостереження в ситуаціях, коли загальна тривалість спостереження свідомо невелика, а все побачене представляє для спостерігача велику цінність. За своєю суттю метод «СП» є основним при спостереженні за тваринами у природних умовах, де можливість побачити необхідний поведінковий акт є вкрай обмеженою. Метод використовують у випадках, коли загальна тривалість спостережень заздалегідь обмежена, а побачений результат представляє велику цінність для спостерігача.

Прийнято виділяти такі обмеження методу як:

- неможливість спостерігати за кількома тваринами одночасно;
- надлишковим нагромадженням отриманого матеріалу;
- наявність елементів суб'єктивізму спостерігачем (звернення уваги на більш помітні чи більш важливі досліднику поведінкові вияви).

При спостереженні методом «СП» зручно користуватися диктофоном. Це дозволяє практично не відриваючи очей від тваринного, наговорювати текст спостереження (при цьому, щоправда, виникає проблема розшифровки магнітофонних записів). Ще більші можливості дає використання

відеозаписів. При веденні запису вручну можливо як використання системи умовних значків, так і неформалізовані словесні описи. Якщо застосовувати запис за допомогою умовних позначок і при цьому використовувати таблиці з тимчасовою сіткою (наприклад, рядок - хвилина, розбита на 12 осередків - п'ятисекундних інтервалів), то виявляється можливим оцінювати тривалість окремих актів з точністю до $1/2$ мінімального інтервалу і реєструвати поведінку з великою точністю. Однак, така форма застосування суцільного протоколювання вимагає використання записів відліку часу, тому що спостерігач не завжди встигає дивитися на годинник.

Вважається, що метод не може поєднуватися із одночасним спостереженням іншим методом, але дані, отримані методом «СП» можуть бути опрацьовані так само, як і спостереження, зроблені будь-якими іншими методами.

Оскільки описані вище методи дозволяють вести запис за усіма особинами, що перебувають у полі зору спостерігача, додатково можна використовувати один з етологічних методів розподілу уваги у просторі, а саме *метод «Тотального спостереження»*. Його назва говорить сама за себе: метод дає можливість реєструвати поточний час появи та зникнення усіх нових особин у полі зору спостерігача, усі їх поведінкові акти та реакції. Цей метод вимагає великої зосередженості та уваги від дослідника, але надає дуже великий масив даних. Тотальне спостереження часто поєднують із методом «Окремих поведінкових виявів», із іншими методами – із використанням відео та фотозйомки.

Усі вищезазначені методи надають абсолютні показники досліджуваних елементів поведінки.

1.11. Використання етологічних даних

Знання про поведінкові особливості різних тварин складають основу порівняльної етології, що відіграє важливу роль у систематиці та таксономії. Порівняльна етологія має безперечну практичну користь у таксономії.

Звичайно, існують труднощі у спробах оцінити ступінь схожості або відмінності у поведінці близьких видів, оскільки найчастіше ми спостерігаємо варіабельність «фіксованого комплексу дій». Але головним завданням порівняльної етології є використання нових поведінкових даних, а мета – визначення поведінкового архетипу, що характеризує той чи інший таксон певного рангу [59]. Існують успішні спроби реконструкції філогенетичних зв'язків у родині *Macropodidae* (ряд Сумчасті) [128] про ритуалізацію, концепцію якої вперше навів Тінберген [200, 201]: комунікаційні сигнали виникають у процесі еволюції із повсякденних форм поведінки. Аналогічне дослідження, де були використані паралельно молекулярні та етологічні дані, проведено на 9 видах тритонів роду *Triturus* [59, 96], де виявлено схожість екограм згідно молекулярного аналізу та поведінкових кладограм. Тут використовували дані стосовно поведінки залицання, та висловили можливість проведення такого аналізу із залученням кількісних даних а також інших параметрів. І ми пропонуємо один із таких параметрів – агресивність по відношенню до інших видів. Тут можна використати як якісні, так і кількісні дані.

З урахуванням важливості місць водопою у лісових екосистемах, та очевидними його перевагами (доступність для спостереження, наявність необхідних ресурсів (вода, гідробіоти, комахи, матеріал для гнізд, місце для схованок) немає літературних даних про дослідження міжвидових відносин на цих «нейтральних територіях». При чому, враховуючи наявність залежності перемоги у сутичках в групах одного виду від ієрархічного положення її особин, як було згадано вище, можна інтерпретувати подібну ідею на ієрархічну структуру досліджуваних угруповань. В такому разі замість особини буде виступати конкретний вид, виходячи із результатів сутичок, кількості перемог та програшів видів, віддаванні переваги нападу на один вид чи на інший, на самців, самок чи ювенільних особин даного виду. У перспективі можна буде створити ієрархічну міжвидову структуру будь-якого досліджуваного угруповання, та, у майбутньому, дослідити на відповідність та

сталість видів на підтримання свого ієрархічного положення на різних територіях, скажімо однієї географічної зони.

Таким чином, ми хочемо сказати, що вивчення особливостей міжвидової поведінки птахів має велике значення та перспективи для використання як у побудові сучасних комп'ютерних моделей, так і у глибокому розумінні механізмів взаємодії видів та підтримці функціонування видів у біоценозах.

РОЗДІЛ 2.

ФІЗИКО-ГЕОГРАФІЧНА ХАРАКТЕРИСТИКА ТЕРИТОРІЇ ДОСЛІДЖЕННЯ

Континентальна частина України знаходиться у межах помірного поясу та розташована у межах трьох фізико-географічних країн: Східноєвропейської рівнини, Українських Карпат та Кримських гір. У свою чергу рівнинна територія України – це частина Східноєвропейської фізико-географічної країни з чітко вираженими широтними зонами, серед яких виділяють чотири природні зони: мішаних лісів, широколистяних лісів, лісостепову та степову [8, 22, 50].

У наших дослідженнях ми проводили спостереження у Лісостеповій зоні України (рис.2.1). Вона протягається від Передкарпаття до західних відрогів Середньоросійської височини майже на 1100 км. Займає 34% території України. Південна межа її проходить на північ від Великої Михайлівки, Ширяєвого, черед Первомайськ, поблизу Новоукраїнки, Кіровограда, Олександрії, вздовж р. Ворскла до Кобеля, через Красноград, Балаклею, вздовж р. Оскіл до кордону з Росією [46]. Лісостепову зону перетинають річки басейнів Дніпра, Сіверського Дінця, Південного і Західного Бугу, Дністра. Середня температура січня -5°C – -8°C [37]. В лісостеповій зоні виділяють суходільні, сезонно зволожені, цілинні та остепнені луки. Розораність лісостепової зони близько 70% [46].

Лісостепова зона

Лісостепова зона простягається на схід від широколистянолісової зони до західних відрогів Середньоруської височини. Її північна межа звивиста, але добре простежується за суцільним поширенням північнолісостепових ландшафтів, індикаторами яких слугують сірі лісові ґрунти, чорноземи опідзолені, сформовані на лесових породах. У північну частину лісостепу по долинах річок, давніх улоговинах стоку проникають мішанолісові ландшафти.



Рис. 2.1. Фізико-географічне районування України (Лісостепова зона позначена сірим кольором, за Маринич, Шищенко, 2005)

Південна межа лісостепу проходить по лінії населених пунктів: від Дніпра вздовж р. Ворскла на міст Кобеляки, Нові Санжари, на північ від Краснограда, через Балаклію, вздовж р. Оскіл до території Росії. Вона простежується по лінії суцільного поширення чорноземів глибоких середньогумусних, характерних для південнолісостепових ландшафтів. На лівобережжі у цих межах знаходяться східна частина Київської області, південно-східна частина Чернігівської, більша частина Сумської, майже вся Полтавська, частина Черкаської, північна частина Харківської областей.

Своєрідність природи лісостепової зони – у поєднанні в її межах різних типів ландшафтів, розвинутих в однакових кліматичних умовах: 1) *широколистянолісових* з сірими і темно-сірими лісовими ґрунтами; 2) власне *лісостепових* з чорноземами опідзоленими і реградованими, які представлені фрагментарно збереженими широколистяними лісами; 3) *лучно-степових* з чорноземами типовими. У річкових долинах поширені лучні й болотні

ландшафти. Виділяють північні (більш зволожені) й південні (менш зволожені) лісостепові ландшафти.

Первинні ліси і лучні степи збереглися мало. Залісненість зони становить у середньому 12,5%. Орні землі займають близько 70-80% площі сільськогосподарських угідь. Лісостепові ландшафти сформувались на повсюдно поширених лесових породах, що легко піддаються водній ерозії, тому характерною рисою є широкий розвиток яружно-балкової системи.

Рельєф зони різноманітний. Велику площу займають Придніпровська низовина з широкими терасами р. Дніпро, Полтавська рівнина, на схід заходять відроги Середньоруської височини. Придніпровська низовина знаходиться в межах Дніпровсько-Донецької тектонічної западини, відроги Середньоруської височини приурочені до схилу Воронежського масиву.

У формуванні основних ландшафтних рис лісостепової зони велика роль належить ерозійно-аккумулятивній морфоструктурі. Характерне для лісостепової зони чергування розчленованих підвищених, низовинних і долинних ландшафтів, лісових і орних угідь зумовлює значні контрасти в тепло- і вологозабезпеченості, вітровій діяльності та ін. Загалом характерним є зміна позитивного балансу вологи на негативний, недостатність і змінний характер зволоження.

Особливості геологічної будови рельєфу та умов зволоження зумовили велику густоту річкової та яружно-балкової мережі, її загальну значну дренаваність. Річки зони на лівобережжі є притоками річок Дніпро та Сіверський Донець, рівнинні, з переважанням дощового та снігового живлення. Загальна заболоченість невелика, болота займають трохи більше 3% території. Процеси заболочення розвиваються у смугі підтоплення Кременчуцького та Канівського водосховищ.

Типовим є мозаїчний ґрунтовий покрив, утворений чорноземами опідзоленими і типовими, темно-сірими, світло-сірими лісовими ґрунтами, чорноземними і темно-сірими реградованими, лучно-чорноземними ґрунтами. Болотні ґрунти трапляються тільки в долинах рік і великих балок.

Переважаючими формаціями рослинності лісостепової зони є широколистяні, широколистяно-соснові й соснові ліси, лучні степи та остепнені луки, заплавні луки, болота. Найбільші площі зайняті дібровами (поширені дубові, липово-дубові, ясеневі-дубові, дубово-грабові ліси). Для фауни характерне сполучення лісових і степових видів тварин.

У межах лівобережного лісостепу виділяють два фізико-географічні краї: Лівобережно-Дніпровський та Східно-Український. За відмінностями в просторовій ландшафтній структурі Лівобережно-Дніпровський край поділяють на чотири ландшафтні області: Північно-Дніпровську і Південно-Дніпровську терасову низовинну область, Північно-Полтавську та Південно-Полтавську підвищену область. Східно-Український височинний лісостеповий край поділяють на Сумську та Харківську схилово-височинні ландшафтні області.

2.1. Канівський природний заповідник

Канівський природний заповідник розташований в центральній частині України, і належить до частини Канівського Придніпров'я. Територія Канівського Придніпров'я охоплює різні за походженням, будовою, структурою і сучасним використанням природні комплекси, що знаходяться в долині р. Дніпро, або прилягають до неї. Дніпро надає місцевій природі не лише яскравих індивідуальних рис, але і служить природною границею, що розмежовує лісостеп на Правобережний та Лівобережний.

Клімат Канівського району, як і всієї України, формується під впливом сонячної радіації, циркуляції атмосфери та особливостей рельєфу [46].

Тривалість сонячного освітлення даного регіону в середньому становить більше 1900 годин на рік. Найбільші показники освітлення припадають на липень (близько 290 годин щорічно), найменші – на грудень (близько 33 годин). Сумарна сонячна радіація перевищує 4100 МДж/м² на рік. Максимальною вона буває в червні – близько 650 МДж/м², мінімальною в грудні – 70 МДж/м². Річні значення радіаційного балансу трохи менші 1800

МДж/м². У червні та липні радіаційний баланс досягає 350 МДж/м², а в грудні – трохи нижче нуля. Близько половини тепла радіаційного балансу витрачається на випаровування вологи із земної поверхні, інша половина – на турбулентний теплообмін земної поверхні з атмосферою.

Основні кліматичні характеристики. Найбільше зростання середньої місячної температури спостерігається від березня до квітня, а найбільше зниження – від вересня до жовтня. Найменше опадів буває взимку та навесні, найбільше – влітку. Спостерігається велика мінливість місячних і річних сум опадів. Найбільша річна сума 742,8 мм, найменша 285,8 мм. В середньому за рік у Канівському природному заповіднику буває 130 днів з опадами, близько 50 % з них в холодний період, коли випадає лише 30 % річної суми опадів. Найбільша відносна вологість спостерігається весною та влітку, найменша – взимку; максимальний дефіцит насичення водяної пари – влітку. Згідно усереднених даних, за рік буває понад 135 хмарних днів та понад 45 ясних. Протягом решти днів спостерігається мінлива хмарність. Хмарні дні переважають взимку, ясні – влітку. За рік спостерігається близько 42 днів з туманом, переважно в холодну частину року. Протягом літа буває близько 25 днів з грозою та один день з градом. За рік буває в середньому 1-2 дні з пиловими бурями, 10-12 – з посухами та близько 15 днів – з суховіями.

В Канівському заповіднику грабова діброва утворює крайній східний суцільний виступ європейських лісостанів. Основні деревостани – грабняки, які утворилися на місці типових у минулому грабово-дубових і дубових лісів.

У зв'язку з горбисто-яружним рельєфом та складною історією геолого-морфологічного розвитку території тут утворилася досить неоднорідна мозаїка лісових асоціацій. Зазнавши значного антропогенного впливу, лісостани змінили свою структуру – замість дуба звичайного (*Quercus robur* L.) тепер основним лісоутворювачем став граб звичайний (*Carpinus betulus* L.). Тепер дуб, як і його постійний супутник ясен звичайний (*Fraxinus excelsior* L.), у деревостанах трапляється рідко. Є також насадження білої акації (*Robinia pseudoacacia* L.). На досліджуваному водопої, як і в інших

місцях виходу підземних вод грабової діброви, окрім граба росте вільха клейка (*Alnus glutinosa* (L.) Gaerth.).

У грабовій діброві відмічено всі характерні для грабово-дубових лісів правобережного лісостепу види дерев, кущів і трав: з 130 видів рослин – 15 видів дерев, а в підліску – 7 видів кущів. Трав'янистий покрив грабового лісу досить різноманітний. У зв'язку з горбисто-яружним рельєфом діброви спостерігається різночасовий розвиток рослин.

На вершинах куполоподібних підвищень та на південних схилах подекуди збереглися залишки природних дубових деревостанів. Граб тут не росте через сухість ґрунту, але зустрічається в умовах інших експозицій цих підвищень, а дубові фітоценози дуже розріджені.

До грабової діброви прилягає садиба Канівського природного заповідника, значну територію якої, окрім рослинності характерної лісам Середнього Придніпров'я, займають фруктові дерева та декоративні садові рослини. На території садиби зустрічаються такі види птахів, які не гніздяться в грабовій діброві: *Acanthis cannabina*, *Passer domesticus*, *Passer montanus*, *Hirundo rustica*, *Delichon urbica*, *Motacilla alba*, *Lanius collurio*.

Матеріал збирали на водопой в Мокрому ярі, який розташований в межах грабової діброви Канівського заповідника (рис. 2.2.).

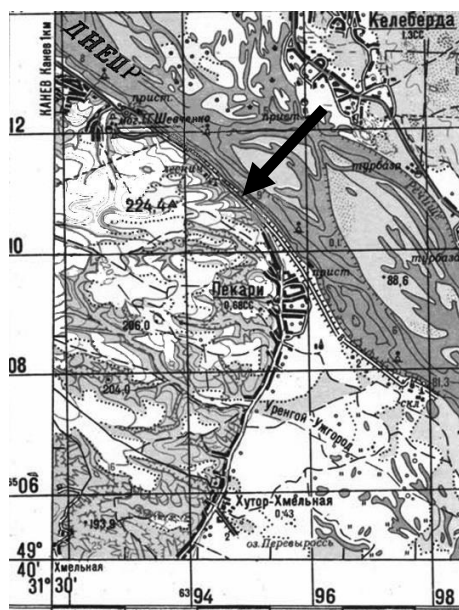


Рис.2.2. Місце збору матеріалу– водопій в ярі Мокрий

Водопій сформувався завдяки виходу підвішених вод, що пройшли крізь товщу ґрунту і зупинились на водонепроникному пласті піщанику. Живлення джерела відбувається за рахунок верхнього водоносного горизонту дислокованих осадових порід відкладів крейдового періоду. Умови залягання підземних вод перебувають у цілковитій залежності від характеру дислокацій. Даний горизонт є найбільш водопродуктивним в Канівському районі. Тобто висота виходу підвішених підземних вод вздовж яру змінюється залежно від висоти залягання глауконітових піщаників верхнього альбу (нижня крейда).

Сформовані даним водоносним горизонтом джерела мають достатньо стабільний режим, що робить їх зручними модельними об'єктами. Спостереження за гідрологічним режимом джерела в яру Мокрий показали, що його температура становить близько $+10^{\circ}\text{C}$, а дебіт води $0,14 - 0,17$ л/с. Протягом року ці показники змінюються в незначних межах (Щищенко, 1992).

Водопій в Мокрому Ярі являє собою не пересихаючу неглибоку водойму, що утворилась за рахунок виходу підземних підвішених вод, які на $49^{\circ}43'25''$ пн. ш., $31^{\circ}31'59,6''$ сх. д. формують початок джерела та струмка, довжина якого становить близько 40 м. В струмку протягом перших 25 м вода багата на залізо, про що свідчить велика кількість рудого осаду оксиду заліза на дні та по його берегах. В нижчих ділянках заліза значно менше. Води джерела формують невелику водойму глибиною до 0,7 м, протяжністю близько 15 м та шириною близько 8 м (в різні роки, ці показники можуть змінюватись, проте в незначних межах). В точці $49^{\circ}43'27,3''$ пн. ш., $31^{\circ}32'00,7''$ сх. д., поверхневий хід води припиняється.

Ерозійний розвиток яру було штучно перервано насипом з прокладеною асфальтованою дорогою. Таке втручання людини припинило закономірний процес прокладання русла джерела до Дніпра і викликало появу закритої водойми. Незважаючи на це, можна вважати, що наші дослідження були проведені в природних умовах, оскільки, як вже буде зазначено нижче, сітки ставили вздовж струмка, а не закритої водойми.

У водоймі зустрічається два види хордових тварин: жаба гостроморда (*Rana arvalis* Nilsson, 1842) та вуж звичайний (*Natrix natrix* (L., 1758)). Час від часу працівники заповідника запускають у водойму риб, яких потім поступово відловлюють. Дорослі особини жаби гостромордої спостерігались переважно під час розмноження (в квітні), в подальшому у водоймі переважають її пуголовки і, в рідкісних випадках, дорослі особини. Найбільшу чисельність вужів також відмічено в квітні (ймовірно їх приваблює наявність жаб – важливого компоненту кормової бази вужів). Обидва види не представляють небезпеки для птахів, що робить обраний водопій зручним місцем для досліджень, оскільки всі інші місця Канівського природного заповідника, придатні для водопою, є менш безпечними для птахів своєю відкритістю.

На місці водопою часто з'являється білка звичайна (*Sciurus vulgaris* L., 1758), яка є природним хижаком більшості видів птахів лісових екосистем. Цей ссавець знищує переважно яйця та пташенят, які перебувають в гнізді. Для дорослих птахів даний вид не становить загрози і не відлякує їх з місць водопою.

2.2. Державний дендрологічний парк «Олександрія» НАН України

Територія являє собою другу заплавної терасу р. Рось і характеризується рівнинним схилом місцевості до річки. Рельєф доповнюється наявністю 3 балок, що витягнулися майже в меридіальному напрямку.

За даними агроґрунтового обстеження ґрунти дендропарку належать до наступних генетичних груп: сірі лісові, чорноземи, дерно-лугові, болотні ґрунти. На території парку найбільш поширені сірі лісові ґрунти. І хоча гумусний горизонт у всіх ґрунтів потужний (місцями досягає 50 – 60 см) він містить тільки 1,2 – 2,8% гумусу, з недостатньою кількістю рухливих форм азоту, калію і фосфору.

Клімат району розташування парку характеризується помірною континентальністю. За даними Білоцерківської метеорологічної станції середня багаторічна річна температура повітря становить 6,9 °С, середня за

багаторічний період кількість опадів становить 498 мм, близько 80% яких випадає у вигляді дощу, мінімальна температура $-32,4^{\circ}\text{C}$ в січні, максимальна $+38^{\circ}\text{C}$ в червні. Температура ґрунту 0°C і нижче спостерігається до глибини 40 см, з грудня по березень.

Район характеризується нестійким зволоженням, тому є ймовірність посушливих років. Середня дата переходу середньодобової температури повітря вище рівня $+5^{\circ}\text{C}$ навесні 6 – 8 квітня, восени – 26 – 28 жовтня, середня тривалість вегетаційного періоду 170–180 днів.

Таким чином, клімат у районі розташування дендропарку сприятливий для рослин в тому числі інтродуцентів з Північної Америки, Далекого Сходу, Малої Азії та ряду інших районів.

В усіх водоймах парку наявна жаба озерна. Рідше зустрічається жаба їстівна, ропуха звичайна та зелена. Ропухи відмічаються лише для ставків в секторах 6, 19 та 25 (рис.2.3).

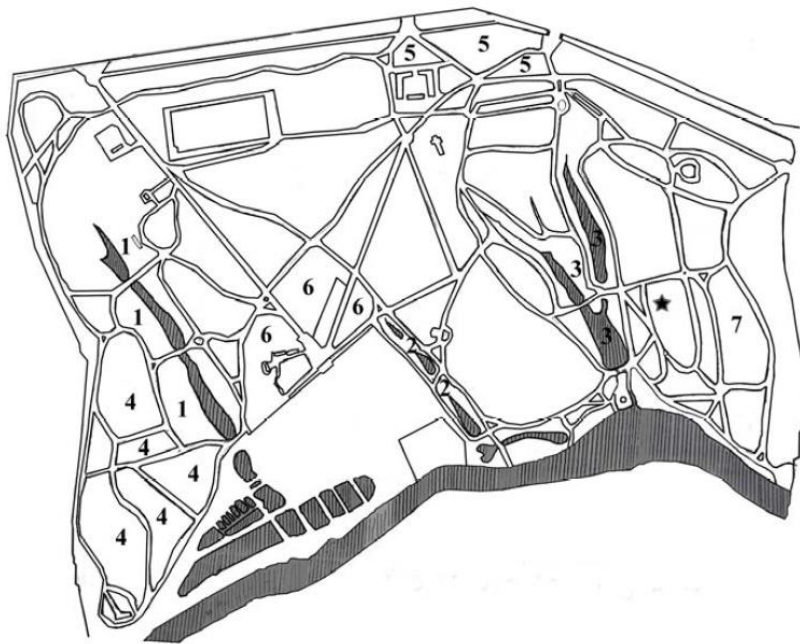


Рис. 2.3. Схема Державного дендрологічного парку «Олександрія», зіркою позначено місце досліджень

На території дендрологічного парку відмічено 5 видів рептилій: на відкритих ділянках звичайними є ящірка прудка та ящірка зелена

(спостерігалась рідше); в зволжених біотопах відмічено вужа звичайного та черепаху болотяну, яких особливо багато в ставку в секторі 25; Повсюдно в парку відмічено вид безногої ящірки – веретільницю ламку. Варто зазначити, що знайдено дві веретільниці, що були роздавлені колесами авто на дорогах парку, тобто людська діяльність має значний вплив на цей вид.

Серед ссавців парку звичайними є кріт, руда полівка, білка. В секторах 20, 21 відмічено зайця. Відмічено слід куниці. В сутінки відмічено летючих мишей на годівлі.

2.3. Біологічний навчально-науковий стаціонар «Вакалівщина»

Біологічний стаціонар природничого факультету Сумського державного педагогічного інституту ім. А. С. Макаренка було створено у 1967 р. Він розташований на околицях с. Вакалівщина, на правому березі р. Битиця [5].

Згідно з фізико-географічним районуванням України місце дослідження на водно-болотяному угідді (далі ВБУ) біля біостаціонару розташоване у Лісостеповій зоні, Сумській схилово-височинній області Середньоросійської лісостепової провінції; за геоботанічним районуванням України – у Європейсько-Сибірській лісостеповій області, Східно-Європейської провінції, Великочернечинського підрайону Краснопільсько-Тростянецького геоботанічного району Сумського округу Середньоросійської лісостепової підпровінції. Зоогеографічна приналежність територія ВБУ належить до Лісостепової зоогеографічної провінції, Лівобережнодніпровського північного району.

Територія локалізована в межах Сумського району між селами Вакалівщина та Кияниця. Географічні координати: південно-західного кута – 51°04' пн. ш., 34°54' сх. д.; північно-східного кута – 51°01' пн. ш., 34°55' сх. д.

ВБУ, де проводили спостереження, є системою заліснених розчленованих балок з невеликими за площею болітцями. Являє собою збережений природний комплекс і відіграє важливу роль у збереженні рідкісних видів рослин і тварин. На території ВБУ знаходиться пам'ятка

природи місцевого значення «Джерело Вакалівське». Крім того, це ВБУ підпорядковано до *рамсарських критеріїв*:

(1) Угіддя являє собою заліснені пагорби, розсічені системою заболочених перезволожених балок. Власне верхів'я річки протікає вузькою, добре сформованою долиною з максимальною різноманітністю елементів заплавного ландшафту – заболоченими вільшниками, невеликими заплавними озерцями та болотами, а також перезволоженими луками. З флористичного погляду найцікавішими є болота та заболочені ділянки заплави і тимчасових приток.

(2) Дана територія є рефугіумом для цілого ряду вразливих і рідкісних видів тварин, що також включені до Європейського Червоного списку.

(3) На території ВБУ серед судинних рослин є рідкісні і такі, зникнення яких спричинить суттєве зниження рівня біорізноманіття даного регіону. Передусім, це популяції реліктових рослин третинного періоду. Рідкісними є масиви широколистяних лісів (кленово- липово-дубові, липово-дубові) та осоково-очеретяні болота.

У геологічній будові території беруть участь відклади докембрійського, палеозойського, мезозойського та кайнозойського віку [78], більша частина яких перекрита потужною товщею порівняно молодих відкладів. Найбільш поширені четвертинні відклади. Цей район належить до південно-західного схилу Воронезької антеклізи. Схили ярів складаються з третинних пісків, вкритих товщею лесу. Для схилів ярів характерні середньо- та сильнозмиті ґрунти. Ґрунти змінюються відповідно до типу ценозів – від сірих лісових супіщаних і темно-сірих лісових суглинистих до лучно-болотних важко суглинистих. Кліматичні умови континентальні: середня температура у січні – $-7,5^{\circ}\text{C}$, у липні – $+19,3^{\circ}\text{C}$. Річна сума атмосферних опадів становить 500–550 мм.

Дане ВБУ належить до Дніпровсько-Донецького артезіанського басейну. За гідрологічним районуванням входить до Верхньопсельсько-Сіверськодонецької підобласті підвищеної водності, Лівобережно-

Дніпровської області достатньої водності. Повідь починається в середині другої декади березня. Живлення р. Битиці – ґрунтове та снігове.

У лісоценотичній структурі на території ВБУ переважають кленово-липово-дубові та ясеневі-дубові ліси. У деревостані, крім дуба *Quercus robur*, клена гостролистого *Acer platanoides* та липи серцелистої *Tilia cordata*, трапляється береза повисла *Betula pendula*, клен польовий *Acer campestre*. Уздовж струмків є ділянки лісу, деревостан якого представлений лише вільхою клейкою *Alnus glutinosa*. Болотна рослинність на території ВБУ формується навколо джерел, уздовж струмків та у пониженнях заплави р. Битиця, на оглеєних лучно-болотних ґрунтах. Це евтрофні трав'яні болота із груп високотравних та осокових. Трав'яний покрив боліт густий і високий, диференційований на яруси. Наявність густої мережі балок, які майже не продуваються теплим і сухим повітрям, обумовила сприятливі кліматичні умови для існування популяцій реліктових видів рослин третинного періоду – папороті страусове перо звичайне *Matteuccia struthiopteris*, зірочника гайового *Stellaria nemorum*, лунарії оживаючої *Lunaria rediviva* та левурди, або цибулі ведмежої, *Allium ursinum* (два останні види внесено до Червоної книги України). У межах ВБУ відмічено види зі списку регіонально рідкісних, які підлягають охороні на території Сумської області, – зірочник гайовий *Stellaria nemorum* та щитник гребенястий *Dryopteris cristata*. На території ВБУ відмічено популяцію лікарської рослини гірчака зміїного *Polygonum bistorta*.

Фауна території представлена більше 30-ма видами ссавців, 6 видами плазунів, 9 видами амфібій (серед яких два види внесено до Додатку 2 Бернської конвенції: ропуха зелена *Bufo viridis* і квакша звичайна *Hyla arborea*) та 40 видами птахів [34]. Під час гніздування, перельотів і на зимівлі у ВБУ перебувають види птахів, включені до Додатку 2 Бернської конвенції. Це вівсянки звичайна *Emberiza citrinella* і очеретяна *E. schoeniclus*, вівчарик-ковалик *Phylloscopus collybita*, вівчарики весняний *P. trochilus* і жовтобровий *P. sibilatrix*, гаїчка болотяна *Parus palustris*, дятли великий строкатий *Dendrocopos major*, середній *D. medius* і малий *D. minor*, зеленяк *Chloris*

chloris, зяблик *Fringilla coelebs*, іволга *Oriolus oriolus*, канюк звичайний *Buteo buteo*, коноплянка *Acanthis cannabina*, костогриз *Coccothraustes coccothraustes*, крутиголовка *Jynx torquilla*, ластівки берегова *Riparia riparia*, міська *Delichon urbica* і сільська *Hirundo rustica*, лелека білий *Ciconia ciconia*, лунь луговий *Circus pygargus*, мухоловка-білошийка *Ficedula albicollis*, мухоловка сіра *Muscicapa striata*, одуд *Upupa epops*, плиски біла *Motacilla alba*, жовта *M. flava* і жовтоголова *M. citreola*, повзик *Sitta europaea*, погонич *Porzana porzana*, соловейко східний *Luscinia luscinia*, синиці велика *Parus major* і блакитна *P. caeruleus*, чечевиця звичайна *Carpodacus erythrinus*, шуліка чорний *Milvus migrans*, щеврик лісовий *Anthus trivialis*, щиглик *Carduelis carduelis*. Серед них є види, що підлягають особливій охороні у Сумській області. Це дятел середній *Dendrocopos medius*, лунь лучний *Circus pygargus*, погонич *Porzana porzana* і шуліка чорний *Milvus migrans*.

РОЗДІЛ 3.

МАТЕРІАЛИ ТА МЕТОДИКА ДОСЛІДЖЕНЬ

3.1. Матеріали, місце та організація досліджень

Матеріалами для написання даної роботи слугували дані особистих спостережень автора, зібрані протягом 2010-2015 років з трьох точок на території Київської, Черкаської, Сумської областей України, що знаходяться у межах лісостепової зони України. Території дослідження обрані з урахуванням обробки літературних даних стосовно видового складу птахів та фізико-географічних характеристик, тобто схожі за видовим багатством птахів та умовами їх існування (наявність мішаного лісу та обмежену кількість придатних джерел води). Аналізували дані про наявність, поширення та чисельність птахів фауни Лісостепу.

1. Місце та період дослідження у Черкаській області.

Спостереження проводили протягом червня 2010 року (з 30 травня по 30 червня), травня та червня 2012 року (з 21 травня по 15 червня), червня 2014 року (з 1 по 24 червня) на місці водопою в яру Мокрий на території Канівського природного заповідника. Місце обрано з урахуванням відсутності інших джерел водопою. Загальна тривалість спостережень на території Канівського заповідника становила 324 години, де зареєстровано 15280 взаємодій птахів. Спостереження проводили на відстані 30 м від водопою.

2. Місце та період дослідження у Київській області.

Спостереження проводилися у 2012 році (21-28 червня) та 2015 (3-7 липня) у державному дендрологічному парку «Олександрія» НАН України у м. Біла Церква. Місце обрано з урахуванням наявності лісу та рідкісної зустрічі людей. Загальна тривалість спостережень на території дендрологічного парку «Олександрія» становила 144 годин та 9315 взаємодій птахів. Спостереження проводили на відстані 25 м від джерела води.

3. Місце та період дослідження у Сумській області.

Спостереження проводили у 2015 році (8-18 червня) на території

біологічного навчально-наукового стаціонару «Вакалівщина» при Природничо-географічному факультеті Сумського державного педагогічного університету імені А.С. Макаренка. Місце спостереження вибране з урахуванням наявності лісу та активним користуванням великої кількості видів саме цим джерелом води. Загальна тривалість спостережень становить 81 годину та зареєстровано 9184 взаємодії. Спостереження проводили на відстані 30 м від джерела води.

Дослідження проводили під час закінчення гніздового періоду (травень – червень) у час з ранкових сутінок (4:00) до вечірніх (22:00). Режим спостережень складав по 9 годин щодня: по 3 години спостережень чередували з трьохгодинним періодом відпочинку, за для збереження уваги спостерігача. Щоб охопити весь період добової активності птахів в однакових погодних умовах, час спостережень змінювали через день: наприклад, у перший день спостерігали о 4-7 ранку, 10-13 дня, 16-19 вечора, а наступного дня о 7-10 ранку, 13-16 дня та 19-22 вечора. Враховували дані зібрані лише за однакових погодних умов, тобто у теплі та посушливі дні. Підчас дощу матеріал не збирали (за виключенням випадків короткочасних та незначних опадів). Загальна тривалість спостережень за поведінкою птахів становить 559 годин за 100 днів. Наукова назва видів птахів України у роботі подається згідно номенклатурі, затвердженій Комісією із зоологічної термінології Інституту зоології ім. І.І. Шмальгаузена НАН України (протокол №5 від 03.05.2007 р.).

З підручних матеріалів використовували бінокль YUKON PRO 10x50 WA, польовий щоденник, олівець та годинник, для реєстрації щохвилинних змін на водопої. Щоб максимально зменшити фактор турбування дослідником птахів, було вжито наступні заходи: спостереження проводили з далекої відстані за допомогою бінокля (але не підзорної труби, оскільки вона не дає можливості оперативно відслідковувати приліт та відліт птахів на водопій), спостерігач був одягнений у маскуючий одяг, для місця розташування спостерігача було вибране природне заглиблення на поверхні ґрунту, додатково замаскувавши його невеликими кущами або гілками. Були

використані хімічних засобів проти комарів, застосування яких ніяким чином не відображується на результатах спостережень, оскільки досліджувані види, як і більшість птахів, є мікросматиками.

3.2. Дослідження поведінки птахів на місцях водопою

Відстежували активність птахів на місцях водопою за результатами візуальних спостережень. Записували загальну кількість птахів, які прилетіли на місця водопою, їх вид, реєстрували точний час появи птаха на місці водопою, поведінкові акти кожної особини та їх взаємодії, за можливістю візуально визначити – відмічали стать та вік особини.

Для вивчення динаміки активності прильоту птахів на водопій та поведінкових актів використовували загальноприйняті етологічні методи [2]. Одночасно використовували 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») [94, 62] із модифікаціями внесеними дослідником, необхідними для виконання даної роботи.

За прояв агресивної поведінки було прийнято вважати акт, коли два птахи скорочували дистанцію, що їх розділяла, явно змінюючи свою поведінку у порівнянні з попереднім періодом часу, демонстрацію готовності до нападу та безпосередньо сутичку [57, 58, 195]. Відмічали усі випадки неагресивної, або толерантної, поведінки: перебування особин одного чи різних видів птахів поруч без прояву агресії один до іншого. Це включало міжвидові та активні ігри та сигнальні відклики один одного [195]. Дані, стосовно агресивної та неагресивної поведінки, динаміки активності прильоту та різноманіттю поведінкових актів, записували для усіх особин різних видів птахів, присутніх на водопой за увесь час спостережень.

Основними поведінковими актами було визначено: пиття води, пошук та споживання кормових об'єктів, купання, догляд за оперенням та інше. До останньої категорії відносимо будь які інші дії, окрім зазначених перших

трьох. Це зменшує кількість одержаної під час досліджень інформації, проте захищає від суб'єктивності висновків. Оскільки, наприклад, при такому поведінковому акті, як спокійне стояння птаха на поверхні ґрунту, дослідник не може встановити причин цього акту: відпочинок, обстеження навколишньої місцевості на предмет небезпеки, пошук корму тощо. Тоді як причини таких поведінкових актів як пиття води, споживання корму та купання цілком зрозумілі.

Дослідником використано *метод реєстрації окремих поведінкових проявів*, оскільки найбільшу увагу у даній роботі приділено саме актам агресивного спрямування. За цим методом реєстрували усі випадки прояву агресивних взаємодій як між особинами одного виду, так і між різними видами. Метод дозволив оцінити частоту та напрямленість агресії.

Із *методу «стимул-реакція»* запозичено його основну ідею – як тварина реагує на реакцію агресії по відношенню до себе: відповідає на неї чи ні, котрі зовнішні стимули є для тварини значимими, а які просто ігноруються. Цей метод використано, задля встановлення значення для кожної особини та виду взаємодії з іншими, що вказало би на міжвидове домінування за критерієм прояву агресії.

У випадку відсутності реакції агресії між двома особинами, що знаходяться поруч, вважали взаємодію толерантною, або неагресивною, та у польовому щоденнику взаємодію позначали позначкою «Х». У випадку коли птах, наприклад, зяблик, прилетів на водопій першим та виявив агресію по відношенню до вільшанки, котра прилетіла після нього – записували «І». Таке позначення означало, що особина виявила агресію та захищає місце, на якому з'явилася першою. У випадку, якщо вільшанка, котра прилетіла після зяблика, виявила агресію до цього зяблика – позначали «ІІ». Це означало, що, в даному випадку, вільшанка демонструє напад.

Вкрай важливим є використання *методу «суцільного протоколювання»*, задля неперервного та максимально повного запису усіх поведінкових актів усіх присутніх птахів у природних умовах. Метод має певні обмеження,

котрими у даній роботі було знехтувано за рахунок використання інших методів спостереження. Із зібраних даних, встановлено добову зайнятість у поведінкових актах та активність прильоту багатьох видів птахів конкретних територій та їх безпосередня взаємодія лише у межах водопою.

Оскільки використані методики, кількість піддослідних тварин та їх активність дозволяла вести запис за усіма особинами, що перебували на водопої одночасно та разом, автор додатково використав один з етологічних методів розподілу уваги у просторі, а саме *метод «тотального спостереження»*. Реєстрували поточний час появи нових особин у полі зору спостерігача.

Для полегшення запису у польовий щоденник використовували систему умовних позначок поведінкових реакцій (табл. 3.1.).

Таблиця 3.1.

Приклад запису умовних скорочень у польовий щоденник

→	реакція агресії, де стрілка напрямлена від ініціатора до реципієнта
≈	купання та догляд за оперенням
⊙	пошук корму
◆	пиття води
↘	інше
X	відсутність реакції агресії між видами, що знаходяться поруч, або відсутність відповіді на агресивну поведінку
I	ініціатива агресії походить від особини/виду, що першим перебувала на місці водопою
II	ініціатива агресії походить від особини/виду, що другим прибула на місце водопою
win	перемога виду у парному агресивному контакті

Усі вищезазначені методи надають абсолютні показники досліджуваних елементів поведінки.

Крім того для розрахунку критичної дистанції (відстані на якій птах проявляє агресію), територію водопоїв було поділено на квадрати 1x1 м². Кожен квадрат був позначений дерев'яною паличкою на відстані 1 м одна від одної вздовж напрямку руху джерела.

Для кожного масового виду досліджуваних територій, ми візуалізували кількість виявлених до інших видів агресивних реакцій та кількість напрямлених на вид реакцій агресії шляхом побудови соціограм. Соціограми побудовано за методикою Попова та Ильченко [62]. Біля назви кожного виду ми вказали загальну кількість агресивних контактів: у чисельнику – ініційовані цим птахом, у знаменнику – напрямлених на нього. Товщину ліній, що вказують напрямленість агресії між двома видами, визначали в залежності від кількості випадків агресії.

3.3. Аналіз рейтингу успішності агресивної взаємодії

Зазвичай при реєстрації агресивної поведінки дослідники обмежуються лише відсотковим показником випадків агресії до загальної кількості контактів виду [24, 25, 60, 161, 148, 149, 188, 179]. Іноді, дослідники для кожного виду, котрий вивчають, призначають свою систему балів агресії, що значно відрізняється у кожного вченого [113, 136, 187, 194]. У роботах із вивчення внутрішньовидової ієрархії видів, за результатом агресивних взаємодій встановлюють ранг кожної особини у групі. Чим більше здійснено бійок від загальної агресії, тим вище буде займаний ранг особини [83]. До уваги береться не лише кількість самих бійок, але й їх результат: виграш призводить до збільшення рангу, програш залишає особину на нижчих рангах. Число перемог може варіювати, але є індивідуальним показником для кожної особини. Ранг залежить від кількості перемог та кількості програшей відносно загального рівня агресії. Базуючись на цьому, можна припустити, що такі закони будуть працювати й на рівні виду у межах міжвидових взаємодій.

Дані нашого дослідження за агресивними взаємодіями птахів дають можливість розробити оригінальний метод обрахунку успішності міжвидової агресивної взаємодії птаха та, за його результатом, побудувати рейтинг успішності агресивного зіткнення кожного виду. Важливим обмеженням методу є те, що результат буде достовірним лише для досліджуваної території, де проводили спостереження, оскільки враховуються зіткнення із іншими

видами, що заселяють саме цю місцевість. Заздалегідь необхідно вирішити результати агресивних взаємодій із якими саме видами цікавлять дослідника. Включення результатів зіткнень із іншими видами змінює показник рейтингу успішності. Також, отриманий рейтинг буде відповідати часу життєвого періоду птахів.

Серед даних, що пов'язані із реакцією агресії, реєстрували:

- особина якого виду прилетіла першою на місце водопою, а яка прилетіла після неї;
- особина якого виду виявила ініціативу до прояву агресії;
- особина якого виду отримала перемогу у агресивному контакті, тобто залишилася на місці спостереження.

З отриманих даних було визначено загальний рейтинг успішності птахів при захисті та при нападі на «особистий простір» у місцях спостереження. У даному разі до уваги брали не ініціативу агресивного контакту, а виграш у ньому (як у працях Гудал із поведінки шимпанзе [132]. Успіх при нападі на користь птаха-ініціатора агресивного контакту (відмічали додатнім показником) зараховували, якщо супротивник втікав (одночасно втікачу зараховували невдачу при захисті території, що відмічали від'ємним показником успіху). Так само, успіх при захисті від новоприбулих особин зараховували додатним показником, а новоприбулому втікачу – від'ємним показником успішності нападу.

Рейтинг успішності міжвидової агресивної реакції виду на кожній окремій території розраховували за наступним принципом. Підраховано загальну кількість випадків попарного зіткнення одного виду із іншим. Підраховано кількість випадків, коли окремий вид агресивно реагує на інший перебуваючи на місці першими, тобто захищала свій простір. Серед них зафіксовано кількість випадків, коли така поведінка є успішною, тобто супротивник покинув територію, та коли була програшною, тобто обраний вид сам покидав територію. Такі ж підрахунки проведено у випадках нападу, тобто коли обраний вид прилітав на місце водопою вже після свого майбутнього

супротивника. Отримані показники успіху та програшу при захисти та нападі поділено на загальну суму випадків агресії, що обраний вид виявив до іншого виду.

Інакше кажучи, кількість випадків агресії, що характеризують показники успіху та програшу при захисти та нападі, поділено на загальну суму випадків агресії, що птахи виявили до конкретного виду.

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

$$A = A_y + A_{\pi} ;$$

$$B = B_y + B_{\pi} ;$$

$$y_z = \frac{A_y}{(A+B)} ;$$

$$P_z = \frac{A_{\pi}}{(A+B)} ;$$

$$y_n = \frac{B_y}{(A+B)} ;$$

$$P_n = \frac{B_{\pi}}{(A+B)} , \text{ де}$$

A – загальна кількість випадків, коли птах агресивно реагує на інший вид, перебуваючи на місці першими (тобто захищає свій простір);

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

A_{π} - кількість випадків агресії, що завершилась програшем, тобто птах сам покидає територію;

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

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

B_{π} - кількість випадків агресії, що завершилась програшем, тобто птах сам покидає територію;

Одержані показники представляють співвідношення успіху (виграшу) та невдачі (програшу) агресивної взаємодії.

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

$$P_{уз} = Y_з - П_з ;$$

Це, в результаті, дає нам кінцеву відповідь, чи є агресивне зіткнення при захисту із цим видом успішним (показник рейтингу буде із знаком +). Такий же алгоритм проведено й для показника успішності нападу ($P_{ун}$):

$$P_{ун} = Y_н - П_н ;$$

Загальний рейтинг успішності захисту та нападу кожного виду на конкретній території (тобто при взаємодії із усіма іншими видами птахів), розраховано як:

$$\sum P_{уз} = P_{уз\ 1} + P_{уз\ 2} + \dots + P_{уз\ n} ;$$

$$\sum P_{ун} = P_{ун\ 1} + P_{ун\ 2} + \dots + P_{ун\ n} ;$$

Таким чином, для кожного виду визначалася конкретна успішність при захисті та при нападі. У подальшому, для кожного виду вираховували усереднений показник успішності (сума показника захисту та нападу) при контактах із усіма видами. Тобто індивідуальний рейтинг успішності серед птахів конкретної території.

3.4. Статистична обробка матеріалу

Статистична обробка матеріалу проведена з використанням пакету програм Microsoft Excel 2007, StatPlus Pro 5.9.8, STATISTICA 7.0., Past, R.

При виборі території досліджень, проведена перевірка біоценозів на схожість видового складу за індексом Жаккара. Індекс Жаккара не враховує кількісної представленості видів у біоценозі але його використання у даній роботі є достатнім та не потребує додаткового обрахунку індекса процентної схожості, оскільки головним завданням роботи є загалом встановити наявність міжвидових взаємодій без подальшої інтерпретації даних на щільність та чисельність пташиного населення місцевості.

Для встановлення динаміки активності прильоту птахів на водопій, агресивності птахів та зайнятості у різних поведінкових актах протягом доби, використовували середню арифметичну.

У випадках встановлення критичної відстані між особинами визначали середній показник із похибкою середнього у програмі StatPlus Pro 5.9.8

Для встановлення залежності кількості випадків агресії та добової активності прильоту на водопій, а також від кількості видів, використовували метод кореляційного аналізу. Для кожного виду на кожній піддослідній території для кожного поведінкового акту масив даних перевіряли на нормальність за критерієм Колмогорова-Смірнова, та, при нормальному розподілі використовували параметричний метод кореляції Пірсона а при ненормальному розподілі – непараметричний метод кореляції Спірмена.

Аналіз реакції агресії між видами. Агресивність кожного з видів на території досліджень визначали за сумою ініційованих агресивних контактів до кожного з видів, включно зі своїм. В подальшому, отримані показники складено у вигляді таблиці для розрахунку дистанційної матриці, що використовується у кластерному аналізі. Показники з кожної досліджуваної території перевірено статистикою Хопкінса на тенденцію до кластеризації у програмі «R» з використанням функції «get_clust_tendency()» пакету «faktoextra». Для вибору найоптимальнішої схеми об'єднання даних у кластери, використано кофенетичну кореляцію із показником Мантеля з пакета «vegan» у програмі «R». Графіки ієрархічної кластерної дендрограми побудовано у програмі STATISTICA 7.0.

Існують дослідження міжвидової ієрархії (домінування) у змішаних зимових зграях синиць [136], де явище домінування спостерігали у природі (як у нашому дослідженні) а потім перевірялося у вольєрних умовах. Більш глибоким прикладом аналізу міжвидової ієрархії є дослідження H.S. Sushma та Mewa Singh [195] на прикладі 4 видів приматів із використанням методу хі-квадрат та аналізом поведінки у три різні сезони та із урахуванням перекриття кормових ніш та інших параметрів. У нашому дослідженні також використано

непараметричні методи аналізу, але із зверненням уваги на загальний розподіл домінування на кожній конкретній території виключно за реакцією агресії.

На основі отриманих матеріалів, була спроба встановити міжвидове домінування видів за критерієм прояву найбільшої кількості випадків агресивної поведінки виду з урахуванням кількості інших видів, до яких була спрямована агресія. Найбільш агресивними видами ми виділяємо ті, особини яких ініціюють агресивні взаємодії до більшої кількості інших видів.

Для порівняння рейтингів птахів при захисті та нападі на різних територіях (захист у Каневі із захистом в Олександрії та Вакалівщині; напад у Каневі з нападом в Олександрії та Вакалівщині) у міжвидових конфліктах використовували тест Уїлкоксона (попарне порівняння) для незалежних вибірок у програмі STATISTICA 7.0.

Під час аналізу агресивної поведінки окремо для кожного масового виду ми порівнювали результати з різних територій між собою. Виявлені відмінності перевіряли на достовірність за допомогою показника ф-критерію та χ^2 (у випадках малої кількості даних, використовували χ^2 з поправкою Йейтса).

РОЗДІЛ 4.

ПОВЕДІНКОВІ ОСОБЛИВОСТІ ПТАХІВ НА МІСЦЯХ ВОДОПОЮ

4.1. Добова активність відвідування птахами місць водопою

Добова активність прильоту на місця водопою є недостатньо вивченим аспектом екології птахів в лісових угрупованнях [47-49], на відміну від аридних біотопів [1-4, 17, 39]. Згідно еко-фізіологічних досліджень, проведених на різних групах тварин, активність харчування, пиття води та багатьох інших процесів протягом доби відрізняється.

Коливання активності прильоту на водопій пояснюється нерівномірними потребами у воді протягом дня. Загальновідомо, що при однаковій температурі, але в різні години доби втрати тепла різні. В птахів основним механізмом фізичної терморегуляції є випаровування, оскільки віддача тепла та конвекція ускладнена наявністю термоізолюючого пір'яного покриву. Отже нерівномірні витрати тепла протягом доби впливають на втрати води. Схематично динаміку цього процесу у птахів можна описати наступним чином [13]:

21-3 години – птахи сплять. Внаслідок дихання організм втрачає воду. Цей процес повільний, але оскільки триває близько шести годин, втрати води є суттєвими.

3-7 годин – птахи сутінкової активності прокидаються і починають активно відвідувати місця водопою, щоб поповнити втрати організмом води протягом ночі.

7-8 годин – птахи денної активності поповнили нічну втрату організмом води. Сонце знаходиться не високо над горизонтом, тому організм не перегрівається. В цей період активність прильоту на водопій мінімальна.

8-13 годин – ранковий пік кормової активності. Внаслідок цього організм виробляє багато тепла, надлишок якого виділяється шляхом випаровування води дихальними шляхами. Птахи частіше прилітають на місця

водопою.

13-14 годин – Сонце знаходиться в зеніті і кормова активність знижується. Зменшуються виділення тепла організмом і тому зменшується активність прильоту на водопій.

14-17 годин – Сонце тривалий час знаходиться високо над горизонтом, що спричиняє збільшення надходження тепла в організм із зовні. Для боротьби з перенагріванням, птахи виділяють надлишок тепла з організму внаслідок випаровування води. Зростає активність прильоту на місця водопою.

17-18 годин – Сонце знаходиться не високо над лінією горизонту, надходження тепла ззовні зменшується. Обсяг випаровування води з метою охолодження значно менший. Птахи рідко прилітають на місця водопою.

18-20 годин – вечірній пік кормової активності. Внаслідок цього зростає вироблення енергії організмом птаха. Надлишок тепла виділяється завдяки випаровуванню води дихальними шляхами. Зростає активність прильоту на водопій птахів сутінкової активності.

Птахи часто прилітають на місця водопою навіть під час дощу [11, 12]. Проте більше матеріалу зібрано стосовно появи на водопої птахів за умов відсутності опадів, що дає змогу прослідкувати динаміку добової активності прильоту на водопій [11, 12, 14].

Згідно літературних даних [1] добова активність прильоту птахів на місця водопою має три піки: ранковий (з 4-ї до 9-ї години ранку), денний (з 14-ї до 17-ї) та вечірній (з 18-ї до 20-ї години). Така послідовність динаміки активності прильоту на водопій є схематичною і при різних погодних умовах може мати певні відмінності.

Багаторічні дані з досліджуваних територій щодо динаміки прильоту птахів на місця водопою, з урахуванням однакових погодних умов, ми обрахували та встановили піки активності прильоту птахів (рис.4.1.):

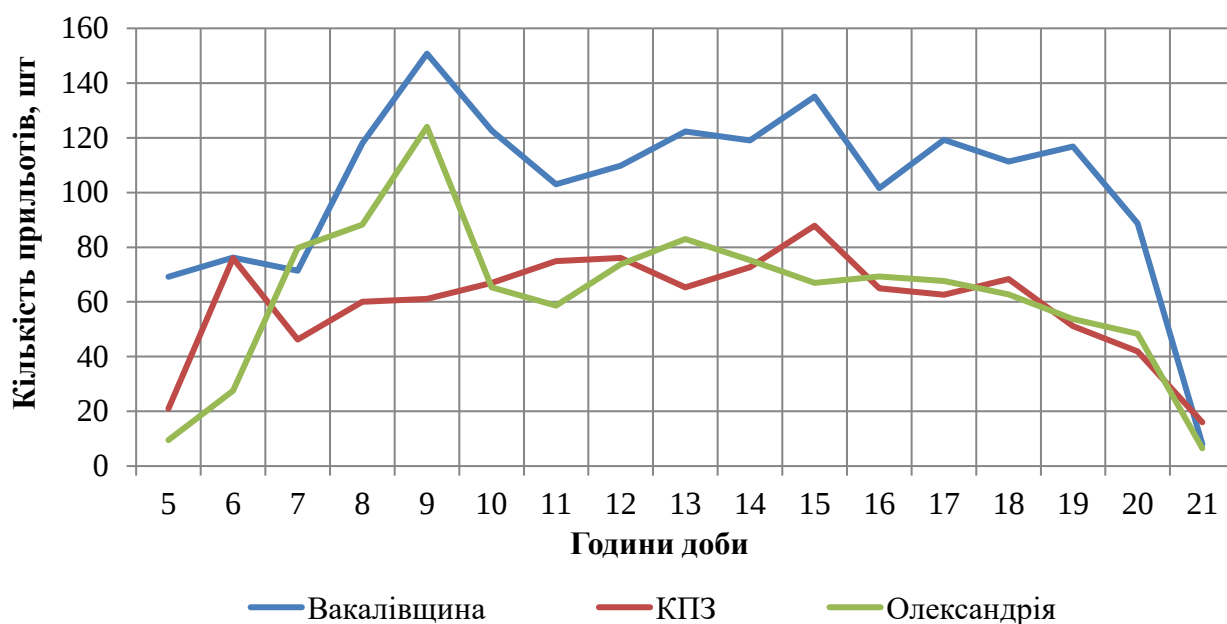


Рис.4.1. Динаміка активності прильоту птахів на місця водопою протягом доби

Ранковий пік активності прильоту на водопій у КПЗ припадає на 6-у годину. За ним відмічено різкий спад чисельності птахів та поступове зростання із 8-ї години ранку. Ми виділяємо два денні піки: незначний о 12-й годині та виражений о 15-й, за яким відмічено різкий спад активності. Потім вже о 18-й години настає вечірній пік активності прильоту птахів на водопій, за яким слідує поступовий спад аж до вечірніх сутінок. Загалом слід відмітити, що протягом періоду дослідження таке коливання динаміки активності прильоту на водопій є постійним та повторюваним. При різних погодних умовах активність прильоту птахів на місця водопою різнилась.

На території державного дендрологічного парку «Олександрія» встановлено, що ранкове зростання активності прильоту на водопій характеризується стрімким стрибкоподібним зростанням до 9-ї години ранку, а далі різким спадом до 11-ї години. Денний пік активності прильоту припадає на 13-ту годину, характеризується планомірним зростанням і спадом. Між денним та вечірнім піком перехід не чіткий. Вечірній пік не виражений, характеризується поступовим спадом аж до вечірніх сутінок.

Динаміка прильоту птахів на території ВБУ «Вакалівщина» поєднала у собі виражені піки обох вище зазначених територій. Так відмічено, що

найактивніший ранковий приліт о 9-й годині, як на території дендропарку «Олександрія», два денні піки о 13-й та 15-й, як на обох територіях, та виражені два невеликі вечірні піки о 17-й та 19-й, із різким спадом активності аж до вечірніх сутінок.

Отже, птахи дендропарку «Олександрія» активно відвідують місця водопою у період ранкового кормового піка активності організму. Птахи КПЗ активно використовують джерело води задля поповнення втрати організмом води протягом ночі та для боротьби з перенагріванням, коли Сонце тривалий час знаходиться високо над горизонтом, що спричиняє збільшення надходження тепла в організм із зовні. Птахи ВБУ у «Вакаліщині» найбільш активно відвідують місця водопою у період кормової активності (9-13-та і 18-20-та години).

Отримані відмінності можуть бути пов'язані з підвищенням фактору турбування птахів присутністю людини протягом доби у дендропарку «Олександрія», майже повною відсутністю такого у Канівському заповіднику, та, відповідно, проміжним значенням турбування людиною на території біологічного стаціонару «Вакалівщини», де, в свою чергу, відмічено найбільш виражені піки динаміки зайнятості птахів.

4.2. Зайнятість птахів на місцях водопою

З літератури присвяченій птахи аридних територій відомо, що на місця водопою птахи прилітають з метою пиття води, та, значно рідше, для купання [3]. Дані, отримані внаслідок наших польових досліджень, розкривають багато нових та невивчених аспектів даної тематики для лісових та паркових екосистем.

Згідно отриманих результатів, ми часто відмічали випадки прильоту з метою пошуку корму. Виявлено, що першочергова потреба птахів на місцях водопою проявляється в актах купання та пиття води, також спостерігали випадки перебування птахів на водопої з метою пошуку матеріалу для гнізд у шлюбний період та просто відпочинок. Динаміка зміни зайнятості птахів на

водопої протягом світлового періоду доби на території Канівського природного заповідника (рис. 4.2.) вказує, що основною потребою протягом доби для птахів є купання, пиття води є другорядною потребою, але не менш важливою, та найбільше виражена у ранкові години – це явище пов’язано з необхідністю поповнити втрати організмом води протягом ночі.

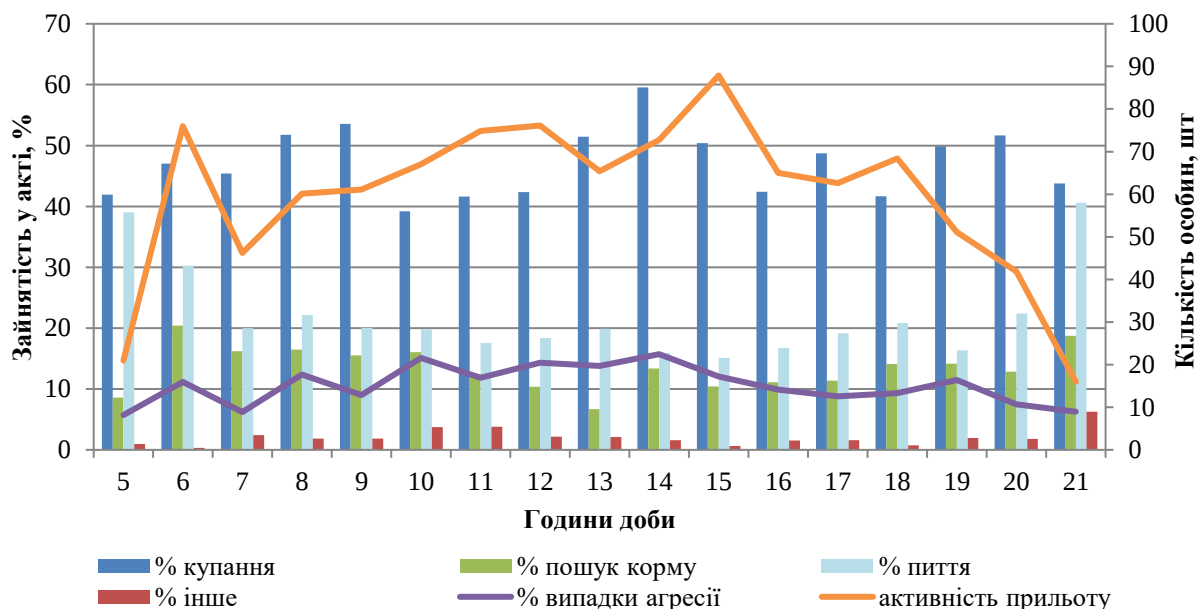


Рис.4.2. Динаміка потреб птахів на водопої протягом доби у Канівському природному заповіднику

Відповідно даним гістограми, найбільший відсоток зайнятості птахів на водопої припадає на купання. Так, встановлено дуже сильний лінійний кореляційний зв'язок між динамікою активності прильоту на водопій та зайнятістю птахів на ньому протягом доби у акті купання ($r=0,930$; $p<0,01$), крім того відмічено сильний зв'язок із питтям ($r=0,734$; $p<0,01$) та пошуком корму ($r=0,709$; $p<0,01$). Безперечно, водопої відіграють важливу роль у поповненні втрат води птахом шляхом пиття, але на виконання акту купання на водопої слід зупинитися окремо. Купання птахів у літній період виконує велику кількість функцій. Це й охолодження тіла, й гігієнічні процедури з очищення пір'яного покриву та шкіри, й спосіб підтримувати структуру оперення. Також купання може бути результатом прояву змщеної активності, способу зменшення збудження або необхідною складовою соціально-статевої

поведінки [212]. Виконання акту купання є майже універсальним у різних видів птахів та, згідно досліджень на амазонських папугах (*Amazona amazonica*) [172], не впливає на інші поведінкові акти протягом доби (наприклад, пошук корму, відпочинок, інше) але має значний вплив на підтримку та очищення пір'яного покриву. У лабораторних умовах досліду це проявлялося у повторенні послідовності поз, характерних для купання, за відсутності джерела води та у випадку коли іншу, контрольну групу птахів, обприскували водою. Таким чином відбувалося «соціальне полегшення» виконання поведінкового акту. Цей дослід встановив, що чим довше птахи не купалися, тим частіше вони будуть прилітати до джерела води та тим більше буде витрачений бюджет часу, на виконання даного поведінкового акту. Крім того, папуги довше купалися вранці, але у денні години прилітали до води частіше та витрачали менше часу на купання. Подібні ж дані отримали ми на прикладі масових видів досліджуваних територій (Розділ 6). Отже, результати наших спостережень у природних умовах, свідчать на користь важливості джерел води для горобиних птахів у мішаному лісі.

На території дендропарку «Олександрія» (рис.4.3) у ранкові та вечірні години доби переважає потреба у питті. Другорядною потребою є пошук корму, а купання у цей час відсувається на третьорядне місце. Такий розподіл пріоритетів поступово змінюється до 10-ї години та триває аж до 19-ї години: купання займає більший відсоток потреб птахів на водопої але не сильно відрізняється від потреби у воді.

Нами встановлено сильний лінійний зв'язок між динамікою прильоту птахів на місцях водопою та зміною зайнятості на ньому протягом доби із купанням ($r=0,872$; $p<0,01$), питтям ($r=0,885$; $p<0,01$), пошуком корму ($r=0,867$; $p<0,01$). Отже, хоча для птахів дендропарку відмічено найбільший пік прильоту на водопій у ранкові години, за період перебування на водопої протягом доби, вони використовують цей час задля вгамування усіх можливих потреб.

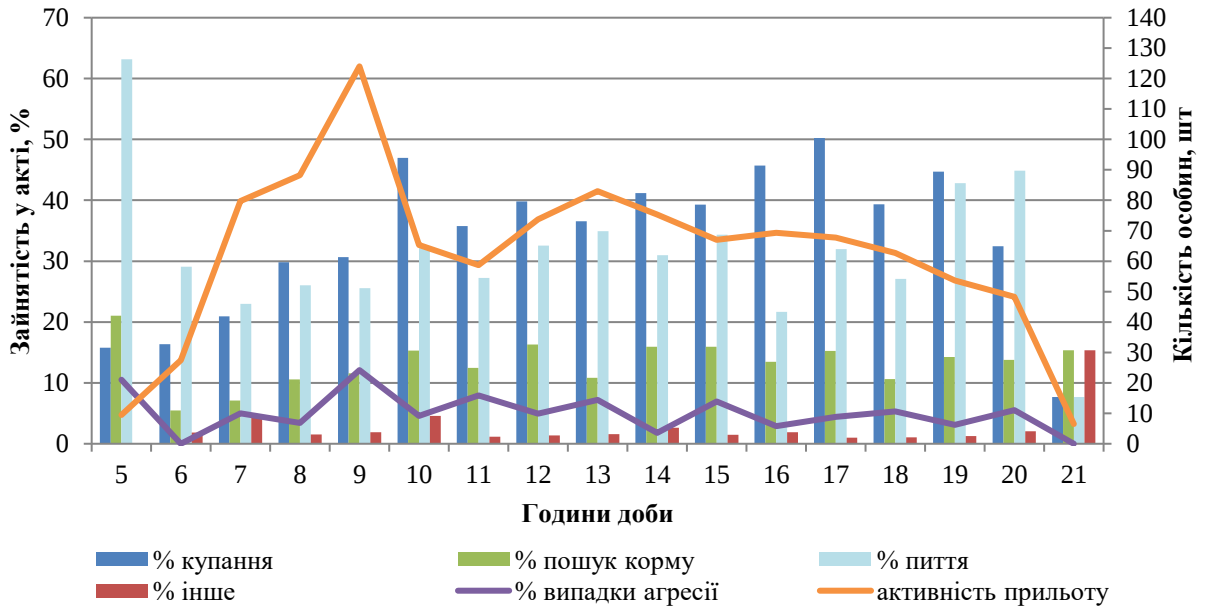


Рис.4.3. Динаміка потреб птахів на водопої протягом доби у дендрологічному парку «Олександрія».

Динаміка зайнятості птахів на водопої протягом світлового періоду доби на території ВБУ «Вакалівщина» (рис.4.4.) вказує, що найбільш вираженою потребою протягом доби для птахів є купання.

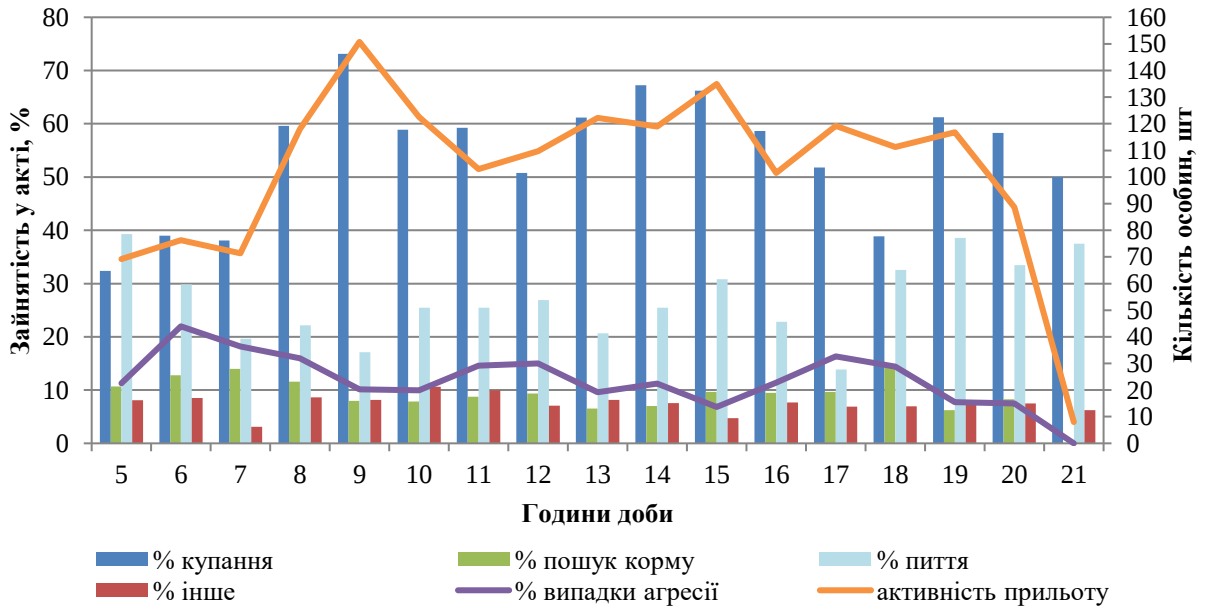


Рис.4.4. Динаміка потреб птахів на водопої протягом доби на території біологічного стаціонару «Вакалівщина».

Пиття води є другорядною потребою всередині доби, але займає значний відсоток зайнятості у ранкові та вечірні години. Статистичні показники підтверджують, що купання є основною причиною появи птахів на водопої ($r=0,928$; $p<0,01$), але другорядною причиною є активний пошук кормових об'єктів як раз у місцях водопою, що підтверджує сильний зв'язок ($r=0,712$; $p<0,01$), а вже потім поповнення втрат води ($r=0,663$; $p<0,01$).

4.3. Прояв агресивної поведінки на місцях водопою протягом доби

Окрім безпосередньої активності прильоту птахів на водопій та вивчення їх добових потреб, ми вивчали реакцію агресії птахів один до одного. Нами були відмічені як внутрішньовидові так і міжвидові реакції агресії. Реакцією агресії прийнято було вважати зіткнення двох особин на досліджуваних місцях водопою. Перемогу у реакції агресії присуджено особині, що внаслідок зіткнення залишилася на вигідному місці, програш – особині, що покидає територію. Часто траплялися випадки, коли переможена особина залишалася неподалік, та поверталася на місце, після відльоту переможця.

Реакції агресії та динаміка активності прильоту на водопій. Протягом періоду досліджень виявлено динаміку агресивності протягом доби. Для такої природноохоронної території як КПЗ, встановлено, що зміна агресивності видів на водопої дуже сильно залежить від чисельності присутніх поруч особин ($r=0,902$; $p<0,01$). Зв'язок середньої сили між агресією та кількістю птахів встановлено у дендропарку «Олександрія» ($r=0,643$; $p<0,05$) та на території «Вакалівщини» ($r=0,596$; $p<0,05$). Але потрібно пам'ятати, що при вивченні критерію агресивності птахів велике значення слід приділити тому, які саме види присутні та на кого вони реагують, а до кого ставляться толерантно. Тому зміна кількості реакцій агресії птахів, при зіткненні їх за право використовувати такий ресурс як водопій, залежить як від кількості особин, що перебувають на водопої, так і від видового складу особин. У деякій мірі видовий склад є навіть більш важливим фактором, оскільки стосується

природної конкуренції видів та маловивчених зв'язків, що складають основу соціальної бази угруповань лісових та паркових птахів. Такі відмінності на трьох точках досліджень вказують на вплив та відмінність, як антропічних та абіотичних факторів, так і на важливу роль внутрішніх соціальних взаємодій пташиних угруповань, важливе місце серед яких займають безпосередньо відносини всередині та між видами.

Реакції агресії та поведінкові акти на водопої. В даних екосистемах між популяціями виникають конкурентні відносини за будь-який із широкого спектра ресурсів (їжу, простір, світло і т.п.). Якщо два види перебувають на одному трофічному рівні, то між ними обов'язково виникає конкуренція за ресурс. Види, чисельність яких досить велика, є більш гнучкими, тобто здатні споживати широкий спектр їжі (евтрофаги), і тому, стають конкурентом менш гнучкому виду, який має вузький діапазон споживання (стенофаги). В процесі еволюції організми навіть одного трофічного рівня адаптуються, а точніше, відбувається більш вузька спеціалізація кожного виду, або відбувається розведення у часі чи просторі, за рахунок чого конкуренція зводиться до мінімуму. Такі випадки ми також спостерігали.

Відомо, що агресія є одним із інструментів конкурентної боротьби. У природних умовах об'єктом конкурентної боротьби стають різноманітні кормові об'єкти, способи добування їжі, активність у різні години доби, обмежений або надлишковий ресурс, певні умови середовища та інше. На місцях водопою основним ресурсом є безпосередньо вода, а вже потім наявність різноманітних кормових об'єктів (рослини, комахи, гідробіонти) що знаходяться поруч джерел води. Крім того, важливою умовою інтересу птахів стає й безпосередньо вигідна ділянка на водопої, наприклад, замаскована деревиною, певної глибини та із певною швидкістю потоку води. Ці ділянки водопою, в даному випадку, є бажаним ресурсом: достатній особистісний простір, помірне освітлення, захист від хижаків (листя, гілки дерев, старі колоди, каміння), помірний потік чистої води, та можливість пошуку корму та матеріалу для побудови гнізд.

Джерела води набувають особливо важливе значення як раз під час гніздового періоду, коли ми проводили дослідження. Потреба у поповненні запасу води відчувається особливо гостро, як і необхідність догляду за шкірою та пір'яним покривом. Тому, ми не можемо впевнено стверджувати який з поведінкових актів має більшу важливість, а лише вказуємо на відсоткову зайнятість птахів у поведінкових актах на досліджуваних джерелах води.

Результатами наших досліджень встановлено також важливе значення пошуку кормових ресурсів на територіях водопою, що проявляється у агресивній конкуренції (рис.4.2.). Так, у КПЗ загалом реакція агресії сильно корелює із зайнятістю птахів у акті купанням ($r=0,864$; $p<0,05$), середньо із питтям ($r=0,602$; $p<0,05$) та пошуком кормових об'єктів ($r=0,617$; $p<0,05$). Ці показники узгоджуються із представленими вище даними, щодо мети прильоту птахів на водопій. Загалом, слід відмітити

У дендропарку «Олександрія» прояв агресивної поведінки лише помірно корелює із купанням ($r=0,446$; $p<0,05$) чи пошуком кормових об'єктів ($r=0,482$; $p<0,05$) але при потребі у питті відмічено зв'язок середньої сили ($r=0,578$; $p<0,05$) (рис.4.3.). Таким чином, хоча й зайнятість птахів у парку розподілена майже рівномірно, вірогідно, кормова база є обмеженим ресурсом на території, за який особини продовжують конкурувати навіть на території водопою, де пошук цього ресурсу є недоцільним, але соціальні механізми агресивної міжвидової взаємодії продовжують діяти. Птахи ВБУ у «Вакалівщині» також віддають перевагу активно конкурувати за кормові об'єкти саме на місцях водопою, де нами встановлено сильний зв'язок випадків агресивної поведінки та задіяння птахів у актах пошуку корму ($r=0,774$; $p<0,05$) (рис.4.4.).

Таким чином, ми встановили, що птахи лісових екосистем відвідують джерела водопою інтенсивніше у ранкові години, як і птахи аридних біотопів, але піки добової активності у них розтягнуті у часі. Аналіз виконання поведінкових актів вказує на важливість догляду за оперенням та є, вірогідно, одним із важливих шляхів позбавлення від паразитів. Наявність та кількість

випадків агресії корелює із динамікою і зайнятістю на місці водопою та потребують подальшого аналізу для кожного види окремо. Загалом, складається враження, що чим частіше птахи задіяні у різних поведінкових актах на водопоях, тим більший встановлюється зв'язок із випадками агресивних взаємодій. Тому, надалі ми приділити окрему увагу аналізу безпосередньо випадкам агресивної поведінки різних видів птахів на досліджуваних територіях, а також для кожного масового виду окремо, з урахуванням внутрішньовидової і міжвидової агресії, та загалом наявність агресії під час виконання поведінкових актів.

РОЗДІЛ 5.

АНАЛІЗ ПРОЯВУ МІЖВИДОВОЇ АГРЕСІЇ

На місцях водопою у досліджуваних регіонах ми встановили видовий склад птахів, що відвідують місця водопою. У Канівському природному заповіднику за увесь період спостережень зареєстровано 38 видів птахів, серед них появу 14 видів ми вважали випадковою, оскільки кількість їх зустрічей на водопої становила до 4-5 випадків за 324 години спостережень. У дендропарку «Олександрія» зареєстровано 24 види птахів, що відзначаються вираженою постійністю у появі на місці водопою за 144 години спостережень. На території біостанціону «Вакалівщина» виявлено 34 види птахів, 10 з яких з'являлися 1-3 рази за увесь період спостережень, що склав 81 годину.

Нами виділено 21 вид птахів, що належать до рядів *Passeriformes* та *Piciformes*, регулярно відвідують досліджувані водопої та є спільними для піддослідних територій. До них належать:

- Dendrocopos major* (Linnaeus, 1758) — Дятел звичайний
- Dendrocopos medius* (Linnaeus, 1758) — Дятел середній
- Dendrocopos minor* (Linnaeus, 1758) — Дятел малий
- Hippolais icterina* (Vieillot, 1817) — Берестянка звичайна
- Sylvia atricapilla* (Linnaeus, 1758) — Кропив'янка чорноголова
- Phylloscopus collybita* (Vieillot, 1817) — Вівчарик-ковалик
- Phylloscopus sibilatrix* (Bechstein, 1793) — Вівчарик жовтобровий
- Muscicapa striata* (Pallas, 1764) — Мухоловка сіра
- Ficedula albicollis* (Temminck, 1815) — Мухоловка білошия
- Erithacus rubecula* (Linnaeus, 1758) — Вільшанка
- Turdus merula* Linnaeus, 1758 — Дрізд чорний
- Turdus philomelos* C.L. Brehm, 1831 — Дрізд співочий
- Parus caeruleus* Linnaeus, 1758 — Синиця блакитна
- Parus palustris* Linnaeus, 1758 — Гаїчка болотяна
- Parus major* Linnaeus, 1758 — Синиця велика

Sitta europaea Linnaeus, 1758 — Повзик

Certhia familiaris Linnaeus, 1758 — Підкоришник звичайний

Fringilla coelebs Linnaeus, 1758 — Зяблик

Carduelis chloris (Linnaeus, 1758) — Зеленьк

Carduelis carduelis (Linnaeus, 1758) — Щиглик

Coccothraustes coccothraustes (Linnaeus, 1758) — Костогриз

Крім зазначених вище видів, так само часто у КПЗ та «Олександрії» перебували:

Ficedula parva (Bechstein, 1794) — Мухоловка мала

Ficedula hypoleuca (Pallas, 1764) — Мухоловка строката

А на території ВБУ біологічного стаціонару «Вакалівщина»:

Motacilla alba L. 1758 — Плиска біла

Aegithalos caudatus (Linnaeus, 1758) — Синиця довгохвоста

В «Олександрії» та «Вакалівщині»:

Spinus spinus (Linnaeus 1758) — Чиж

Згідно індексу Жаккара [7], усі три біоценози схожі між собою: КПЗ та «Олександрія» — 96%, «Олександрія» та «Вакалівщина» — 85%, КПЗ та «Вакалівщина» — 81%. Враховуючи таку схожість, ми припустили (H_0), що одні й ті самі види птахів на різних територіях у схожих умовах, виконують ті самі ролі у міжвидових агресивних взаємодіях та із тією ж успішністю.

5.1. Основні види-агресори

Методом ієрархічного кластерного аналізу виявлені види птахів було згруповано (рис.5.1-5.3) відповідно до їх прояву агресивної поведінки. Таким чином, найбільш агресивні види птахів знаходяться у найбільш віддалених кластерах, а найменш агресивні – згруповані поруч. Основними активними агресорами на піддослідних територіях є: *F. coelebs*, *C. coccothraustes*, *T. merula*, *T. philomelos*, *P. major*, *P. palustris*, *P. caeruleus*, *F. albicollis*. При цьому у КПЗ та дендропарку «Олександрія» до них належать *S. atricapilla* та *E.*

rubecula. А у Вакалівщині та дендропарку «Олександрія» *S.europaea* та *C. carduelis*. Виходячи з такого розподілу ми припускаємо, що або чисельність останніх чотирьох видів досить відрізняється на місцях досліджень, або вони є чутливими до антропогенно навантаженого середовища, що проявляється підвищеним рівнем агресивної поведінки.

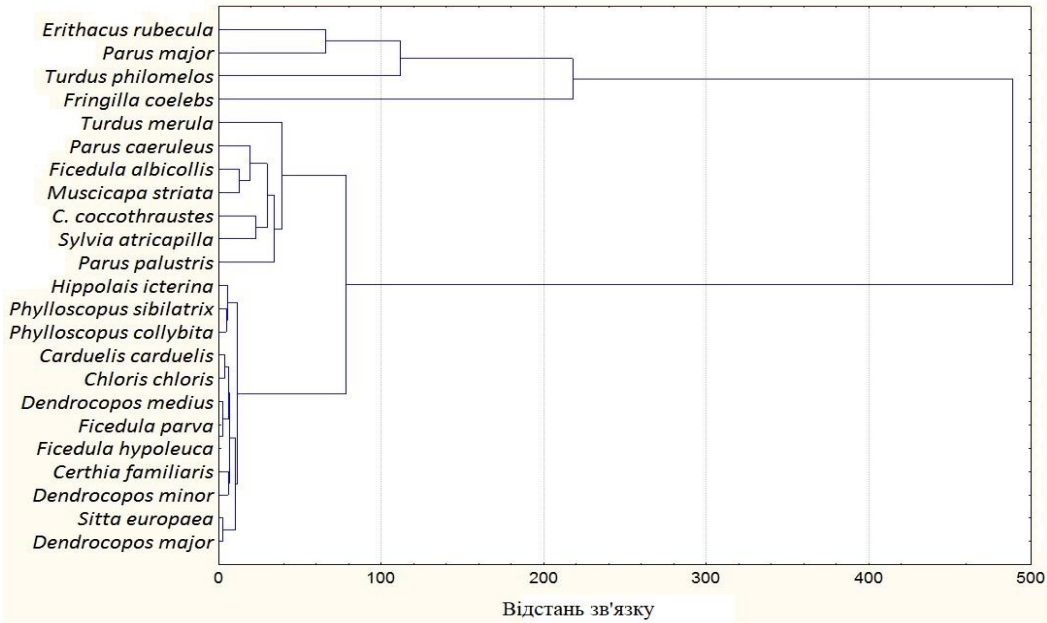


Рис. 5.1. Розподіл видів за проявом агресивної поведінки на місцях водопою у Канівському природному заповіднику

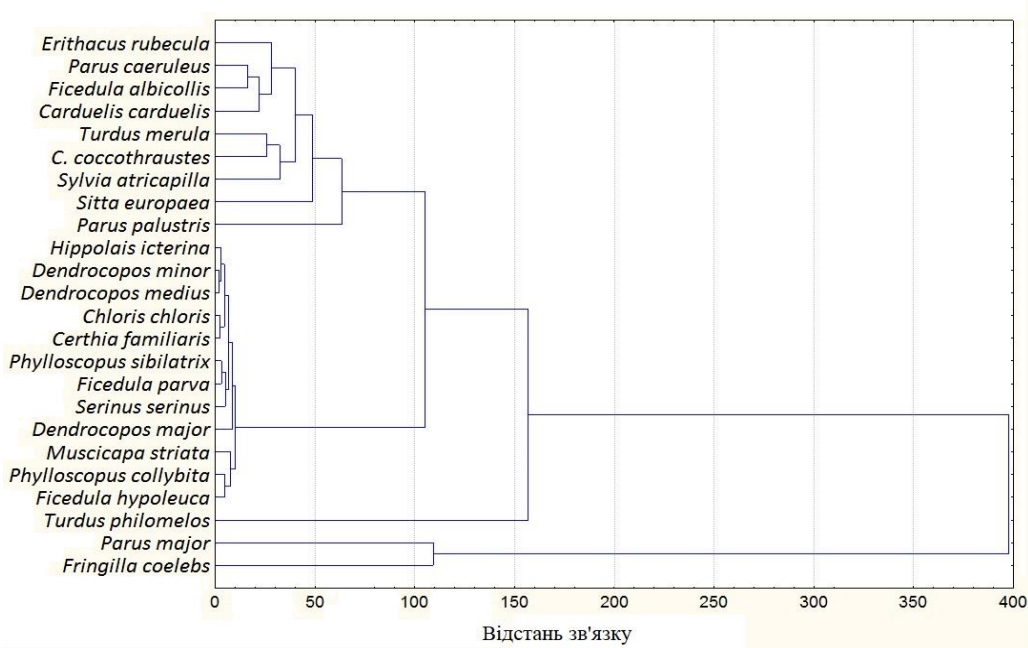


Рис. 5.2. Розподіл видів за проявом агресивної поведінки на місцях водопою у державному дендрологічному парку «Олександрія»

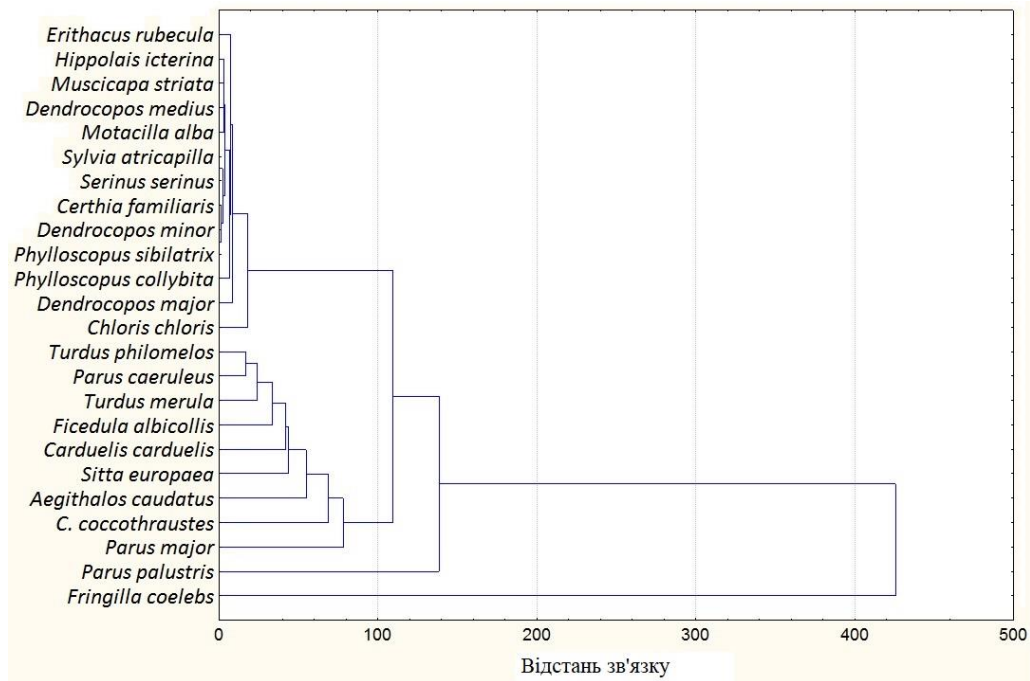


Рис. 5.3. Розподіл видів за проявом агресивної поведінки на місцях водопою у біологічному навчально-науковому стаціонарі «Вакалівщина»

5.2. Рейтинг успішності агресії при нападі та захисті

Аналіз рейтингу успішності птахів при захисті та нападі у міжвидових конфліктах на досліджуваних територіях непараметричним Wilcoxon Matched Pairs Test не виявив достовірних відмінностей (табл.5.1).

Таблиця 5.1.

Достовірність схожості прояву агресії птахами на різних місцевостях (Wilcoxon test), $p < 0,05$

Порівнювані території	Кількість видів	Коефіцієнт	p-level
Захист			
КПЗ & Олександрія	23	1,916142	0,055348
КПЗ & Вакалівщина	21	0,330198	0,741251
Олександрія & Вакалівщина	22	1,268654	0,204565
Напад			
КПЗ & Олександрія	23	1,125353	0,260440
КПЗ & Вакалівщина	21	0,556122	0,578128
Олександрія & Вакалівщина	22	1,194645	0,232226

Тобто, отримані результати можна вважати характерними для міжвидових взаємодій зазначених вище птахів у гніздовий період. Таким чином встановлено, що ці птахи у схожих умовах (ми маємо на увазі не лише оточуючого середовища, а й стану усіх присутніх видів птахів) майже однаково реагують агресивно на однакових видів-суперників та майже в тій самій кількості разів. Таким чином, підтверджено нульову гіпотезу.

Практичні відмінності рейтингу успішності видів, у агресивних контактах при обороні своєї території (тимчасової, на водопої, особистого простору) та нападі (рис. 5.4-5.6), вказують на лабільність індивідуального пристосування видів до існування у різних умовах, що залежить від багатьох факторів (наявність ресурсів, рівень конкуренції, чисельність та щільність на території свого виду та інших). Крім того, такий розподіл рейтингу вказує на переважно домінантний або підлеглий статус виду у міжвидових відносинах.

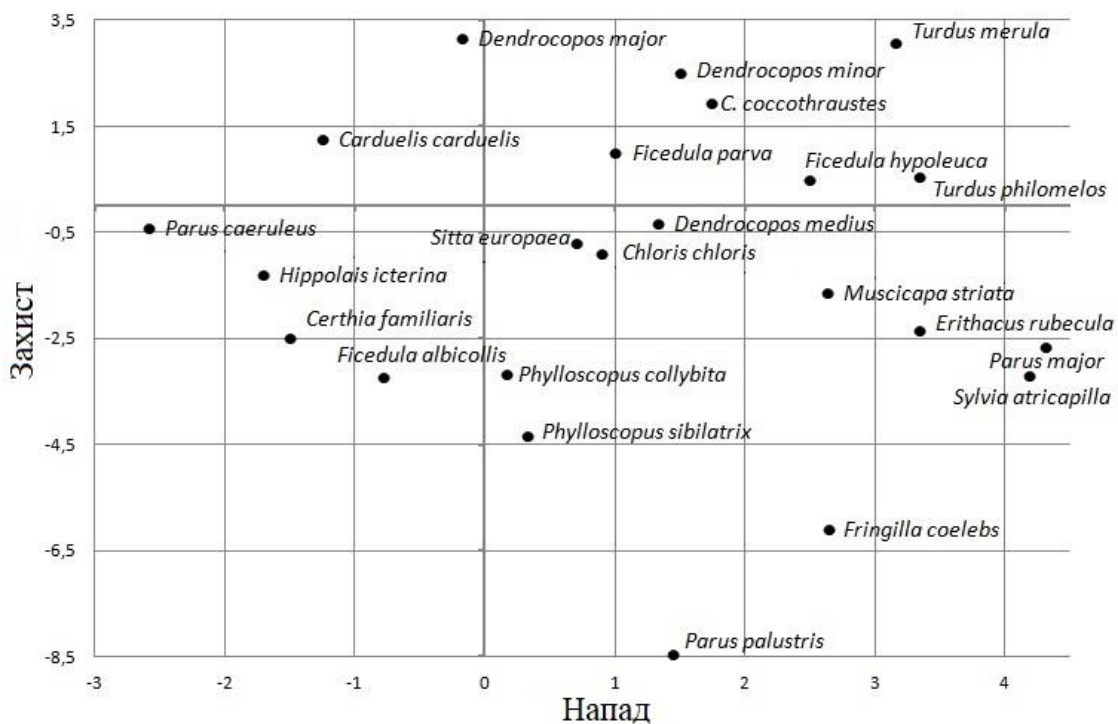


Рис. 4. Рейтинг успішності нападу та оборони птахів у Канівському природному заповіднику

Більшість видів птахів у Канівському заповіднику та у Вакалівщині мали високий рейтинг успішності нападу. У дендропарку «Олександрія» більшість птахів характеризується низьким рейтингом успішності захисту території.

Згідно отриманих результатів та логіки можливого розподілу варіантів успіху, ми виділили 4 групи видів:

1. успішно захищаються та нападають, тобто є безперечними домінантами на території.
2. види, що добре захищаються, але невдало нападають.
3. види, що погано захищаються та невдало нападають, вони є безперечними підлеглими.
4. види, що успішно нападають, але погано захищаються.

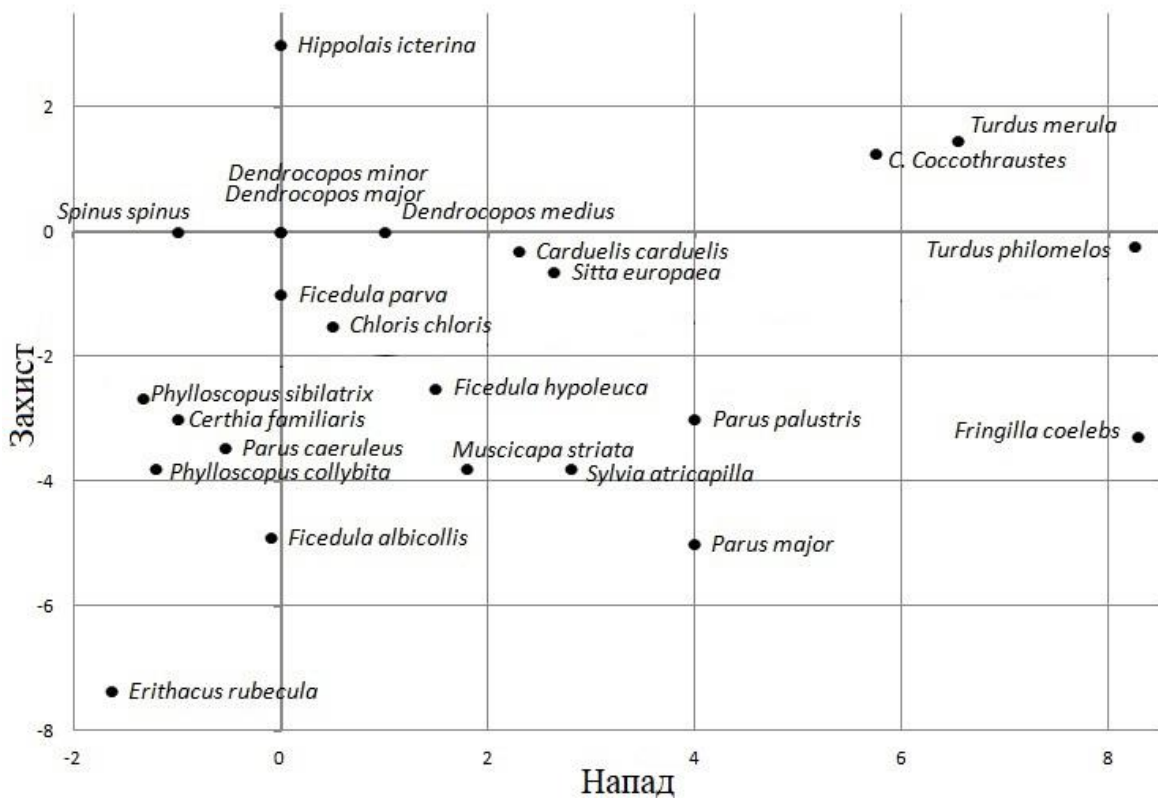


Рис. 5. Рейтинг успішності нападу та оборони птахів у державному дендрологічному парку «Олександрія»

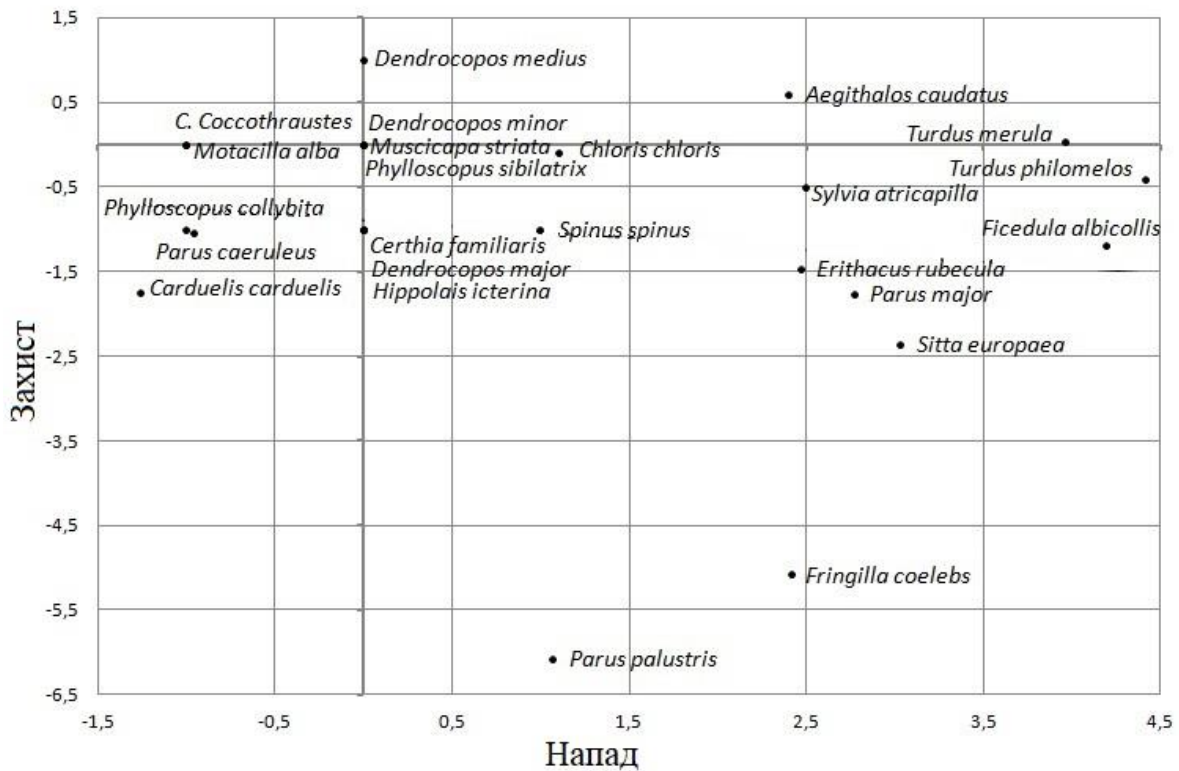


Рис 6. Рейтинг успішності нападу та оборони птахів у біологічному навчально-науковому стаціонарі «Вакалівщина»

До першої групи видів належить *T. merula*. Цей вид є домінантом на досліджуваних територіях. Окремо в КПЗ такими домінантами є також *T. philomelos*, *C. coccothraustes*, *F. albicollis*, *F. hypoleuca*, *D. minor*. У Вакалівщині – *A. caudatus* та *D. medius*. В «Олександрії» – *D. medius* та *C. coccothraustes*.

Жодного співпадіння видів для другої групи не виявлено. В Олександрії така успішність агресивної поведінки характерна *S. spinus*. У Вакалівщині: *D. medius*, *C. coccothraustes*, *M. alba*. У КПЗ: *C. carduelis* та *D. major*.

P. caeruleus та *C. familiaris* належать до третьої групи видів, та займають підлегле положення у досліджуваних біоценозах. Незважаючи на їх безпосередню активність у прояві агресивної поведінки, вона, вочевидь, є енергетично невиправданою. У КПЗ таке ж положення займає *F. albicollis* та *H. icterina*. У Вакалівщині: *P. collybita*, *C. carduelis*, *D. minor*, *H. icterina*. В «Олександрії»: *E. rubecula*, *F. albicollis*, *F. parva*, *Ph. sibilatrix*, *Ph. collybita*.

До четвертої групи входять: *S. europaea*, *C. chloris*, *F. coelebs*, *P. palustris*, *P. major*, *S. atricapilla*. Крім того, як було наведено вище, ці види є найбільш агресивними. Стратегія їх міжвидової поведінки направлена на швидкий активний напад, та вони не витрачають енергію на захист території. У цю категорію видів у КПЗ належать: *D. medius*, *M. striata*, *E. rubecula*, *Ph. sibilatrix*, *Ph. collybita*. У Вакалівщині: *T. philomelos*, *S. spinus*, *F. albicollis*, *E. rubecula*. В «Олександрії»: *T. philomelos*, *C. carduelis*, *M. striata*, *F. hypoleuca*.

Існує певний зв'язок між загальним проявом агресивної поведінки видів і рейтингом успіху тієї ж самої агресії (табл. 5.2). Так, у КПЗ зв'язок середньої сили ($r=0,543$; $p<0,05$) агресії з успіхом нападу, а у «Вакалівщині» наявна зворотна значуща кореляція ($r=-0,697$; $p<0,01$) між агресією та успішністю захисту. В той же час для «Олександрії» характерна сильна кореляція із нападом кореляцією ($r=0,818$; $p<0,01$) та середня із усередненим показником рейтингу видів ($r=0,520$; $p<0,05$).

Таблиця 5.2.

Показник зв'язку між рейтингом успішності агресивної поведінки та загальним проявом агресії птахів на місцях водопою

Рейтинг	КПЗ	Олександрія	Вакалівщина
	Загальна кількість випадків агресії		
Захист	-0,17	-0,06	-0,69
Напад	0,54	0,81	0,34
Усереднений показник рейтингу	0,18	0,52	-0,23

Примітка: Показний кореляції представлений для $p < 0,05$, кількість видів $N=21$ (виділено значимі показники)

Ми спробували встановити фактори від яких можуть залежати успішність агресивної взаємодії. Певні фактори є стимулом прояву агресивної поведінки. Зазвичай до них відносять: вплив гормонів, територіальність, обмеженість ресурсу, чисельність та розмірні характеристики виду.

Гормональний вплив ми спеціально не досліджували, оскільки відомо, що у гніздовий період рівень гормонів та їх вплив різко збільшується у горобиних птахів. Територія обрана нейтральна, яку протягом доби регулярно відвідує велика кількість видів. Головним ресурсом на території досліджень є вода, але на різних територіях ми показали, що використовується вона по різному.

Передусім, загальний рейтинг за нашої формули складається із суми успіху захисту та нападу.

Він корелює із загальною кількістю випадків агресивної поведінки птахів ($r=0,647$; $p<0,01$), у більшій мірі із міжвидовою агресивністю видів ($r=0,714$; $p<0,01$) ніж із внутрішньовидовою ($r=0,478$; $p<0,05$). Вага та довжина тіла також значно корелюють із сумарною успішністю агресивних зіткнень ($r=0,745$; $p<0,01$ та $r=0,710$; $p<0,01$)

Успішність агресивної взаємодії під час захисту та нападу між собою мало корелюють ($r=0,324$; $p>0,05$) але пов'язані із іншими факторами.

На успішність захисту в першу чергу впливає вага ($r=0,774$; $p<0,01$) та розмір ($r=0,695$; $p<0,01$) та менше кількість агресивних реакцій ($r=0,409$; $p<0,05$), в основному за рахунок міжвидових конфліктів ($r=0,455$; $p<0,05$).

Підтверджено, що розмір тіла птаха забезпечує успіх під час захисту: чим він більше, тим більше успіх захисту. Значно меншим є зв'язок із кількістю випадків агресії на супротивника.

Успішність нападу сильно корелює із агресивністю видів на території ($r=0,847$; $p<0,01$): більше у MB агресії ($r=0,877$; $p<0,01$), менше у BB ($r=0,788$; $p<0,01$). Розмір виду менше корелюють із успіхом під час нападу. Тобто ми бачимо дещо обернений результат відносно успішності захисту.

Аналогічні дослідження Sushma and Singh [195] стверджують що розмірні характеристики видів мало впливають на агресивність, однак стать та вік мають значення. А от дослідженнями L.Z. Garamszigi та інших у мета-аналізі, які проаналізували дані з 81 наукових робіт, виявлено, що кореляції між поведінкою в цілому є слабкими та різноманітними за величиною через

самі порівнянні ознаки [129]. Вони виявили, що різні кореляції навряд чи виникають через відмінності у повторюваності, які пов'язані з виміром різних ознак, і вважають, що найбільш часто оцінювані поведінкові ознаки не обов'язково утворюють однаково незалежні домени. Загалом між поведінковими актами існує позитивна середньої сили кореляція, що й доведено в нашій роботі вище.

Часто вважають, що чисельність виду на території може впливати на частоту прояву агресії та на успішність зіткнень. [66]. Але ми встановили, що на жодній території для усіх видів птахів такий зв'язок відсутній.

Відмінності участі птахів у соціальних взаємодіях мають значення у поясненні адаптивних індивідуальних відмінностей у поведінці тварин та, ймовірно, являють собою частину еволюційного процесу [109, 114]. І отже наше дослідження розкриває певні можливі сценарії агресивної поведінки на місцях водопою на природних та антропогенно змінених територіях.

Наприклад, довгострокові спостереження стосовно агресії серед сірих гусей [210] виявили, що домінантна поведінка може залежати не тільки від внутрішніх чинників, а й від пори року і соціального середовища, оскільки досить різні чинники впливають на домінування та агресію у соціальних хребетних. У цих дослідженнях було застосовано багатофакторний підхід до оцінки відносної важливості факторів на різних стадіях життєвого циклу, та встановлено, що не всі вони обов'язково мають сильний ефект. Крім того, це дослідження показало, що оптимальний вибір для досягнення або підтримки високого рангу домінування може значно відрізнятися між стадіями життєвого циклу. Це підкреслює значення довгострокових досліджень і багатофакторних підходів для розуміння складності домінування відносин у соціальних хребетних.

Подібні ж результати було отримані при проведенні досліджень на різних територіях та у різні роки на прикладі європейських бабаків [145], де встановлена наявність лінійної кореляції, але вона відрізнялася у різні роки та

була різною у кожній соціальної групи та не була пов'язана із віком, але зі статтю.

Вочевидь, існує безпосередньо індивідуальна поведінкова реакція особин певної території на зовнішні ознаки та тип поведінки представників свого та інших видів. В етологічних дослідженнях такі ознаки є ключем до розуміння поведінкової екології та кількісної генетики. Взаємодія між окремими особами (у соціальних умовах) є одним з основних факторів зміни поведінкових варіацій на різних рівнях ієрархії [115]. Соціальні взаємодії призводять до перебудови складних типів поведінки і мають властивість виникати на рівні групи. Такий механізм зміни поведінкової стратегії має невідомі еволюційні наслідки, що виправдовують його вивчення.

Загалом, вивчення розподілу успішності міжвидових ролей птахів в угрупованні дає краще розуміння механізмів встановлення міжвидової ієрархії та прийняття рішення про конкурентну значимість даної території та сусіднього виду. Крім того, очевидно, домінантні види, що завжди виграють у конфлікті, отримують більше ресурсів та ефективніше впливають на структуру усього орнітоценозу (угруповання). Це можна використати при аналізі стану популяцій певних видів птахів та їх успішності у конкурентних взаємодіях на заповідних територіях та для пояснення зміни ареалу різних видів, зміни поведінки представників виду, кормової бази тощо.

Таким чином, ми встановили, що у гніздовий період на різних територіях зберігається міжвидовий розподіл статусу певних видів птахів. Виділено 4 групи видів, серед яких є ті, що завжди займають вигрешне або програшне положення, та ті, що схильні до успішного нападу, але при цьому не зберігають своїх позицій при захисті та навпаки. Домінінатором є *T. merula*, підлегле положення займають *P. caeruleus* та *C. familiaris*. Активний успішний напад але низький рейтинг захисту характерний для *S. europaea*, *C. chloris*, *F. coelebs*, *P. palustris*, *P. major*, *S. atricapilla*. Поки що недостатньо даних для ствердження, що успішність агресивної взаємодії могла б залежати від загальної агресивності видів.

РОЗДІЛ 6.

МІЖВИДОВА ТА ВНУТРІШНЬОВИДОВА АГРЕСІЯ ОСНОВНИХ ВИДІВ-АГРЕСОРІВ ПТАХІВ

Основними активними агресорами на досліджуваних територіях є: *F. coelebs*, *C. coccothraustes*, *T. merula*, *T. philomelos*, *P. major*, *P. palustris*, *P. caeruleus* та *F. albicollis*. При цьому у КПЗ та дендропарку «Олександрія» до найагресивніших видів належать *S. atricapilla* та *E. rubecula*. А у Вакалівщині та дендропарку «Олександрія» *S. europaea* та *C. carduelis*. Ми припускаємо, що або чисельність останніх чотирьох видів досить відрізняється на місцях, або вони є чутливими до антропогенно навантаженого середовища, що проявляється підвищеним рівнем агресивної поведінки. Надалі, нами преведені докладні результати спостережень за проявом агресивної поведінки виділених видів на кожній із досліджуваних територій.

Загалом відмічено, що випадки агресивних взаємодій достовірно корелюють із пошуком корму на місцях водопою у мухоловки білошийої та вільшанки, із пошуком корму та купанням у дроздів чорного та співочого, а також із усіма трьома, виділеними нами актами поведінки в усіх інших видів, для кожного виду із певною силою кореляції.

Випадки агресивної поведінки також достовірно корелюють із розмірними характеристиками інших птахів (розмірні дані взяті із визначника «Птахи фауни України» [70] лише у вільшанки, синиць великої, блакитної та гаїчки болотяної. Що характерно, ці види є найменшими за розміром та, ймовірно, чутливішими саме до фактору розміру конкурента.

Також, нами виявлено кореляційні зв'язки найбільш агресивних видів із чисельністю та агресивністю інших масових видів на кожній конкретній території.

Періоди спостережень дозволили дослідити розподіл міжвидових та внутрішньовидових контактів не лише на прикладі природних та урбанізованих територій, але й у динаміці – від початку до кінця гніздового

періоду. Завдяки цьому, ми можемо виділити види, у яких із часом збільшується частка випадків міжвидової агресії, а внутрішньовидова зменшується. До таких видів належать мухоловка білошия та дрізд чорний. Для усіх інших же видів іде зворотній процес: частка випадків міжвидової агресії зменшується а внутрішньовидової зростає. Крім цього, докладний аналіз усіх контактів (і агресивних і толерантних), дозволив розділити піддослідні види на чотири групи:

- зростає і міжвидова агресія і внутрішньовидова – у зяблика, костогриза, синиці великої та блакитної, гаїчки болотяної;
- зменшується і міжвидова і внутрішньовидова агресія – у кропив'янки чорноголової та щиглика;
- зменшується міжвидова, проте зростає внутрішньовидова агресія – у вільшанки, дрозда співочого, повзика;
- зростає міжвидова, проте зменшується внутрішньовидова агресія – у мухоловки білошиї та дрозда чорного.

Ми відмічаємо, що у близьких видів може бути як схожий розподіл агресії (родина Синицеві), так і протилежний (родина Дроздові).

Загалом наслідки активної міжвидової взаємодії, а саме використання інформації, є асиметричними і використовуються для моделювання видового співіснування. Потенційні конкуренти є важливим компонентом повноцінного використання місцевості. Так само, іноді, птахів привертає присутність потенційних конкурентів [169, 170]. Чим більше будуть перекриватися ніші між видами, що й виникає за умов обмеженого ресурсу, тим кращі можливості існують для використання міжвидової інформації та сильних конкурентів, для забезпечення більш точної інформації [189].

Важливість певної території для територіальних видів може залежати не лише від характеристики навколишнього середовища, але й від соціальної структури в угрупованні птахів на даній місцевості. Хоча міжвидова конкуренція може бути асиметричною, але, як правило, призводить до затрат для усіх задіяних сторін [163].

Захист своєї території є енергетично затратним процесом [121] тому збереження інформації про конкурентноспроможних територіальних суперників та підтримка стабільних відносин є додатковою перевагою для більшості видів. Птахи часто реагують менш агресивно на територіальних особин, котрих часто зустрічають на своїй території, ніж на дальніх сусідів чи перелітних особин [104, 106, 141, 181, 197].

У разі, коли сусіди представляють меншу загрозу для захищених ресурсів (харчових, особин свого виду, розмноження), птахи реагують менш агресивно, для того щоб витратити якомога менше енергії для накопичення територіальної конкурентноспроможності [114].

Згідно нашим результатам та графікам наведеним у Розділі 5, для більшості виділених нами агресорів у агресивних взаємодіях характерні успішні випадки нападу але захист свого місця на водопої є у більшості випадків програшним. Можливо, це пов'язано із зменшенням значення території, після задоволення потреб птаха.

Нами досліджено агресивні соціальні взаємодії кожного виду на різних місцях водопою та побудовано наглядні соціограми. Загалом лісові птахи беруть активну участь у відповіді на агресію агресією. Найяскравішими прикладами, котрі ілюструють такий розподіл відносин є зяблик, синиця велика, костогриз та кропив'янка чорноголова. Крім того, так само часто деякі види самі активно нападають на інших, але не мають аналогічної відповіді, наприклад, дрізд чорний та співочий, зяблик, повзик. Менш успішними видами у агресивних взаємодіях є синиці блакитна, гаїчка болотяна та щиглик. Саме на них в угрупованнях напрямлена досить велика частка агресії, що змушує захищатися, а самі вони виключно рідко відповідають агресією до нападників.

Відмінності участі видів у соціальних взаємодіях набувають більшого значення в поясненні адаптивних індивідуальних відмінностей у поведінці тварин та, ймовірно, являють собою частину еволюційного процесу [109, 114].

Подібні дослідження було проведено на різних територіях та у різні роки на прикладі європейських бабаків [145] та сірої гуски [210]. Так, домінантна поведінка залежить не тільки від внутрішніх чинників, а й від пори року і соціального середовища. Оптимальний вибір для досягнення або підтримки високого рангу домінування може значно відрізнятися між стадіями життєвого циклу. Це підкреслює значення довгострокових досліджень і багатофакторних підходів для розуміння складності домінування відносин для тварин.

Останні дослідження встановили, що існує безпосередньо індивідуальна поведінкова реакція особин певної групи на зовнішні ознаки та тип поведінки представників свого виду. Для етологічних досліджень такі ознаки слугують ключем до розуміння поведінкової екології та кількісної генетики. Взаємодія між окремими особами (у соціальних умовах) є одним з основних факторів зміни поведінкових варіацій на різних рівнях ієрархії. Соціальні взаємодії призводять до перебудови складних типів поведінки і мають властивість виникати на рівні групи [115]. Такий механізм зміни поведінкової стратегії має невідомі еволюційні наслідки, що виправдовують його вивчення.

Загалом, у співвідношенні міжвидових та внутрішньовидових контактів переважають агресивні міжвидові взаємодії, що свідчить про важливість встановлення міжвидової ієрархії. Успіх агресивних взаємодій захисту та нападу між видами компенсує один одний та забезпечує виправдання енергетичних затрат на агресивні взаємодії. Отримані дані стосовно розподілу агресивної поведінки, доповнюють вже відомі знання та вказують на різноманіття стратегій поведінки птахів у схожих умовах життя. Основні механізми та причини таких відмінностей все ще потребують подальшого дослідження.

6.1. Кропив'янка чорноголова *Sylvia atricapilla*

Кропив'янка чорноголова перелітний, осілий або кочівний птах, поширених на території Євразії, островах Східної Атлантики і в Північній Африці. Основний європейський ареал не заходить північніше 65° півн. ш.

Зимує на півдні ареалу, аж до Північної Африки. Гніздиться в прохолодних і сонячних заростях чагарників, широколистяних та хвойних лісах з густим підліском, заплавлених лісах, лісосмугах на полях, пустках, міських парках і садах. На території України гніздиться скрізь, крім деяких районів півдня степової зони. Птах перебуває під охороною додатків Боннської та Бернської конвенцій.

За типом харчування кропив'янка є комахоїдним птахом та активно використовує у їжу соковиті плоди та ягоди, саме тому потреба у питті в цих видів не настільки велика як у зерноїдних. Таким чином перебування на водопої для кропив'янки перш за все має на меті очищення пір'яного покриву та купання. Хоча й пиття та пошук корму все одно займають значну частку серед поведінкових актів на водопої. Згідно динаміки активності прильоту та зайнятості птаха на водопої (табл. 6.1.), відмічено, що піки прильоту кропив'янок КПЗ у ранкові години співпадають із піками купання, а у денні години із пошуком корму та питтям. Але насправді, дуже сильний зв'язок відмічено лише із потребою у купанні ($r=0,962$; $p<0,01$) та значний із питтям ($r=0,631$; $p<0,05$).

Таблиця 6.1.

Піки зайнятості *Sylvia atricapilla* у поведінкових актах на місцях водопою протягом доби, год

	КПЗ			Вакалівщина			Олександрія		
Піки	Ранок	День	Вечір	Ранок	День	Вечір	Ранок	День	Вечір
присутність	8	13,16	-	9,12	15	19	6,9	14,16	18
купання	8	14,16	20	9	14	19	6,9	14,16	18
пиття	6,9	13,16	-	7	12	19	6,9	12	-
пошук корму	6,10	16	18	6,12	15	20	9	13,16	-

Кропив'янки на території ВБУ у біостаціонарі «Вакалівщина» також в основному прилітають задля зволоження пір'яного покриву, що сильно корелює із динамікою активності прильоту ($r=0,876$; $p<0,01$). Безпосередньо пиття є другорядною причиною прильоту на водопій ($r=0,481$; $p<0,05$). А

місцевий водопій дендропарку «Олександрія» використовується кропив'янками максимально можливим чином, що також підтверджено динамікою прильоту та зайнятстю птахів протягом доби.

Встановлено дуже сильний зв'язок динаміки прильоту із купанням ($r=0,985$; $p<0,01$) та середній із питтям ($r=0,506$; $p<0,05$) та пошуком корму ($r=0,549$; $p<0,01$).

Для кропив'янки чорноголової на антропогенно навантаженій території дендропарку «Олександрія» прояв агресії не пов'язаний із необхідністю конкурувати за ресурс, на території біостаціонару «Вакалівщина» вже підключається фактор загального рівня агресивності присутніх поруч видів ($r=0,463$; $p<0,05$), а у природі збільшується значення фактору безпосередньо внутрішньовидової конкуренції ($r=0,579$; $p<0,05$) та необхідності задовольнити потребу у зволоженні пір'я ($r=0,558$; $p<0,05$).

Вплив присутності масових видів території на агресивність. Ми спробували встановити залежність прояву агресії кропив'янки на присутність інших масових видів на території КПЗ та проявом ними агресії. На піддослідних територіях до таких видів належали: зяблик, дрозди чорний та співочий, костогриз, вільшанка, синиця велика та блакитна, гаїчка болотяна. Виявилось, що у повністю природних умовах КПЗ на агресивність кропив'янки середньо впливає чисельність особин свого виду поруч ($r=0,579$; $p<0,05$) та помірно загальна кількість зябликів ($r=0,403$; $p<0,05$) та чорних дроздів ($r=0,408$; $p<0,05$). В антропогенно навантаженому середовищі як то дендропарк «Олександрія» агресію також можуть викликати присутність зяблика ($r=0,407$; $p<0,05$) та дрозда співочого ($r=0,639$; $p<0,05$). Крім того агресивна поведінка дрозда співочого також впливає на відповідну реакцію кропив'янок ($r=0,519$; $p<0,05$). Найбільша активність виду у міжвидових відносинах відмічено для території стаціонару «Вакалівщина», що по суті є місцем із незначним фактором турбування людиною. Тут агресивність кропив'янок корелює із чисельністю ($r=0,554$; $p<0,05$) та агресивністю ($r=0,626$; $p<0,05$) зябликів, агресивністю костогризів ($r=0,643$; $p<0,05$) та

чисельністю поруч блакитних синиць ($r=0,608$; $p<0,05$). Також відмічена помірна кореляція із загальним рівнем агресії усіх птахів на водопої ($r=0,463$; $p<0,05$).

Прояв агресивної поведінки. Нами зареєстровано усі контакти кропив'янок чорноголових на водопоях, де відмічалась агресія, її відсутність та невстановлені контакти. Так, на території КПЗ виявлена агресивна реакція на 19 серед 22 зустрінутих видів (це 86% видів території), за виключенням особин свого виду. У «Вакалівщині» реакція агресії наявна на 6 з 16 видів (це 38% зустрінутих видів території), а у дендропарку «Олександрія» — на 9 з 20 (це 45% зустрінутих видів території). Не вдалося зареєструвати жодних контактів для *S. atricapilla* у КПЗ із *Serinus serinus*, *Motacilla alba*, *Aegithalos caudatus*, у «Вакалівщині» із *Ficedula parva*, *Ficedula hypoleuca*, *S. serinus*, *Turdus philomelos*, *Cernia familiaris*, *Dendrocopos minor*, *Den. medius*, *Phylloscopus sibilatrix*, в «Олександрії» із *M. alba*, *A. caudatus*, *Phy. sibilatrix*, *Phy. collybita*. У міжвидових конфліктах для *S. atricapilla* завжди виявлена реакція агресії на *P. caeruleus*, *P. palustris*, *Erithacus rubecula*, *Fringilla coelebs*. Крім того, кропив'янка чорноголова, у середньому, в 1,48 рази частіше нападає на вже присутнього на водопої птаха, ніж на тих, що з'явилися пізніше.

Міжвидові відносини тісно пов'язані із внутрішньовидовою агресією існуючих разом видів і є асиметричними: один із видів частіше ініціює контакти з іншими [24]. Зазвичай, кількість міжвидових контактів є значно більшою за внутрішньовидові [25, 60, 61, 64].

Вважають, що загальна кількість МВ конфліктів (агресивних контактів) у змішаних популяціях співмірна або перевищує частоту ВВ агресивних контактів [24]. Такі дані відомі для водно-болотяних птахів, однак для кропив'янки чорноголової у різних умовах існування така закономірність також підтвердилася (табл. 6.2.).

Встановлено, що кропив'янка приділяє велику частку уваги МВ агресивним взаємодіям, але відсоток ВВ агресії на території дендропарку

«Олександрія» та у природних умовах Канівського заповідника вище ніж у біостаціонарі «Вакалівщина».

Таблиця 6.2

Співвідношення агресивних та неагресивних реакції *Sylvia atricapilla*

	КПЗ		Вакалівщина		Олександрія	
	МВ	ВВ	МВ	ВВ	МВ	ВВ
Загальна к-сть контактів	96,51 (2129)*	3,49 (77)*	83,92 (1169)*	16,08 (224)*	80,33 (1017)*	19,67 (249)*
Агресивні контакти	17,57 (374)*	25,97 (20)*	2,40 (28)*	0 (0)*	12,39 (126)*	18,07 (45)*
Неагресивні контакти	82,43 (1755)*	74,03 (57)*	97,60 (1141)*	100 (224)*	87,61 (891)*	81,93 (204)*
Відсоток від усіх агресивних контактів	94,92	5,08	100	0	73,68	26,32
Частота випадків агресії	0,21	0,35	0,03	0	0,14	0,22

Примітка: * — наведено абсолютні дані, від яких розраховано відсоткові показники у %; «числове значення» — кількість випадків реакції агресії;

Нами підраховано загальну кількість контактів кропив'янок у МВ та ВВ відносинах та їх відсоткові показники. Окремо був визначений відсоток агресивних та неагресивних контактів для МВ та ВВ взаємодій, що дає можливість відобразити загальний рівень спонукання виду до агресії для кожного з досліджених орнітокомплексів. Також обчислений загальний відсоток співвідношення між МВ та ВВ взаємодіями серед усіх агресивних контактів, та встановлена кількість випадків агресії. Ми спеціально розрізняємо кількість контактів, їх відсоткове значення та частоту для глибшого та об'ємнішого розгляду отриманих результатів.

Найбільше значення для *S. atricapilla* мають МВ відносини серед усіх агресивних взаємодій, що вказує на важливість таких відносин для виду та, як наслідок, і важливість міжвидової ієрархічної структури у гніздовий період [24]. Проте, значний відсоток толерантних (неагресивних) контактів, вказує на

суттєвий рівень участі у територіальних відносинах та підтримки конкурентної спроможності виду, про що ми зазначимо трохи нижче.

Для перевірки достовірності отриманих відмінностей співвідношення МВ із ВВ агресивних та неагресивних взаємовідносин методом χ^2 із поправкою Йейтса (через малу кількість даних) ми використали просту нуль-гіпотезу, яка у даному випадку казала, що співвідношення МВ до ВВ агресивних контактів є однаковим на різних територіях.

В результаті аналізу отриманих даних H_0 була прийнята та встановлено, що ці співвідношення між МВ та ВВ контактами недостовірно відрізняються на усіх територіях для кропив'янки чорноголової. Так у Канівському заповіднику $\chi^2 = 3,03$; $p > 0,05$; на біостаціонарі «Вакалівщина» $\chi^2 = 4,27$; $p > 0,05$; у дендропарку «Олександрія» $\chi^2 = 5,054$; $p > 0,05$. Це вказує на однаково важливе значення підтримки як міжвидових так і внутрішньовидових відносин для кропив'янки чорноголової.

Відсоток ВВ агресивних контактів від загальної кількості ВВ контактів більший ніж відсоток МВ агресивних контактів від загальної кількості МВ контактів на територіях КПЗ та дендропарку «Олександрія». Так самої більшої частота випадків ВВ агресії, у порівнянні із МВ. Проте на біостаціонарі «Вакалівщина» не було відмічено жодного випадку ВВ агресії. Безпосередньо серед усіх випадків агресії завжди відсотково переважають МВ конфлікти. Це вказує на орієнтованість виду на участь у міжвидових взаємодіях, навіть за умов надлишку ресурсів.

Надалі ми порівнювали окремо випадки як МВ так і ВВ агресії на різних територіях. Так, для *S. atricapilla* встановлено достовірні відмінності у прояві і МВ і ВВ агресії на усіх трьох досліджуваних територіях. Показник χ^2 для МВ агресії у КПЗ при порівнянні із «Вакалівщиною» становить 160,873 та $\phi=15,246$ при $p < 0,001$; у КПЗ при порівнянні із «Олександрією» $\chi^2 = 13,417$ та $\phi=3,83$; $p < 0,001$; у «Олександрії» при порівнянні із «Вакалівщиною» $\chi^2 = 81,434$ та $\phi=9,538$; $p < 0,001$. Також достовірна відмінність у прояві ВВ агресії при порівнянні КПЗ із «Вакалівщиною» ($\chi^2 = 58,206$ та $\phi=7,142$;

$p < 0,001$) та «Вакалівщини» із «Олександрією» ($\chi^2 = 42,664$ та $\phi = 8,176$; $p < 0,001$). Проте при порівнянні ВВ агресії у КПЗ та «Олександрії» $\chi^2 = 1,832$ а $\phi = 1,465$ потрапляє у зону незначимості при $p > 0,05$, що вказує на недостовірну відмінність у прояві ВВ агресії. Згадуючи, що на біостаціонарі «Вакалівщина» не було відмічено жодного випадку ВВ агресії, ми припускаємо, що можна відкинути дані, щодо достовірності відмінностей ВВ агресії кропив'янки чорноголової на різних територіях. Тоді вважаємо, що цей вид однаково реагує на присутність особин свого виду незалежно від часту гніздового періоду та прояву дії антропогенного фактору. Проте ці фактори мають значення у МВ взаємодіях кропив'янок.

Крім того, розглядаючи отримані результати у контексті збільшення дії антропогенного фактору, слід зазначити, що збільшення відсотку ВВ агресії в «Олександрії» у порівнянні із КПЗ є проявом реакції виду на антропогенні порушення території, тобто нестабільні умови, що спричиняють «тиск» суміжних видів. Ми схилиємося до висновку, що зроблений у дослідженні співочої зонотрихії *Melospiza melodia* (північноамериканський співочий птах з родини Вівсянкових, *Emberizidae*) [124], де встановлено, що підвищення агресії може бути пов'язано не безпосередньо із впливом людини, як фактором стресу для птахів, а скоріш із збільшенням доступності кормових ресурсів на території, де присутня людина. А отже, птахи бурхливо реагують саме на зміни у доступності ресурсу, що й проявляється у агресивній поведінці по відношенню до конкуруючих видів на тій самій території. Таким чином, кожний вид балансує між звуженням ніші для зменшення міжвидової конкуренції і її розширенням для збереження власної стійкості [21]. Це є механізмом конкурентної боротьби, який у даному разі базується на випадках агресивної поведінки та опосередковано впливає на видове різноманіття як кропив'янок, так і їх видів-конкурентів

Міжвидова соціальна структура. Випадки агресивної поведінки кропив'янки не залежать від розмірних характеристик інших птахів (розмірні дані взяті із визначника «Птахи фауни України» [70]. Тому, вірогідно,

значення має саме міжвидова соціальна структура (Додаток А, рис. А.а-в). Згідно розподілу агресивних взаємодій у міжвидовій соціальній структурі, прояв агресії має як певні закономірності для окремих видів, так і не відповідає конкретним критеріям мотивації та не завжди направлений на ті види, до появи та поведінки яких відмічена кореляція. Так у КПЗ (Додаток А, рис. А.1.а) кропив'янки знаходяться у частих взаємних агресивних контактах із *T. philomelos*, *P. major*, *P. palustris*, *F. coelebs* та *E. rubecula*. На території дендропарку «Олександрія» (Додаток А, рис. А.1.б) кропив'янки також задіяні у активні взаємодії із чотирма першими зазначеними вище видами до яких приєднується *M. striata*, а *E. rubecula* тут має менш агресивне ставлення до кропив'янки. В той же час, у «Вакаліщина» (Додаток А, рис. А.1.в) активна взаємна агресія відмічена лише у контактах із *F. coelebs*, а реакція агресії *P. palustris* направлена на кропив'янок частіше ніж зворотно. У КПЗ та «Олександрії» кропив'янки активно нападають на *H. icterina*, але захищаються від *T. merula* та *C. coccothraustes*. Взаємодія із іншими видами на різних територіях досить відрізняється. В даному випадку інтерес представляє саме різноманітність можливих варіантів агресивних взаємодій у схожих угрупованнях, але за відмінних умов існування.

Згідно розподілу агресивних взаємодій та наведених вище даних видно, що прояв агресії не відповідає якимось конкретним критеріям мотивації та не завжди направлений на ті види, до появи та поведінки яких відмічена кореляція. Це є проявом перенаправлення свого внутрішнього стимулу до агресії на інший об'єкт, у випадку, коли птах в силу тих або інших імов (наприклад, енергетичної невідповідності або заздалегідь програшного положення) не може відповісти безпосередньо об'єкту стимулу.

Рейтинг успішності агресивних реакцій. У нашому дослідженні ми встановили рейтинг парних агресивних контактів. Він відображає відсотковий показник успіху (+) або програшу (-) такої взаємодії. Остаточний підрахунок результату парних зіткнень кропив'янки із кожним видом окремо вказує на конкурентну спроможність на певній конкретній території (табл. 6.3). Сума

показника захисту та нападу, вказує на загальну виправданість енергетичних затрат на конкуренцію та захист території в конкретному угрупованні птахів. Агресія є одним із проявів конкурентної боротьби тварин в угрупованні за ресурс, територію, статус в ієрархії та інше. А міжвидова конкуренція призводить до значних енергетичних витрат для усіх задіяних сторін [121, 163]. Збереження інформації про конкурентоспроможних територіальних суперників та підтримка стабільних відносин з ними є додатковою перевагою для більшості видів. Тому, щоб витратити якомога менше енергії для накопичення територіальної конкурентоспроможності, тварини реагують менш агресивно на територіальних особин, бо ті представляють меншу загрозу для ресурсів, які вони захищають (харчових, особин свого виду тощо), ніж дальніх сусіди чи перелітні особини [104, 181, 197].

Ефективність підтримки стабільних МВ відносин у *S. atricapilla* встановлювалась нами за результатом успішності агресивної взаємодії. Для цього був визначений рейтинг парних агресивних контактів, який відображає відсотковий показник успіху (+) або програшу (–) такої взаємодії. Остаточний підрахунок результатів парних сутичок кропив'янки із кожним іншим видом окремо вказує на конкурентну спроможність птаха на певній території (табл. 6.3). Сума показників захисту та нападу відображає загальну успішність впливу прояву агресії на конкуренцію та захист території на кожній конкретній ділянці.

Таблиця 6.3

Успіх агресивного контакту *Sylvia atricapilla*

	КПЗ	Вакалівщина	Олександрія
Захист	-3,19	-0,50	-2,80
Напад	4,19	2,50	3,80
Σ	1	2	1

У Канівському заповіднику та дендропарку «Олександрія», стикаючись із великою кількістю інших видів, кропив'янки зазвичай мають низький рейтинг захисту території але високий напад. Це пов'язано із доступністю

необхідного ресурсу на певних територіях. Показники збільшуються у рази, оскільки ресурс є обмеженим та виростає кількість потенційних конкурентів. На території стаціонару «Вакалівщина» вода не є обмеженим ресурсом, але стає місцем ловлі комах. Можливо саме цей фактор є мотиватором збільшення показника успішності захисту, та компенсується більш низьким показником нападу. І, таким чином, виправданість енергетичних затрат на агресивні взаємодії залежить від наявності, значимості та способу використання ресурсів на територіях.

При докладному розгляді рейтингу успішності кропив'янки у безпосередній міжвидовій взаємодії на різних територіях (ДОДАТОК Б, рис.Б.1.а-в), спостерігається загальна тенденція. Так відмічено, що вид завжди успішно нападає на вільшанку, співочого дрозда, велику та блакитну синиць, зяблика та мухоловку білошию. При цьому не може відбити територію у чорного дрозда та костогриза. Рейтинг успішності ж захисту при взаємодії майже з усіма видами є від'ємним. Відзначимо, що нульовий рівень рейтингу означає відсутність достатнього фактичного матеріалу.

Ми припускаємо, що представники інших видів птахів, які завжди програють у агресивному зіткненні з кропив'янками, чи ініціюють вони конфлікт, чи є об'єктами нападу, завжди знаходяться на нижчому ієрархічному рівні відносно кропив'янки у даному випадку в конкретному угрупованні птахів. Та, навпаки, види, що завжди перемагають у конфлікті, є більш високоранговими в орнітокомплексі. В даному випадку, за логікою, рівнозначні показники нападу та захисту території для інших видів будуть свідчити про однаковий ранг виду із дослідженим видом, а також вказувати на можливість «змінюваного рангу», тобто такого, що буде залежати лише від випадкового результату зіткнення у певному місці та на незначний період часу.

У результаті наших досліджень виявлено відмінності у прояві агресивної поведінки кропив'янки чорноголової на різних досліджуваних територіях. Крім того, вивчення участі певних видів у соціальних взаємодіях має велике

значення для пояснення адаптивних індивідуальних відмінностей у поведінці тварин та, ймовірно, вказує на роль цих взаємодій у еволюційному процесі [109, 114].

6.2. Представники родини Мухоловкові (*Muscicapidae*)

6.2.1. Мухоловка білошия *Ficedula albicollis*

Ареал мухоловки білошиї обіймає Південну і Середню Європу, а також Малу Азію та Палестину. Зимує в екваторіальній та Західній Африці. В Україні гніздиться в лісовій і лісостеповій смугах, а також на більшій частині степової смуги; мігрує на всій території.

Загальновідомо, що мухоловки за типом харчування є комахоїдними птахами [19, 26] і тому потреба у питті в цих видів не настільки велика, як у зерноїдних. Таким чином перебування на водопої перш за все має на меті очищення пір'яного покриву та купання. Хоча й пиття та пошук корму все одно мають значну частку серед поведінкових актів на водопої. Нами встановлено максимуми потреби мухоловки на водопої задля поповнення водного балансу в організмі, купання та пошуку корму на різних територіях (табл. 6.4.).

Таблиця 6.4.

Піки зайнятості *Ficedula albicollis* у поведінкових актах на місцях водопою протягом доби, год

	КПЗ			Вакалівщина			Олександрія		
Піки	Ранок	День	Вечір	Ранок	День	Вечір	Ранок	День	Вечір
присутність	8	12	18	6, 9	12	18,20	7-8	-	17,21
купання	8	13	19	9	-	20	7	-	17
пиття	8	11	21	6	12	17	7	-	17,20
пошук корму	8	-	21	6,9	12	18	9	-	18

Примітка: «-» відсутність вираженого піку

Виявлено, що біологічні потреби мухоловки білошиї у «Вакалівщині», території із незначним антропогенним впливом але великою

кількістю місць водопою, співпадали із зайнятістю видів у поведінкових актах протягом доби. Зауважимо, що місце дослідження у КПЗ та у дендрологічному парку «Олександрія» були вибрані із відсутністю інших джерел води. А отже, отримані результати, щодо розподілу присутності виду у часі, вказують на екологічне поведінкове пристосування в умовах обмеженого ресурсу.

Крім того, вивчення кількісного прояву агресивної поведінки на водопої, виявило значення кожного з типів поведінки на різних територіях (табл. 6.5.). Для білошиїї мухоловки у природі та території із незначним антропогенним впливом, відмічено значний та сильний зв'язок агресії із потребою у ресурсі та лише при наявності свого виду, як головного конкурента за ресурс у гніздовий період. В той же час, у антропогенно навантаженій території дендропарку для білошиїї збільшується значення пошуку корму, що також припадає на місця водопою, де встановлено кореляційний зв'язок середньої сили між пошуком корму та проявом агресії.

Таблиця 6.5

Зв'язок прояву агресії *Ficedula albicollis* із поведінковими актами та присутністю інших птахів на місцях водопою

	КПЗ	Вакалівщина	Олександрія
купання	-0,135	0,484*	0,216
пиття	0,558*	0,418*	0,152
пошук корму	0,842**	0,111	0,470*
свій вид	0,489*	0,630*	0,263
усі птахи	-0,041	0,058	-0,078
загальна агресія птахів	-0,011	0,309	-0,137

Примітка: * $p < 0,05$; ** $p < 0,01$

Для визначення взаємозв'язку між найбільш вивченими типами поведінки, в останні роки використовують мета-аналіз, де оцінюють силу кореляцій різних можливих комбінацій ознак. Так, спираючись на дані з 81 наукових робіт, виявили, що інтерпретація даних такими методами вказує, що повторюваність вивчення певних поведінкових актів статистично не відрізняється, а їх значення впливає більше на кореляції у фенотиповій

поведінці, аніж у індивідуальній [129]. Таким чином, отримані дані можна використовувати задля встановлення поведінкової пластичності мухоловки білошиїї. У свою чергу наше дослідження розкриває певні можливі сценарії агресивної поведінки на місцях водопою на різних територіях. Відмінності участі мухоловки білошиїї у соціальних взаємодіях мають певне значення в поясненні адаптивних індивідуальних відмінностей у поведінці тварин.

Вплив присутності масових видів території на агресивність. Як і для попереднього виду ми досліджували залежність прояву агресії мухоловки білошиїї на присутність інших масових видів на території КПЗ та проявом агресії ними. Виявилося, що у природних умовах КПЗ агресія мухоловки помірно корелює лише із чисельністю свого виду ($r=0,490$; $p<0,05$). В антропогенно навантаженому середовищі по типу дендропарку агресія зовсім не пов'язана із такими факторами як чисельність чи агресивність свого та інших видів. Лише на території стаціонару «Вакалівщина» відмічено значну кореляцію із показниками чисельності свого виду ($r=0,610$; $p<0,05$) та співочого дрозда ($r=0,630$; $p<0,05$) а також середню із агресивністю повзика ($r=0,509$; $p<0,05$).

Прояв агресивної поведінки. Нами зареєстровано усі контакти мухоловки білошиїї на водопоях, де відмічалась агресія, її відсутність та невстановлені контакти. Так, на території КПЗ виявлена агресивна реакція на 7 серед 18 зустрінутих видів (це 39% зустрінутих видів території водопою), за виключенням особин свого виду. У «Вакалівщині» реакція агресії наявна на 9 з 19 видів (це 47% зустрінутих видів території водопою), а у дендропарку «Олександрія» — на 7 з 16 (це 44% зустрінутих видів території водопою). Не вдалося зареєструвати жодних контактів для *F. albicollis* у КПЗ із *S. serinus*, *M. alba*, *A. caudatus*, *C. chloris*, *D. major*, *D. minor*, *D. medius*, у «Вакалівщині» із *F. parva*, *F. hypoleuca*, *C. chloris*, *Ph. sibilatrix*, *S. serinus*, в «Олександрії» із *M. alba*, *A. caudatus*, *S. serinus*, *F. parva*, *M. striata*, *C. familiaris*, *H. icterina*, *P. caeruleus*, *T. philomelos*. У міжвидових конфліктах для *F. albicollis* завжди виявлена реакція агресії на *P. major*, *P. palustris*, *i. coelebs*, *C. coccothraustes*.

Крім того, мухоловка білошия, у середньому, в 1,7 рази частіше нападає на вже присутнього на водопої птаха, ніж на тих, що з'явилися пізніше.

Нами встановлено, що загальна кількість МВ конфліктів (агресивних контактів) для білошиїї мухоловки майже співмірна або перевищує частоту ВВ агресивних контактів у різних умовах існування така закономірність також підтвердилася (табл. 6.6) [24]. Ми вираховували загальну кількість взаємодій для мухоловки білошиїї та визначено МВ та ВВ співвідношення. Мухоловка білошия приділяє значний відсоток уваги МВ агресивним взаємодіям. Особливо на території дендрологічного парку «Олександрія», де загальна кількість МВ контактів, МВ агресії та частота випадків агресії значно більша за ВВ та, відповідно, висока міжвидова конкуренція.

Таблиця 6.6

Відсоток поведінкової реакції від усіх контактів *Ficedula albicollis*

	КПЗ		Вакалівщина		Олександрія	
	МВ	ВВ	МВ	ВВ	МВ	ВВ
Загальна к-сть контактів	75,4 (576)*	24,6 (188)*	83,8 (1164)*	16,2 (225)*	82,6 (884)*	17,5 (189)*
Агресивні контакти	8,3 (48)*	23,4 (44)*	12,6 (147)*	33,3 (75)*	14,1 (126)*	4,8 (9)*
Неагресивні контакти	91,7 (528)*	76,6 (144)*	87,4 (1017)*	66,7 (150)*	86,9 (758)*	95,2 (180)*
Відсоток від усіх агресивних контактів	52,2	47,8	66,2	33,8	93,3	6,7
Частота випадків агресії	0,08	0,3	0,15	0,5	0,17	0,05

Примітка: * — наведено абсолютні дані, від яких розраховано відсоткові показники у %; «числове значення» — кількість випадків реакції агресії;

Досліджувались безпосередньо агресивні взаємодії, тому було визначено загальний відсоток співвідношення від усіх (МВ + ВВ) агресивних контактів, що припадають на МВ та ВВ взаємодії та встановлена частота випадків агресії. Нагадаємо, що нульова гіпотеза включає зміст про те, що МВ та ВВ агресивні контакти є кількісно однаковими на різних територіях.

Перевірка гіпотези методом χ^2 з поправкою Йейтса відкидає H_0 та вказує на достовірні відмінності не лише між співвідношенням МВ та ВВ контактів, але й між цими вибірками на різних досліджених територіях. Достовірно встановлено, що у природних місцевостях мухоловка білошия приділяє значний відсоток агресії МВ взаємодіям, але частота випадків ВВ агресії більша за МВ (у КПЗ $\chi^2=28,986$ та $\phi =5,329$; $p<0,001$; у «Вакалівщині» $\chi^2=57,717$ та $\phi =6,875$; $p<0,001$). Натомість, в штучно трансформованих середовищах («Олександрія» $\chi^2=31,202$ та $\phi =4,097$; $p<0,001$) і відсоток агресії і частота випадків агресії переважають саме у МВ взаємодіях, де загальна кількість МВ контактів більша та, відповідно, висока конкуренція.

Порівняння окремо МВ агресії на трьох досліджуваних територіях встановило достовірні відмінності для територій КПЗ із «Вакалівщиною» ($\chi^2=6,990$ та $\phi =2,843$; $p<0,001$) та КПЗ із «Олександрією» ($\chi^2=12,428$ та $\phi =3,481$; $p<0,001$). Проте прояв МВ агресія виявився однаковим в «Олександрії» та на біостаціонарі «Вакалівщина» ($\chi^2=0,701$ та $\phi =0,92$; $p>0,05$). А от зміна ВВ агресії чітко спостерігалася зі збільшенням фактору антропогенного трансформування території: у порівнянні КПЗ та «Вакалівщини» $\chi^2=2,226$ та $\phi =4,451$; $p<0,05$; «Вакалівщини» та «Олександрії» $\chi^2=50,094$ та $\phi =7,986$; $p<0,001$; КПЗ та «Олександрії» $\chi^2=25,590$ та $\phi =5,514$; $p<0,001$). Виходячи із цих даних, помітно, що для мухоловки білошиї вплив зміни антропогенного фактору сильніше відображається у ВВ структурі ніж у МВ взаємодії. І хоча частота випадків ВВ агресії у мухоловки білошиї достовірно більша в природі, але більший загальний відсоток випадків агресії припадає на МВ контакти та достовірно збільшується в напрямку від природної до антропогенно трансформованої території, а ВВ агресія навпаки – зменшується.

Міжвидова соціальна структура. Випадки агресивної поведінки мухоловок не залежать від розмірних характеристик інших птахів [70], значення має саме міжвидова соціальна структура (Додаток А, рис. А.2. а-в). Розподіл агресивних взаємодій на наведених соціограмах демонструє досить схожу структуру міжвидової взаємодії. Так, мухоловку білошию завжди

ганяють дрозди чорний та співочий, а вона, у свою чергу, часто нападає на гаїчку болотяну. У більш-менш схожих природних умовах середовища, мухоловка активно відповідає на агресивну поведінку синиці великої, зяблика та костогриза. Досить цікавий розподіл відносин мухоловки із останніми трьома видами у антропогенно зміненому середовищі: вид продовжує активно відповідати агресією синиці великій, але не конфліктує із зябликом, натомість ініціює конфлікти із костогризом.

Рейтинг успішності агресивних реакцій. Ми встановили рейтинг парних агресивних контактів, що характеризує ефективність підтримки стабільних МВ відносин на досліджуваних територіях. Результат обрахунку успішності агресивної взаємодії мухоловки білошиї (табл. 6.7) вказує, що уприродному середовищі, стикаючись із великою кількістю інших видів, білошия мухоловка має низький рейтинг захисту території. Це пов'язано із постійною доступністю необхідного ресурсу. В умовах антропогенного фактору, цей показник збільшується у рази, оскільки ресурс стає обмеженим та виростає кількість потенційних конкурентів. Така ж тенденція відмічена для білошиї мухоловки у випадку нападу.

Таблиця 6.7

Успіх агресивного контакту *Ficedula albicollis*

	КПЗ	Вакалівщина	Олександрія
Захист	-3,22	-4,19	0,60
Напад	-0,78	1,19	3,40
Σ	-4	-3	4

Але при докладному розгляді рейтингу успішності мухоловки білошиї у безпосередній міжвидовій взаємодії на різних територіях (ДОДАТОК Б.2), немає жодної загальної тенденції успіху агресії у захисті чи нападі. Так, наприклад, на території «Олександрії» та «Вакалівщини» було відмічено стовідсотковий успіх нападу на співочого дрозда, в той час як на території КПЗ усі випадки як нападу так і захисту були невдалими. В той же час розподіл успіху ідентичний у КПЗ та «Вакалівщині» при взаємодії із зябликом, а у

дендропарку відмічено значний успіх як захисту так і нападу. Лише взаємодії із великою синицею відповідають загальній схемі на усіх піддослідних територіях. Отже, хоча на усіх територіях мухоловка білошия у міжвидових взаємодіях стикається з тими самими видами, але результат таких зустрічей завжди різний.

Так, домінантна поведінка залежить не тільки від внутрішніх чинників, а й від пори року і соціального середовища. Оптимальний вибір для досягнення або підтримки високого рангу домінування може значно відрізнятися відповідно до стадій життєвого циклу. Це підкреслює велике значення довгострокових досліджень і багатофакторних підходів для розуміння складності домінування відносин для тварин.

Загалом, у співвідношенні міжвидових та внутрішньовидових контактів переважають агресивні міжвидові взаємодії, що свідчить про важливість встановлення міжвидової ієрархії для мухоловки білошиї.

6.2.2. Вільшанка *Erithacus rubecula*

Вільшанка (*Erithacus rubecula*) поширена у більшій частині Європи і в західній частині Сибіру, на схід – приблизно до долини Єнісею. Крім того, її ареал проходить через Малу Азію, Кавказ, Північний Іран, а також Північно-Західну Африку. Населяє лісову зону: листяні, хвойні і змішані ліси. Для території України – гніздовий, перелітний птах лісової і лісостепової смуг, а також значної частини степової смуги. Мігрує на всій території. Оселяється у вологих, зарослих чагарником місцях, по лісових ярах, поблизу лісових боліт і озер, у парках, садах тощо. Вільшанка довірлива до людини і допитлива, проте не терпить своїх родичів і завязато захищає свою територію. Крім того вільшанка – надзвичайно корисний птах лісів, садів і парків, оскільки поїдає велику кількість шкідників-листоїдів. Вид занесено до Бернської конвенції, Боннської конвенції та до переліку видів, що знаходяться під опікою Європейської спілки з охорони навколишнього середовища

Динаміка зайнятості вільшанки на водопої. Згідно динаміки активності прильоту та зайнятості вільшанок на місцях водопою (табл. 6.8.), відмічено, що піки прильоту у них співпадають із піками зайнятості. Крім того поява особин виду на водопої корелює із більшою кількістю випадків зайнятості у поведінкових актах на водопої на різних територіях. Особливо із купанням, що, вочевидь, є основною метою появи виду на місцях водопою. Загалом у добовій динаміці виду на водопої, відмічено часовий зсув зайнятості поведінковими актами на піддослідних територіях. Так на території дендропарку, на відміну від КПЗ, усі денні піки зайнятості зсунуті на 1 - 2 години пізніше, а ранкові та вечірні – на одну годину раніше. Такий розподіл добової активності вільшанки у приміській території вказує на пристосування виду до постійної присутності людини у дендропарку, що пов'язано із графіком роботи парку для відвідування (з 9:00 до 22:00). Найбільш розрізнені ранкові піки зайнятості та прильоту відмічено у «Вакалівщині», та 1-годинний зсув денних піків на пізніше, а вечірніх на одну годину раніше.

Таблиця 6.8

Піки зайнятості *Erithacus rubecula* у поведінкових актах на місцях водопою протягом доби, год.

	КПЗ			Вакалівщина			Олександрія		
Піки	Ранок	День	Вечір	Ранок	День	Вечір	Ранок	День	Вечір
присутність	8	14	19	6	15	18	7,9	16	19
купання	8	14	20	6	15	18	9,12	16	19
пиття	8	14	18,20	5,9	15	19	6	13,15	18
пошук корму	7	14	19	11	-	20	5,9	16	19

Між проявом агресії вільшанкою та поведінковими актами на водопої встановлена достовірна значна кореляція (табл. 6.9) із: кормодобувною поведінкою купанням та середня із питтям у КПЗ. Даний розподіл зв'язку агресії із потребами на водопої у лісових екосистемах пояснюється їх біологічною значущістю: протягом доби основною метою прильоту на водопій є зволоження пір'яного покриву (наявна дуже сильна кореляція із динамікою

активності прильоту, другочерговою метою є пошук кормових об'єктів та вже потім безпосередньо пиття.

Таблиця № 6.9

Сила зв'язку агресивності та динаміки активності прильоту на водопій

***Erithacus rubecula* із зайнятістю у поведінкових актах на водопої**

	Динаміка активності прильоту			Агресивність		
	КПЗ	Олександрії	Вакалівщина	КПЗ	Олександрії	Вакалівщина
купання	0,947	0,892	0,875	0,693	0,293	0,130
пиття	0,682	0,878	0,436	0,529	0,589	-0,181
пошук корму	0,827	0,784	0,079	0,755	0,164	0,605

Крім того наявна сильна кореляція між показником агресії та кількістю присутніх особин свого виду ($r=0,777$; $p<0,01$). Причому відсутній такий зв'язок із чисельністю чи агресивністю усіх інших птахів, що перебувають у полі зору вільшанки. Це може свідчити про високий рівень внутрішньовидової агресії у гніздовий період та меншу, але виражену, міжвидову агресію. Отримані результати стосовно вільшанки є новими для території, оскільки під час попередніх досліджень іншими науковцями в КПЗ, не зафіксовано цих поведінкових актів на водопої, або вони траплялися виключно рідко [13].

На території державного дендрологічного парку «Олександрія», як території із наявним антропогенним впливом, для вільшанки зафіксовано кореляційний зв'язок агресії середньої сили із питтям. Крім того вільшанки так само активно та у повній мірі використовують водопій, як і у КПЗ, для усіх поведінкових актів зразу, про що свідчать показники кореляції. Це вказує на безперечну значущість таких місць водопою в умовах міста для вільшанки. Відмічено помірну кореляцію між показником агресії та кількістю особин свого виду ($r = 0,485$; $p < 0,05$). Зв'язок із чисельністю чи агресивністю усіх інших птахів відсутній, як у КПЗ. Це вказує на наявність впливу внутрішньовидової агресії у гніздовий період але малу міжвидову агресію.

У стаціонарі «Вакалівщина», що є місцем незначного, але вираженого антропогенного впливу, для вільшанки зафіксовано значний кореляційний

зв'язок агресії із пошуком кормових об'єктів, хоча основною метою появи виду на водопої є купання.

Вплив присутності масових видів території на агресивність вільшанки. На території КПЗ відмічено дуже помірний зв'язок агресії вільшанок із агресивністю чорного дрозда ($r=0,405$; $p<0,05$) але значний із чисельністю особин свого виду ($r=0,777$; $p<0,05$). У дендропарку наявна помірна кореляція агресії вільшанки із чисельністю особин свого виду ($r=0,485$; $p<0,05$) а також із чисельністю ($r=0,552$; $p<0,05$) та агресивністю ($r=0,491$; $p<0,05$) блакитної синиці. На території ВБУ «Вакалівщина» агресивність вільшанки помірно корелює лише із чисельністю ($r=0,579$; $p<0,05$) та агресивністю ($r=0,467$; $p<0,05$) дрозда співочого.

Випадки агресивної поведінки вільшанки достовірно корелюють із розмірними характеристиками інших птахів (розмірні дані взяті із визначника «Птахи фауни України» [70]. Встановлена сильна лінійна кореляції показників агресії зі збільшенням розмірних показників інших видів птахів до розміру самої вільшанки (із масою тіла $r=0,87$; $p<0,01$ та із довжиною тіла $r=0,90$; $p<0,01$), та обернена кореляція агресії із подальшим збільшенням розміру супротивника ($r=-0,55$; $p<0,05$ та $r=-0,63$; $p<0,05$ відповідно).

Загалом такий зв'язок агресії із розмірними показниками влучно відображає співвідношення агресивних взаємодій, ініціатором яких була вільшанка, та агресії напруженої на неї іншим видом (рис. 6.3). Так, на одному рівні із вільшанкою знаходяться синиця велика та мухоловка сіра. Дещо нижче них, тобто види на які вільшанка частіше нападає ніж вони на неї, були гаїчка болотяна, синиця блакитна та вівчарик жовтобровий. Жодного разу не відповідали агресією вільшанці вівчарик-ковалик, берестянка звичайна, мухоловка білошия. Домінантами у канівському лісовому угрупованні були дрозди чорний та співочий, костогриз, зяблик. Вони проявляли агресію до вільшанки набагато частіше ніж вона до них. Виключенням із такої розмірної схеми є кропив'янка чорноголова, котра за розмірними показниками близька до вільшанки, але ініціювала дещо більше агресивних контактів, та мухоловка

мала (*F. parva*), що менша за вільшанку, але ініціювала агресивні контакти та жодного разу не відмічено зворотньої агресивної відповіді на неї.

Прояв агресивної поведінки. Зареєстровано усі контакти вільшанок на водопоях, де відмічалась агресія, її відсутність та невстановлені контакти. Так, на території КПЗ виявлена агресивна реакція на 12 серед 22 зустрінутих видів (це 55% видів території водопою), за виключенням особин свого виду. У «Вакалівщині» реакція агресії наявна на 3 з 10 видів (це 30% видів території з якими зареєстровано взаємодію), а у дендропарку «Олександрія» — на 2 з 16 (це 12,5% видів території з якими зареєстровано взаємодію). Не вдалося зареєструвати жодних контактів для *E. rubecula* у КПЗ із *S. serinus*, *M. alba*, *A. caudatus*, у «Вакалівщині» із *F. parva*, *F. hypoleuca*, *S. serinus*, *A. caudatus*, *T. merula*, *P. caeruleus*, *H. icterina*, *S. atricapilla*, *M. striata*, *C. cloris*, *D. major*, *D. minor*, *D. medius*, *Ph. sibilatrix*, *Ph. collybita*, в «Олександрії» із *M. alba*, *A. caudatus*, *S. serinus*, *D. major*, *D. minor*, *D. medius*, *T. merula*, *P. palustris*, *H. icterina*. У міжвидових конфліктах для *E. rubecula* не виявлено постійної реакції агресії на якийсь конкретний вид на усіх піддослідних територіях. Крім того, вільшанка, у середньому, у 1,94 рази частіше нападає на вже присутнього на водопої птаха, ніж на тих, що з'явилися пізніше.

Вважають, що загальна кількість МВ конфліктів (агресивних контактів) у змішаних популяціях співмірна або перевищує частоту ВВ агресивних контактів [24]. Такі результати підтвердилися для вільшанок Канівського заповідника та ВБУ біостаціонару «Вакалівщина», проте не характерні вільшанкам антропогенно трансформованої території дендропарку «Олександрія» (табл. 6.10). Так, вільшанка приділяє велику частку уваги МВ агресивним взаємодіям у КПЗ та «Вакалівщині», але відсоток ВВ агресії, у порівнянні із МВ, на території дендропарку «Олександрія» є дуже високим.

На території дендрологічного парку «Олександрія» прояв реакції агресії у міжвидових взаємодіях вільшанкою є досить незначним, хоча на приміській території вільшанка бере активну участь у МВ взаємодіях, що становлять 76,26 % усіх контактів.

Таблиця 6.10

Співвідношення агресивних та неагресивних реакції *Erithacus rubecula*

	КПЗ		Вакалівщина		Олександрія	
	МВ	ВВ	МВ	ВВ	МВ	ВВ
Загальна к-сть контактів	80,87 (1486)*	19,13 (351)*	90,57 (336)*	9,43 (35)*	76,26 (469)*	23,74 (146)*
Агресивні контакти	5,39 (80)*	15,1 (53)*	12,50 (42)*	0 (0)*	1,07 (5)*	47,95 (70)*
Неагресивні контакти	94,61 (1404)*	84,9 (298)*	87,50 (294)*	100 (35)*	98,93 (464)*	52,05 (76)*
Відсоток від усіх агресивних контактів	60,15	39,85	100	0	5,67	93,33
Частота випадків агресії	0,06	0,18	0,14	0	0,01	0,92

Примітка: * — наведено абсолютні дані, від яких розраховано відсоткові показники у %; «числове значення» — кількість випадків реакції агресії;

Ці результати підтверджують та доповнюють вже відомі дані, про меншу агресивність птахів у містах, хоча не виключають підвищення агресивних сигналів при звуковій вокалізації птахів містах, на відміну від природних територій [124]. Водночас, внутрішньовидові агресивні контакти становили 47,95 % усіх ВВ взаємодій виду. Це вказує на прояв територіальної поведінки та встановлення ВВ структури у гніздовий період, навіть на водопої, що вважається нейтральною територією. Крім того, такий рівень агресивної поведінки може залежати від виграшу птаха при попередньому конфліктному зіткненні [74].

На біостаціонарі «Вакалівщина» більшість поведінкових взаємодій вільшанок належить міжвидовим (90,57 %), та лише 12,5 % серед них є агресивними. Особливістю є те, що серед внутрішньовидових взаємодій на даній території не відмічено жодного агресивного контакту.

У Канівському заповіднику ж вільшанкам характерне переважання як загальної кількості МВ контактів до ВВ, так і відсоткове переважання випадків

агресії саме у МВ взаємодіях. Проте частота випадків агресії зберігається вищою для ВВ взаємодій як у КПЗ так і у дендропарку «Олександрія».

Для перевірки достовірності отриманих відмінностей співвідношення МВ із ВВ агресивних та неагресивних взаємовідносин методом χ^2 із поправкою Йейтса (через малу кількість даних) ми використали просту нуль-гіпотезу, яка у даному випадку казала, що співвідношення МВ до ВВ агресивних контактів є однаковим на різних територіях. В результаті аналізу отриманих даних H_0 було відкинуто та встановлено, що співвідношення МВ до ВВ контактів достовірно відрізняються у КПЗ та дендропарку «Олександрія». Так у Канівському заповіднику $\chi^2=38,478$ та $\phi=5,544$; $p<0,001$, а у дендропарку «Олександрія» $\chi^2=224,153$ та $\phi=13,919$; $p<0,001$. А от на території ВБУ біостаціонару «Вакалівщина» достовірних відмінностей у МВ так ВВ конатктах не виявлено: $\chi^2=3,767$ та $\phi=2,207$; $p>0,05$.

Надалі ми порівняли окремо випадки як МВ так і ВВ агресії на різних територіях. Так, для *E. rubecula* встановлено достовірні відмінності у прояві і МВ і ВВ агресії на досліджуваних територіях. Показник χ^2 для МВ агресії у КПЗ при порівнянні із «Вакалівщиною» становить 21,089 та $\phi=4,205$ при $p<0,001$; у КПЗ при порівнянні із «Олександрією» $\chi^2=14,957$ та $\phi=4,89$; $p<0,001$; у «Олександрії» при порівнянні із «Вакалівщиною» $\chi^2=44,495$ та $\phi=7,178$; $p<0,001$. Також достовірна відмінність у прояві ВВ агресії при порівнянні КПЗ та «Олександрії» $\chi^2=57,979$ та $\phi=7,423$ при $p<0,001$, та «Вакалівщини» із «Олександрією» ($\chi^2=25,379$ та $\phi=6,411$; $p<0,001$). Проте при порівнянні ВВ агресії вільшанок КПЗ із «Вакалівщиною» $\chi^2=4,918$ а $\phi=2,64$; $p>0,05$, що вказує на недостовірну відмінність у прояві ВВ агресії. Згадуючи, що на біостаціонарі «Вакалівщина» не було відмічено жодного випадку ВВ агресії, ми припускаємо, що можна відкинути дані, щодо достовірності відмінностей ВВ агресії вільшанкою на різних територіях. Тоді вважаємо, що цей вид однаково реагує на присутність особин свого виду незалежно від часту гніздового періоду та прояву дії антропогенного фактору. Проте ці фактори мають значення у МВ взаємодіях вільшанок, особливо враховуючи фактор

збільшення доступності кормових ресурсів на території, де присутня людина [124]. А отже, птахи бурхливо реагують саме на зміни у доступності ресурсу, що й проявляється у агресивній поведінці по відношенню до конкуруючих видів на тій самій території. У даному випадку головним конкурентом стають особини свого виду, що й відображається у збільшенні випадків ВВ агресії.

Міжвидова соціальна структура. Згідно розподілу соціальних взаємодій (Додаток А, рис.А.3.а-в), на території КПЗ вільшанки активно задіяні у міжвидові конфлікти: на них спрямована значна кількість агресії та вони самі часто виступають ініціаторами нападу, до речі, досить успішно. На території урбанізованого ландшафту «Олександрії» вид є зовсім неагресивним, але таким, на який спрямована досить значна частка міжвидової агресії. На водопоях у стаціонарі «Вакалівщина» вільшанка також є малоагресивним видом, але тут вид віддає перевагу участі та ініціації конфліктних зіткнень за необхідні ресурси. Крім того, прийнято вважати, що значний вплив на прояв агресивних реакцій має й щільність популяції кожного виду на досліджуваній території (щільність популяції птахів у КПЗ взято із літературного джерела [13]). Але для вільшанки не виявлено такого зв'язку ($r=-0,10$).

Рейтинг успішності агресивних реакцій. Ми встановили рейтинг парних агресивних контактів, що характеризує ефективність підтримки стабільних МВ відносин на досліджуваних територіях. Результат обрахунку успішності агресивної взаємодії вільшанки (табл. 6.11) вказує, що у природному середовищі та у парку із незначним антропогенним впливом, стикаючись із великою кількістю інших видів, вільшанки зазвичай мають низький рейтинг захисту території але високий напад. Це пов'язано із доступністю необхідного ресурсу. Але, як було зазначено вище, на території КПЗ вільшанки активно задіяні у міжвидові конфлікти, а у «Вакалівщині» таких дуже мало і для даної території вид є мало агресивним. У антропогенно навантаженій території дендропарку «Олександрія» вільшанки мають дуже низький рейтинг успішності будь-яких агресивних взаємодій, що відповідає

наведеним вище соціограмам, де на вільшанку спрямована велика кількість міжвидової агресії.

Таблиця 6.11

Успіх агресивного контакту *Erithacus rubecula*

	КПЗ	Вакалівщина	Олександрія
Захист	-2,34	-1,47	-7,36
Напад	3,34	2,47	-1,64
Σ	1	1	-9

Для території КПЗ вільшанка успішно захищає свою тимчасову територію на водопої від костогриза, берестянки звичайної, мухоловки білошиї та вівчарика-ковалика (показники захисту зі знаком +) перебуваючи на місці водопою до появи цих видів (ДОДАТОК Б, рис.Б.3.а-в). Під час конфліктних зіткнень з іншими видами захист території не закінчується успіхом (показники зі знаком « – »), наприклад абсолютний програш відмічено при зіткненні із мухоловкою малою (хоча такі зустрічі були поодинокими) та майже завжди із дроздом чорним (виключенням були молоді особини дрозда). Варто відмітити, що успішність нападу (тобто перемога у агресивному зіткненні із особинами, що перебували на місці водопою до появи вільшанки), завжди відбувалася у конфлікті із берестянкою звичайною та вівчариком-коваликом. Показники успіху захисту та нападу під час взаємодії із іншими видами є рівнозначними, у тому числі і випадки із нульовим показником. Як було зазначено вище, рейтинги попарних міжвидових зіткнень вільшанки на території «Олександрії» як при захисті так і при нападі низькі, від’ємні. Відмічено перемогу лише над вівчариком жовтобровим. В той же час, у стаціонарі «Вакалівщина», як і у КПЗ, відмічено успішний напад на гаїчку болотяну та зяблика звичайного, та невдалий напад на синицю велику.

Таким чином ми припускаємо, що особини, котрі завжди програють у агресивному зіткненні із вільшанкою, незалежно чи ініціюють вони конфлікт, чи є об’єктами нападу, чи більші або менші за розміром, завжди займають нижчий ранг від вільшанки, у даному разі, у лісовому угрупованні птахів. Та

навпаки, види, які завжди перемагають у конфлікті, котрим вільшанка програє і захист і напад, є більш високоранговими видами, та займають вищий ієрархічний рівень в угрупованні. А рівнозначні показники нападу та захисту території для інших видів, свідчать про однаковий ранг виду із вільшанкою, а також вказують на можливість «лабільного рангу», тобто такого, що буде залежати лише від випадкового результату зіткнення, у певному місці та на незначний період часу.

Критична відстань. Також ми фіксували **критичну відстань** між чисельними видами на водопої у КПЗ, на якій вільшанка виявляє агресію до свого та інших видів. Так, критична дистанція у ВВ агресії вільшанки становить $42,2 \pm 8,33$ см. У МВ контактах ця відстань варіювала: для кропив'янки чорноголової $89,7 \pm 7,78$ см, синиці великої – $27,7 \pm 7,86$ см (траплялися поодинокі цілеспрямовані випадки агресії з відстані у 1,5 м та у випадку порушення індивідуальної дистанції у 5 см), зяблика – $32,5 \pm 8,71$ см, гаїчки болотяної – $37,9 \pm 9,34$ см. **Зворотна критична відстань для нападу** на вільшанку у зяблика становить – $36 \pm 14,87$ см (максимальний діапазон толерантності коливався від 5 см до 1 м), у кропив'янки чорноголової – $34,2 \pm 9,74$ см, синиці великої – $40 \pm 13,48$ см, дрозда співочого – $180 \pm 22,2$ см. Отримані дані вказують не лише на числові параметри критичної дистанції, а й на безпосередню конкурентну значущість кожного з видів один відносно іншого.

Загалом, для вільшанки зафіксовано часовий зсув у зайнятості поведінковими актами протягом доби на водопої у гніздовий період в умовах міста, на відміну від природної території. Агресивні взаємодії достовірно корелюють із поведінковими актами, що дає можливість вивчати конкурентні взаємовідношення видів на місцях водопою. Як у природних, так і у антропогенно навантажених територіях, відсоток внутрішньовидової агресії є більшим ніж міжвидової агресії. В той же час, загальна кількість міжвидових зустрічей більша за внутрішньовидові, що вказує на важливість формування міжвидової структури угруповання. Виявлено обернену кореляцію випадків

агресії на розмірні показники виду, на який напрямлена агресія вільшанки та зафіксовано критичну відстань прояву агресії. Найчастіше агресія направлена на особин, що вже знаходяться на водопої, ніж до птахів, що прилітають після вільшанки. Найбільша кількість вдалих випадків захисту території спостерігали у взаємодіях із мухоловкою білошиєю, а найуспішніший напад відмічено при контакті із вівчариком-коваликом, берестянкою, гаїчкою болотяною та синицею блакитною.

6.2.3. Дрізд чорний *Turdus merula* та співочий *Turdus philomelos*

Дрізд співочий (*Turdus philomelos*) – досить розповсюджений вид, гніздиться у лісах, садах та невеликих острівцях деревної рослинності серед полів. У зонах міської забудови дрозди селяться неохоче, хоча зрідка їх можна побачити у великих лісопаркових комплексах у межах міста. Іноді вони влаштовуються в густих заростях чагарників, але перевагу надають все ж таки старим густим лісам усіх типів. Ареал гніздування співочих дроздів охоплює всю Європу, Азію на південь від Кавказу і на схід до Байкалу, а також північно-західну частину Малої Азії. Зимують дрозди в Західній та Південній Європі, на узбережжі Середземного моря і у Південній Африці.

Дрізд чорний (*Turdus merula*) – дуже пристосований вид до життя у найрізноманітніших умовах. У далекому минулому він був мешканцем густих дрімучих лісів, однак інтенсивні рубки лісових масивів призвели до того, що тепер цей птах без остраху хазяйнує в міських парках і садах всього Європейського континенту, задовольняючись навіть крихітними острівцями зелені в центрі великих міст.

Динаміка зайнятості дроздів на водопої. Згідно динаміки активності прильоту та зайнятості дроздів на місцях водопою (табл. 6.12.) відмічено, що піки їх прильоту співпадають із піками зайнятості. Крім того поява видів корелює із більшістю зайнятості у поведінкових актах на водопої на різних територіях. Особливо із купанням, що вочевидь є основною метою появи виду на місцях водопою (табл. 6.13.). Так, для дрозда співочого встановлено дуже

сильну кореляцію між активністю прильоту виду та виконанням акту купання у КПЗ ($r=0,947$; $p<0,01$) та «Олександрії» ($r=0,922$; $p<0,01$) та середньої сили у Вакалівщині ($r=0,576$; $p<0,05$). Та навпаки для дрозда чорного, в якого зфіксовано значну кореляцію купання із прильотом у Вакалівщині ($r=0,724$; $p<0,05$) та середньої сили у КПЗ ($r=0,565$; $p<0,05$) та «Олександрії» ($r=0,570$; $p<0,05$).

Загалом у добовій динаміці виду на водопої, відмічено часовий зсув зайнятості поведінковими актами на піддослідних територіях (табл.6.12). У співочого дрозда на різних територіях зсунуті у часі ранкові та денні піки. А розподіл вечірніх максимумів прильоту та зайнятості на території Вакалівщини є найбільш відрізняється від території КПЗ та дендропарка. В чорного дрозда динаміка прильоту на водопій також є дуже різною. У денні та вечірні години співпадають піки купання на територіях «Олександрії» та КПЗ, тобто антропогенно навантажених та абсолютно природній заповідній території. Так само й піки пиття у ранкові та вечірні години. Хоча перший ранковий максимум прильоту на водопій співпадає для чорного дрозда на усіх територіях. При цьому динаміка пошуку кормових об'єктів на території водопою у різних місцях дослідження абсолютно відрізняється.

В той же час, на природній території та території із незначним антропогенним впливом, у КПЗ та «Вакалівщині» у чорного та співочого дроздів часто співпадають піки зайнятості. На антропогенно навантажених території у «Олександрії» наявний 1-2 годинний розподіл зайнятості та прильоту двох видів на ранковий та денний піки. Вечірня ж активність прильоту та використання водопою майже співпадають.

Дрізд співочий активно використовує природні території водопою задля поповнення втрат води та пошуку корму і матеріалів для побудови гнізд. Вже на території із наявним впливом людини значення водопою для гігієнічних потреб зменшується, але починає домінувати потреба у пошуку корму. У КПЗ у співочого дрозда наявна сильна та значна кореляція агресії із купанням та

пошуком корму (табл.6.13), що пропорційно відповідає кореляції прильоту на водопій та зайнятстю.

Таблиця 6.12

Піки зайнятості у поведінкових актах на місцях водопою протягом доби, год

	КПЗ			Вакалівщина			Олександрія		
Піки	Ранок	День	Вечір	Ранок	День	Вечір	Ранок	День	Вечір
	<i>Turdus philomelos</i>								
присутність	6,12	14	17,20	5,11	16	18	8	13	17,20
купання	9,12	14	20	11	14	18	8,10	13	17,20
пиття	6,11	-	18,20	5,11	14	21	7	13	17,20
пошук корму	6,10,12	14	17,19	7,11	-	18	7,10	13	17,20
	<i>Turdus merula</i>								
присутність	6,10	13	19	5,8,12	16	18,20	7	14	17
купання	6,10	14	20	5,12	-	18	5,12	14	17,20
пиття	5,9	13	20	5,12	-	18	5,11	14	17,20
пошук корму	10,12	-	19	5,9	13,16	18,20	9	14	17

Таблиця № 6.13

Сила зв'язку агресивності та динаміки активності прильоту на водопій із зайнятстю у поведінкових актах на водопої

	Динаміка активності прильоту			Агресивність		
	КПЗ	Олександрії	Вакалівщина	КПЗ	Олександрії	Вакалівщина
	<i>Turdus philomelos</i>					
купання	0,947	0,922	0,574	0,850	0,820	-
пиття	-	0,934	-	-	0,759	-
пошук корму	0,749	0,942	0,669	0,537	0,711	-
	<i>Turdus merula</i>					
купання	0,565	0,570	0,724	-	-	0,698
пиття	-	-	0,448	-	-	-
пошук корму	0,531	0,425	0,723	-	-	0,447

Максимальне використання водопоїв встановлено на території «Олександрії», де встановлено дуже сильну кореляцію між прильотом виду та задіяністю у поведінкових актах. В «Олександрії» у співочого дрозда є сильна та значна кореляції агресії із усіма поведінковими актами на водопої. Така ж кореляція відмічена й для чорного дрозда, але вже значної сили та на території проміжного типу, в стаціонарі «Вакалівщина». В той же час лише у «Вакаліщині» наявна й кореляція агресії із купанням та із пошуком кормових

об'єктів у чорного дрозда. Загалом дрозди чорні використовують водопій задля гігієнічних цілей та пошуку корму у рівній мірі майже завжди.

Вплив присутності масових видів території на агресивність. Для дроздів характерна наявність кореляції прояву агресивної поведінки на водопої із чисельністю багатьох масових видів у полі зору птаха. Особливо це виражено для співочого дрозда у природному середовищі та для чорного в антропогенно навантаженому, тобто саме там, де ці види максимально повно використовують місця водопою.

Так у КПЗ наявна помірна кореляція агресії дрозда співочого із чисельністю вільшанки ($r=0,444$; $p>0,05$), костогриза ($r=0,449$; $p>0,05$) та блакитної синиці ($r=0,493$; $p<0,05$); середня кореляція із чисельністю зяблика ($r=0,668$; $p<0,05$), кропив'янки чорноголової ($r=0,574$; $p<0,05$), гаїчки болотяної ($r=0,525$; $p<0,05$) та загальною чисельністю усіх присутніх поруч видів ($r=0,583$; $p<0,05$); значна кореляція із чисельністю чорного дрозда ($r=0,700$; $p<0,05$) та синиці великої ($r=0,797$; $p<0,05$). У стаціонарі «Вакалівщина» наявний дуже помірний зв'язок агресії із чисельністю синиці великої ($r=0,406$; $p>0,05$), в «Олександрії» із чисельністю кропив'янки чорноголової ($r=0,519$; $p<0,05$). Також прояв агресії співочим дроздом у природі корелює із агресивністю зяблика ($r=0,553$; $p<0,05$), синиці великої ($r=0,750$; $p<0,05$), гаїчки болотяної ($r=0,458$; $p>0,05$) та загальною агресивністю усіх присутніх поруч видів ($r=0,676$; $p<0,05$). Вже із появою незначного фактора турбування людиною («Вакалівщина») відмічено лише помірна кореляція із агресивністю вільшанок ($r=0,467$; $p>0,05$), а у антропогенно навантаженій місцевості такий зв'язок відсутній повністю.

У чорного дрозда в дендропарку «Олександрія» встановлена помірна кореляція агресії із чисельністю дрозда співочого ($r=0,435$; $p>0,05$), вільшанки ($r=0,481$; $p>0,05$) та гаїчки болотяної ($r=0,402$; $p>0,05$); середньої сили кореляція із чисельністю зяблика ($r=0,650$; $p<0,05$), кропив'янки чорноголової ($r=0,530$; $p<0,05$) та синиці великої ($r=0,643$; $p<0,05$). Також помічена кореляція середньої сили із агресивністю зяблика ($r=0,573$; $p<0,05$). У

Канівському заповіднику на агресивність чорних дроздів помірно впливає чисельність кропив'янки чорноголової ($r=0,475$; $p<0,05$) та середньо чисельність загалом усіх присутніх поруч видів ($r=0,559$; $p<0,05$). Крім того, саме у КПЗ із агресивністю чорного дрозда помірно корелюють агресивність вільшанки ($r=0,405$; $p<0,05$) та костогриза ($r=0,471$; $p<0,05$). На території стаціонару «Вакалівщина», де вид активно використовує місцевість водопою, такої кореляції не відмічено.

Для обох видів, оскільки вони належать до числа масових, наявна кореляція агресії із чисельністю особин свого виду. Так, у КПЗ на агресивність співочого дрозда сильно впливає його чисельність ($r=0,896$; $p<0,01$); в «Олександрії», де загалом іде активне використання водопою видом, значуща кореляція ($r=0,770$; $p<0,05$), та де агресивність середньо корелює із поведінковими актами, також середня кореляція із чисельністю свого виду ($r=0,558$; $p<0,01$). Але сила кореляції агресії не відповідає зазначеним вище результатам стосовно динаміки прильоту на водопій, зайнятості або чисельності масових видів для чорного дрозда. У «Вакалівщині» наявна лише помірна кореляція із чисельністю ($r=0,492$; $p<0,05$) для чорного дрозда. А якраз в урбанізованому ландшафті дендропарку наявна сильна кореляція із чисельністю свого виду ($r=0,806$; $p<0,01$), та значна у природі (КПЗ) ($r=0,731$; $p<0,05$).

Вважається, що прояв та напрямленість агресії мають залежати від розмірних показників виду. Для співочого дрозда такого зв'язку не відмічено, а от саме прояв агресії чорним дроздом помірно та середньо корелює із розміром видів, на які спрямована агресія у КПЗ та в дендропарку «Олександрія».

Таким чином, ми виявили залежність агресивної поведінки дроздів із наявністю та чисельністю поруч масових видів, що виступають природними конкурентами. Для співочого дрозда у природних біотопах більше значення має не просто кількість птахів, а саме наявність, по-перше, певних видів та їх агресивність, як основних конкурентів за ресурс, а по-друге, безпосередньо

вирішення конфлікту за важливість ресурсу, та питання чи вступати в боротьбу за нього із наявним конкурентом. Прояв агресії в антропогенно навантажених місцевостях, по-перше сильно пов'язаний із конкуренцією за основний ресурс, а по-друге, на відміну від природних місцевостей, не пов'язаний із кількістю птахів іншого виду та їх агресивністю, за виключенням специфічного конкурента.

Прояв агресивної поведінки. Абсолютна більшість видів знаходиться в конфліктних взаєминах [20], а процеси стабілізації угруповань є рідкісним явищем, особливо у відношенні птахів, що є дуже активними та рухливими тваринами. Нами зареєстровано усі контакти дроздів на водопоях, де відмічалась агресія, її відсутність та невстановлені контакти.

Так, для *Turdus philomelos* виявлена агресивна реакція на 20 з 22 зустрінутих видів у КПЗ (виключаючи особин свого виду), тобто 86% видів території. У «Вакалівщині» реакція агресії наявна на 8 з 15 видів (це 53% зустрінутих видів території), а у дендропарку «Олександрія» — на 14 з 20 (це 70% видів зустрінутих на території). Не вдалося зареєструвати жодних контактів для *T. philomelos* у КПЗ із *S. serinus*, *M. alba*, *A. caudatus*, у «Вакалівщині» із *F. parva*, *F. hypoleuca*, *S. serinus*, *A. caudatus*, *D. medius*, *S. europaea*, *C. familiaris*, *C. chloris*, *S. atricapilla*, *H. icterina*, в «Олександрії» із *M. alba*, *A. caudatus*, *D. medius*, *S. europaea*, *H. icterina*. У міжвидових конфліктах для *Turdus philomelos* завжди виявлена реакція агресії на *P. caeruleus*, *P. majoris*, *T. merula*, *F. coelebs*, *C. coccothraustes*, *F. albicollis*, *C. carduelis*. Крім того, співочий дрізд, у середньому, в 1,54 рази частіше нападає на вже присутнього на водопої птаха, ніж на тих, що з'явилися пізніше.

Turdus merula виявив агресію на 10 з 22 видів зустрінутих у КПЗ (тобто 48% видів території, за виключенням особин свого виду). У «Вакалівщині» реакція агресії наявна на 7 із 12 зустрінутих видів (це 58% від зустрінутих видів або 29% усіх видів території). На території дендропарку «Олександрія» агресія відмічена на 11 із 23 видів (це 48% видів території). Не відома реакція для *Turdus merula* у КПЗ на *S. serinus*, *M. alba*, *A. caudatus*, у «Вакалівщині» —

на *F. parva*, *F. hypoleuca*, *S. serinus*, *E. rubecula*, *H. icterina*, *M. striata*, *C. carduelis*, *C. familiaris*, *D. minor*, *D. medius*, *Ph. sibilatrix*, *Ph. collybita*, в «Олександрії» — на *M. alba*, *A. caudatus*. У міжвидових взаємодіях для *Turdus merula* завжди наявна реакція агресії на *T. philomelos*, *P. major*, *P. palustris*, *F. coelebs*, *C. coccythraustes*, *F. albicollis*. Нами відмічено, що чорні дрозди на усіх піддослідних територіях, у середньому, в 1.42 рази частіше нападають на вже присутнього на водопої птаха, ніж на того, що прилетів пізніше.

Загальна кількість МВ конфліктів (агресивних контактів) була співмірна або перевищує частоту ВВ агресивних контактів для обох видів дроздів на усіх піддослідних територіях за виключенням чорного дрозда у дендропарку «Олександрія» (табл. 6.14).

Внаслідок детального аналізу поведінкових взаємодій дрозда співочого (тобто нейтральних та конфліктних), встановлено співвідношення усіх випадків агресії виду у МВ до ВВ взаємодій. Серед усіх агресивних взаємодій домінує відсоток якраз МВ у КПЗ та на біостаціонарі «Вакалівщині», що якраз вказує на набагато більше значення МВ взаємин, та більш лояльне відношення до особин свого виду в умовах антропогенного середовища, в той час як в антропогенно трансформованій території дендропарку «Олександрія» таке співвідношення є майже однаковим (49,44% МВ до 50,56% ВВ).

У КПЗ кількість агресивних контактів у міжвидових взаємодіях (73,86 %) загалом становить лише 16,01 % випадків агресії від усіх МВ контактів (82,41 % усіх взаємодій виду). В той же час, випадки внутрішньовидової агресії (26,14 %) становлять 26,55 % усіх ВВ контактів співочого дрозда. Тобто, хоча МВ контакти становлять більшу частку усіх взаємодій виду, велику увагу вид приділяє саме ВВ взаєминам (агресивним) та формуванню ВВ ієрархії.

Дане співвідношення є проявом встановлення просторової ієрархічної структури в угрупованні на території, та після її розподілу прояв агресії має зменшуватися [24]. А також це вказує на прояв територіальної поведінки та встановлення ВВ структури у гніздовий період, навіть на водопої, що

вважається нейтральною територією. Крім того, такий рівень агресивної поведінки може залежати від виграшу птаха при попередньому конфліктному зіткненні [74]. Слід лише відмітити, що на території із незначним антропогенним впливом («Вакалівщина») ВВ агресивність є виключно високою (70 %) та вказує на дуже високий рівень ВВ конкуренції.

Таблиця 6.14

Співвідношення агресивних та неагресивних реакції від контактів виду

	КПЗ		Вакалівщина		Олександрія	
	МВ	ВВ	МВ	ВВ	МВ	ВВ
	<i>Turdus philomelos</i>					
Загальна к-сть контактів	82,41 (1818)*	17,59 (388)*	90,57 (768)*	9,43 (80)*	76,80 (897)*	23,20 (271)*
Агресивні контакти	16,01 (291)*	26,55 (103)*	17,71 (136)*	70 (56)*	9,92 (89)*	33,58 (91)*
Неагресивні контакти	83,99 (1527)*	73,45 (285)*	82,29 (632)*	30 (24)*	90,08 (808)*	66,42 (180)*
Відсоток від усіх агресивних контактів	73,86	26,14	70,83	29,17	49,44	50,56
Частота випадків агресії	0,19	0,36	0,22	2,33	0,11	0,51
	<i>Turdus merula</i>					
Загальна к-сть контактів	89,33 (938)*	10,67 (112)*	86,5 (421)*	13,5 (68)*	94,32 (730)*	5,68 (44)*
Агресивні контакти	13,86 (130)*	48,21 (54)*	35,87 (151)*	82,35 (56)*	20,55 (150)*	81,82 (36)*
Неагресивні контакти	86,14 (808)*	51,79 (58)*	64,13 (270)*	17,65 (12)*	79,45 (580)*	18,18 (8)*
Відсоток від усіх агресивних контактів	70,65	29,32	72,95	27,05	80,65	19,35
Частота випадків агресії	0,16	0,93	0,56	4,67	0,26	4,5

Примітка: * — наведено абсолютні дані, від яких розраховано відсоткові показники у %; «числове значення» — кількість випадків реакції агресії;

Крім того, вищеописана схема розподілу контактів та агресивних взаємодій характерна й навіть сильніше виражена для дрозда чорного. Особливістю є лише більш активна участь виду у МВ агресивних взаємодіях

на території з антропогенно трансформованим ландшафтом дендропарку. Відсоток ВВ агресивних контактів від загальної кількості контактів завжди більший за МВ для обох досліджуваних видів дроздів та всіх територій. Для обох видів дроздів характерно значне переважання частоти випадків агресії у ВВ взаємодіях».

Для перевірки достовірності отриманих відмінностей співвідношення МВ із ВВ агресивних та неагресивних взаємовідносин методом χ^2 із поправкою Йейтса (через малу кількість даних) ми використали просту нуль-гіпотезу, яка у даному випадку казала, що співвідношення МВ до ВВ агресивних контактів є однаковим на різних територіях. В результаті аналізу отриманих даних H_0 була відкинута та встановлено, що ці співвідношення між МВ та ВВ контактами достовірно відрізняються на усіх територіях для обраних представників родини Turdidae (табл. 6.15). Це свідчить на користь різного значення міжвидових та внутрішньовидових відносин на різних територіях для кожного з досліджуваних видів дроздів.

Надалі ми порівняли окремо випадки МВ агресії на різних територіях та окремо ВВ агресії. Так, для *T. philomelos* встановлено достовірні відмінності у прояві і МВ і ВВ агресії при порівнянні біостаціонару «Вакалівщина» та дендропарку «Олександрія»: для МВ $\chi^2=20,802$ та $\phi=4,638$ при $p<0,001$; для ВВ $\chi^2=32,180$ та $\phi=5,855$ при $p<0,001$. Також достовірна різниця МВ агресії у Канівському заповіднику та дендропарку «Олександрія» (МВ $\chi^2=17,972$ та $\phi=4,485$ при $p<0,001$), а от при порівнянні ВВ агресії різниця є недостовірною: $\chi^2=3,314$ та $\phi=1,905$ при $p>0,05$.

І навпаки, прояв МВ агресії у КПЗ та «Вакалівщині» є досить схожим ($\chi^2=1,014$ та $\phi=1,046$ при $p>0,05$), а ВВ агресія достовірно відрізняється: $\chi^2=53,403$ та $\phi=7,294$ при $p<0,001$. Таким чином ми маємо право вважати, що прояв агресивної поведінки як у міжвидових, так і у внутрішньовидових взаємодіях по різному змінюється в залежності від антропогенних факторів. Ми вирішили вважати збільшення кормових ресурсів головним чинником антропогенного впливу [124].

Таблиця 6.15

**Достовірність відмінності співвідношення міжвидової та
внутрішньовидової агресії за методом χ^2**

	Канівський ПЗ	«Вакалівщина»	«Олександрія»
<i>Turdus philomelos</i>	24,003	110,146	87,547
<i>Turdus merula</i>	79,346	49,936	82,011

Примітка: для усіх показників $p < 0,001$;

Тоді приходимо до висновку, що спершу саме у ВВ конфліктах співочого дрозда буде виявлятися реакція на збільшення антропогенного фактору, і вже потім це буде перенесено на міжвидові взаємодії.

Для *Turdus merula* також достовірна різниця у прояві МВ агресії на досліджуваних територіях: у КПЗ та «Вакалівщині» $\chi^2=84,472$ та $\phi=8,881$ при $p<0,001$; у «Вакалівщині» та «Олександрії» $\chi^2=31,657$ та $\phi=5,637$ при $p<0,001$; у КПЗ та «Олександрії» $\chi^2=12,673$ та $\phi=3,566$ при $p<0,001$. Таким чином, можна вважати, що для чорних дроздів наявно збільшення випадків міжвидової агресії у штучно перетворених територіях. А от прояв ВВ агресії сильніше помітно зразу при порівнянні природної території із територією, де наявний незначний антропогенний вплив. Так, встановлено достовірну різницю ВВ агресії при порівнянні КПЗ із біостаціонаром «Вакалівщина» ($\chi^2=19,338$ та $\phi=4,82$ при $p<0,001$) та із дендропарком «Олександрія» ($\chi^2=13,270$ та $\phi=4,075$ при $p<0,001$). А от особливих відмін ВВ агресії на території «Вакалівщини» та «Олександрії» не виявлено: $\chi^2=0,033$ та $\phi=0,083$ при $p>0,05$.

Міжвидова соціальна структура. Ілюстрацією до визначеного вище відсотку міжвидової агресії є побудова соціограм (Додаток А, рис.А.4). Згідно розподілу агресивних взаємодій у міжвидовій соціальній структурі, прояв агресії має як певні закономірності для окремих видів, так і не завжди відповідає конкретним критеріям мотивації та напрямлений на ті види, до появи та поведінки яких відмічена кореляція. Так, до загальної схеми контактів співочого дрозда завжди входять взаємні агресивні конфлікти із *T. merula*, *P. major*, *F. coelebs* та *C. coccythraustes*. У природі також для співочих

дроздів наявна взаємна агресія із *P. caeruleus*, *M. striata* та *C. carduelis* (Додаток А, рис.А.4.а), тоді як вже на територіях із наявним антропогенним впливом (Додаток А, рис.А.4.б – в) ці види не проявляють агресії до дроздів та є лише суб'єктом нападів. На усіх територіях *F. albicollis* не виявляє агресії до дрозда співочого та також є суб'єктом нападу. Взаємодія із іншими видами на різних територіях досить відрізняється, а інтерес представляє саме різноманітність можливих варіантів агресивних взаємодій у схожих угрупованнях але за інших умов існування.

У свою чергу схема міжвидових агресивних взаємодій чорного дрозда повністю ідентична на усіх піддослідних територіях. Так із чорним дроздом завжди вступають у агресивну взаємодію *T. philomelos*, *F. coelebs*, *C. coccothraustes*. Натомість усі інші види є суб'єктами цілеспрямованої агресії, що свідчить про значний рівень домінування чорних дроздів на цих територіях (Додаток А, рис. А.5.а-в).

Рейтинг успішності агресивних реакцій. Дрозди мають високий рейтинг успіху при агресивній реакції у популяціях птахів на досліджуваних територіях (табл. 6.16). А прояв агресії є енергетично виправданим, оскільки в даному випадку прояв агресії і при захисті і при нападі веде до перемоги.

Таблиця 6.16

Успіх агресивного контакту

	КПЗ	Вакалівщина	Олександрія
<i>Turdus philomelos</i>			
Захист	0,54	-0,24	-0,41
Напад	3,34	8,25	4,41
Σ	3,90	8,01	4
<i>Turdus merula</i>			
Захист	3,09	1,45	0,04
Напад	3,16	6,55	3,96
Σ	6,25	8	4

Це повністю відповідає вище наведеним соціограмам. І хоча співочий дрізд у КПЗ все ж має нижчий рейтинг успішності агресії ніж чорний, вже на урбанізованих територіях ці показники рівні. Але тут слід відмітити, що

співочий дрізд має дуже високу успішність у прояві агресії при нападі, тоді як чорний, безперечно, домінує у захисті.

У будь-якій місцевості співочий дрізд досить успішно нападає на синицю велику, гаїчку болотяну, зяблика звичайного, костогриза, кропив'янку чорноголову, мухоловку білошию та сіру. При цьому відмічено значний рейтинг успіху при захисті від блакитної синиці, мухоловки білошиї, вівчариків жовтобрового та ковалика (ДОДАТОК Б.4-5).

Для чорного дрозда, відповідно, характерний успіх нападу на співочого дрозда, а також гаїчки болотяної, зяблика звичайного, кропив'янки чорноголової, мухоловок білошиї та сірої, щиглика. Так само відмічено успіх активного агресивного захисту від синиці великої, костогриза, кропив'янки чорноголової та щиглика.

Загалом більшість агресивних контактів завершується перемогою дроздів. Показники успіху захисту та нападу у них під час взаємодії із іншими видами бувають рівнозначними, у тому числі і випадки із нульовим показником. Також ми припускаємо, що особини, котрі завжди програють у агресивному зіткненні із дроздами, незалежно чи ініціюють вони конфлікт, чи є об'єктами нападу, більші або менші за розміром, завжди займають нижчий ранг від дрозда, у даному разі, у лісовому угрупованні птахів. А рівнозначні показники нападу та захисту території для інших видів, свідчать про можливість «лабільного рангу», тобто такого, що буде залежати лише від випадкового результату зіткнення, у певному місці та на незначний період часу.

6.3. Представники родини Синицеві (*Paridae*)

Синиця велика (*Parus major*) – мешкає в Європі, Азії та Північній частині Африки. Найпівденніша межа її існування проходить через Ізраїль, Іран і Цейлон, а на півночі ареал простягається до приполярної тундри. Із заходу на схід поширена від берегів Атлантики до Тихого океану. Деякі синиці живуть осіло, але мешканці далекої півночі відкочовують взимку до місць із

більш м'яким кліматом. Велика синиця чудово пристосувалася до ландшафтів, створених людиною.

Синиця блакитна (*Parus caeruleus*) – широко розповсюджена у помірному та субарктичному поясі Європи, Західної Азії та Північно-Західної Африки. У Європі зустрічається майже скрізь, крім Ісландії. Також відсутня на півночі Шотландії, у високогірних районах Альп, північних регіонах Скандинавського півострова і Росії. В Азії мешкає в Ірані, Туркменістані, на Кавказі. Є також на Канарських островах. Переважно населяють листяні та мішані ліси, особливо дубові та березові, прибережні зарості, парки та сади. У Західній Європі нерідко утворюють міські популяції. Старий дубовий ліс – це ідеальний біотоп для блакитної синиці. На відміну від великої синиці, густота заселення цього виду в більшій мірі залежить від наявності старих дерев. У Північній Африці зустрічається також у лісах з участю португальського, скельного, коркового дубів, а також кедра та ялівця. У горах зустрічається до висоти 3500 м над рівнем моря (на Кавказі). Майже скрізь осіла, але з північних регіонів у зимовий час відкочовує на південь та захід. Також можливі невеликі вертикальні міграції у гірській місцевості.

Гаїчка болотяна (*Parus palustris*) – область поширення гаїчки болотяної – помірна смуга Євразії, на якій розрізняють кілька ділянок у західній та східній частині материка. Найбільша з них охоплює більшу частину Європи від Кантабрійських гір і Піренеїв на заході до долини річки Білої на Південному Уралі на сході. Гаїчка болотяна ще більш осіла, ніж інші синиці, але взимку за нестачі поживи здійснює невеликі кочівлі. На північній периферії ареалу ці пересування найчастіше відбуваються в південному напрямку, що створює відчуття незначного перельоту. Населяє зрілі листяні, рідше змішані ліси на рівнинах і в нижньому поясі гір. Тяжіє до заболочених деревостанів з великою кількістю хворих і загиблих дерев. Часто селиться в заплавах заростях вільхи, черемхи і верболозу, вологих дубових, букових, тополиних і березових гаях. Гаїчка також часто трапляється на кладовищах, окраїнах сільгоспугідь, у парках і великих зарослих садах.

Наразі детально відомо, що синиці в зимовий період часто перебувають у змішаних зграях, де гасіння агресивної поведінки забезпечується активним підтриманням стосунків: низькорангові особини підкорюються високоранговим [122, 183]. Але також відомо, що вже у гніздовий період синиці є активними та агресивними птахами, що пов'язано з пошуком та захистом гніздової території, кормових ресурсів і т.д. Останні дані щодо синиць вказують, що навіть після закінчення гніздового періоду лише частина особин покидає гніздову територію; часто це пов'язано зі зменшенням кормових ресурсів [204].

Динаміка зайнятості у поведінкових актах птахів на водопої. Птахи родини Синицеві за типом харчування у гніздовий період є комахоїдними, тому потреба у питті в цих видів не настільки велика, як у зерноїдних. Перебування на водопої синиць перш за все має на меті очищення пір'яного покриву та купання, хоча пиття та пошук корму все одно займають значну частину серед поведінкових актів на водопої. Встановлено добові максимуми потреби синиць у водопої задля поповнення водного балансу в організмі, купання та пошуку корму (табл. 6.17). Для синиці великої на досліджуваних територіях піки потреби у купанні припадають на ті ж самі години, лише у КПЗ ранковий максимум настає набагато раніше. Максимум значення водопою у якості джерела води для пиття завжди припадає на перші ранкові години (задля поповнення втрат води після ночівлі). В КПЗ та в «Олександрії», тобто на природній території та на антропогенно навантаженій, наявні по два ранкових максимуми, що не характерно для проміжного типу території – «Вакалівщини». Крім того, у «Вакалівщині» денний максимум пиття настає значно раніше. Головні відмінності відмічено у пошуку кормових об'єктів на водопої, хоча денний пік кормодобування на усіх трьох територіях співпадає. Це може бути пов'язано як з індивідуальним розподілом кормових потреб птахів на досліджуваних територіях, так і з видовим різноманіттям ентомофауни.

Розподіл динаміки прильоту гаїчки болотяної на водопій задля купання схожий на усіх територіях, лише ранкові та денні максимуми пиття і пошуку корму значно відрізняються і не пов'язані між собою (виключенням є «Вакалівщина»: $r=0,618$, $p<0,001$). Для блакитної синиці відмічено приблизно годинний зсув піків поведінкової активності на водопої, за виключенням вечірнього піку пиття у КПЗ. Зайнятість у пошуку кормових об'єктів не рівномірна, але відмічено закономірну активність о 15:00 на усіх територіях.

Таблиця 6.17

Піки зайнятості у поведінкових актах птахів родини Paridae на місцях водопою протягом доби

	КПЗ			Олександрія			Вакалівщина		
Піки	Ранок	День	Вечір	Ранок	День	Вечір	Ранок	День	Вечір
<i>Parus major</i>									
купання	6-7	14-16	19-20	9	14,16	-	9	15	19
пиття	5, 10	16	18	5,11	15	20	5	12	18
пошук корму	5,8	11,13,15	18	7,9	12	17,19	6	12,15	-
<i>Parus palustris</i>									
купання	6,10	14-15	18,20	6, 9	12, 15	19	9-11	13	17, 20
пиття	5-6,10	12	19	9, 11	15	-	6	16	19
пошук корму	6,10	14	-	-	-	19	6	14-16	20
<i>Parus caeruleus</i>									
купання	6,9	13-15	17,20	6,8	13	17,20	10	14	20
пиття	5-6,10	13	17	7,11	14	20	5,7	-	19,20
пошук корму	8	12,15	-	10	15	-	6,11	15	18

Примітка: «-» відсутність вираженого максимуму

Вивчення кількісного прояву агресивної поведінки виявило значення кожного з типів території для синиць (табл. 6.18). Синиця велика на заповідних територіях (КПЗ) активно демонструє агресивну поведінку на водопої, що сильно корелює з поведінковими актами. Наявна дуже сильна кореляція агресії з купанням і питтям та сильна з пошуком корму, що вказує на загальну важливість водопою в аспекті його значення як місця, де можна продовжити

спостереження як за внутрішньовидовою, так і міжвидовою конкуренцією за необхідний ресурс. На територіях з незначним та з вираженим антропогенним впливом зв'язок агресії із поведінковими актами дуже слабкий.

Таблиця 6.18

Зв'язок прояву агресії та зайнятості у поведінкових актах птахів родини

Paridae на місцях водопою

	КПЗ	Олександрія	Вакалівщина
<i>Parus major</i>			
купання	0,933**	0,215	0,389
пиття	0,873**	0,385	0,391
пошук корму	0,796*	0,373	0,351
<i>Parus palustris</i>			
купання	0,678*	0,054	0,634*
пиття	0,401	-0,119	0,347
пошук корму	0,496*	-0,086	0,432*
<i>Parus caeruleus</i>			
купання	0,452*	0,447*	0,138
пиття	-0,180	0,535*	0,516*
пошук корму	0,730**	0,628*	-0,094

Примітка: * $p < 0,05$, ** $p < 0,01$

Агресія гаїчки болотяної значно корелює з купанням та середньо з пошуком кормових об'єктів як у КПЗ, так і у «Вакалівщині», що є місцем з незначним антропогенним впливом. Для дендропарку «Олександрія» зв'язку між поведінковими актами та агресією не відмічено. Синиця блакитна навпаки активно проявляє агресію за ресурс на антропогенно навантаженій території: виявлено середній зв'язок з купанням та значущий – з питтям та пошуком корму. У КПЗ також наявний середньої сили зв'язок з купанням та сильний зв'язок агресії з пошуком кормових об'єктів, що можна співставити з відсутністю такого зв'язку з питтям, адже необхідну вологу птах отримує з кормовими об'єктами – комахами. На території біостаціонару «Вакалівщина», як місця з слабким антропогенним впливом, зафіксовано значущий зв'язок агресивних актів з питтям, котрого не виявлено у випадку пошуку корму та купання.

Прояв агресії синицями зазвичай пов'язаний з наявністю особин свого виду на водопої (табл. 6.19). Наявна кореляція середньої сили між показником агресії синиці великої із загальною кількістю птахів на водопої та дуже сильний зв'язок із кількістю особин свого виду. Це вказує на високий рівень внутрішньовидової агресії та наявну міжвидову агресію. Крім цього, показник агресії синиці великої значно корелює із загальним рівнем агресії усіх птахів на водопої, що певною мірою можна розглядати як причину її агресії, та реакцію на безпосереднього конкурента. Значно меншої сили кореляція відмічена між агресією та присутністю свого виду і загальним рівнем агресії птахів на водопої у «Вакалівщині». Отримані нами дані доповнюють відомі раніше результати спостережень за поведінковими актами синиці великої на місцях водопою у лісових угрупованнях [13]. Дані про високу тенденцію до агресивних взаємодій для синиці великої є не новими [33], але для досліджуваних нами територій це питання вивчали вперше.

Таблиця 6.19

Зв'язок прояву агресії синицями з кількістю птахів та агресивною поведінкою інших видів птахів на місцях водопою

	КПЗ	Олександрія	Вакалівщина
<i>Parus major</i>			
Свій вид	0,942**	0,301	0,527*
Усі птахи	0,596*	0,321	0,073
Загальна агресія птахів	0,729*	0,540*	0,453*
<i>Parus palustris</i>			
Свій вид	0,700*	0,137	0,832**
Усі птахи	0,565*	0,088	0,290
Загальна агресія птахів	0,616*	0,079	0,477
<i>Parus caeruleus</i>			
Свій вид	0,507*	0,580*	0,248
Усі птахи	0,321	0,199	-0,072
Загальна агресія птахів	0,369	0,147	0,180

Примітка: * $p < 0,05$; ** $p < 0,01$

Прояв агресії гаїчки болотяної значно корелює як з кількістю особин свого виду та інших птахів, так і з загальним рівнем агресії усіх птахів на

водопої. Для території «Вакалівщини» з незначною присутністю людини прояв агресії сильно корелює з присутністю свого виду, на відміну від «Олександрії», де такого зв'язку не виявлено.

У прояві агресії синицею блакитною для природної та вираженої антропогенної території відмічено зв'язок середньої сили між агресією та кількістю/агресивністю особин свого виду (крім «Вакалівщини», де на свій вид дуже слабка кореляція агресії) і відсутність такої реакції до інших птахів. Це вказує на незначну агресивність синиці блакитної.

Окрім значення розміру для успішності агоністичної взаємодії для агресора, ми вивчали її значення для об'єкта агресії. Для більшості виділених нами видів зв'язок агресії із розмірами жертви відсутній. Але виключенням є синиці. У них випадки агресивної поведінки достовірно корелюють з розмірними характеристиками виду, на який спрямована агресія (розмірні дані було взято з визначника «Птахи фауни України»[70]) (табл. 6.20).

Таблиця 6.20

Показники кореляції між проявом агресії синиць до масових видів птахів Канівського природного заповідника та їх розмірними характеристиками

Агресивність виду	<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 на неї. Це підтверджує поняття про те, що розмір особин виду зазвичай пов'язаний з позитивною кореляцією із рангом у МВ ієрархії [24]. А також підтверджує встановлений нами зв'язок успішності захисту, зі збільшенням лінійних розмірів виду. Але приклад синиць є виключенням. Для інших видів такого зв'язку не виявлено. Зауважимо, що не можна однозначно сприймати підвищений рівень агресії *P. major* у порівнянні

з *P. caeruleus* та *P. palustris*, базуючись лише на розмірній характеристиці видів.

Вплив присутності масових видів території на агресивність.

Залежність прояву агресії синицями на присутність та агресивність інших масових видів на територіях водопою. На піддослідних територіях до таких видів належали: зяблик, дрозди чорний та співочий, костогриз, вільшанка, синиця велика та блакитна, гаїчка болотяна.

Виявилося, що на різних водопоях агресивність синиці великої завжди корелює із кількістю блакитної синиці та загальним рівнем агресивності усіх птахів на водопої. Загалом на природних територіях агресивність синиці пов'язана із кількістю більшості масових видів а також агресивністю зяблика, дрозда співочого, гаїчки болотяної.

Агресивність блакитної синиці у КПЗ корелює із агресивністю ($r=0,550$; $p<0,05$) та кількістю зяблика ($r=0,435$; $p<0,05$), кількістю особин свого виду ($r=0,510$; $p<0,05$) та з кількістю усіх присутніх птахів ($r=0,705$; $p<0,05$). На території стаціонару «Вакалівщина» агресія корелює із агресивністю зяблика ($r=0,424$; $p<0,05$), кількістю дрозда чорного ($r=0,448$; $p<0,05$) та загальною кількістю присутніх птахів ($r=0,540$; $p<0,05$). На антропогенно навантаженій території дендропарку зафіксовано зв'язок агресії із агресивністю вільшанки ($r=0,491$; $p<0,05$), її чисельністю ($r=0,742$; $p<0,05$) та загалом чисельністю птахів ($r=0,665$; $p<0,05$), та інших масових видів: кропив'янки чорноголової ($r=0,475$; $p<0,05$), блакитної синиці ($r=0,580$; $p<0,05$) та гаїчки болотяної ($r=0,669$; $p<0,05$).

Агресивність гаїчки болотяної на антропогенно навантаженій території дендропарку «Олександрія» не корелює а ні з чисельністю а ні з кількістю масових видів. В той же час у стаціонарі «Вакалівщина» присутня помірна кореляція із кількістю зябликів ($r=0,427$; $p<0,05$), костогризів ($r=0,457$; $p<0,05$), усіх сусідніх птахів ($r=0,477$; $p<0,05$), та сильна кореляція із наявністю особин свого виду ($r=0,832$; $p<0,05$). У КПЗ агресія гаїчки значно корелює із присутністю особин свого виду ($r=0,705$; $p<0,05$) а також як агресивністю так

і чисельністю зяблика, костогриза, синиці великої та загальною кількістю та агресивністю усіх птахів на водопої.

Прояв агресивної поведінки. Відомо, що абсолютна більшість видів знаходиться в конфліктних взаєминах [20], а процеси стабілізації угруповань є рідкісним явищем, особливо у відношенні птахів, що є дуже активними та рухливими тваринами. Для зменшення тиску конкуренції видами використовується часова, просторова і трофічна диференціація. Але необхідність поповнювати втрати води, особливо у гніздовий період, дає нам можливість безпосередньо спостерігати прийняття рішення синицями між «втікай або бийся» та толерантною поведінкою під час реакції на види, із якими, за інших обставин, вони могли й не зустрітись. Для тварин, що мешкають на спільних територіях, міжвидові відносини є асиметричними: один із видів частіше ініціює контакти із іншими [24], а кількість МВ контактів є значно більшою за ВВ [25, 56, 60, 64]. Нами зареєстровано усі контакти синиць на водопоях, де відмічалась агресія, її відсутність та невстановлені контакти.

Так, у *P. major* виявлена агресивна реакція на 15 серед 22 зустрінутих видів у КПЗ. У «Вакалівщині» реакція агресії наявна на 8 з 22 видів, а у дендропарку «Олександрія» — на 14 з 23. Не вдалося зареєструвати жодних контактів для *P. major* у КПЗ із *S. serinus*, *M. alba*, *A. caudatus*, у «Вакалівщині» із *F. parva*, *F. hypoleuca*, *S. serinus*, в «Олександрії» із *M. alba*, *A. caudatus*. У міжвидових конфліктах для *P. major* завжди виявлена реакція агресії на *P. caeruleus*, *P. palustris*, *Erithacus rubecula*, *Turdus philomelos*, *T. merula*, *Fringilla coelebs*, *C. coccythraustes*, *F. albicollis*. Крім того, синиця велика, у середньому, в 1,27 рази частіше нападає на вже присутнього на водопої птаха, ніж на тих, що з'явилися пізніше.

Parus caeruleus виявила агресію на 7 з 22 видів у КПЗ. У «Вакалівщині» реакція агресії наявна на 3 із 17 видів. На території дендропарку «Олександрія» агресія відмічена на 7 із 23 видів. Не відома реакція для *P. caeruleus* у КПЗ на *S. serinus*, *M. alba*, *A. caudatus*, у «Вакалівщині» — на *F.*

parva, *F. hypoleuca*, *S. serinus*, *E. rubecula*, *M. striata*, *C. familiaris*, *D. major*, *Ph. sibilatrix*, в «Олександрії» — на *M. alba*, *A. caudatus*, *D. major*, *Ph. collybita*. Для *P. caeruleus* завжди наявна реакція агресії на *P. palustris* та *F. coelebs*. Нами відмічено, що синиці блакитні в антропогенних ландшафтах у 5,3 рази частіше нападають на вже присутнього на водопої птаха, ніж на того, що прилетів пізніше. На природних ділянках така різниця взагалі відсутня.

Для *P. palustris* серед 22 відмічених у КПЗ на водопої видів лише на чотирьох наявна агресивна реакція. У «Вакалівщині» реакція агресії виявлена на 5 із 18 видів, а у дендропарку «Олександрія» — на 7 із 23 видів. Невідома реакція для *P. palustris* у КПЗ із *M. alba*, *A. caudatus*, у «Вакалівщині» — на *F. parva*, *F. hypoleuca*, *S. serinus*, *H. icterina*, *D. major*, *D. minor*, в «Олександрії» — на *M. alba*, *A. caudatus*. Міжвидова агресія завжди наявна на *P. major* та *F. coelebs*. При ініціюванні агресивної поведінки гаїчка болотяна, як і два інші види синиць, частіше нападає на вже присутнього на водопої птаха, але частка такої реакції є різною для досліджуваних ділянок: в КПЗ — у 3,25 рази, у «Вакалівщині» — у 1,71, а в «Олександрії» — у 5,9.

Згідно досліджень І. Іваницького [24], частота МВ конфліктів у пташиних угрупованнях є співмірною, або перевищує частоту ВВ агресивних контактів. Такі дані отримані на прикладі водно-болотяних птахів, кам'янок [25. 56, 60] та сорокопудів [61]. У нашому дослідженні для синиць на різних територіях спостережень не виявлено такої закономірності: частота агресивних взаємодій була малою, але чисельно переважала у ВВ контактах у порівнянні із МВ (табл. 6.21).

Підраховано загальну кількість контактів синиць у МВ та ВВ відносинах та їх відсоткові показники. Окремо був визначений відсоток агресивних та неагресивних контактів для МВ та ВВ взаємодій, що дає можливість відобразити загальний рівень спонукання певного виду до агресії для кожного з досліджених орнітокомплексів. Також обчислений загальний відсоток співвідношення між МВ та ВВ взаємодіями серед усіх агресивних контактів, та встановлена кількість випадків агресії. Ми спеціально розрізняємо кількість

контактів, їх відсоткове значення та частоту для глибшого та об'ємнішого розгляду отриманих результатів.

Таблиця 6.21

Співвідношення агресивних та неагресивних реакції від контактів виду

Реакція	КПЗ		«Вакалівщина»		«Олександрія»	
	МВ	ВВ	МВ	ВВ	МВ	ВВ
<i>Parus major</i>						
Загальна кількість контактів	78,7 (1916)*	21,3 (519)*	87,6 (1007)*	12,4 (142)*	66,7 (1103)*	33,3 (550)*
Агресивні контакти	5,6 (108)*	14,1 (73)*	2,9 (29)*	39,4 (56)*	7,4 (82)*	18,9 (104)*
Неагресивні контакти	94,4 (1808)	85,9 (446)*	97,1 (978)*	60,6 (86)*	92,6 (1021)*	81,1 (446)
Відсоток від усіх агресивних контактів	59,7	40,3	34,1	65,9	44,1	55,9
Частота випадків агресії	0,06	0,16	0,03	0,65	0,08	0,23
<i>Parus caeruleus</i>						
Загальна кількість контактів	90 (889)*	10 (99)*	82,1 (340)*	17,9 (74)*	84,9 (372)*	15,1 (66)*
Агресивні контакти	1,3 (12)*	5,1 (5)*	4,4 (15)*	18,9 (14)*	2,7 (10)*	13,6 (9)*
Неагресивні контакти	98,7 (877)*	94,9 (94)*	95,6 (325)*	81,1 (60)*	97,3 (362)*	86,3 (57)*
Відсоток від усіх агресивних контактів	70,6	29,4	51,7	48,3	52,6	47,4
Частота випадків агресії	0,01	0,05	0,05	0,23	0,03	0,16
<i>Parus palustris</i>						
Загальна кількість контактів	85 (870)*	15 (154)*	70,5 (359)*	29,5 (150)*	81,3 (538)*	18,7 (124)*
Агресивні контакти	1,2 (10)*	15,6 (24)*	3,3 (12)*	55,3 (80)*	3,4 (18)*	35,5 (44)*
Неагресивні контакти	98,8 (860)*	84,4 (130)*	96,7 (347)*	46,7 (70)*	96,6 (520)*	64,5 (80)*
Відсоток від усіх агресивних контактів	29,4	70,6	13	87	29	70
Частота випадків агресії	0,01	0,19	0,03	1,14	0,03	0,55

Примітка: * — наведено абсолютні дані, від яких розраховано відсоткові показники; «числове значення» — кількість випадків реакції агресії

Найбільше значення МВ відносин серед агресивних взаємодій відмічене для *P. caeruleus*, що має місце на усіх досліджених ділянках (табл. 6.21) та вказує на важливість таких відносин для виду а, як наслідок, і важливість міжвидової ієрархічної структури у гніздовий період [24].

Для *P. major* переважання такої поведінки спостерігалось тільки на території КПЗ. *Parus palustris* є видом, для якого більше значення мають ВВ контакти. На це вказує значно більший відсоток ВВ агресії в усіх пунктах досліджень та переважаюча кількість таких випадків (табл. 6.21), а також це підтверджуються значно вужчою нішею виду, що зменшує значущість міжвидових взаємин та збільшує ВВ конкуренцію [21], та необхідністю встановлення ВВ ієрархії з підтримкою територіальної поведінки. Проте, значний відсоток толерантних (неагресивних) контактів в усіх трьох видів синиць, вказує на суттєвий рівень участі у територіальних відносинах та підтримки конкурентної спроможності виду, про що ми зазначимо трохи нижче.

Для перевірки достовірності отриманих відмінностей співвідношення МВ із ВВ агресією у взаємовідносинах методом χ^2 та χ^2 із поправкою Йейтса (для блакитної синиці через малу кількість даних) ми використали просту нуль-гіпотезу, яка у даному випадку казала, що співвідношення МВ та ВВ агресивних контактів є однаковим на різних територіях. В результаті аналізу отриманих даних H_0 була відкинута та встановлено, що ці співвідношення між МВ та ВВ контактами достовірно відрізняються на усіх територіях для обраних представників родини Paridae (табл. 6.22). Це свідчить на користь різного значення міжвидових та внутрішньовидових відносин для кожного з досліджуваних видів синиць.

Безпосередньо серед випадків агресії відсотково переважають МВ конфлікти у *P. caeruleus*. Це вказує на орієнтованість виду на участь у міжвидових взаємодіях, навіть за умов надлишку ресурсів. Відзначимо, що для *P. palustris* на явне постійне домінування ВВ агресії над МВ, що виявлено кількісно, відсотково та за більшою частотою випадків. Згідно даних В. В.

Іваницького [24], це явище є рідкісним для вже усталеної просторової структури орнітокомплексу і характерне лише перед розподілом гніздових територій. Проте, така постійність отриманого результату на різних територіях за умов дещо відмінних часових періодів може вказувати саме на специфічний тип поведінки та значення як ВВ так і МВ відношень для *P. palustris*.

Відсоток ВВ агресивних контактів від загальної кількості контактів завжди більший за МВ для усіх досліджених видів синиць та всіх територій.

Таблиця 6.22

Достовірність відмінності співвідношення міжвидової та внутрішньовидової агресії за методом χ^2

	Канівський ПЗ	«Вакалівщина»	«Олександрія»
<i>P. major</i>	42,17	242,78	48,39
<i>P. caeruleus</i>	5,19* **	19,63	13,66**
<i>P. palustris</i>	84,93	178,55	122,62

Примітка: для усіх показників $p < 0,001$; * – випадок $p = 0,023$; ** – χ^2 з поправкою Йейтса;

Надалі ми порівняли окремо випадки МВ і ВВ агресії на різних територіях. Так, для *P. major*, у «Вакалівщині» прояви МВ та ВВ агресії достовірно відрізняються, якщо порівняти їх із даними по КПЗ (для МВ $\chi^2 = 11,62$; $p < 0,001$ та для ВВ $\chi^2 = 45,61$; $p < 0,001$) та по дендропарку «Олександрія» (для МВ $\chi^2 = 21,91$; $p < 0,001$ та для ВВ $\chi^2 = 26,76$; $p < 0,001$). При порівнянні агресії у КПЗ та дендропарку «Олександрія» показник χ^2 потрапляє у зону невизначеності, а отримані результати щодо відмінності у прояві агресії не є достовірними: для МВ $\chi^2 = 3,84$; $p = 0,051$; для ВВ $\chi^2 = 4,53$; $p = 0,034$.

Якщо розглядати отримані результати у контексті дії антропогенного фактору, то слід зазначити, що його незначне коливання на території все ж достовірно змінює інтенсивність прояву агресії *P. major*. В той же час, прояв агресії та її частота недостовірно відрізняються на природній території заповідника та у дендропарку. І загалом, спостерігається збільшення випадків агресії синиць на територіях з антропогенним порушенням, тобто у

нестабільних умовах, що спричиняють «тиск» суміжних видів. По суті, це відповідає знанню про більш агресивну та нетолерантну поведінку *P. major* до інших видів та більш сміливе відношення до нових об'єктів (Капитонова et al., 2012). Але ми більше схилиємося до висновку, що зроблений у дослідженні співочої зонотрихії *Melospiza melodia* (північноамериканський співочий птах з родини Вівсянкових, Emberizidae) [124], де встановлено, що підвищення агресії може бути пов'язано не безпосередньо із впливом людини, як фактором стресу для птахів, а скоріш із збільшенням доступності кормових ресурсів на території, де присутня людина. А отже, птахи бурхливо реагують саме на зміни у доступності ресурсу, що й проявляється у агресивній поведінці по відношенню до конкуруючих видів на тій самій території. Таким чином, кожний вид балансує між звуженням ніші для зменшення міжвидової конкуренції і її розширенням для збереження власної стійкості [21]. Це є механізмом конкурентної боротьби, який у даному разі базується на випадках агресивної поведінки та опосередковано впливає на видове різноманіття як самих синиць, так і їх видів-конкурентів.

Для *P. caeruleus* також достовірна різниця у прояві агресії відмічена лише для території «Вакалівщини» у порівнянні із КПЗ (для МВ $\chi^2=10,73$; $p<0,001$ та для ВВ $\chi^2=6,97$; $p<0,01$). Натомість, прояв і МВ, і ВВ агресії у дендропарку «Олександрія» у порівнянні із даними по КПЗ та «Вакалівщині» достовірно не відрізняється (із КПЗ для МВ $\chi^2=2,74$; $p=0,098$ та для ВВ $\chi^2=2,74$; $p=0,099$; із «Вакалівщиною» для МВ $\chi^2=1,56$; $p=0,213$ та для ВВ $\chi^2=0,38$; $p=0,54$). А, отже, прояв окремо міжвидової та внутрішньовидової агресії для *P. caeruleus* на цих територіях є однаковим.

А от *P. palustris* є єдиним з досліджених представників родини, для яких відмінності у прояві МВ та ВВ агресії достовірно відрізняються при порівнянні усіх територій між собою (крім випадку порівняння МВ агресії у «Вакалівщині» та «Олександрії», де прояв є однаковим ($\chi^2=0$; $p=0,998$; $\phi=0$)). Відштовхуючись від даних про зв'язок агресії із наявністю великої кількості кормових ресурсів на території [124] та отриманих нами даних щодо

співвідношення та частоти агресії на досліджуваних територіях для *P. palustris*, відміни у прояві агресії на різних ділянках є значно більш суттєвими, ніж у *P. caeruleus* та *P. major*. Це може бути пов'язано із вираженою індивідуальною територіальною поведінкою цього виду (толерантна поведінка характерна лише у зимовий період), відмінностями у доступі до кормових ресурсів на кожній окремій території та зі змінами статусу присутності виду в екосистемі.

Зазвичай, синиця велика ініціює більше МВ агресивних та неагресивних контактів. У МВ відносинах вона є домінантним видом (Д-вид) у порівнянні з субдомінантним (С-вид) – гаїчкою болотяною, яка менше схильна до ініціювання МВ контактів, як у середині родини Paridae, так і в досліджуваних лісових угрупованнях птахів [66]. Особи кожного виду за власною ініціативою вступає у агресивний чи неагресивний контакт лише з особинами С-видів та майже ніколи з Д-видом: випадки агресивних реакцій синиці блакитної та гаїчки болотяної на синицю велику становлять <2 %.

Міжвидова соціальна структура. Загалом для вибраних представників родини Синицеві встановлено, що розподіл агресивних та неагресивних реакцій переважає у бік відсутності конфліктних взаємодій у природних умовах (Додаток А, рис. А.6-8). З появою антропогенного фактору поступово зростає і значення конкуренції, і різноманіття прояву агресивної поведінки як до особин свого виду/родини, так і до інших птахів угруповання.

Рейтинг успішності агресивних реакцій. З'ясовано, що у Канівському заповіднику (табл. 6.23), стикаючись із великою кількістю інших видів, і *P. major*, і *P. palustris* мають низький рейтинг захисту своєї тимчасової території (в нашому випадку — на водопої). Це пов'язано із постійною доступністю ресурсів, що зменшує необхідність у їх захисті. На територіях із вираженим антропогенним впливом для *P. major* відмічено зниження успішності захисту та ріст успіху нападу, проте ці дані загалом вказують на меншу успішність усіх агресивних взаємодій виду. В цілому зареєстровано

сильну обернену лінійну кореляцію між успішністю захисту та нападу ($r=-0,71$; $p<0.01$): чим успішніший захист, тим менший успіх при нападі.

Parus palustris відзначається дуже низькою успішністю при захисті, хоча його показник зростає від природної території до тієї, що перебуває під антропогенним тиском. Так само зростає й показник успішності нападу, що є для виду на досліджуваних ділянках завжди успішним. Крім того, успішність нападу та захисту для виду сильно лінійно корелюють ($r=0,84$; $p<0.01$). Загалом успішність усіх агресивних взаємодій набагато вище в антропогенних умовах, аніж у природних.

Для *P. caeruleus*, як і для *P. major*, наявний дуже сильний обернений зв'язок між успішністю агресивних контактів при захисті і нападі ($r=-0,99$; $p<0.001$). В антропогенних умовах успішність захисту зменшується, як і у *P. major*, проте успіх нападу зростає, як у *P. palustris*. Ця поведінкова тенденція може бути пов'язана із тим, що вид є більш пластичним, та часто об'єднується у спільні зграї з синицею великою або гаїчкою болотяною і, не тільки узимку, але й у гніздовий та позагніздовий періоди під час перельотів на спільні кормові території.

Таблиця 6.23

Успіх агресивного контакту представників родини Синицеві

Взаємодія	КПЗ	Вакалівщина	Олександрія
<i>Parus major</i>			
Захист	-2.67	-2.77	-4.22
Напад	4.31	1.47	3.22
Σ	1.64	-1	-1
<i>Parus palustris</i>			
Захист	-8.44	-1.07	-1.89
Напад	1.44	6.07	5.9
Σ	-7	5	4.01
<i>Parus caeruleus</i>			
Захист	-0.41	0.96	0.55
Напад	-2.59	1.04	1.72
Σ	-3	2	2.27

Таким чином, встановлено, що три розглянуті представники родини Paridae частіше нападають на вже присутню особину на водопої, ніж на тих, що з'являються після них. Для *P. major* частота такої реакції залишається однаковою на усіх трьох піддослідних територіях (становить 1,27 рази), але для *P. caeruleus* та *P. palustris* частота нападу на присутніх особин значно зростає за умов підвищення впливу антропогенних факторів (у 5,3 та 5,9 рази, відповідно).

Виявлено, що синиця велика успішно захищає свою тимчасову територію на водопої від берестянки звичайної, зеленяка та вівчарика жовтобрового, перебуваючи на місці водопою до появи цих видів на території КПЗ (Додаток Б, рис.Б.6.а.). У «Вакалівщині» захист території завершується успіхом під час реакції агресії, спрямованої на зяблика та дрозда (Додаток Б, рис.Б.6.б.), а в антропогенно навантаженій території дендропарку «Олександрія» – лише від повзика (Додаток Б, рис.Б.6.в). Під час конфліктних зіткнень з іншими видами захист території не закінчується успіхом, наприклад абсолютний програш відмічено при зіткненні з мухоловкою сірою. Слід відмітити, що успіх нападу (тобто перемога у агресивному зіткненні з особинами, які перебували на місці водопою до появи синиці), завжди відбувається у конфлікті з дроздом співочим, мухоловкою білошиєю та іншими синицями великими. Для цих же видів відмічено й постійний програш захисту великою синицею. На усіх досліджуваних територіях велика синиця успішно завершує агресивні напади на більшість видів. Найбільш різні показники рейтингу великої синиці у «Вакалівщині» відмічено на вільшанку, дрозда чорного, щиглика, зеленяка та вівчарика жовтобрового, а у природних середовищах та антропогенно навантажених реакція на зяблика, костогриза, кропив'янку чорноголового та блакитну синицю.

Блакитна синиця завжди успішно захищає територію на водопої від дрозда співочого та здійснює завжди успішний напад на синицю велику (Додаток Б, рис.Б.7.а-в). Неоднозначна реакція виявлена на вільшанку та

кропив'янку чорноголову. Зауважимо, що блакитні синиці частіше своїх родичів успішно захищали свою тимчасову територію на водопої.

Гаїчка болотяна, як і велика синиця, є досить агресивним видом, що характеризується успішним рейтингом нападу у міжвидовому конфлікті загалом, та на вільшанку і кропив'янку чорноголову на досліджуваних територіях зокрема (Додаток Б, рис.Б.8.а-в). Також у гаїчки переважають невдалі спроби захисту. Досить неоднозначні рейтинги у її взаємодії з дроздом, синицею великою та вівчариком-коваликом. На територіях з наявним антропогенним впливом гаїчки успішно і нападають, і захищаються від мухоловки білошиї та успішно нападають, але невдало захищаються від костогриза. При цьому у природних умовах і напад, і захист на костогриза невдалі.

Частота нападу на вже присутніх особин відповідає результатам високої успішності агресивної взаємодії при нападі та її особливо високих показників для синиці блакитної та гаїчки болотяної в антропогенних ландшафтах, де більше доступ до кормових ресурсів, що й викликає необхідність конкурентної боротьби. Успішність захисту під час міжвидових конфліктів у зазначених видів завжди низька та має тенденцію до зменшення від природних територій до антропогенних для *P. major* та *P. caeruleus*, проте, навпаки, зростає у *P. palustris*. Синиця блакитна відрізняється своєю поведінковою пластичністю, з-за чого проявляється схожість успішності захисту із синицею великою, а нападу — із гаїчкою болотяною.

Виявлено, що частота та відсоток внутрішньовидових конфліктів для досліджуваних видів родини Paridae завжди переважає міжвидові. При цьому, якщо враховувати лише агресивні взаємодії, їх більший відсоток припадає на внутрішньовидові контакти для *P. palustris* та *P. major* (крім випадку Канівського природного заповіднику), а на міжвидові лише для *P. palustris*. Міжвидова та внутрішньовидова агресія у природних та антропогенних ландшафтах достовірно не відрізняється для синиць великої та блакитної, а достовірні відмінності характерні лише для гаїчки болотяної.

6.4. Повзик *Sitta europaea*

Повзик поширений у лісовій зоні Європи, більшій частині Азії та Північної Африки (від атлантичного узбережжя на заході до тихоокеанського на сході). В країнах Європи гніздиться майже повсюдно, проте відсутній на півдні Іспанії, у північній частині Шотландії, Ірландії, на півночі Скандинавії. В Україні звичайний, широко розповсюджений, осілий і кочовий птах лісової і лісостепової смуг, а також північної частини степової смуги. Оселяється в старих високостовбурних листяних і мішаних лісах, борах з домішкою листяних порід, з густим підліском і старими деревами. Уникає молодих посадок і хвойних гущавин. Хоч повзик і тяжіє до лісів поблизу водойм, але в перезволожених місцях не оселяється. Нерідко гніздиться поблизу людини – в містах, селах, старих парках і садах.

Вид відіграє важливу роль в сталості лісових екосистем. Однак для нормального існування повзиків необхідна сувора охорона старих лісів з густим підліском загалом та старих дерев зокрема, умовою чого є провадження природовідновлювального лісового господарства. Вид занесений до Бернської конвенції (додаток 2).

Динаміка зайнятості повзика на водопої. Згідно динаміки активності прильоту та зайнятості повзика на місцях водопою (табл. 6.24), відмічено, що піки його прильоту часто співпадають із піками зайнятості на водопої питтям. Крім того, поява виду найбільше корелює із виконанням актів пиття у КПЗ та на біостаціонарі «Вакалівщина» а у антропогенно трансформованій території дендропарку «Олександрія» більше із купанням (табл. 6.25). це вказує на індивідуальне територіальне використання водопоїв повзиками. Наявні значні відмінності у добовій динаміці прильоту на водопій та зайнятості у поведінкових актах на різних територіях.

Лише із питтям у КПЗ та із купанням у «Вакалівщині» встановлена достовірна кореляція із проявом агресивної поведінки повзиками. Таким чином, цей розподіл зв'язку агресії із задоволенням потреб на водопої у

лісових екосистемах пояснюється їх біологічною значущістю. Крім того, лише у «Вакалівщині» наявна значна кореляція між показником агресії та кількістю особин свого виду ($r = 0,746$; $p < 0,01$).

Таблиця 6.24

Піки зайнятості *Sitta europaea* у поведінкових актах на місцях водопою протягом доби

	КПЗ			Вакалівщина			Олександрія		
Піки	Ранок	День	Вечір	Ранок	День	Вечір	Ранок	День	Вечір
присутність	9	15	18	7,9	13	19	8	14	20
купання	5,8	13	18,20	11	16	19	5,8	14	17,20
пиття	5,9	15	18	7	13	19	5,9,12	16	18
пошук корму	7	14	20	8,11	14	19	8	15	18

Таблиця № 6.25

Сила зв'язку агресивності та динаміки активності прильоту на водопій *Sitta europaea* із зайнятістю у поведінкових актах на водопої

	Динаміка активності прильоту			Агресивність		
	КПЗ	Олександрії	Вакалівщина	КПЗ	Олександрії	Вакалівщина
купання	0,444	0,752	0,909	-	-	0,627
пиття	0,702	0,801	-	0,423	-	-
пошук корму	-	0,502	0,754	-	-	-

Вплив присутності масових видів території на агресивність. Зв'язок випадків агресії повзиків із чисельністю чи агресивністю масових видів території, що перебувають у полі зору повзиків відсутній. Це може свідчити про високий рівень внутрішньовидової агресії у гніздовий період та меншу, але виражену, міжвидову агресію. Вдалося виявити слабку кореляцію між агресивністю повзиків із загальним рівнем агресії усіх птахів на водопої на біостаціонарі «Вакалівщина» $r=0,337$, $p<0,05$. А у Канівському заповіднику та антропогенно навантаженій території дендропарку такого зв'язку не виявлено. Лише у КПЗ присутній кореляційний слабкий зв'язок між агресивністю повзиків та агресією кропив'янок чорноголових ($r=0,315$, $p<0,05$) і середньої сили зв'язок із чисельністю співочих дроздів ($r=0,416$, $p<0,05$). Випадки агресивної поведінки повзиків жодним разом не корелюють із розмірними

характеристиками інших птахів (розмірні дані взяті із визначника «Птахи фауни України» [70].

Прояв агресивної поведінки. Зареєстровано усі контакти повзиків на водопоях, де відмічалась агресія, її відсутність та невстановлені контакти. Так, на території КПЗ виявлена агресивна реакція на 7 із 17 зустрінутих видів (це 41% зустрінутих видів, або 32% усіх видів птахів території водопою), за виключенням особин свого виду. У «Вакалівщині» реакція агресії наявна на 4 з 15 видів (це 27% видів території з якими зареєстровано взаємодію, або 17% видів птахів на водопої), а у дендропарку «Олександрія» — на 4 з 17 (це 24% видів території з якими зареєстровано взаємодію, або 17% видів птахів на водопої). Не вдалося зареєструвати жодних контактів для *Sitta europaea* у КПЗ із *S. serinus*, *M. alba*, *A. caudatus*, *H. icterina*, *C. carduelis*, *C. chloris*, *D. minor*, *D. medius*, у «Вакалівщині» із *F. parva*, *s. hypoleuca*, *M. alba*, *T. philimelos*, *H. icterina*, *M. striata*, *D. major*, *D. minor*, *D. medius*, *Ph. sibilatrix*, в «Олександрії» із *M. alba*, *A. caudatus*, *H. icterina*, *M. striata*, *D. major*, *D. minor*, *D. medius*, *F. parva*. У міжвидових конфліктах для *Sitta europaea* завжди наявна реакція агресії на *F. coelebs* та *C. coccothraustes*. Крім того, повзик, у середньому, у 1,61 рази частіше нападає на вже присутнього на водопої птаха, ніж на тих, що з'явилися пізніше.

Для повзика також характерна закономірність, про високу частоту МВ перед ВВ у змішаних популяціях [24]. Загалом кількість міжвидових контактів набагато більше за внутрішньовидові, особливо у природних територіях (табл. 6.26).

Прослідковано, що відсотково ВВ агресія збільшилась від природної до антропогенно трансформованої території, а МВ агресія зменшилась. Тобто для повзиків мають велике значення саме ВВ взаємини та формування ВВ ієрархії. Також вид часто є ініціатором агресивних контактів у досліджуваних лісових угрупованнях. Серед особливостей слід зазначити, що співвідношення агресивних до толерантних взаємодій у МВ контактах є однаковим для усіх

трьох досліджуваних водопоях, його частота завжди складає 0,09. В той час як частота ВВ агресії збільшується від природної території до антропогенної.

Таблиця 6.26

Співвідношення агресивних та неагресивних реакції *Sitta europaea*

	КПЗ		Вакалівщина		Олександрія	
	МВ	ВВ	МВ	ВВ	МВ	ВВ
	<i>Sitta europaea</i>					
Загальна к-сть контактів	85,34 (390)*	14,66 (67)*	74,02 (265)*	25,98 (93)*	73,28 (266)*	26,72 (97)*
Агресивні контакти	8,97 (35)*	37,31 (25)*	8,3 (22)*	66,67 (62)*	7,89 (21)*	64,95 (63)*
Неагресивні контакти	91,03 (355)*	62,69 (42)*	91,7 (243)*	33,3 (31)*	92,11 (245)*	35,05 (34)*
Відсоток від усіх агресивних контактів	58,33	41,67	26,19	73,81	25	75
Частота випадків агресії	0,09	0,59	0,09	2	0,09	1,85

Примітка: * — наведено абсолютні дані, від яких розраховано відсоткові показники у %; «числове значення» — кількість випадків реакції агресії;

На території дендрологічного парку «Олександрія» та на біостаціонарі «Вакалівщина» часта МВ випадків агресії становить $\frac{1}{4}$ від усіх випадків агресії. В той час, як у Канівському заповіднику більше половини випадків агресії припадають на МВ взаємодії. І таке співвідношення є достовірним. На це вказує аналіз отриманих даних. Так у Канівському заповіднику $\chi^2=35,093$ та $\phi=5,177$; $p<0,001$, на біостаціонарі «Вакалівщина» $\chi^2=128,378$ та $\phi=11,01$; $p<0,001$, а у дендропарку «Олександрія» $\chi^2=126,902$ та $\phi=10,985$; $p<0,001$.

В той же час ми підтверджуємо, як було зазначено вище, що розподіл агресивних та неагресивних контактів у МВ взаємодіях є сталим на досліджуваних водопоях: при порівнянні КПЗ із «Вакалівщини» $\chi^2=0,025$ та $\phi=0,314$ при $p>0,05$; «Вакалівщини» та «Олександрії» $\chi^2=0,001$ а $\phi=0,161$ при $p>0,05$; КПЗ та «Олександрії» $\chi^2=0,118$ а $\phi=0,49$ при $p>0,05$. А от збільшення випадків агресії у ВВ контактах від КПЗ до «Вакалівщини» та «Олександрії»,

тобто від природної до антропогенно зміненої, є достовірним. Так, при порівнянні ВВ агресії у КПЗ та «Вакалівщини» $\chi^2=12,368$ та $\phi=3,726$ за $p<0,001$ та КПЗ із «Олександрією» $\chi^2=11,085$ та $\phi=3,519$; $p<0,001$. А от вже порівняння даних з «Вакалівщини» та «Олександрії» не виявило достовірних відмінностей, як видно із самих цифр, $\chi^2=0,009$ а $\phi=0,262$ при $p>0,05$. Тобто, вже незначний вплив збільшення ресурсів [124] призводить до збільшення ВВ конкуренції, а отже й випадків агресії, та дає картину остаточного розподілу МВ та ВВ взаємодій.

Міжвидова соціальна структура. Ілюстрацією до визначеного вище відсотку міжвидової агресії є побудовані соціограми (Додаток А, рис. А.9.а-в). Згідно розподілу агресивних взаємодій у міжвидовій соціальній структурі, прояв агресії має як певні закономірності, так і відмінності. Загалом повзикам завжди доводиться захищатися від агресивних нападок з боку *F. albicollis*, *T. philomelos*, *P. major*. А також самі повзики активно нападають на *P. palustris* та *C. coccothraustes*. Із зазначеного розподілу агресивних контактів видно, що розмірні показники не мають значення при розподілі агресії.

Рейтинг успішності агресивних реакцій. У досліджуваних лісових угрупованнях повзики мають не дуже високий, але достатньо успішний сумарний рейтинг агресивних взаємодій, та в цілому, хороший рейтинг нападу (табл. 6.27). Так, у КПЗ успіх нападів компенсується програшами у захисті території. В урбанізованому середовищі «Олександрії» спостерігається така ж тенденція. Але у природних територіях із незначним антропогенним впливом навпаки, успіх при нападі значно компенсує виправданість енергетичних витрат на агресивну поведінку, хоча рейтинг захисту дещо програшний.

Таблиця 6.27

Успіх агресивного контакту *Sitta europaea*

	КПЗ	Вакалівщина	Олександрія
Захист	-0,70	-0,64	-2,36
Напад	0,70	2,64	3,03
Σ	0	2	0,67

У лісових угрупованнях повзики віддають перевагу не захищати територію від особин свого виду, про що свідчить від'ємний показник успіху захисту, але позитивний успіх нападу (ДОДАТОК Б, рис.Б.9.а-в). Єдиний вид, від якого повзики добре захищають свої місця на водопоях, це костогриз. Програш захисту завжди відмічено у конфліктах із співочим дроздом, синицею великою, зябликом та мухоловкою білошиєю. При цьому повзики успішно нападають на гаїчку болотяну, зяблика, мухоловку строкату та синицю довгохвосту.

Загалом особини, котрі завжди програють у агресивному зіткненні із повзиками, незалежно чи ініціюють вони конфлікт, чи є об'єктами нападу, чи більші або менші за розміром, займають нижчий ранг від повзика у даному лісовому угрупованні птахів. Та навпаки види, що завжди перемагають у конфлікті, котрим повзик програє і захист і напад, є більш високоранговими видами та займають вищий ієрархічний рівень в угрупованні. В даному разі це співочий дрізд. А рівнозначні показники нападу та захисту території для інших видів, свідчать про однаковий ранг виду із повзиком, а також вказують на можливість «лабільного рангу», тобто такого, що буде залежати лише від випадкового результату зіткнення, у певному місці та у певний період часу.

6.5. Представники родини В'юркові (*Fringillidae*)

6.5.1. Зяблик *Fringilla coelebs*

Гніздовий ареал зяблика (*Fringilla coelebs*) знаходиться в Європі, Західній Азії та Північній Африці. В Україні гніздиться на всій території, регулярно зимує на півдні та Закарпатті. Основна умова поселення виду – наявність деревної рослинності. Біотоп зяблика розмаїтий. Він включає культурні деревні ландшафти (сади, парки, кладовища), світлі діброви, березові, вербові і соснові гаї, узлісся хвойних і листяних лісів, заплавні негусті ліси, ліси острівного типу в степовій зоні. Зазвичай, уникає великих вологих і темних борів, оселяючись лише на їх узліссях. Зяблик занесений до Бернської конвенції (додаток 2).

Динаміка зайнятості на водопої. Згідно динаміки активності прильоту та зайнятості зябликів на місцях водопою (табл. 6.28.), відмічено, що піки його прильоту в основному відповідають пікам зайнятості на водопої. Це твердження підходить для більшості денних та вечірніх максимумів прильоту. Так само на усіх територіях максимум потреби пиття припадає на 5-ту годину ранку. У зміні активності прильоту та зайнятості виду на водопої на різних територіях у ранкові години є значні відмінності. На усіх трьох територіях встановлена кореляція між появою виду на водопої та зайнятістю у поведінкових актах (табл. 6.29), що у свою чергу свідчить про максимальне використання видом водопою задля усіх можливих ресурсів.

У заповідних умовах КПЗ випадки агресії дуже сильно корелюють із зайнятістю в очищенні пір'яного покриву, значно із необхідністю у воді та лише помірно із пошуком кормових об'єктів. Натомість наявна вже середня кореляція агресії із пошуком корму у «Вакалівщині», та помірна із купанням, а в антропогенних умовах «Олександрії» ще менш помірна із купанням.

Таблиця 6.28

Піки зайнятості у поведінкових актах на місцях водопою протягом доби

Піки	КПЗ			Вакалівщина			Олександрія		
	Ранок	День	Вечір	Ранок	День	Вечір	Ранок	День	Вечір
присутність	6	14	-	7	13	17,19	9	14	17,20
купання	6,9	14	19	10	-	17,19	9	14	20
пиття	5	-	18,20	5	12,15	19	5	15	21
пошук корму	6,10	-	18-20	6	12,15	19	7	12	18,20

Таблиця № 6.29

Сила зв'язку агресивності та динаміки активності прильоту на водопій із зайнятістю у поведінкових актах на водопої

	Динаміка активності прильоту			Агресивність		
	КПЗ	Олександрії	Вакалівщина	КПЗ	Олександрії	Вакалівщина
купання	0,989	0,843	0,921	0,920	0,473	0,485
пиття	0,822	0,802	0,521	0,709	-	-
пошук корму	0,553	0,525	0,595	0,420	-	0,515

Оскільки агресивна поведінка є одним з методів конкурентної боротьби, ми вважаємо що саме у природі її можна досконало вивчати, так як тут наявна конкуренція за водні ресурси. До того ж встановлено, що за наявності антропогенного впливу, птахи шукають можливості поповнення втрат води, вочевидь, із кормових джерел, та не виявляють агресії через необхідність у питті.

Так само слід відмітити, що внутрішньовидова агресія є максимальною саме у природі, тоді як із збільшенням ролі антропогенного фактора на певній території вона зменшується. Так, встановлена дуже сильна лінійна кореляція між присутністю на водопої особин свого виду із проявом агресії у КПЗ ($r=0,934$; $p<0,01$), середня у «Вакалівщині» ($r=0,655$; $p<0,05$) та вже лише помірна в «Олександрії» ($r=0,415$; $p<0,05$).

Розподіл динаміки активності зябликів відповідно до статі та віку на водопої у КПЗ. Під час вивчення активності прильоту зябликів на водопій виявлено наявність динаміки.

Самці. Динаміка присутності самців на водопої протягом доби характеризувалася помірним збільшенням кількості особин з ранкових годин до 16:00 та подальшим різким спадом о 17:00 (рис. 6.1). Максимум купання припадав на 15:00, а максимумами пиття на 16:00 та 20:00. Найбільший прояв кормодобувної поведінки спостерігали о 8:00 та 15:00 .

Самки. Динаміка прильоту на водопій мала тривалий ранковий максимум з 7:00 до 9:00, денний (15:00) та вечірній (17:00), що помірно спадав аж до вечірніх сутінок (рис. 6.2). Зміна активності поведінкових актів була чітко виражена. Так, був виділений ранковий максимум пиття, що мав два піки (о 5:00 та 8:00), денний – о 15:00, що характеризувався помірним зростанням із 9:00, та вечірній – о 18:00. Під час спостереження купання не було вираженого ранкового піку, але наявний чіткий денний (15:00) та вечірній (20:00) піки. Ранкові піки кормодобувної поведінки були зафіксовані о 6:00 та 8:00, денні о 15:00 та 17:00, а вечірні о 19:00.

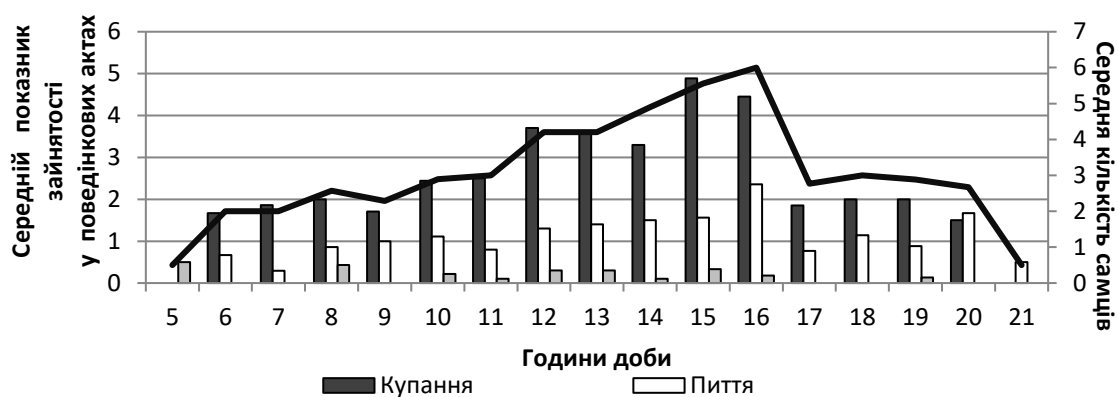


Рис. 6.1. Динаміка зайнятості самців зяблика у поведінкових актах на водопої протягом доби у Канівському природному заповіднику

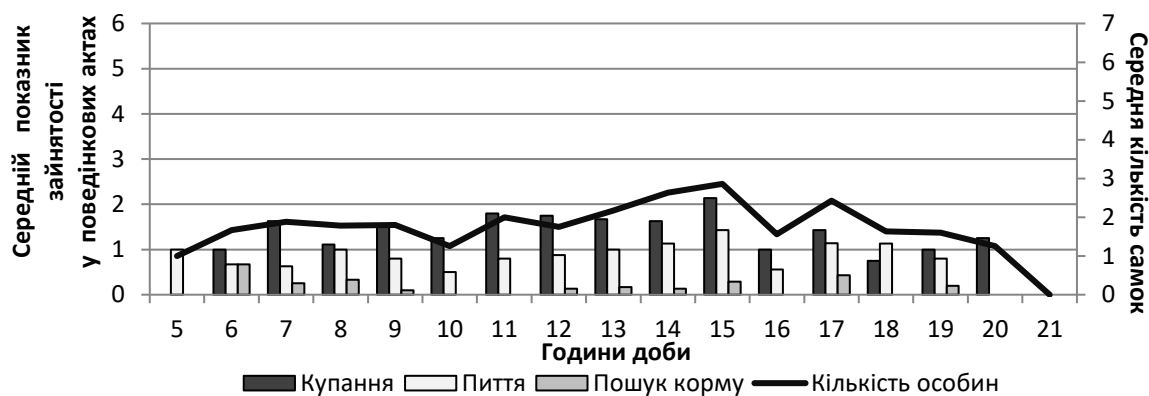


Рис. 6.2. Динаміка зайнятості самок зяблика у поведінкових актах на водопої протягом доби у Канівському природному заповіднику

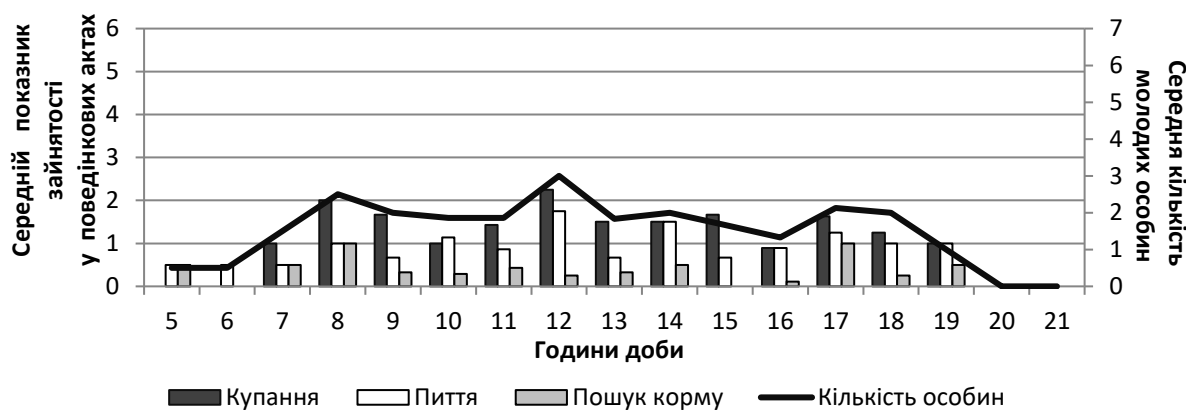


Рис. 6.3. Динаміка зайнятості молодих особин зябликів у поведінкових актах на водопої протягом доби у Канівському природному заповіднику

Молоді особини. Динаміка активності прильоту на водопій характеризувалася вираженими ранковим (9:00), денним (13:00) та вечірнім (18:00) піками. Максимальна кількість ювенільних особин, що купалися, була зафіксована о 8-й, 12-й, 15-й та 17-й годинах (рис.6.3). Максимуми пиття припадали на 12, 14 та 17 годин. Зайнятість у пошуку кормових об'єктів характеризувалася піками о 8, 17 та о 19.

Резюмуючи вище отримані дані встановлено, що для молодих особин виявлена чітка динаміка з трьома піками прильоту. Для самок наявні тривалий ранковий та денний піки, а для самців характерне тривале та поступове зростання чисельності до денного піку о 16:00 з подальшим різким спадом. Відмітимо, що під час піку присутності самців на водопої, чисельність самок та молодих особин навпаки зменшується.

Зайнятість зябликів у акті купання характеризується більшою кількістю піків для самок та молодих особин, що співпадають з загальною активністю прильоту, а для самців, як і динаміка прильоту, характеризується поступовим зростанням з ранкових годин до денного піку о 15:00. Максимуми зайнятості зябликів у акті пиття води для самців, самок та молодих особин не співпадають. Таким чином, максимальна кількість особин тієї чи іншої вікової або статевий групи не зустрічається одночасно на місцях водопою. Зайнятість зябликів у кормодобувній поведінці також має певні піки та для усіх вікових груп припадає на 8:00, а для різностатевих ще й на 15:00. Крім того, молоді особини та самки також активно відвідують місця водопою з метою пошуку корму о 17:00 та 19:00.

Нашими спостереженнями було підтверджено високу кореляцію агресії із поведінковими актами на водопої для самців, самок та ювенільних особин (табл. 6.30).

Окрім цього, ми спробували встановити взаємозв'язок між проявом агресії самок і самців між собою та відносно їх загальної кількості, а також стосовно ювенільних особин. Був знайдений значний зв'язок за перерахованими вище параметрами для дорослих самців і самиць. Для

ювенільних особин такого зв'язку не було зафіксовано, хоча вони проявляли агресію як до особин свого виду (дорослих та ювенільних) так і до представників інших видів птахів. Це може бути пов'язано із тим, що молоді особини ще не мають досвіду можливої внутрішньовидової конкуренції та тільки починають шукати своє місце у внутрішньовидовій ієрархії.

Таблиця 6.30

Показник кореляції (R) між проявом агресії та поведінковими актами на водопої

Зв'язок агресії із:	Самці ♂	Самки ♀	Ювенільні особини
Чисельністю особин своєї статі / віку	0,747 $p<0,01$	0,652 $p<0,05$	0,624 $p<0,05$
Купанням	0,704 $p<0,01$	0,529 $p<0,05$	0,571 $p<0,05$
Питтям	0,607 $p<0,05$	0,526 $p<0,05$	0,502 $p<0,05$
Пошуком корму	0,308 $p>0,05$	0,442 $p>0,05$	0,304 $p>0,05$
Чисельністю особин свого виду	0,752 $p<0,01$	0,627 $p<0,05$	0,322 $p>0,05$
Агресивністю особин свого виду	0,782 $p<0,01$	0,746 $p<0,01$	0,369 $p>0,05$
Чисельністю усіх птахів	0,591 $p<0,05$	0,735 $p<0,01$	0,294 $p>0,05$
Агресивністю усіх птахів	0,729 $p<0,01$	0,761 $p<0,01$	0,465 $p>0,05$

Вплив присутності масових видів території на агресивність.

Випадки агресивної поведінки зяблика не корелюють із розмірними характеристиками інших птахів (розмірні дані взяті із визначника «Птахи фауни України» [70]).

Незважаючи на це, у Канівському заповіднику прояв агресії зябликом сильно корелює із чисельністю ($r=0,834$; $p<0,01$) та агресивністю ($r=0,865$; $p<0,01$) усіх присутніх на водопої птахів. Серед них агресія зяблика пов'язана із чисельністю чорного дрозда ($r=0,486$; $p<0,05$), костогриза ($r=0,590$; $p<0,05$), кропив'янки чорноголової ($r=0,703$; $p<0,01$), синиць великої ($r=0,815$; $p<0,01$), блакитної ($r=0,596$; $p<0,05$) та гаїчки болотяної ($r=0,763$; $p<0,01$). Так само із агресивністю дрозда співочого ($r=0,553$; $p<0,05$), синиць великої ($r=0,761$; $p<0,01$), блакитної ($r=0,546$; $p<0,05$) та гаїчки болотяної ($r=0,578$; $p<0,05$).

Вже на природній території із появою антропогенного фактора зябликам характерна менша але значна кореляція агресії із агресивністю усіх сусідніх птахів ($r=0,747$; $p<0,01$). Безпосередньо відмічена кореляція із агресивністю костогриза ($r=0,574$; $p<0,05$), кропив'янки чорноголової ($r=0,626$; $p<0,05$) та синиці великої ($r=0,424$; $p<0,05$). А також із чисельністю костогриза ($r=0,582$; $p<0,05$), синиць великої ($r=0,562$; $p<0,05$) та блакитної ($r=0,721$; $p<0,05$).

А в антропогенних умовах «Олександрії» прояв агресії зябликом достовірно корелює із агресивністю чорного дрозда ($r=0,573$; $p<0,05$) та його чисельністю ($r=0,519$; $p<0,05$) а також чисельністю синиці великої ($r=0,551$; $p<0,05$) та гаїчки болотяної ($r=0,465$; $p<0,05$). Слід відмітити, що так само як на чисельність свого виду, так і на чисельність особин синиці великої, у зябликів наявна кореляція до агресії, що зменшується від природної до антропогенної території.

Прояв агресивної поведінки. Зареєстровано усі контакти зябликів на водопоях, де відмічалась агресія, її відсутність та невстановлені контакти. Так, на території КПЗ виявлена агресивна реакція на 17 з 22 зустрінутих видів (це 77% видів території водопою), за виключенням особин свого виду. У «Вакалівщині» реакція агресії наявна на 13 з 23 видів (це 57% видів території водопою), а у дендропарку «Олександрія» — на 18 з 23 (це 78% видів птахів території водопою). Не вдалося зареєструвати жодних контактів для *F. coelobs* у КПЗ із *S. serinus*, *M. alba*, *A. caudatus*, у «Вакалівщині» із *F. parva*, *F. hypoleuca*, а в «Олександрії» із *M. alba*. У міжвидових конфліктах для *F. coelobs* завжди виявлена реакція агресії на *E. rubecula*, *T. philomelos*, *T. merula*, *P. major*, *P. caeruleus*, *P. palustris*, *C. coccothraustes*, *S. atricapilla*, *F. albicollis*, *C. carduelis*. Крім того, зяблики, у середньому, в 1,6 разів частіше нападають на вже присутнього на водопої птаха, ніж на тих, що з'явилися пізніше.

Для зябликів на водопоях досліджуваних територій характерно значне переважання зустрічей із іншими видами птахів ніж із своїм, проте випадки агресивних зіткнень до неагресивних, частота агресії, завжди вище у внутрішньовидових контактах виду. Крім того, аналіз виключно випадків

агресії вказує на невідповідність даним І.Іваницького [24] (табл. 6.31) та значні відмінності на усіх досліджуваних водопоях.

Таблиця 6.31

Відсоток поведінкової реакції від усіх контактів *Fringilla coelebs*

	КПЗ		Вакалівщина		Олександрія	
	МВ	ВВ	МВ	ВВ	МВ	ВВ
	<i>Fringilla coelebs</i>					
Загальна к-сть контактів	80,76 (2897)*	19,24 (690)*	59,11 (1876)*	40,89 (1298)*	79,98 (2009)*	20,02 (503)*
Агресивні контакти	7,25 (210)*	29,28 (202)*	4,96 (93)*	18,10 (235)*	12,15 (244)*	32,41 (163)*
Неагресивні контакти	92,75 (2687)*	70,72 (488)*	95,04 (1783)*	81,90 (1063)*	87,85 (1765)*	67,59 (340)*
Відсоток від усіх агресивних контактів	50,97	49,03	28,35	71,65	59,95	40,05
Частота випадків агресії	0,08	0,41	0,05	0,22	0,14	0,48

Примітка: * — наведено абсолютні дані, від яких розраховано відсоткові показники у %; «числове значення» — кількість випадків реакції агресії;

Так, у Канівському заповіднику співвідношення МВ та ВВ випадків агресії є майже однаковим, на біостаціонарі «Вакалівщина» у співвідношенні превалюють ВВ конфлікти, а вже у дендропарку «Олександрія» — превалюють МВ конфлікти. На усіх трьох територіях частота агресії вище у ВВ контактах. Розглядаючи отримані результати у контексті збільшення дії антропогенного фактору, слід зазначити, що збільшення відсотку ВВ агресії в «Олександрії» у порівнянні із КПЗ є проявом реакції виду на антропогенні порушення території, тобто нестабільні умови, що спричиняють «тиск» суміжних видів. Ми можемо лише припустити, що у дендропарку птахи бурхливо реагують саме на зміни у доступності ресурсу, що й проявляється у агресивній поведінці по відношенню до конкуруючих видів на тій самій території. Таким чином, кожний вид балансує між звуженням ніші для зменшення міжвидової конкуренції і її розширенням для збереження власної стійкості [12].

Перевірка отриманого співвідношення МВ із ВВ агресивних та неагресивних взаємовідносин методом χ^2 вказала на достовірність даних. Так у Канівському заповіднику $\chi^2=263,775$ та $\phi=14,188$; $p<0,001$; на біостаціонарі «Вакалівщина» $\chi^2=141,700$ та $\phi=11,855$; $p<0,001$; у дендропарку «Олександрія» $\chi^2=120,134$ та $\phi=10,028$; $p<0,001$.

Надалі ми порівнювали окремо випадки як МВ так і ВВ агресії на різних територіях. Так, для *F. coelebs* встановлено достовірні відмінності у прояві і МВ агресії на усіх трьох досліджуваних територіях. Показник χ^2 для МВ агресії у КПЗ при порівнянні із «Вакалівщиною» становить 9,675 та $\phi=3,104$ при $p<0,001$; у КПЗ при порівнянні із «Олександрією» $\chi^2=33289$ та $\phi=5,786$; $p<0,001$; у «Олександрії» при порівнянні із «Вакалівщиною» $\chi^2=62,367$ та $\phi=8,098$; $p<0,001$. Також достовірна відмінність у прояві ВВ агресії при порівнянні КПЗ із «Вакалівщиною» ($\chi^2=32,131$ та $\phi=5,625$; $p<0,001$) та «Вакалівщини» із «Олександрією» ($\chi^2=42,239$ та $\phi=6,321$; $p<0,001$). Проте при порівнянні ВВ агресії у КПЗ та «Олександрії» $\chi^2=1,199$ а $\phi=1,143$ потрапляє у зону незначимості при $p>0,05$, що вказує на недостовірну відмінність у прояві ВВ агресії.

Таким чином, на досліджуваних водопоях зяблики по різному сприймають як особин свого виду так й інших видів. Вірогідно, надання переваги реакції агресії або втечі залежить від певних, неврахованих нами, чинників. Наприклад, відмінність агресивної поведінки у віковій та статевій структурі популяції.

Міжвидова соціальна структура. Значні відмінності у розподілі міжвидової агресії ілюструють соціограми (Додаток А, рис. А.10.а-в), де згідно розподілу у міжвидовій соціальній структурі прояв агресії має певні закономірності. Зяблики у лісових угрупованнях активно приймають участь у взаємних агресивних контактах. Такі взаємодії відмічено із *T. philomelos*, *T. merula*, *P. major*, *P. palustris*, *C. coccothraustes*, *S. atricapilla*, *C. carduelis*. І якщо більшість взаємних конфліктів відмічено скрізь, то лише у Канівському заповіднику наявна значна частка видів, від яких доводиться захищатися

зябликам, тоді як вже в урболондшафті дендропарку наявна така ж значна кількість видів на які зяблики активно нападають, без такої ж агресивної відповіді.

Рейтинг успішності агресивних взаємодій. У досліджуваних лісових угрупованнях зяблики мають низький рейтинг захисту, але високий нападу, особливо в антропогенному середовищі дендропарку «Олександрія». При цьому успішність й захисту й нападу зростають від природного середовища до урбанізованого (табл. 6.32).

Таблиця 6.32

Успіх агресивного контакту *Fringilla coelebs*

	КПЗ	Вакалівщина	Олександрія
Захист	-6,10	-5,08	-3,28
Напад	2,64	2,42	8,28
Σ	-3,47	-2,66	5

В усіх лісових угрупованнях зяблики успішно нападають але програють захист дрозду співочому, гаїчці болотянній, іншим зябликам, костогризам, кропив'янці чорноголовій, мухоловці білошій. Також відмічено повністю успішний напад на вівчарика-ковалика та вівчарика жовтобрового. У природних місцевостях наявний успіх нападу та програш захисту на вільшанку (хоча вже в антропогенному середовищі захист є виграшним) та синицю блакитну. А в антропогеніях місцевості дендропарку «Олександрія» на водопої такий же розподіл існує із дроздом чорним, зеленьком та повзиком (ДОДАТОК Б, рис. Б.10.а-в). Успішність агресивних контактів із деякими видами часто буває схоже між повністю природною та повністю антропогенною територіями.

6.5.2. Щиглик *Carduelis carduelis*

Щиглик (*Carduelis carduelis*) включає 15 підвидів в Євразії, на островах східної частини Атлантики і в Північній Африці. Був інтродукований в Австралії, Новій Зеландії, Бермудських островах і в Південній Америці.

Основний європейський ареал не заходить на північ далі 60° пн.ш. Зимує на півдні ареалу, аж до берегів Середземномор'я. Надає перевагу світлим лісам, полезахисним смугам, островним переліскам в степовій смузі, садам, паркам, кладовищам. За винятком часу виведення пташенят, зустрічається також на полях, що заросли бур'янами (в першу чергу чортополохом), якщо поблизу ростуть дерева. В Україні гніздовий, перелітний і зимуючий птах всієї території. Вид занесено до Бернської конвенції (додаток 2).

Динаміка зайнятості щиглика на водопої. Згідно динаміки активності прильоту та зайнятості щиглика на місцях водопою (табл. 6.33), відмічено, що піки прильоту завжди відповідають пікам зайнятості на водопої питтям та купанням. Активність прильоту на водопій на території дендропарку відрізняється від інших територій: ранкові та денні максимуми наступають пізніше, а вечірні раніше. Максимуми прильоту на водопій задля гігієнічних цілей (очищення пір'яного покриву) максимально відрізняється у ранкові години, у денні в урболандшафті відмічено годинний зсув на пізніше, а вечірні піки завжди співпадають.

Таблиця 6.33

Піки зайнятості у поведінкових актах на місцях водопою протягом доби

	КПЗ			Вакалівщина			Олександрія		
Піки	Ранок	День	Вечір	Ранок	День	Вечір	Ранок	День	Вечір
присутність	5,8	12	17	6,9	12,14	17,20	6,9	13,16	19
купання	5	12	17	9	12,14	17,20	10	13	17
пиття	5,8	12	17,20	6,9	12,14	20	6,8	13,16	19
пошук корму	7	13	-	6	13	18	8	13	17

Загалом це відповідає сильній кореляції динаміки прильоту та зайнятості у акті купання (табл. 6.34). Такий самий сильний зв'язок відмічено і з актами пиття, хоча на різних територіях ранкові піки прильоту також значно відрізняються: у денних піках в урболандшафті годинний зсув на годину пізніше а у вечірніх на годину раніше).

Лише у КПЗ із купанням та питтям встановлена достовірна сильна та середня (відповідно) кореляція із проявом агресивної поведінки щиглика на

водопої. Таким чином, цей розподіл зв'язку агресії із потребами птахів на водопої у лісових екосистемах пояснюється їх біологічною значущістю у конкретній місцевості. А оскільки досліджуваний водопій є місцем, що вид активно використовує, наявна й конкуренція, але внутрішньовидова. Ця конкуренція за необхідний ресурс характеризується наявністю сильної кореляції між проявом агресії щигликом та чисельністю особин свого виду ($r=0,844$; $p<0,01$).

Таблиця 6.34

**Сила зв'язку агресивності та динаміки активності прильоту на водопій
із зайнятістю у поведінкових актах на водопої**

	Динаміка активності прильоту			Агресивність		
	КПЗ	Олександрії	Вакалівщина	КПЗ	Олександрії	Вакалівщина
купання	0,861	0,461	0,899	0,878	-	-
пиття	0,852	0,900	0,878	0,655	-	0,476
пошук корму	-	-	-	-	-	-

У місцевості із природним ландшафтом але наявним антропогенним впливом (територія ВБУ на біостанціонарі «Вакалівщина»), відмічено лише помірну кореляцію агресії із питтям, хоча приліт на водопій в основному пов'язаний із потребою у питті та доглядом за оперенням. При чому чисельність особин свого виду середньо корелює із проявом агресії ($r=0,542$; $p<0,05$). У повністю антропогенно навантажених територіях зберігається значення водопою для щиглика у якості місця пиття але прояв агресії не пов'язаний з конкуренцією за ресурс.

Вплив присутності масових видів території на агресивність щиглика. Випадки агресивної поведінки щиглика жодним чином не корелюють із розмірними характеристиками інших видів птахів (розмірні дані взяті із визначника «Птахи фауни України» [70]). Також не впливають на агресивність щиглика й присутність чи агресивність масових видів на жодній з досліджуваних території. Виключенням є лише дрізд співочий у КПЗ, з чисельністю ($r=0,501$; $p<0,05$) і агресивністю ($r=0,533$; $p<0,05$) якого корелює прояв агресії щиглика.

Прояв агресивної поведінки. Зареєстровано усі контакти щиглика на водопоях, де відмічалась агресія, її відсутність та невстановлені контакти. Так, на території КПЗ виявлена агресивна реакція на 3 з 9 зустрінутих видів (це 38% зустрінутих видів, або 14% усіх видів території водопою), за виключенням особин свого виду. У «Вакалівщині» реакція агресії наявна на 4 з 20 видів (це 20% зустрінутих видів, або 17% видів території водопою), а у дендропарку «Олександрія» — на 6 з 23 (це 24% зустрінутих видів, або 26% усіх видів птахів території водопою). Не вдалося зареєструвати жодних контактів для *Carduelis carduelis* у КПЗ із *S. serinus*, *M. alba*, *A. caudatus*, *T. merula*, *P. major*, *P. palustris*, *S. atricapilla*, *F. albicollis*, *M. striata*, *C. chloris*, *C. familiaris*, *S. europaea*, *D. major*, *F. parva*, *F. hypoleuca*, у «Вакалівщині» із *F. parva*, *F. hypoleuca*, *M. striata*, *Ph. sibilatrix*, *C. familiaris*, в «Олександрії» із *M. alba*, *A. caudatus*. У міжвидових конфліктах для *Carduelis carduelis* завжди виявлена реакція агресії на *P. caeruleus* та *F. coelebs*. Крім того, мухоловка білошия, у середньому, в 1,34 рази частіше нападає на вже присутнього на водопої птаха, ніж на тих, що з'явилися пізніше.

У природних лісових угрупованнях КПЗ у щигликів наявні лише МВ конфлікти, а ВВ не відмічено, а на урбанізованій території дендропарку «Олександрія» співвідношення МВ та ВВ агресивних є співмірним, що відповідає відомій схемі [24]. Але на території стаціонару «Вакалівщина», де кількість усіх міжвидових контактів більша за внутрішньовидові, серед агресивних взаємодій домінують ВВ (табл. 6.35).

На території КПЗ не було зареєстровано жодного випадку ВВ агресії щигликів. В результаті ми отримали специфічний розподіл МВ та ВВ взаємодій у порівнянні із іншими територіями. Так встановлено, що у природі щиглики виявляються агресією лише у МВ контактах у співвідношення 1 до 3 агресивних до неагресивних контактів. На біостаціонарі «Вакалівщина» відсоток агресивних контактів вже переважав у ВВ взаємодіях, також і частота ВВ агресії є вищою за МВ. А вже у дендропарку «Олександрія», хоча й

випадки агресії у ВВ контактах частіше ніж в МВ, проте серед усіх агресивних взаємодій домінують МВ.

Таблиця 6.35

Відсоток поведінкової реакції від усіх контактів *Carduelis carduelis*

	КПЗ		Вакалівщина		Олександрія	
	МВ	ВВ	МВ	ВВ	МВ	ВВ
	<i>Carduelis carduelis</i>					
Загальна к-сть контактів	53,33 (120)*	46,67 (105)*	67,98 (465)*	32,02 (219)*	63,49 (273)*	36,51 (157)*
Агресивні контакти	25 (30)*	0 (0)*	4,09 (19)*	14,18 (31)*	4,76 (13)*	7,01 (11)*
Неагресивні контакти	75 (90)*	100 (105)*	95,91 (446)*	85,84 (188)*	95,24 (260)*	92,99 (146)*
Відсоток від усіх агресивних контактів	100	0	38	62	54,17	45,83
Частота випадків агресії	0,33	0	0,04	0,17	0,05	0,08

Примітка: * — наведено абсолютні дані, від яких розраховано відсоткові показники у %; «числове значення» — кількість випадків реакції агресії;

Нагадаємо, що нульова гіпотеза включає зміст про те, що МВ та ВВ агресивні контакти є кількісно однаковими на різних територіях. Перевірка гіпотези методом χ^2 з поправкою Йейтса відкидає H_0 для даних з Канівського заповідника та біостаціонару «Вакалівщина» та вказує на достовірні відмінності між співвідношенням МВ та ВВ контактів. Аналіз вказує на достовірність даних з КПЗ ($\chi^2=28,164$ та $\phi=6,429$; $p<0,001$) та «Вакалівщини» ($\chi^2=20,817$ та $\phi=4,454$; $p<0,001$). Натомість, в штучно трансформованих середовищах («Олександрія» $\chi^2=0,575$ та $\phi=0,938$; $p>0,05$) достовірної різниці у прояві реакції агресії у МВ та ВВ контактах щигликів немає і ми не можемо стверджувати про збільшення чи зменшення випадків реакції агресії за тих або інших умов. Вірогідно, на такий тип поведінки щигликів мають вплив інші, не враховані нами, фактори.

Порівняння окремо МВ агресії на трьох досліджуваних територіях встановило достовірні відмінності для територій КПЗ із «Вакалівщиною» ($\chi^2=51,672$ та $\phi =6,241$; $p<0,001$) та КПЗ із «Олександрією» ($\chi^2=32,992$ та $\phi =,524$; $p<0,001$). Проте прояв МВ агресія виявився однаковим в «Олександрії» та на біостаціонарі «Вакалівщина» ($\chi^2=0,0062$ та $\phi =0,446$; $p>0,05$). Так само й у випадку порівнянні ВВ агресії достовірні відмінності для територій КПЗ із «Вакалівщиною» ($\chi^2=14,840$ та $\phi =4,927$; $p<0,001$) та КПЗ із «Олександрією» ($\chi^2=6,036$ та $\phi =2,752$; $p<0,001$), а прояв ВВ агресія виявився однаковим в «Олександрії» та на біостаціонарі «Вакалівщина» ($\chi^2=4,017$ та $\phi =2,266$; $p>0,05$).

Виходячи із цих даних, помітно, що для щигликів вплив зміни антропогенного фактору сильно відображається як у ВВ структурі так і в МВ взаємодіях. Тобто в напрямку від природної до антропогенно зміненої території щиглики стають агресивнішу ставитися до особин свого виду, як найближчих особистісних конкурентів, на відміну від природної території де, є велика кількість інших видів-конкурентів, що зменшує прес турбування щодо особин свого виду.

Міжвидова соціальна структура. Ілюстрацією до визначеного вище відсотку міжвидової агресії є побудовані соціограми (Додаток А, рис.А.11 а-в). Згідно розподілу агресивних взаємодій у міжвидовій соціальній структурі, прояв агресії має як значні відмінності, так і певні закономірності. Так щиглики завжди взаємно агресивно реагують на *F. coelebs* та захищаються від нападок з боку *T. philomelos* та *T. merula*. Але вже в «Олександрії» щиглик активно нападає на більшість зустрінутих видів, а на території «Вакалівщини» йому доводиться захищатися від більшості видів, та з більшим їх числом вступати у взаємні агресивні контакти.

Рейтинг успішності агресивних реакцій. У досліджуваних лісових угрупованнях щиглики мають не дуже високий сумарний рейтинг агресивних взаємодій (табл. 6.36). Так, у КПЗ успіх нападів компенсується програшами у захисті території. В урбанізованому середовищі «Олександрії» спостерігається повний сумарний програш як при захисті так і при нападі,

хоча, як було зазначено вище, вид активно нападає на більшість зустрінутих птахів. Але у природних територіях із незначним антропогенним впливом навпаки, хоча рейтинг захисту дещо програшний, але успіх при нападі значно компенсує виправданість енергетичних витрат на агресивну поведінку.

Таблиця 6.36

Успіх агресивного контакту *Carduelis carduelis*

	КПЗ	Вакалівщина	Олександрія
Захист	1,25	-0,30	-1,74
Напад	-1,25	2,30	-1,26
Σ	0	2	-3

В усіх лісових угрупованнях щиглик успішно захищає своє місце на водопої від блакитної синиці, але програє дрозду чорному та співочому та іншим щигликам на територіях із антропогенним впливом, а у природі та урболандшафті ще й зяблику, (ДОДАТОК Б, рис. Б.11.а-в). Також у місцевостях із впливом людини (дендропарк «Олександрія» та біостаціонар «Вакалівщина») щиглики виграють напад у синиці великої та інших щигликів, у природі (КПЗ) та урболандшафті (дендропарк «Олександрія») у зябликів.

Таким чином, не можна однозначно встановити якість конкретні спільні міжвидові ранги щиглика відносно інших видів в угрупованнях. На кожній конкретній території на такий статус впливає велика кількість факторів, або з іншого боку, це вказує на можливість «лабільного рангу» саме для щигликів. Тобто такого, що буде залежати лише від випадкового результату зіткнення, у певному місці та у певний період часу.

6.5.3. Костогриз *Coccothraustes coccothraustes*

Костогриз (*Coccothraustes coccothraustes*) широко поширений по всій Євразії (від Британських островів до Японії та Аляски), зазвичай не заходить далеко на північ і північний схід. В Україні трапляється майже на всій території, крім Присивашся та рівнинного Криму; мігрує і зимує скрізь. Костогриз гніздиться в листяних і мішаних лісах, гаях, садах, дібровах,

полезахисних посадках і парках, іноді поблизу людського житла. Костогриз перебуває під захистом Бернської конвенції. Для збереження виду необхідно забезпечення кормової бази, що потребує відмови від пестицидів та утримання залишків плодів плодово-ягідних кісточкових рослин, а також місць придатних для гніздування, що передбачає збереження в садах, парках та лісах, гушавин, високих та старих дерев і кущів.

Динаміка зайнятості на водопої. Згідно динаміки активності прильоту та зайнятості костогриза на місцях водопою (табл. 6.37), відмічено, що піки прильоту відповідають пікам зайнятості на водопої питтям та пошуком кормових об'єктів лише на території «Вакалівщини».

Таблиця 6.37

Піки зайнятості у поведінкових актах на місцях водопою протягом доби

	КПЗ			Вакалівщина			Олександрія		
Піки	Ранок	День	Вечір	Ранок	День	Вечір	Ранок	День	Вечір
присутність	10	16	18	5,9	14	17,20	8	13,16	-
купання	8	13,16	18,20	9,11	15	17	11	16	20
пиття	6,9	16	19	5,9	14	18,20	6,10	13	19
пошук корму	6	15	18	5,9	15	20	7,11	16	19

На інших місцях таке явне співпадіння відсутнє. Хоча на усіх трьох територіях встановлена сильна кореляція між появою виду на водопої та зайнятістю у поведінкових актах (табл. 6.38), що у свою чергу свідчить про використання видом водопою задля усіх можливих ресурсів.

Таблиця 6.38

Сила зв'язку агресивності та динаміки активності прильоту на водопій із зайнятістю у поведінкових актах на водопої

	Динаміка активності прильоту			Агресивність		
	КПЗ	Олександрії	Вакалівщина	КПЗ	Олександрії	Вакалівщина
купання	0,778	0,914	0,863	-	0,631	0,486
пиття	0,890	0,950	0,864	-	0,550	-
пошук корму	0,857	0,802	0,594	0,530	0,481	-

Саме в антропогенно навантажених територіях, як дендропарк «Олександрія», за усі можливі ресурси на водопої костогризи конкурують із

проявом агресії, хоча такий зав'язок є середньої та помірної сили. Лише у Канівському заповіднику для костогризів наявний зв'язок агресії із пошуком кормових об'єктів на водопої. В той час на території проміжного типу, «Вакалівщині», відмічено помірну кореляцію із потребою у очищенні та зволоженні оперення.

Цей розподіл зв'язку агресії із потребами на водопої у лісових екосистемах пояснюється їх біологічною значущістю у конкретній місцевості. А оскільки досліджуваний водопій є місцем, що вид активно використовує, наявна й конкуренція, але внутрішньовидова. Ця конкуренція за необхідний ресурс характеризується наявністю середньої кореляції між проявом агресії костогризами та чисельністю особин свого виду у КПЗ ($r=0,496$; $p<0,05$) та дендропарку «Олександрія» ($r=0,629$; $p<0,05$).

Вплив присутності масових видів території на агресивність.

Випадки агресивної поведінки костогризом не корелюють із розмірними характеристиками інших видів птахів (розмірні дані взяті із визначника «Птахи фауни України» [70]).

Не зважаючи на це, у природі прояв агресії костогризом помірно корелює із чисельністю зябликів ($r=0,426$; $p<0,05$), чорних дроздів ($r=0,469$; $p<0,05$) та блакитних синиць ($r=0,420$; $p<0,05$), а також із агресивністю болотяної гаїчки ($r=0,550$; $p<0,05$) та чорного дрозда ($r=0,471$; $p<0,05$). Також на території біостаціонару «Вакалівщина» наявна помірна кореляція прояву агресії у костогриза із чисельністю зябликів ($r=0,465$; $p<0,05$) та великих синиць ($r=0,460$; $p<0,05$). Там же відмічена середня кореляція із агресивністю зябликів ($r=0,574$; $p<0,05$) та кропив'янок чорноголових ($r=0,643$; $p<0,05$). І якщо з масовими видами встановлена лише помірна кореляція, то загальний прояв агресивної поведінки з усіма сусідніми птахами вже середньо та сильно корелює із проявом агресії у костогриза: у КПЗ $r=0,674$; $p<0,01$, в «Олександрії» $r=0,878$; $p<0,01$, у «Вакалівщині» $r=0,548$; $p<0,05$. Так само і чисельність птахів на це впливає: у КПЗ $r=0,610$; $p<0,05$ та в «Олександрії» $r=0,703$; $p<0,01$.

Прояв агресивної поведінки. Зареєстровано усі контакти костогризів на водопоях, де відмічалась агресія, її відсутність та невстановлені контакти. Так, на території КПЗ виявлена агресивна реакція на 11 з 22 зустрінутих видів (це 50% видів території водопою), за виключенням особин свого виду. У «Вакалівщині» реакція агресії наявна на 9 з 22 видів (це 41% видів території водопою), а у дендропарку «Олександрія» — на 13 з 22 (це 59% видів птахів території водопою). Не вдалося зареєструвати жодних контактів для *Coccythraustes* у КПЗ в «Олександрії» із *S. serinus*, *M. alba*, *A. caudatus*, у «Вакалівщині» із *F. parva*, *F. hypoleuca*. У міжвидових конфліктах для *C. coccythraustes* завжди виявлена реакція агресії на *T. philomelos*, *T. merula*, *P. major*, *F. coelebs*, *F. albicollis*. Крім того, костогризи, у середньому, в 2 рази частіше нападають на вже присутнього на водопої птаха, ніж на тих, що з'явилися пізніше.

У природних лісових угрупованнях Канівського заповідника та дендропарку «Олександрія» частота МВ конфліктів костогриза значно перевищує частоту ВВ агресивних взаємин, а на території стаціонару «Вакалівщина» є близько співмірною, з переважанням у МВ взаємодіях, що відповідає відомій схемі [24] (табл. 6.39). В той же час, у співвідношенні агресивних до неагресивних контактів у КПЗ та «Вакалівщині» переважають ВВ випадки агресії, а вже у дендропарку «Олександрія» переважає МВ агресія. І хоча від усіх випадків агресивних зіткнень відсотково домінують міжвидові, частота таких зіткнень у природі більше всередині виду, тоді як в урболандшафті – у МВ контактах.

Результати аналізу отриманих даних щодо співвідношення МВ та ВВ контактів на кожній з досліджуваних територій подібні до даних про щиглика. Так, при перевірці гіпотези методом χ^2 з поправкою Йейтса ми відкидаємо H_0 для даних з Канівського заповідника та біостаціонару «Вакалівщина» та встановлюємо достовірні відмінності між співвідношенням МВ та ВВ контактів. Аналіз вказує на достовірність даних з КПЗ ($\chi^2=8,057$ та $\phi=2,669$; $p<0,001$) та «Вакалівщини» ($\chi^2=18,457$ та $\phi=5,611$; $p<0,001$). Натомість, в

штучно трансформованих середовищах («Олександрія» $\chi^2=0,291$ та $\phi =0,69$; $p>0,05$) достовірної різниці у прояві реакції агресії у МВ та ВВ контактах костогризів немає і ми не можемо стверджувати про збільшення чи зменшення випадків реакції агресії за тих або інших умов.

Таблиця 6.39

Відсоток поведінкової реакції від усіх контактів *C. coccothraustes*

	КПЗ		Вакалівщина		Олександрія	
	МВ	ВВ	МВ	ВВ	МВ	ВВ
Загальна к-сть контактів	87,15 (1085)*	12,85 (160)*	73,33 (935)*	26,67 (340)*	73,49 (779)*	26,51 (281)*
Агресивні контакти	5,62 (61)*	11,88 (19)*	5,56 (52)*	12,94 (44)*	9,88 (77)*	8,54 (24)*
Неагресивні контакти	94,38 (1024)*	88,12 (141)*	94,44 (883)*	87,06 (296)*	90,12 (702)*	91,46 (257)*
Відсоток від усіх агресивних контактів	76,25	23,75	54,17	45,83	76,24	23,76
Частота випадків агресії	0,06	0,13	0,06	0,15	0,11	0,09

Примітка: * — наведено абсолютні дані, від яких розраховано відсоткові показники у %; «числове значення» — кількість випадків реакції агресії;

Порівняння окремо МВ та ВВ агресії на трьох досліджуваних територіях встановило що відмінностей у їх прояві немає, окрім випадку достовірної різниці МВ агресії при порівнянні дендрологічного парку «Олександрія» із КПЗ ($\chi^2=11,403$ та $\phi =3,45$; $p<0,001$) та із біостаціонаром «Вакалівщина» ($\chi^2=10,798$ та $\phi =3,34$; $p<0,001$).

Загалом костогриз є одним з цікавих видів птахів у лісових орнітокомплексах. Згідно отриманих нами даних, на їх ВВ взаємодії майже ніяк не впливає фактор антропогенної трансформації території, а на МВ взаємодії (тобто збільшення частоти випадків МВ агресії) помітно лише при порівнянні із урболандшафтом, як то дендропарк «Олександрія». Ми пояснюємо це припущенням, що в костогризів відпрацьована стабільна структура внутрішньовидових відносин, де наявний певний рівень соціальних

відносин, поки що докладно не вивчений. А от значні антропогенні перетворення ландшафту збільшують наявність кормової бази птахів, приваблюючи значне видове різноманіття, та змушують птахів вступати у активну боротьбу у міжвидовій структурі орнітокомплексу.

Міжвидова соціальна структура. Значні відмінності у розподілі міжвидової агресії ілюструють соціограми (Додаток А, рис. А.12.а-в), де, згідно розподілу агресивних взаємодій у міжвидовій соціальній структурі, прояв агресії має як значні відмінності, так і певні закономірності. Так, костогризи завжди взаємно агресивно реагують на *T. philomelos*, *T. merula*, *Parus major* та *F. coelebs*. Причому й у природі й у дендропарку костогризи нападають на *S. atricapilla* та *M. striata*. Із *F. albicollis* на природних територіях наявна взаємна агресія, а вже в урболандшафті агресивна відповідь з боку *F. albicollis* відсутня. Максимально різноманітні відносини наявні між костогризом та *P. palustris*. І якщо загалом у природі наявна приблизно однакова кількість видів, у контакті з якими наявна агресивна відповідь, та на які можна нападати без супротивної відповіді, то вже в урболандшафті чисельність видів на які костогриз реагує агресивно без такої відповіді зростає у рази. Натомість за умов проміжного типу середовища велика кількість птахів починають відповідати на агресію з боку костогризів.

Рейтинг успішності агресивних реакій. У досліджуваних лісових угрупованнях із природним ландшафтом костогризи мають високий сумарний рейтинг агресивних взаємодій (табл. 6.40).

Таблиця 6.40

Успіх агресивного контакту *Coccothraustes coccothraustes*

	КПЗ	Вакалівщина	Олександрія
Захист	1,93	1,26	-1,00
Напад	1,74	5,75	0
Σ	3,67	7,01	-1,00

Так, і у КПЗ і у «Вакалівщині» успіх захисту та нападу є достаньо високими у порівнянні з іншими видами. Але вже в урбанізованому

середовищі «Олександрії» спостерігається вагомий сумарний програш при захисті та нульовий при нападі, хоча, як було зазначено вище, вид активно нападає на більшість зустрінутих птахів.

В усіх лісових угрупованнях костогриз успішно захищає своє місце на водопої від чорного дрозда, але програє йому напад (ДОДАТОК Б, рис.Б.12.а-в). Безсумнівний повний виграш нападу на мухоловку сіру. Так само завжди костогриз програє захист, але виграє напад у дрозда співочого, синиці великої та зяблика. Подібне співвідношення характерно й у сутичках із своїм видом. Найрізноманітніший результат агресивних сутичок притаманний контактам костогриза із гаїчкою болотяною. Можливо, це більше характеризує можливості пристосування саме гаїчки. На більшості досліджених територій костогризи є високоранговим видом, та лише в умовах близькості людського фактору на потенційні домінантні можливості костогриза впливають певні фактори.

ВИСНОВКИ

У роботі викладено результати вивчення міжвидових та внутрішньовидових агресивних взаємодій 21 виду лісових птахів Лісостепової зони України на трьох дослідних ділянках з місцями водопою (Канівський заповідник, дендропарк «Олександрія» та біостаціонар «Вакалівщина»), а також запропоновано оригінальний метод розрахунку рейтингу успішності агоністичної взаємодії птахів на водопої. На підставі цього зроблено наступні висновки:

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

2. Зростання чисельності присутніх поруч особин птахів на досліджених місцях водопою викликає прояв агресивної поведінки. У Канівському заповіднику наявний сильний зв'язок між цими поведінковими проявами, у дендропарку «Олександрія» та у біологічному стаціонарі «Вакалівщина» кореляційний зв'язок середньої сили.

3. Більшість прильотів лісових птахів до води протягом доби на дослідних ділянках викликані потребою у купанні. Виявлено сильний кореляційний зв'язок між динамікою чисельності та зайнятості у акті купання птахів у Канівському заповіднику, дендропарку «Олександрія» та біостаціонарі «Вакалівщина». У дендропарку «Олександрія» в ранкові години спостерігається великий пік прильоту птахів з метою пиття, тоді як протягом дня більшість прильотів по'язані з купанням. На інших ділянках співвідношення мети прильоту птахів більш вирівняне протягом дня.

4. Із 21 спільного виду птахів на всіх трьох досліджених територіях, видами-агресорами є зяблик, костогриз, дрізд чорний та співочий, синиця велика та блакитна, гаїчка болотяна та мухоловка білошия. Кропив'янка

чорноголова та вільшанка є ініціаторами агресивної взаємодії лише у Канівському заповіднику та дендропарку «Олександрія», а повзик та щиглик – на біостаціонарі «Вакалівщина» та в дендропарку «Олександрія».

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

6. За рейтингом успішності видів у агоністичних контактах виділено чотири групи видів: I – види-домінанти, що успішно захищаються та нападають; II – види, що успішно захищаються, але програють при нападі; III – види, що програють захист та напад, займають підлегле положення у досліджуваних біоценозах; IV група – види, що успішно нападають, але програють захист. Для частини видів птахів успішність агресивної поведінки відрізнялася на різних ділянках. На всіх ділянках до I групи належав чорний дрізд, до III – синиця блакитна та підкоришник, до IV – зяблик, вільшанка, кропив'янка чорноголова, синиця велика, гаїчка болотяна та зеленяк.

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

СПИСОК ВИКОРИСТАНИХ ДЖЕРЕЛ

1. Аманова, М.А. 1962. О потреблении воды птицами в пустыне. *Мат-лы III Всесоюз. орнитол. конф.*, с. 8–10.
2. Аманова, М.А. 1965. К характеристике ритма прилета птиц на водопой в условиях пустыни. *Мат-лы IV Всесоюз. орнитол. конф.*, с. 9–10.
3. Аманова, М.А. 1982. Эколого-морфологические и физиологические адаптации водного обмена птиц Каракумов. Ашхабад: Ылым, 200 с.
4. Аманова, М.А. 2006. Морфологические изменения почек птиц при адаптации к условиям пустыни. *Орнитол. иссл. в Сев. Евразии: Тез. XII Междунар. орнит. конф. Сев. Евразии.* с. 31–32.
5. Андрієнко, Т.Л. (Ред.) 2001. Заповідні скарби Сумщини. Джерело, Суми, 208 с.
6. Вильбасте, Х. 1983. Размер кладки у большой синицы: роль плодовитости и полиморфизма в разных биотопах. *Тез. докл. 11-й Прибалт. орнитол. конф.*, с. 70–71.
7. Гандзюра, В.П. 2009. Екологія: Навчальний посібник. Видання 2-ге, перероблене і доповнене. ТОВ «Сталь», Київ, 375 с.
8. Гілецький, Й.Р., Слива, Р.Р., Богович, М.М. 2009. Географія:довідник. Ранок: Веста, Харків, 447 с.
9. Горобець, Л.В. 2004. Щільність гніздових популяцій чорного та співочого дроздів в різних біотопах Дністровсько-Дніпровської лісостепової провінції. Облік птахів: підходи, методики, результати. Житомир, с. 105–107.
10. Горобець, Л.В. 2007. Видовий склад птахів в місцях водопою в лісових екосистемах. Біол. XXI ст.: теор. практика, виклад.: Мат. міжнар. наук. конф., с. 196–198
11. Горобець, Л.В. 2009. Добова активність прильоту на місця водопою птахів грабової діброви Канівського природного. *Наук. записки Тернопільського нац. пед. ун-ту ім. Володимира Гнатюка. Серія: Біологія*

3(40), с. 11–14.

12. Горобець, Л.В. 2009. Спостереження за поведінкою *Fringilla coelebs* та *Erithacus rubecula* на місцях водопою. Мат. Всеукр. наук. конф. присвяч. 175-річчю заснування кафедри зоології «Зоологічна наука у сучасному суспільстві», с. 135–137.

13. Горобець, Л.В. 2011. Значення місць водопою для гніздових популяцій птахів лісових екосистем. Автореф. дис. ... канд. біол. наук. Київ, ННЦ "Інститут біології" КНУ ім. Тараса Шевченка, 20 с.

14. Горобець, Л.В., Серебряков, В.В. 2009. Відвідування місць водопою птахами лісових екосистем за різних погодних умов. *Природничий альманах. Біологічні науки* 12, с. 58–64.

15. Горошко О.А, Грищенко В.Н., Згерская Л.П., Петрисенко Л.Ф., Ружиленко Н.С., Смогоржевський Л.А., Цвелих А.Н. 1989. (Ред.). Позвоночные животные Каневского заповедника: Круглоротые и рыбы; земноводные и пресмыкающиеся; птицы; млекопитающие (аннотированные списки видов). АН УРСР. Зоол. Ин-т, ВИНТИ, Москва; 44 с

16. Грачик, Р. 1975. Интродукция из Познани в Киев черных дроздов (*Turdus merula* L.). *Вестник зоологии* 3, с.29–32.

17. Добрынина, И.Н. 1963. Изменение полового и возрастного состава и некоторых признаков пола и возраста зябликов в течение осеннего пролета. Тез. докл. 5-й Прибалт. орнитол. конф., с. 55–57.

18. Дольник, В.Р., Паевський, В.Р. 1979. Динамика численности птиц прибалтийских популяций в 1960- 1976 г.г. *Экология* 4, с. 59– 69.

19. Егорова, Г.В., Иванов, А.Е., Константинов В.М. 2007. Сравнительная экология близкородственных видов мухоловок рода *Ficedula*. ФГОУ-ВПО-МГАВМиБ имени К. И. Скрябина, Москва, 179 с.

20. Загороднюк, І. 2007. Конфлікт через збіг ніш у видів-двійників: оцінка за сталою Хатчінсона. *Науковий Вісник Ужгородського університету. Серія Біологія* 20, с. 5–13.

21. Загороднюк, І. 2008. Різноманіття ссавців та видове багатство гільдій. *Науковий Вісник Ужгородського університету. Серія Біологія* 24, с. 11–23.
22. Заставный, Ф.В. 1994. Географія України. Кн.1. Свет, Львов, 472 с.
23. Зорина, З.А., Калинина, Т.С., Маркина, Н.В. 1989. Способность к обучению у ворон и голубей: формирование системы дифференцировок стимулов по цвету при нарастающем количестве подкрепления. *Журнал высшей нервной деятельности им. И.П. Павлова* 39(4), с. 660–666.
24. Иваницкий, В.В. 1982. Этологические аспекты взаимоотношений между близкими видами животных. *Зоологический журнал* 61(10), с. 1461–1471.
25. Иванницкий, В.В. 1980. Межвидовые отношения симпатрических видов каменок (*Oenanthe*, *Turdidae*, *Passeriformes*). Поведенческие аспекты сосуществования близких видов. *Зоологический журнал* 59(5), с. 739–749.
26. Иванов, А.А. 2007. Этология с основами зоопсихологии: Учебное пособие. Издательство «Лань», СПб., 624 с.
27. Иванов, А.Е. 2006. Экология близкородственных видов мухоловок рода *Ficedula* в местах их симбиотопии. *Русский орнитологический журнал* 13(351), с. 87–94.
28. Ильина, Т.А., Федорянская, Л.В. 1982. Бюджет времени и энергии у самца и самки зяблика *Fringilla coelebs* в гнездовой период. Бюджеты времени и энергии у птиц в природе. Ленинград. С. 109–124.
29. Исаков, Ю.А. 1948. Элементарные популяции у птиц. *Тр. Бюро кольцевания* 7, с. 48–67.
30. Кайданов, Л.З. 1965. Анализ действия полового отбора в популяциях животных (куры, дрозофила). Автореф. дисс. ... канд. биол. наук., Ленинград, 19 с.
31. Калиберная, У. 2009. Изучение некоторых особенностей поведения синицы большой (*Parus major*) на территории п. Вейделевка в зимнее время. *Муниципальное общеобразовательное учреждение*

«Вейделевская средняя общеобразовательная школа Вейделевского района Белгородской области», с. 9.

32. Кандауров, Е.К. 1984. Проблема врановых в антропогенных ландшафтах. *Экология, биоценоз и хоз. значение врановых птиц*, с. 22-24.

33. Капитонова, Л.В., Формозов, Н.А., Федоров, В.В., Керимов, А.Б., Селиванова, Д.С. 2012. Особенности поведения и экологии большой синицы *Parus major* Linneus, 1758 и восточной *P. minor* Temmink et Schlegel, 1848, как возможные факторы поддержания устойчивости видоспецифических фенотипов в зоне сообитания и локальной гибридизации. *Орнитологический журнал* 3, с. 37–46.

34. Книш, М.П. 1998. Птахи околиць біологічного стаціонару «Вакалівщина». *Зб. наук. праць. Вакалівщина: До 30-річчя біостаціонару Сумського пед-ту*, с. 99–120.

35. Кочиш, И.И., Сидоренко Л.И., Щербатов, В.И. 2005. Биология птиц. Колос, Москва, 203 с.

36. Крушинский, Л.В. 1986. Биологические основы рассудочной деятельности. Изд-во Московского университета, Москва, 270 с.

37. Кудрявцев, А.А. 1999. Клімат України. Генеза, Київ, 176 с.

38. Лакин, Г.Ф. 1973. Биометрия. Учебное пособие. Высшая школа, Москва, 343 с.

39. Ларионов, В.Ф. 1927. К вопросу об определении численного отношения полов у птиц в природе. Труды лаборатории. экспериментальной биологии Московского зоопарка. Т. 2., с. 119–136.

40. Левин, А.С., Губин, Б.М. 1962. Биология птиц интразонального леса: (на примере воробьиных в пойме р. Урал). Наука, Алма-Ата, 248 с.

41. Лопарев, С.О. 2010. Визначення та вивчення птахів в умовах польової практики. Методичні вказівки до орнітологічних екскурсій. Фітосоціоцентр, Київ, 84 с.

42. Лоренц, К. 1984. Год серого гуся. Мир, Москва, 191 с.

43. Лоренц, К. 1994. Агрессия (так называемое «зло»). «Прогресс», «Универс», Москва, 130 с.
44. Мак-Фарленд, Д. 1988. Поведение животных: Психобиология, этология и эволюция. Мир, Москва, 520 с.
45. Мальчевский, А.С., Голованова, Э.Н., Пуинский, Ю.Б. 1976. Птицы перед микрофоном и фотоаппаратом. Ленинградский гос. Ун-т им. А.А. Жданова, Ленинград, 112 с.
46. Маринич, О.М., Шищенко, П.Г., 2005. Фізична географія України: підручник. Знання, Київ, 511 с.
47. Маркова, А. Турчик, А. Горобець, Л. 2013. Особливості поведінки лісових птахів на місцях водопою. *Вісник КНУ ім. Т. Шевченка. Біологія* 63, с. 39–43.
48. Маркова, А.О. 2011. Поведінкові особливості використання місць водопою лісовими птахами. *Матеріали VI між нар. конф. молодих науковців*, с. 469–470.
49. Маркова, А.О. 2012. Основні поведінкові реакції птахів дендропарку «Олександрія» на місцях водопою. *Матеріали VII між нар. конф. молодих науковців*, с. 270–271.
50. Масляк, П., Олійник, Я.Б., Степаненко, А.В., Шищенко, П.Г. 1998. Географія. Програма і відповіді на всі запитання. Товариство «Знання», КОО, Київ, 825 с.
51. Мельниченко, Н.Л. 1998. Географическая изменчивость кормового поведения массовых видов воробьиных птиц широколиственных лесов. *Вестник ВООП* 6. с. 6–14.
52. Михеев, А.В. 1960. Биология птиц. Учпедгиз, Москва, 300 с.
53. Наумов, Н.П. 1963. Экология животных. Высшая школа, Москва, 618 с.
54. Наумов, Н.П. 1967. Структура популяций и динамика численности наземных позвоночных. *Зоологический журнал* 46(10), с. 1470—1486.

55. Наумов, Н.П. 1977. Биологические (сигнальные) поля и их значение в жизни млекопитающих. Успехи современной териологии. Наука, Москва, с. 93—110.
56. Панов, Е.Н. 1978. Механизмы коммуникации у птиц. Наука, Москва, 306 с.
57. Панов, Е.Н. 1983. Методологические проблемы в изучении коммуникации и социального поведения животных. Зоология позвоночных. Проблемы этологии наземных позвоночных. Т. 12, с. 5—70.
58. Панов, Е.Н. 1983. Поведение животных и этологическая структура популяций. Наука, Москва, 423 с.
59. Панов, Е.Н. 2005. Судьбы сравнительной этологии. *Зоологический журнал* 84(1), с. 104—123
60. Панов, Е.Н., Иваницкий, В.В. 1975. Межвидовые территориальные отношения в смешанной популяции чернобокой каменки *Oenanthe finchi* и каменки-плешанки *O. pleschanka* на полуострове Мангышлак. *Зоологический журнал* 54(9), с. 1357—1370.
61. Панов, Е.Н., Иваницкий, В.В. 1979. Пространственные взаимоотношения четырех видов сорокопутов в Южной Туркмении. *Зоологический журнал* 58(10), с. 1518—1535.
62. Попов, С.В., Ильченко, О.Г. 2008. Методические рекомендации по этологическим наблюдениям за млекопитающими в неволе. Московский зоопарк, Москва, 165 с.
63. Промптов, А.Н. 1957. Птицы в природе. Гос. уч. -пед. изд-во МП РСФСР, Ленинград, 490 с.
64. Рябицев, В.К. 1977. Результаты исследования межвидовых территориальных отношений птиц на Южном Ямале. *Зоологический журнал* 56(2), с. 232—242.
65. Серебряков, В.В. 1979. Суточная активность птиц Каневского заповедника на водопое в гнездовой период. Тез. Всесоюзн. Конф. Молод. Уч. «Экология гнездования птиц и методы её изучения», с. 190-192.

66. Соцкая, М.Н. 2007. Хрестоматия. Зоопсихология и сравнительная психология. Ч.2. (приложение к учебнику). МГУ им. М.В. Ломоносова, Москва, 1172 с.
67. Тинберген, Н. 1969. Поведение животных. Мир, Москва, 192 с.
68. Тинберген, Н. 1970. Осы, птицы, люди = Curious naturalists. Мир, Москва, 336 с.
69. Тинберген, Н. 1974. Мир серебристой чайки = The Herring Gull's World. Мир, Москва, 272 с.
70. Фесенко, Г.В., Бокотей, А.А. 2002. Птахи фауни України: Польовий визначник. Київ, 208 с.
71. Фридман, В.С. 1996а. К новой теории эволюции форм коммуникации сигналов и птиц. *Мат-лы II конфер. Молод.орнитологов Украины. Ул.С.: В.М. Груцилу – Чернці*, с. 185–189
72. Фридман, В.С. 1996б. Закономерности преобразования форм сигнала при видообразования у птиц. *Мат-лы II конфер. молод.орнитологов Украины. Ул.С.: В.М. Груцилу – Чернівці*, с.189–193.
73. Фридман, В.С. 1996в. Поведение молодых больших пёстрых дятлов при расселении. *Бюл. МОИП. Отд. биол.* 101(3), с. 22–25.
74. Хайнд, Р. 1975. Поведение животных. Мир, Москва, 856 с.
75. Хейнрих, Б. 1993. Ворон зимой. Мир, Москва, 336 с.
76. Хейнрот, О. 1947. Из жизни птиц. Государственное издательство иностранной литературы, Москва, 216 с.
77. Хейфец, Е., Линдсей, Д. 1987. Поведение животных и методика исследований. *Сельское хозяйство за рубежом* 1, с. 57–61.
78. Чернецкий, И. П. 1947. Геологический очерк Сумской области. Полезные ископаемые. Сумы, с. 255–285.
79. Шилов, I.A. 1968. Регуляция теплообмена у птиц. *Изд-во Московского ун-та, Москва*, 252 с.
80. Шилов, I.A. 1977. Экологические основы популяционных отношений у животных. *Изд-во Московского ун-та, Москва*, 262 с.

81. Шилов, I.A. 1985. Физиологическая экология животных: Учеб. пособие для биол. спец. вузов. Высшая школа, Москва, 326 с.
82. Шовен, Р. 2009. Поведение животных. 2-е изд. Пер. с фр. Л.С. Бондарчука, З.А. Зориной. Москва, 487 с.
83. Щербатов, В.И., Сидоренко, Л.И. 1994. Этология в промышленном птицеводстве. Краснодар: Кубанский ГАУ, 100 с.
84. Яблоновская-Грищенко, Е.Д., Грищенко, В.Н. 2007. Диалекты песни зяблика на территории лесной и лесостепной зон Украины и региона Украинских Карпат. *Беркут* 16(1), с. 141–155.
85. Яблоновская-Грищенко, Е.Д., Грищенко, В.Н. 2010. Комплекс песен зяблика г. Киева и его территориальные связи. *Беркут* 19, с. 161–172.
86. Яблоновская-Грищенко, Е.Д., Грищенко, В.Н. 2012. Использование биоакустических методов в фаунистических исследованиях. *Беркут* 21, с. 183–200.
87. Яблоновська-Грищенко, Є.Д., Грищенко, В.М. 2006. До питання стабільності територіальних комплексів типів пісень зяблика. *Заповідна справа в Україні* 12(2), с. 53–58.
88. Яблоновська-Грищенко, Є.Д., Грищенко, В.М. 2008. Біоакустичні дослідження в Канівському заповіднику: сучасний стан та перспективи. *Заповідна справа в Україні* 14(2), с. 22–25.
89. Adams, D.C. 2004. Character displacement via aggressive interference in Appalachian salamanders. *Ecology* 85, p. 2664–2670.
90. Aguillon, S.M., Duckworth, R.A. 2015. Kin aggression and resource availability influence phenotype-dependent dispersal in a passerine bird. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 69(4), p. 625–633.
91. Akcaay, Ç., Anderson, R.C., Nowicki, S., Beecher, M.D., Searcy, W.A. 2015. Quiet threats: soft song as an aggressive signal in birds. *Animal Behaviour* 105, p. 267–274.
92. Altmann, J. 1974. Observational study of behavior: Sampling Methods. *Behaviour* 49, p. 227–267.

93. Anderson, C.N., Grether, G.F. 2011. Multiple routes to reduced interspecific territorial fighting in *Hetaerina* damselflies. *Behavioral Ecology* 22(3), p. 527–534.
94. Anderson, R.C., DuBios, A.L., Piech, D.K., Searcy, W.A., Nowicki, S. 2013. Male response to an aggressive visual signal, the wing wave display, in swamp sparrows. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 67(4), p. 593–600.
95. Arnott, G., Elwood, R.W. 2009. Assessment of fighting ability in animal contests. *Animal Behaviour* 77, p. 991–1004.
96. Arntzen, J.W., Sparreboom, M. 1989. A phylogeny for the Old World newts, genus *Triturus*: biochemical and behavioural data. *J. Zool., Lond.* 219, p. 645–664.
97. Azrin, N.N., Hutchinson, R.R. 1967. Conditioning of the aggressive behavior of pigeons by a fixed-interval schedule of reinforcement. *J. exp. Anal. Behav.* 10, p. 395–402.
98. Badyaev, A.V., Uller, T. 2009. Parental effects in ecology and evolution: mechanisms, processes and implications. *Philos. Trans. R. Soc. London Ser. B.* 364, p. 1169–1177.
99. Badyaev, A.V., Young, R.L., Hill, G.E., Duckworth, R.A. 2008. Evolution of sex-biased maternal effects in birds. IV. Intra-ovarian growth dynamics can link sex determination and sex-specific acquisition of resources. *Evol. Biol.* 21, p.449–460.
100. Beecher, M.D. 2008. Function and mechanisms of song learning in song sparrows. *Adv. Stud. Behav.* 38, p. 167–225.
101. Berkowitz, L. 1963. Aggression. A social psychological analysis. McGraw-Hill, New York, 361 p.
102. Bernardo, J. 1996. Maternal effects in animal ecology. *American Zoologist* 36, p 83–105.
103. Boerner, M., Krüger, O. 2008. Aggression and fitness differences between plumage morphs in the common buzzard (*Buteo buteo*). *Behavioral Ecology* 20(1), p. 180–185.

104. Briefer, E., Rybak, F., Aubin, T. 2008. When to be a dear enemy: flexible acoustic relationships of neighbouring skylarks, *Alauda arvensis*. *Anim. Behav.* 76, p. 1319–1325. [https://doi: 10.1016/j.anbehav.2008.06.017](https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2008.06.017)
105. Brumm, H., Ritschard, M. 2010. Song amplitude affects territorial aggression of male receivers in chaffinches. *Behavioral Ecology* 22(2), p. 310–316.
106. Brunton, D.H., Evans, B., Cope, T., Ji, W. 2008. A test of the dear enemy hypothesis in female New Zealand bellbirds (*Anthornis melanura*): female neighbors as threats. *Behav. Ecol.* 19, p. 791–798.
107. Clobert, J., Danchin, E., Dhondt, A.A., Nichols, J.D. 2001. Dispersal. Oxford University Press, Oxford. New York, 452 p.
108. Clobert, J., Le Galliard, J.F., Cote, J., Meylan, S., Massot, M. 2009. Informed dispersal, heterogeneity in animal dispersal syndromes and the dynamics of spatially structured populations. *Ecol. Lett.* 12, p. 197–209.
109. Colleter, M., Brown, C. 2011. Personality traits predict hierarchy rank in male rainbowfish social groups. *Animal Behaviour* 81(6), p. 1231–1237.
110. Cote, J., Clobert, J. 2007. Social personalities influence natal dispersal in a lizard. *Proc. R. Soc. Lond. B.* 274, p. 383–390.
111. Cote, J., Clobert, J., Brodin, T., Fogarty, S., Sih, A. 2010. Personality-dependent dispersal: characterization, ontogeny and consequences for spatially structured populations. *Philos. T. Roy. Soc. B.* 365, p. 4065–4076.
112. Creel, S., Creel, N.M., Mills, M.G.L., Monfort, S.L. 1997. Rank and reproduction in cooperatively breeding African wild dogs: behavioral and endocrine correlates. *Behavioral Ecology* 8(3), p. 298–506.
113. de Souza, A.R., Figueiredo, B.B.M., Ribeiro, B., Pinheiro, R., Justino, L., de Castro, M.M., Prezoto, F. 2011. The Performance of Dominance Indices for Constructing Dominance Hierarchies in *Mischocyttarus* and *Polistes* Wasps (Hymenoptera, Vespidae). *Florida Entomological Society* 94(4), p. 869–873.
114. Dingemanse, N.J., de Goede, P. 2004. The relation between dominance and exploratory behavior is context-dependent in wild great tits. *Behavioral Ecology* 15(6), p. 1023–1030. doi: 10.1093/beheco/arh115

115. Dingemanse, N.J., Araya-Ajoy, Y.G. 2015. Interacting personalities: behavioural ecology meets quantitative genetics. *Trends in Ecology and Evolution* 30(2), p. 88–97. [https://doi: 10.1016/j.tree.2014.12.002](https://doi:10.1016/j.tree.2014.12.002)
116. Dingemanse, N.J., Both, C., van Noordwijk, A.J., Rutten, A.L., Drent, P.J. 2003. Natal dispersal and personalities in great tits (*Parus major*). *Proc. R. Soc. Lond. B.* 270, p.741–747.
117. Donohue, K. 1999. Seed Dispersal as a Maternally Influenced Character: Mechanistic Basis of Maternal Effects and Selection on Maternal Characters in an Annual Plant. *Am. Nat.* 154, p. 674–689.
118. Duckworth, R.A., Badyaev, A.V. 2007. Coupling of dispersal and aggression facilitates the rapid range expansion of a passerine bird. *P.N.A.S.* 104(38), p. 15017–15022.
119. Duckworth, R.A., Belloni, V., Anderson S.R. 2015. Cycles of species replacement emerge from locally induced maternal effects on offspring behavior in a passerine bird. *Evolutionary Ecology* 347(6224), p. 875–877.
120. Duckworth, R.A., Kruuk, L.E. 2009. Evolution of genetic integration between dispersal and colonization ability in a bird. *Evolution* 63, p. 968–977.
121. Eason, P., Hannon, S.J. 1994. New birds on the block—new neighbors increase defensive costs for territorial-male willow ptarmigan. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 34, p. 419–426. <https://doi:10.1007/BF00167333>
122. Ekman, J.B., Askenmo, C.E.H., 1984 Social rank and habitat use in willow tit groups. *Animal Behaviour* 32(2), p. 508–514.
123. Feshbach S. 1964. The function of aggression and the regulation of aggressive drive. *Psychol. Rev.* 71, p. 257–272.
124. Foltz, S.L., Rossa, A.E., Laing, B.T., Rock, R.P., Battle, K.E., Moore, I.T. 2015. Get off my lawn: increased aggression in urban song sparrows is related to resource availability. *Behavioral Ecology* 26(6), p. 1548–1557. <https://doi.org/10.1093/beheco/arv111>

125. Forsman, J.T., Hjernquist, M.B., Taipale, J., Gustafsson, I. 2007b. Competitor density cues for habitat quality facilitating habitat selection and investment decisions. *Behavioral Ecology* 19(3), p. 539–545.
126. Forsman, J.T., Thomson, R.L., Seppänen, J.T. 2007a. Mechanisms and fitness effects of interspecific information use between migrant and resident birds. *Behavioral Ecology* 18(5), p. 888–894. [https://doi: 10.1093/beheco/arm048](https://doi.org/10.1093/beheco/arm048)
127. Fraser, D.F., Gilliam, J.F., Daley, M.J., Le, A.N., Skalski, G.T. 2001. Explaining leptokurtic movement distributions: intrapopulation variation in boldness and exploration. *Am. Nat.* 158(2), p. 124–135. [https://doi: 10.1086/321307](https://doi.org/10.1086/321307).
128. Ganslosser, U. 1992. Behavioral data support the currently proposed phylogeny of the macropodidae (Marsupialia). *Australian Mammology* 15, p. 89–104.
129. Garamszegi, L.Z., Marko, G., Herczeg, G. 2013. A meta-analysis of correlated behaviors with implications for behavioral syndromes: relationships between particular behavioral traits. *Behavioral Ecology* 24(5), p. 1068–1080.
130. Ginzburg, L., Colyvan, M. 2004. Ecological Orbits: How Planets Move and Populations Grow. Oxford Univ. Press, New York, 184 p.
131. Ginzburg, L.R., Taneyhill, D.E. 1994. Population cycles of Forest Lepidoptera: a maternal effect hypothesis. *Anim. Ecol.* 63(1), p. 79–92.
132. Goodall, J. 1968. The behaviour of free-living chimpanzees in the Gombe Stream Reserve. *Animal Behaviour Monograph* 1, p. 161–311.
133. Gordon, D.M. 2011. The fusion of behavioral ecology and ecology. *Behavioral Ecology* 22(2), p. 225–230.
134. Grabowska-Zhang, A.M., Wilkin, T.A., Sheldon, B.C. 2011. Effects of neighbor familiarity on reproductive success in the great tit (*Parus major*). *J. Behavioral Ecology* 23(2), p. 322–333.
135. Grafen, A. 1990. Biological signals as handicaps. *Journal of Theoretical Biology* 144(4), p. 517–546.
136. Grava, A., Grava, T., Didier, R., Lait, L.A., Dosso, J., Koran, E., Butg, T.M., Otter, K.A., 2011. Interspecific dominance relationships and hybridization

between black-capped and mountain chickadees. *Behavioral Ecology* 23(3), p. 566–572.

137. Green, J.P., Field, J. 2011. Assessment between species: information gathering in usurpation contests between a paper wasp and its social parasite. *Animal Behaviour* 81, p. 1263–1269.

138. Greenwood, P.J., Harvey, P.H. 1982. The natal and breeding dispersal of birds. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 13, p. 1–21.

139. Grether, G.F., Anderson, C.N., Drury, J.P., Kirschel, A.N.G., Losin, N., Okamoto, K., Peiman, K.S. 2013. The evolutionary consequences of interspecific aggression. *Annals of the New York Academy of Sciences* 1289, p. 48–68. [https://doi: 10.1111/nyas.12082](https://doi.org/10.1111/nyas.12082)

140. Grether, G.F., Losin, N., Anderson, C.N., Okamoto, K. 2009. The role of interspecific interference competition in character displacement and the evolution of competitor recognition. *Biological Reviews* 84, p. 617–635. [https://doi: 10.1111/j.1469-185X.2009.00089.x](https://doi.org/10.1111/j.1469-185X.2009.00089.x)

141. Hammerstein, P., Parker, G.A. 1982. The asymmetric war of attrition. *J. Theor. Biol.* 96, p. 647–682.

142. Hansen, B.T., Slagsvold, T. 2004. Early learning affects social dominance: interspecifically cross-fostered tits become subdominant. *Behavioral Ecology* 15(2), p. 262–268.

143. Hanski, I. 1999. Metapopulation ecology. Oxford University Press, Oxford, 324 p.

144. Hasegawa, M., Ligon, R.A., Giraudeau, M., Watanabe, M., McGraw, K.J. 2014. Urban and colorful male house finches are less aggressive. *Journal of Behavioral Ecology* 25(3), p 641–649. [https://doi: 10.1093/beheco/aru034](https://doi.org/10.1093/beheco/aru034)

145. Hewitt, S.E., Macdonald, D.W., Dugdale, H.L. 2009. Context-dependent linear dominance hierarchies in social groups of European badgers, *Meles meles*. *Animal Behaviour* 77(1), p. 161–169. [https://doi: 10.1016/j.anbehav.2008.09.022](https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2008.09.022)

146. Hinde, R.A. 1952. The behaviour of the great tit (*Parus major*) and some other related species. *Behaviour Suppl.* 2, p. 1–201.
147. Hinde, R.A. 1956. The biological significance of the territories of birds. *Ibis* 98, p. 340–369.
148. Hofer, H, East, M.L. 2003. Behavioral processes and costs of co-existence in female spotted hyenas: a life history perspective. *Evolutionary Ecology* 17, p. 315–331.
149. Honer, O.P., Wachter, B., Hofer, H., Wilhelm, K., Thierer, D., Trillmich, F., Burke, T., East, M.L. 2010. The fitness of dispersing spotted hyaena sons is influenced by maternal social status. *Nature Communications* 1,p. 1–7
150. Jaakkonet, T., Kivela, S.M., Meier, C.M., Forsman, J.T. 2014. The use and relative importance of intraspecific and interspecific social information in a bird community. *Behavioral Ecology* 26(1), p. 55–64.
151. Kaufmann, H. 1965. Definitions and methodology in the study of aggression. *Psychol. Bull.* 64, p. 351–364.
152. Koenig, W.D, Haydock, J., Stanback, M.T. 1998. Reproductive roles in the cooperatively breeding Acorn Woodpecker: incest avoidance versus reproductive competition. *The American Naturalist* 151(3), p. 243–255.
153. Koenig, W.D., Mumme, R.L., Pitelka, F.A. 1983. Mate guarding in the Acorn Woodpecker: within-group reproductive competition in a cooperative breeder. *Anim. Behav.* 31, p. 1094–1106.
154. Krebs, C.J. 1996. Population cycles revisited. *J. Mammal.* 77, p. 8–24.
155. Krutjt, J.P. 1964. Ontogeny of social behaviour in Burmese red junglefowl (*Gallus gallus spadiceus* Bonnaterre). *Behaviour Suppl.*, p.12.
156. Lehtonen, T.K., McCrary, J.K., Meyer, A. 2010. Territorial aggression can be sensitive to the status of heterospecific intruders. *Behav. Process.* 84, p. 598–601. [https://doi: 10.1016/j.beproc.2010.02.021](https://doi.org/10.1016/j.beproc.2010.02.021)
157. Leibold M.A., Holoak, M., Mouquet, N., Amarasekare, P., Chase, J.M., Hoopes, M.F., Holt, R.D., Shurin, J.B., Law, R., Tilman, D., Loreau, M., Gonzalez,

A 2004. The metacommunity concept: a framework for multi-scale community ecology. *Ecol. Lett.* 7, p.601–613.

158. Levin, S.A. 1992. The problem of pattern and scale in ecology. The Robert H. MacArthur award lecture. *Ecology* 73(6), p. 1943–1967.

159. Lichtenstein, J.L.L., Pruitt, J.N., Modlmeier, A.P. 2015. Intraspecific variation in collective behaviors drives interspecific contests in acorn ants. *Behavioral Ecology* 27(2), p. 553–559.

160. Lorenz, K. 1966. On Aggression. Methuen. London, 321 p.

161. Markham, A.C., Lonsdorf, E.V., Pusey, A.E., Murray, C.M. 2015. Maternal rank influences the outcome of aggressive interactions between immature chimpanzees. *Animal Behaviour* 100, p. 192–198.

162. Marra, P.P. 1999. The role of behavioral dominance in structuring patterns of habitat occupancy in a migrant bird during the nonbreeding season. *Behavioral Ecology* 11(3), p. 299–308.

163. Martin, P.R., Martin, T.E. 2001. Ecological and fitness consequences of species coexistence: a removal experiment with wood warblers. *Ecology* 82, p. 189–206.

164. Massot, M., Clobert, J. 2000. Processes at the origin of similarities in dispersal behaviour among siblings. *J. Evol. Biol.* 13, p. 707–719.

165. Masters, R.D. 1989. The nature of politics. New Haven, L.: Yale University Press, 298 p.

166. McDevitt, A.D., Oliver, M.K., Piernney, S.B., Szafranska, P., Konarzewski, M., Zub, K. 2013. Individual variation in dispersal associated with phenotype influences fine-scale genetic structure in weasels. *Conserv. Genet.* 14, p. 499–509.

167. Mikami, O.K., Kawat, M. 2004. Does interspecific territoriality reflect the intensity of ecological interactions? A theoretical model for interspecific territoriality. *Evolutionary Ecology Research* 6, p. 765–775.

168. Moller, A.P. 2010. Interspecific variation in fear responses predicts urbanization in birds. *Behavioral Ecology* 21(2), p. 365–371.

169. Monkkonen, M., Forsman, J.T. 2002. Heterospecific attraction among forest birds: a review. *Ornithological Science* 1, p. 41–51. [https://doi: 10.2326/osj.1.41](https://doi.org/10.2326/osj.1.41)
170. Mönkkönen, M., Helle, P., Soppela, K. 1990. Numerical and behavioural responses of migrant passerines to experimental manipulation of resident tits (*Parus* spp.): heterospecific attraction in northern breeding bird communities? *Oecologia* 85, p. 218–225.
171. Moretz, J.A., Martins, E.P., Robison, B.D. 2007. Behavioral syndromes and the evolution of correlated behavior in zebrafish. *Behavioral Ecology*. 18(3), p. 556–562.
172. Murphy, S.M., Braun, J.V., Millam, J.R. 2011. Bathing behavior of captive Orange-winged Amazon parrots (*Amazona amazonica*). *Applied Animal Behaviour Science* 132, p. 200–210.
173. Narango, D.L., Rodewald, A.D. 2015. Urban-associated drivers of song variation along a rural–urban gradient. *Behavioral Ecology* 27(2), p. 608–616.
174. Ovadia, O., zu Dohna, H. 2002. The effect of intra- and interspecific aggression on patch residence time in Negev Desert gerbils: a competing risk analysis. *Behavioral Ecology* 14(4), p. 583–591.
175. Parejo, D., Danchin, E., Aviles, J. 2005. The heterospecific habitat copying hypothesis: can competitors indicate habitat quality? *Behavioral Ecology* 16, p. 96–105.
176. Pearson, S.F., Rohwer, S. 2000. Asymmetries in male aggression across an avian hybrid zone. *Behavioral Ecology* 11(1), p. 93–101.
177. Peiman, K.S., Robinson, B.W. 2007. Heterospecific aggression and adaptive divergence in brook stickleback (*Culaea inconstans*). *Evolution* 61, p. 1327–1338.
178. Peiman, K.S., Robinson, B.W. 2010. Ecology and evolution of resource-related heterospecific aggression. *Quarterly Review of Biology* 85, p. 133–158. [https://doi: 10.1086/652374](https://doi.org/10.1086/652374)

179. Pereira, M.E. 1995. Development and social dominance among group-living primates. *American Journal of Primatology* 37, p. 143–175.
180. Reichert, M.S., Gerhardt, H. C. 2014. Behavioral strategies and signaling in interspecific aggressive interactions in gray tree frogs. *Behavioral Ecology* 25(3), p. 520–530. [https://doi: 10.1093/beheco/aru016](https://doi.org/10.1093/beheco/aru016)
181. Rosell, F., Gundersen, G., Le Galliard, J.F. 2008. Territory ownership and familiarity status affect how much male root voles (*Microtus oeconomus*) invest in territory defence. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 62, p. 1559–1568.
182. Rossiter, M.C. 1996. Incidence and consequences of inherited environmental effects. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 27, p. 451–476.
183. Sasvari, L. 1992. Great tits benefit from feeding in mixed-species flocks: a field experiment. *Animal Behaviour* 43(2), p. 289–296.
184. Scott, J.P. 1951. The Causes of Fighting in Mice and Rats. *Physiological Zoology* 24, p. 273–309.
185. Searcy, W.A., Beecher, M.D. 2009. Song as an aggressive signal in songbirds. *Anim. Behav.* 78, p. 1281–1292.
186. Searcy, W.A., Nowicki, S. 2005. The evolution of animal communication: reliability and deception in signaling systems. Princeton University Press, Princeton, 288 p.
187. Sellepack, A., Holakovsky, J., Grove, A., Retelskyj, J. Session, C. 2016. First Place: Avian aggression levels in response to the Black-capped Chickadee (*Parus atricapillus*) alarm call in edge habitats around Cranberry Lake Biological station. 24 p.
188. Senar, J.C., Camerino, M., Metcalfe, N.B. 1989. Agonistic interactions in siskin flocks: Why are dominants sometimes subordinate? *Behav. Ecol. Sociobiol.* 25, p. 141–145.
189. Seppanen, J.T., Forsman, J.T., Monkkonen, M., Thomson, R. L. 2007. Social information use is a process across space, time and ecology, reaching heterospecifics. *Ecology* 88., p. 1622–1633. [https://doi: 10.1890/06-1757.1](https://doi.org/10.1890/06-1757.1)

190. Shabalina, A.T., Malinova, K.I. 1988. Heritability of some behavior traits in chicken. *Comptes Rend. L'acad. Bulgare Sci.* 41, p. 119–122.
191. Smith, J.M., Parker, G.A. 1976. The logic of asymmetric contests. *Anim. Behav.* 24, p. 159–175.
192. Smith, M.J. 1979. Game theory and the evolution of behavior. *Proc. Roy. Soc. Lond. B.* 205, p. 475–488.
193. Smith, M.J., Harper, D. 2004. Animal signals. Oxford University Press, Oxford, 176 p.
194. Snijders, L., Naguib, M., van Oersb, K. 2017. Dominance rank and boldness predict social attraction in great tits. *Behavioral Ecology* 28(2), p. 398–406. <https://doi:10.1093/beheco/arw158>
195. Sushma, H.S., Singh, M. 2006. Resource partitioning and interspecific interactions among sympatric rain forest arboreal mammals of the Wester Ghats, India *Behavioral Ecology* 17(3), p. 479–490. <https://doi:10.1093/beheco/arj058>
196. Tanner, C.J. Adler, F.R. 2009. To fight or not to fight: context-dependent interspecific aggression in competing ants. *Animal Behavioral* 77, p. 297–305. <https://doi:10.1016/j.anbehav.2008.10.016>
197. Temeles, E.J. 1994. The role of neighbors in territorial systems: when are they ‘dear enemies’. *Anim. Behav.* 47, p. 339–350. <https://doi:10.1006/anbe.1994.1047>
198. Templeton, C.N., Akçay, Ç., Campbell, S.E., Beecher, M.D. 2012. Soft song is a reliable signal of aggressive intent in song sparrows. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 66(11), p. 1503–1509.
199. Thomas, M.L., Tsutsui, N.D., Holway, D.A. 2004. Intraspecific competition influences the symmetry and intensity of aggression in the Argentine ant. *Behavioral Ecology* 16(2). p. 472–481.
200. Tinbergen, N. 1952. Derived activities: their causation, biological significance, origin and emancipation during evolution. *Quart. Rev. Biol.* 27, p. 1–32.

201. Tinbergen, N. 1962. The evolution of animal communication – a critical examination of methods. *Symp. Zool. Soc. Lond.* 8, p. 1–6.
202. Tynkkynen, K., Rantala, M.J., Suhonen, J. 2004. Interspecific aggression and character displacement in the damselfly *Calopteryx splendens*. *J. Evol. Biol.* 17, p. 759–767.
203. Umapathy, G., Kumar, A. 2000. The occurrence of arboreal mammals in the rain forests fragments in the Anamalai hills, South India. *Biological Conservation* 92(3), p. 311–319.
204. Valcu, M., Kempenaers, B. 2008. Causes and consequences of breeding dispersal and divorce in a blue tit, *Cyanistes caeruleus*, population. *Animal Behaviour* 75(6), p. 1949–1963.
205. Varley, M., Symmes, D. 1966. The hierarchy of dominance in a group of macaques. *Behaviour* 27, p. 54–75.
206. Vehrencamp, S.I., Ellis, J.M., Cropp, B.F., Koltz, J.M. 2014. Negotiation of territorial boundaries in a songbird. *Behavioral Ecology* 25(5), p. 1436–1450.
207. Vowles, D.M., Halwood, D. 1966. The effect of exogenous hormones on aggressive and defensive behaviour in the ring dove (*Streptopelia risoria*). *J. Endocrin.* 36, p. 35.
208. Walters, J.R. 1991. Application of ecological principle to the management of endangered species: The case of the Red-Cockaded Woodpecker. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 20, p. 505–523.
209. Walters, J.R., Copeyon, C.K., Carter, J.H. 1992. Test of the ecological basis of cooperative breeding in Red-Cockaded Woodpeckers. *The Auk*. 109(1), p. 90–97.
210. Weiss, B.M., Kotrschal, K., Foerster, K. 2011. A longitudinal study of dominance and aggression in greylag geese (*Anser anser*). *Behavioral Ecology* 22(3), p. 616–624.
211. Wong, B.B.M., Candolin U. 2015. Behavioral responses to changing environments. *Behavioral Ecology* 26(3), p. 665–673.

212. Zampiga, E., Hoi, H., Pilastro, A., 2004. Preening, plumage reflectance and female choice in budgerigars. *Ethol. Ecol. Evol.* 16, p. 339–349.
213. Zera, A.J., Denno, R.F. 1997. Physiology and ecology of dispersal polymorphism in insects. *Annu. Rev. Ent.* 42, p. 207–230.

ДОДАТКИ

ДОДАТОК А

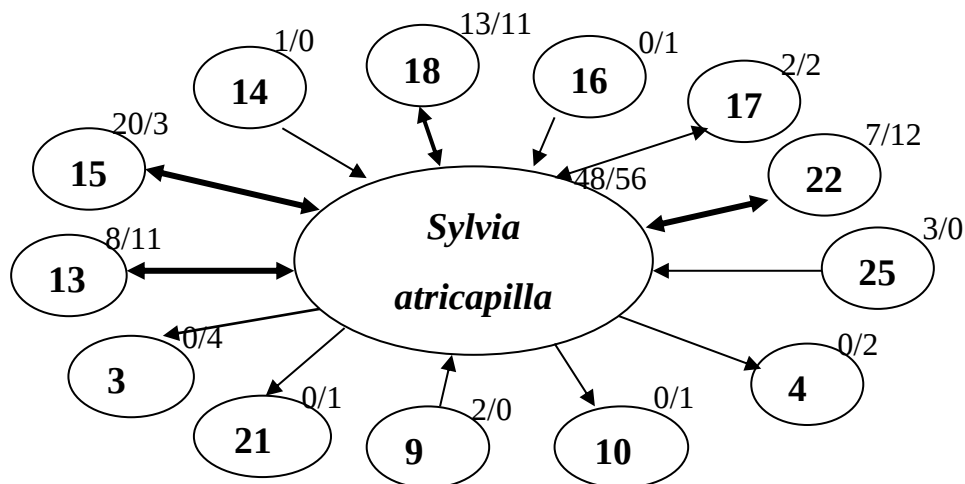
СОЦІОГРАМИ

Біля кожного виду вказана загальна кількість агресивних контактів: у чисельнику – ініційовані цим птахом, у знаменнику – напрямлених на нього.

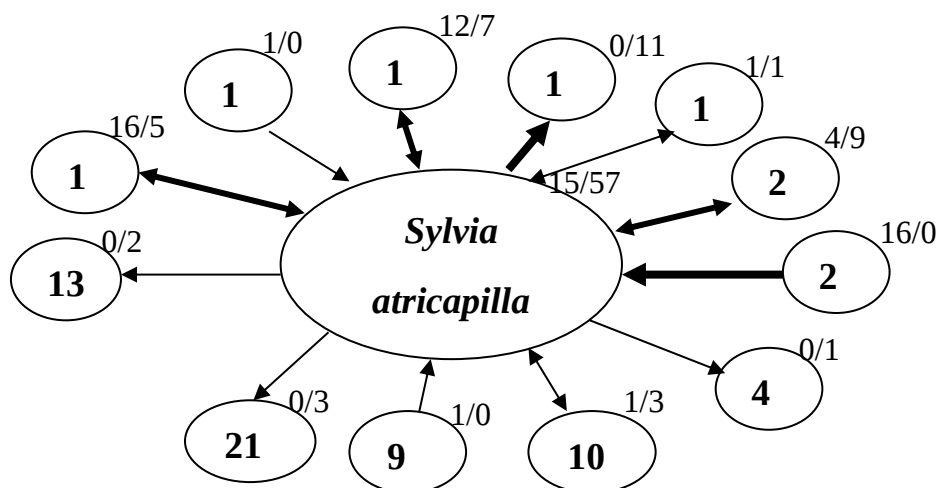
Номерами у кружечках позначено види птахів, з якими відбувається взаємодія:

1. *Dendrocopos major* (Linnaeus, 1758) — Дятел звичайний
2. *Dendrocopos medius* (Linnaeus, 1758) — Дятел середній
3. *Dendrocopos minor* (Linnaeus, 1758) — Дятел малий
4. *Hippolais icterina* (Vieillot, 1817) — Берестянка звичайна
5. *Sylvia atricapilla* (Linnaeus, 1758) — Кропив'янка чорноголова
6. *Phylloscopus collybita* (Vieillot, 1817) — Вівчарик-ковалик
7. *Phylloscopus sibilatrix* (Bechstein, 1793) — Вівчарик жовтобровий
8. *Motacilla alba* L. 1758 — Плиска біла
9. *Muscicapa striata* (Pallas, 1764) — Мухоловка сіра
10. *Ficedula albicollis* (Temminck, 1815) — Мухоловка білошия
11. *Ficedula parva* (Bechstein, 1794) — Мухоловка мала
12. *Ficedula hypoleuca* (Pallas, 1764) — Мухоловка строката
13. *Erithacus rubecula* (Linnaeus, 1758) — Вільшанка
14. *Turdus merula* Linnaeus, 1758 — Дрізд чорний
15. *Turdus philomelos* C.L. Brehm, 1831 — Дрізд співочий
16. *Parus caeruleus* Linnaeus, 1758 — Синиця блакитна
17. *Parus palustris* Linnaeus, 1758 — Гаїчка болотяна
18. *Parus major* Linnaeus, 1758 — Синиця велика
19. *Aegithalos caudatus* (Linnaeus, 1758) — Синиця довгохвоста
20. *Sitta europaea* Linnaeus, 1758 — Повзик
21. *Certhia familiaris* Linnaeus, 1758 — Підкоришник звичайний
22. *Fringilla coelebs* Linnaeus, 1758 — Зяблик
23. *Carduelis chloris* (Linnaeus, 1758) — Зеленьк

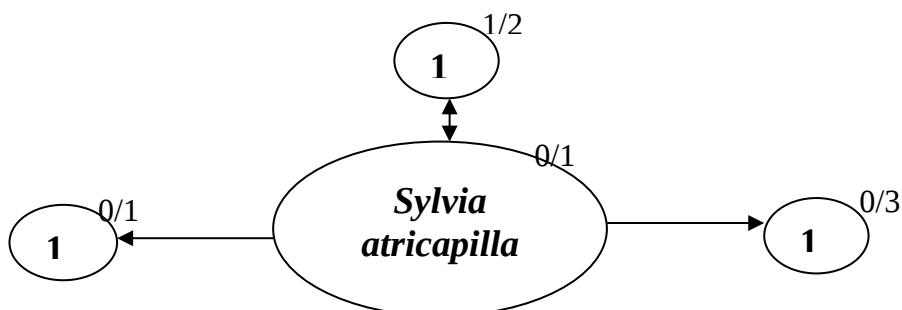
24. *Carduelis carduelis* (Linnaeus, 1758) — Щиглик
 25. *Coccothraustes coccothraustes* (Linnaeus, 1758) — Костогриз
 26. *Spinus spinus* (Linnaeus 1758) — Чиж



A.1.a

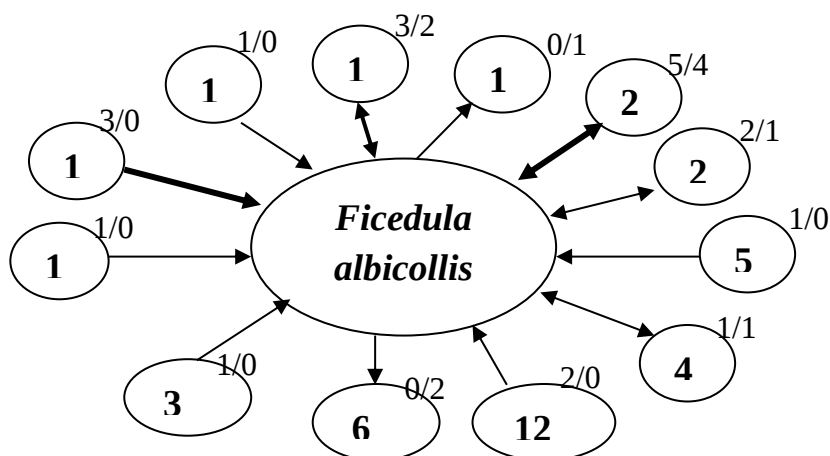


A.1.б

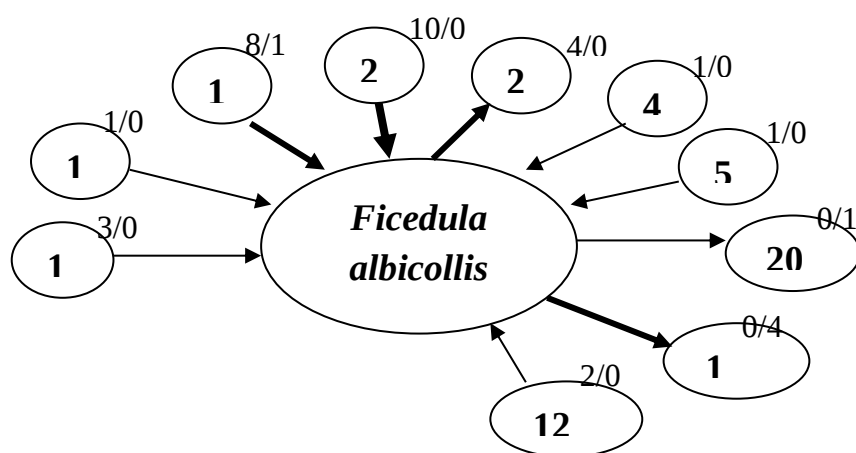


A.1.в

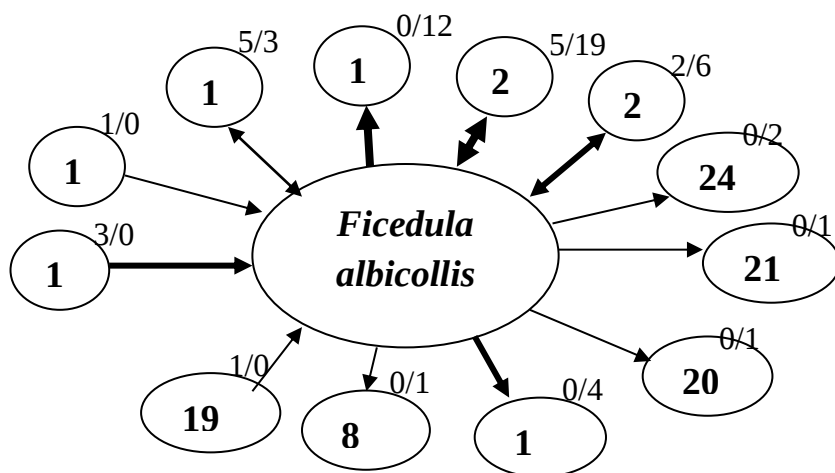
Рис. А. 1. Розподіл агресивних взаємодій *Sylvia atricapilla* в угрупованні птахів: а – грабової дубрави КПЗ; б – дендропарку «Олександрія» НАН України; в – ВБУ «Вакалівщина»;



A.2.a

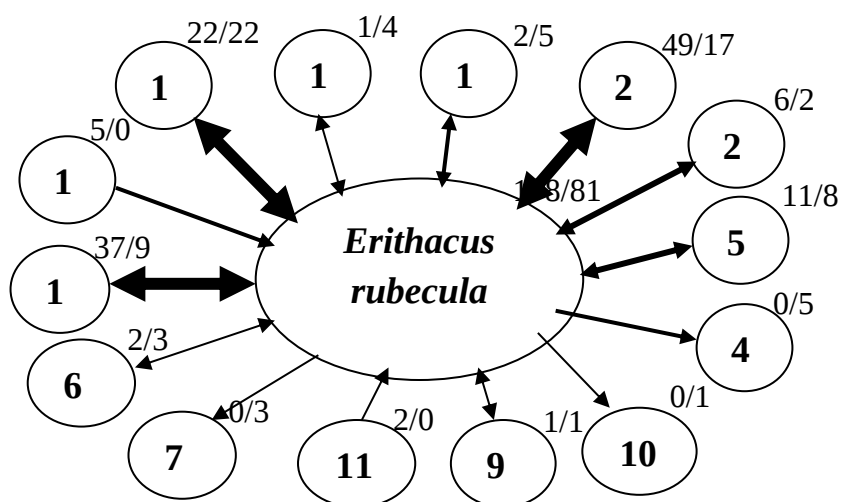


A.2.б

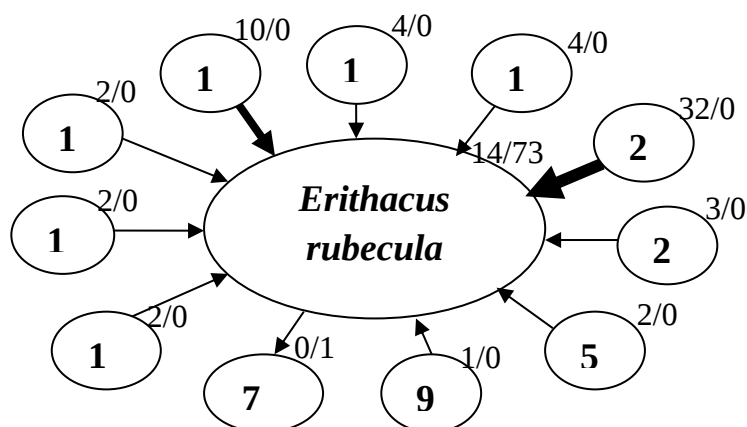


A.2.в

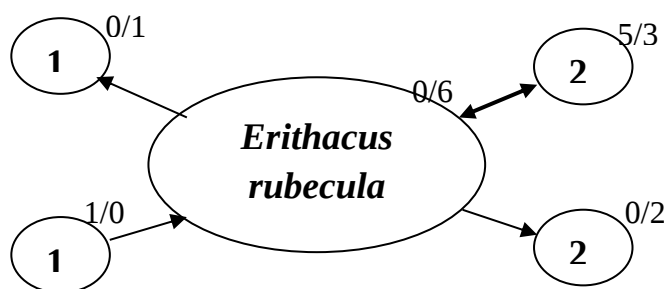
Рис. А.2. Розподіл агресивних взаємодій *Ficedula albicollis* в угрупованні птахів: а – грабової дубрави КПЗ; б – дендропарку «Олександрія» НАН України; в – ВБУ «Вакалівщина»;



A.3.a

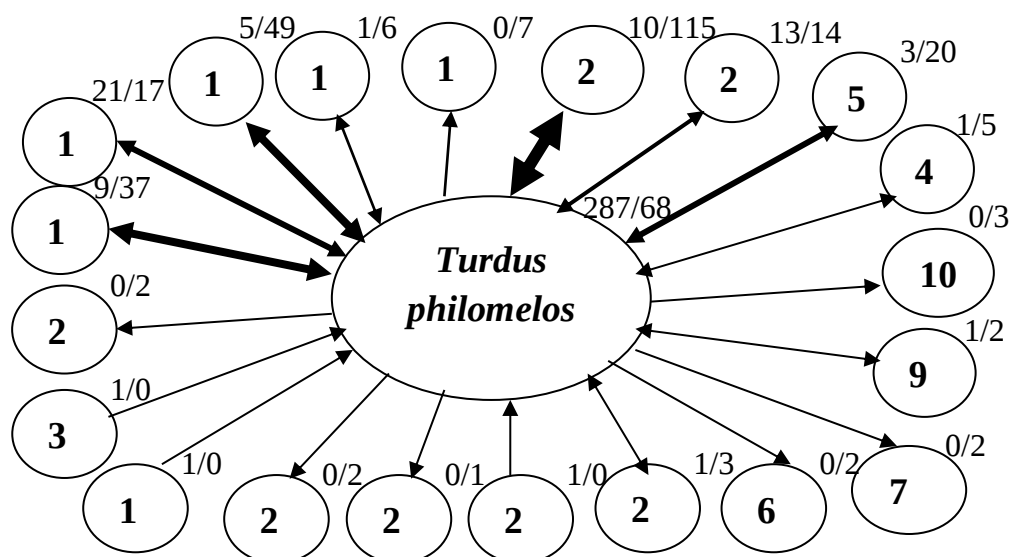


A.3.б

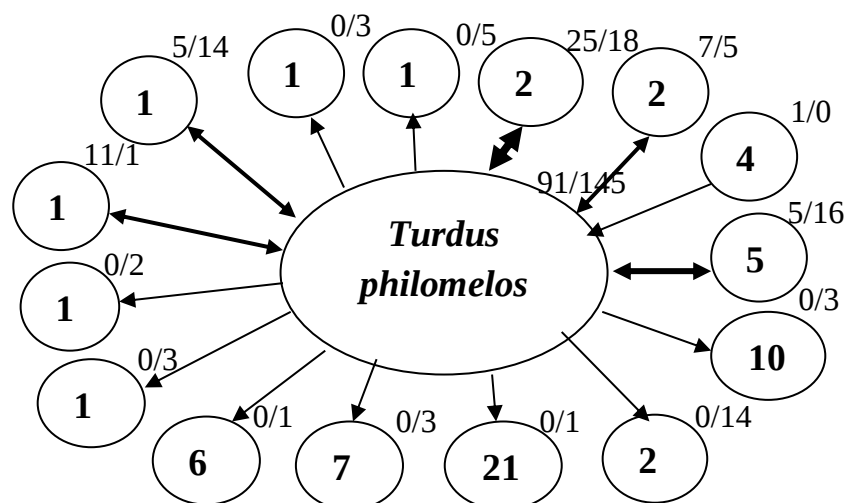


A.3.в

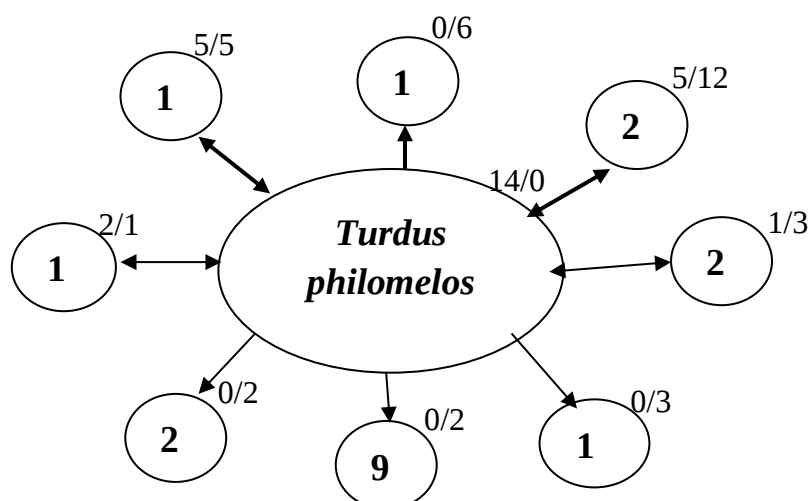
Рис. А.3. Розподіл агресивних взаємодій *Erithacus rubecula* в угрупованні птахів: а – грабової дубрави КПЗ; б – дендропарку «Олександрія» НАН України; в – ВБУ «Вакалівщина»;



A.4.a

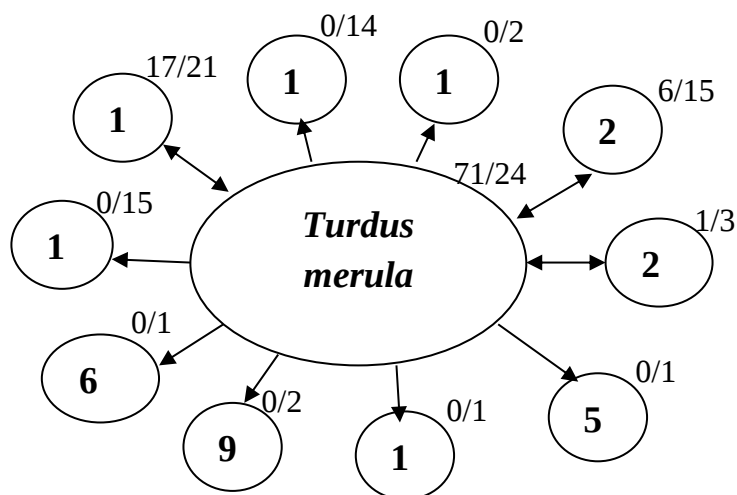


A.4.6

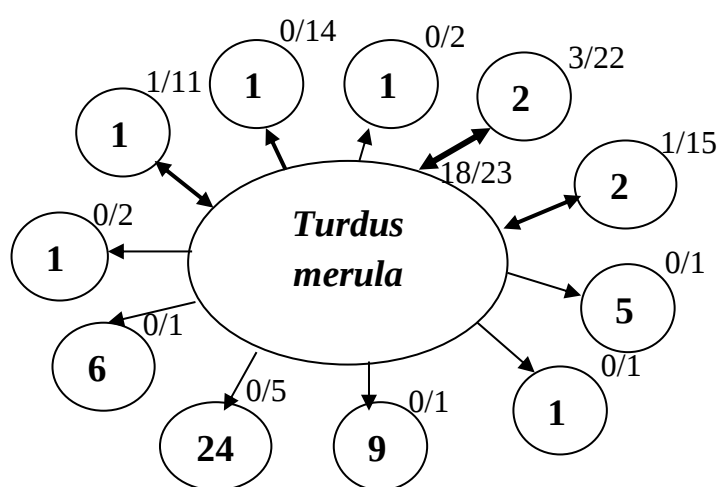


A.4.6

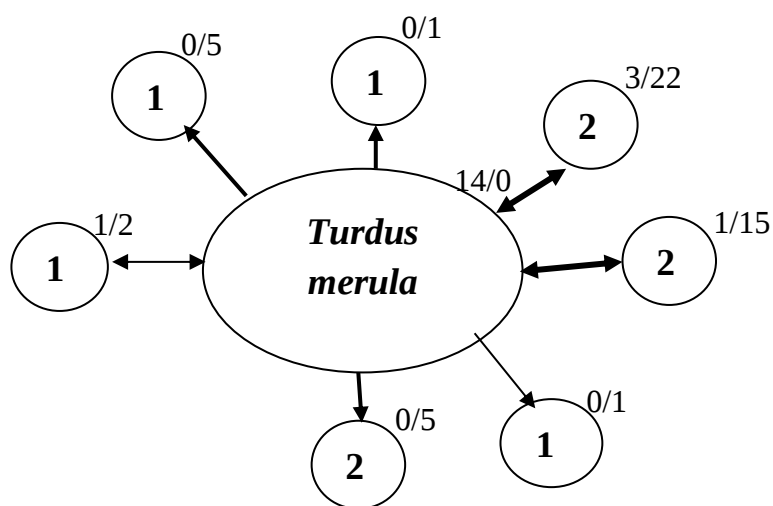
Рис. А.4. Розподіл агресивних взаємодій *Turdus philomelos* в угрупованні птахів: а - грабової дубрави КПЗ, б - державного дендрологічного парку «Олександрія» НАН України, в - у «Вакалівщині»;



A.5.a

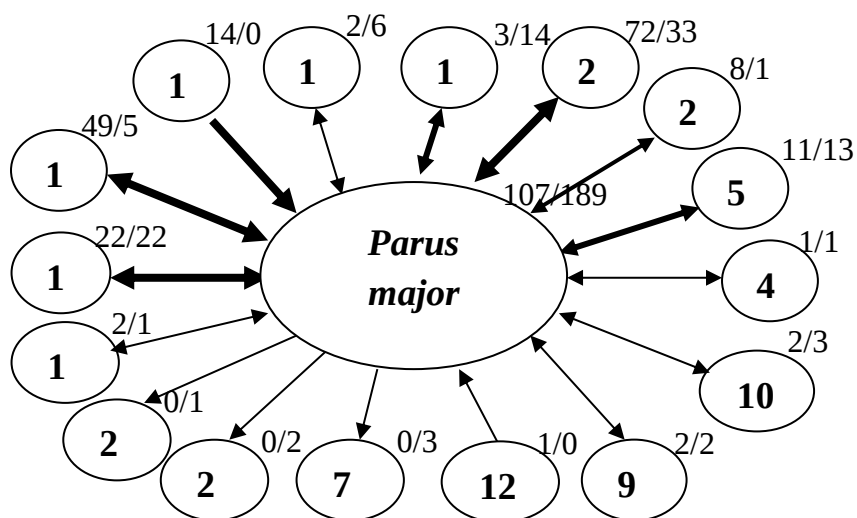


A.5.б

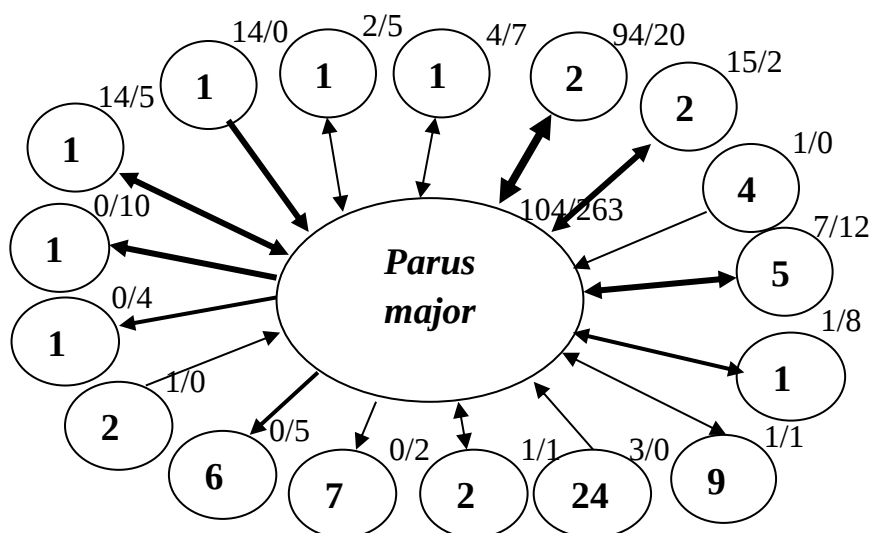


A.5.в

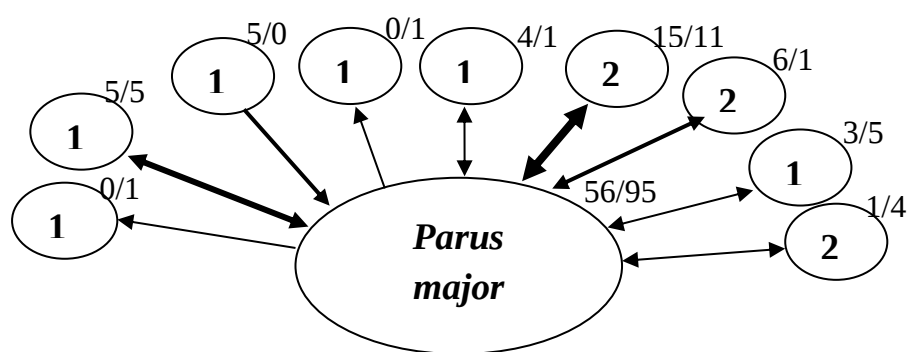
Рис. А.5. Розподіл агресивних взаємодій *Turdus merula* в угрупованні птахів а - грабової дубрави КПЗ, б - державного дендрологічного парку «Олександрія» НАН України, в - у «Вакалівщині»;



A.6.a

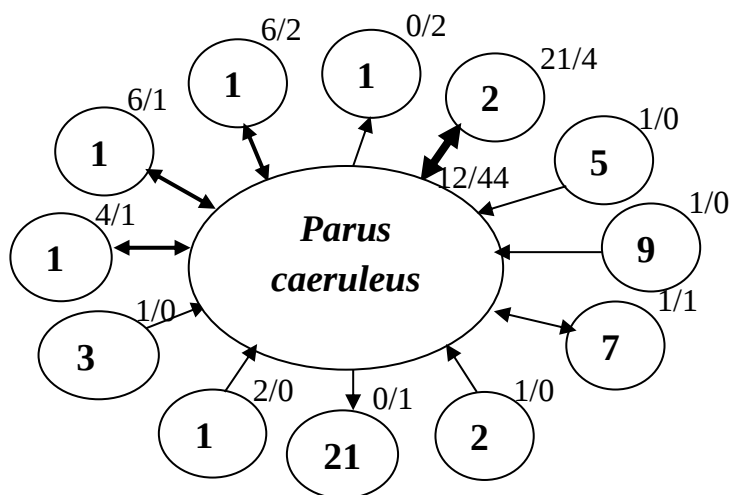


A.6.б

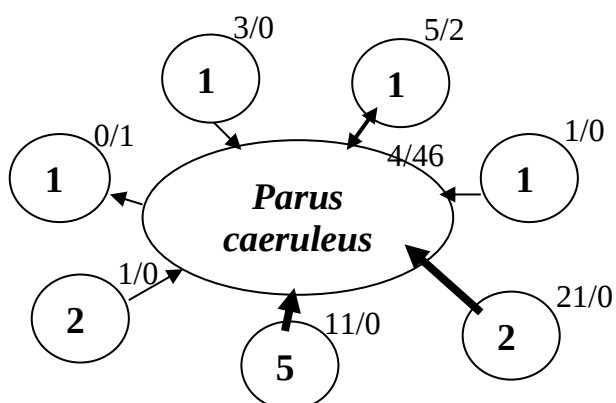


A.6.в

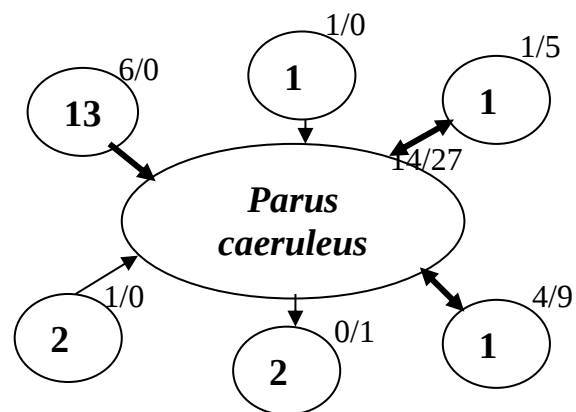
Рис.А.6. Розподіл агресивних взаємодій *Parus major* в угрупованні птахів: а - грабової дубрави КПЗ, б - державного дендрологічного парку «Олександрія» НАН України, в - у «Вакалівщині»;



A.7.a

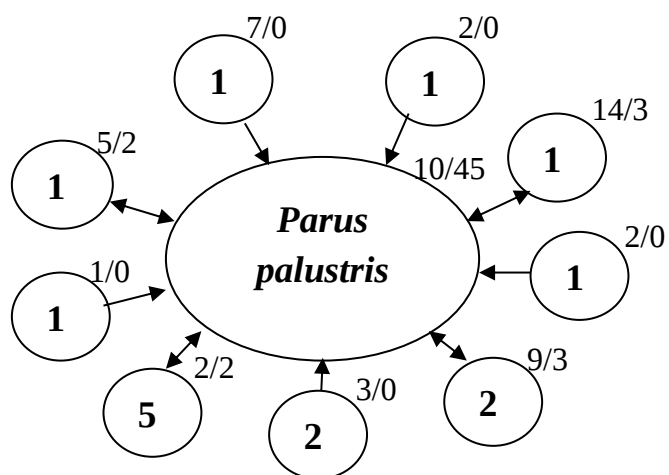


A.7.б

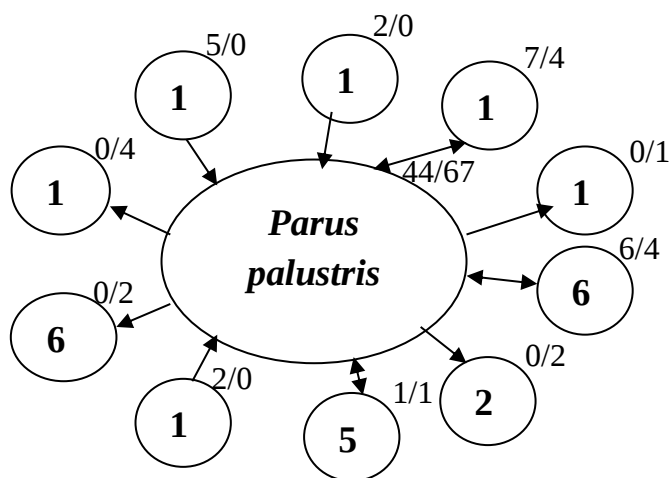


A.7.в

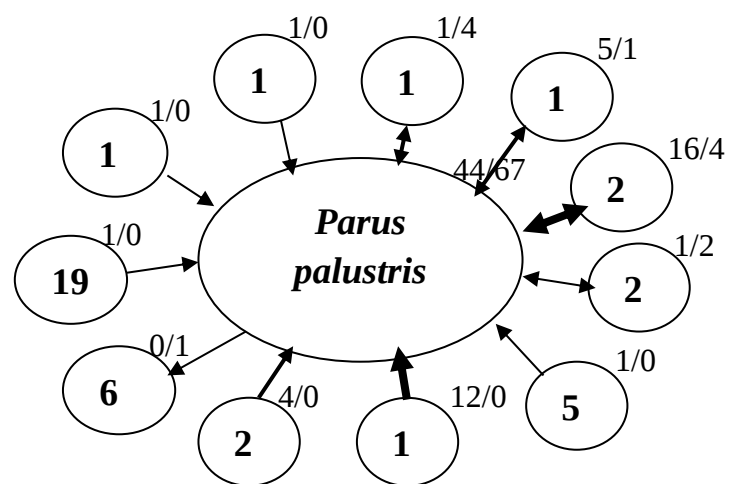
Рис.А.7. Розподіл агресивних взаємодій *Parus caeruleus* в угрупованні птахів:
 а - грабової дубрави КПЗ, б - державного дендрологічного парку
 «Олександрія» НАН України, в - у «Вакалівщині»;



A.8.a



A.8.б



A.8.в

Рис.А.8. Розподіл агресивних взаємодій *Parus palustris* в угрупованні птахів: а - грабової дубрави КПЗ, б - державного дендрологічного парку «Олександрія» НАН України, в - у «Вакалівщині»;

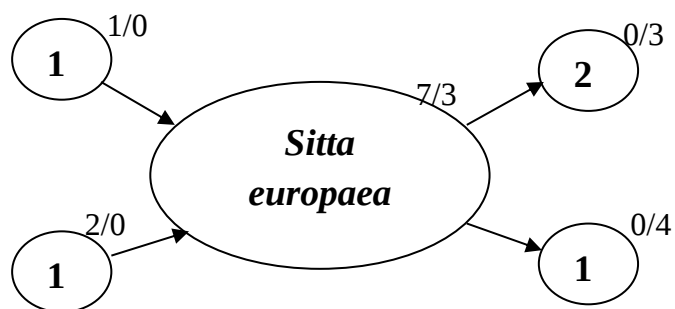
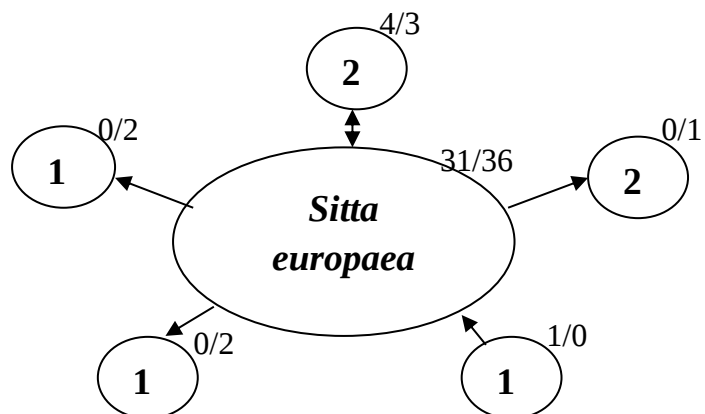
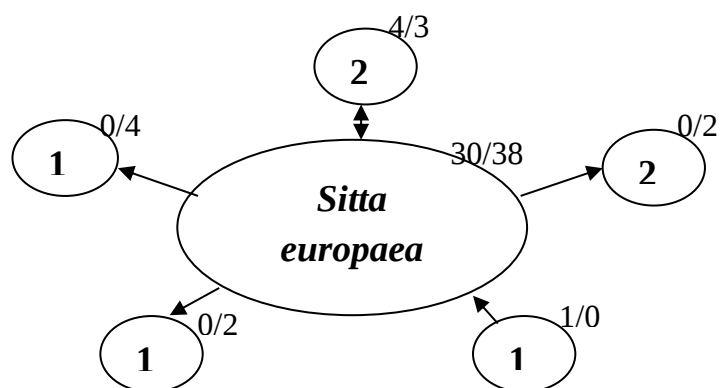
**A.9.a****A.9.б****A.9.в**

Рис.А.9. Розподіл агресивних взаємодій *Sitta europaea* в угрупованні птахів а - грабової дубрави КПЗ, б - державного дендрологічного парку «Олександрія» НАН України, в - у «Вакалівщині»;

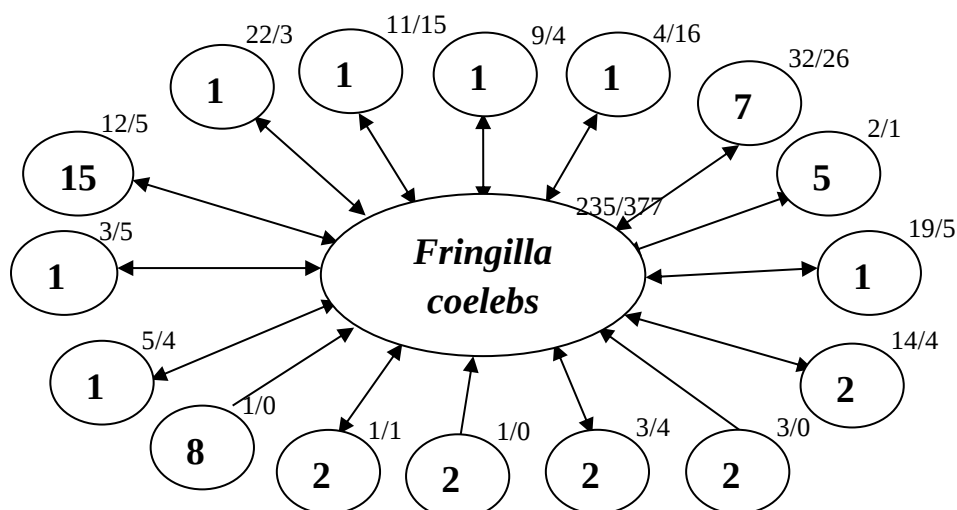
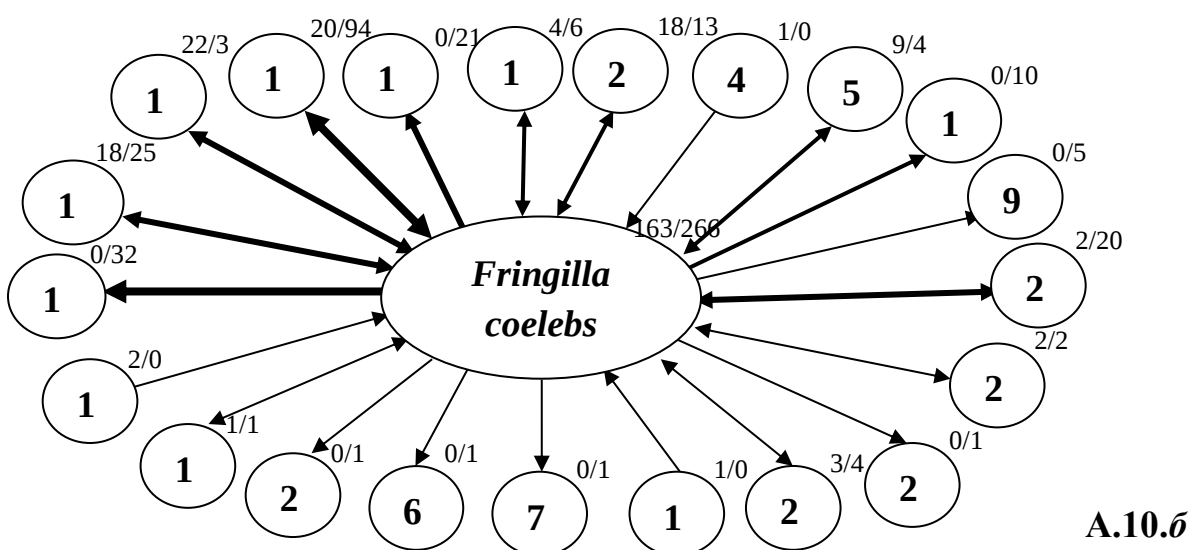
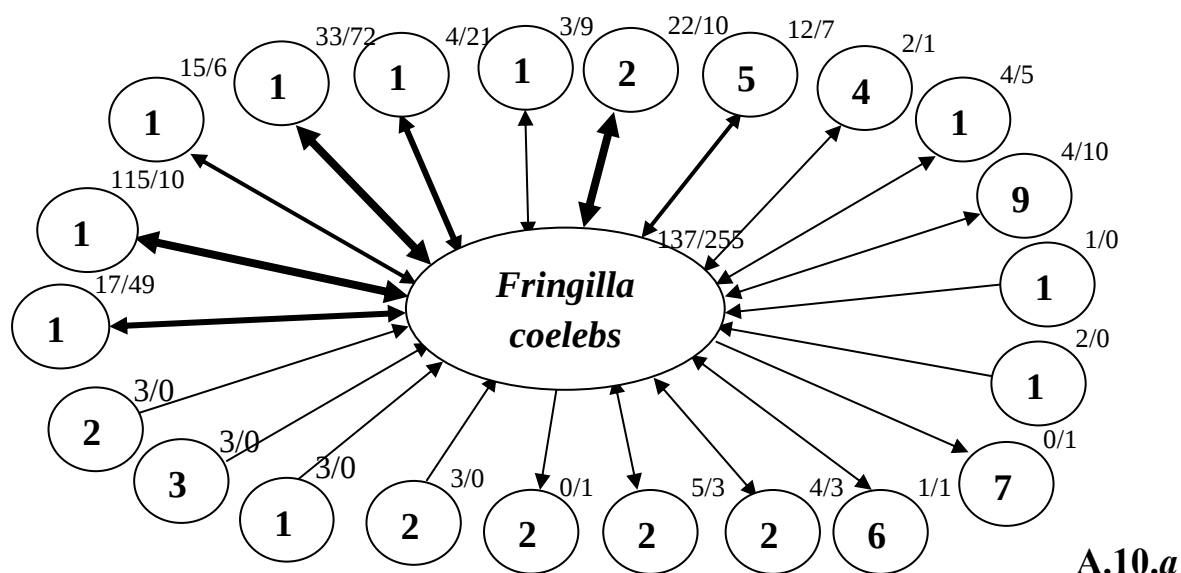


Рис. 6.10. Розподіл агресивних взаємодій *Fringilla coelebs* в угрупованні птахів а - грабової дубрави КПЗ, б - державного дендрологічного парку «Олександрія» НАН України, в - у «Вакалівщині»;

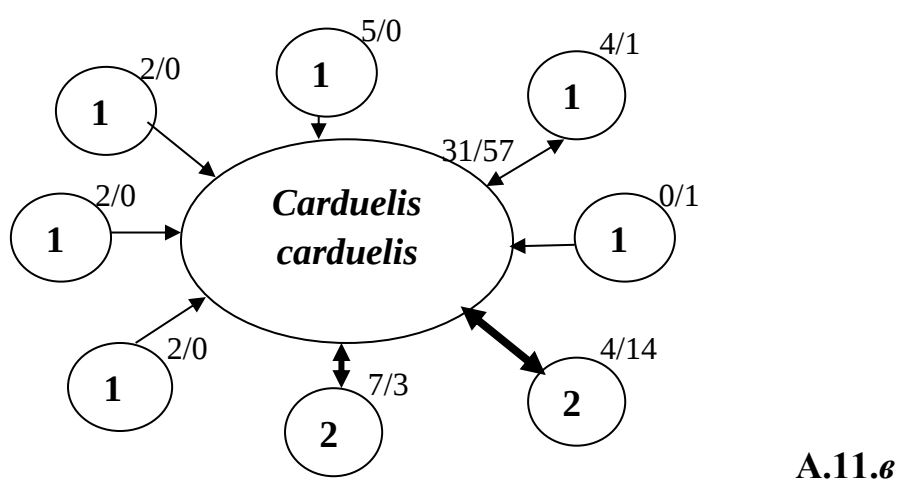
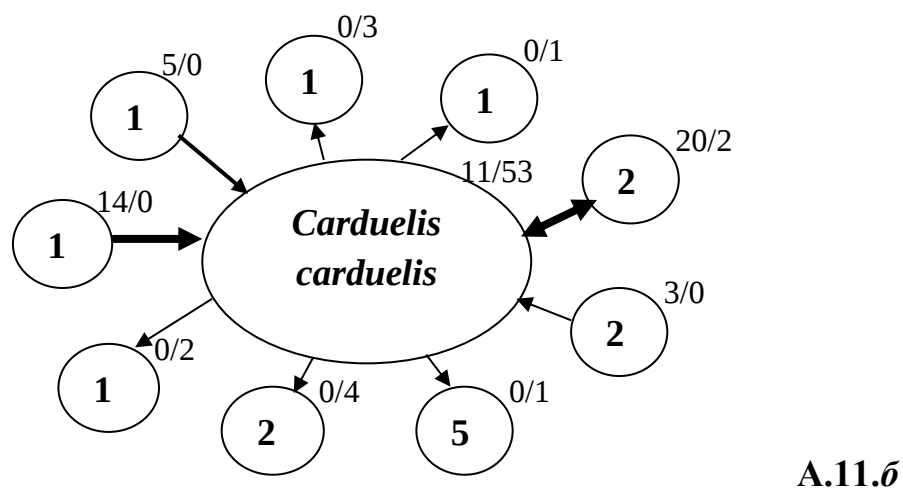
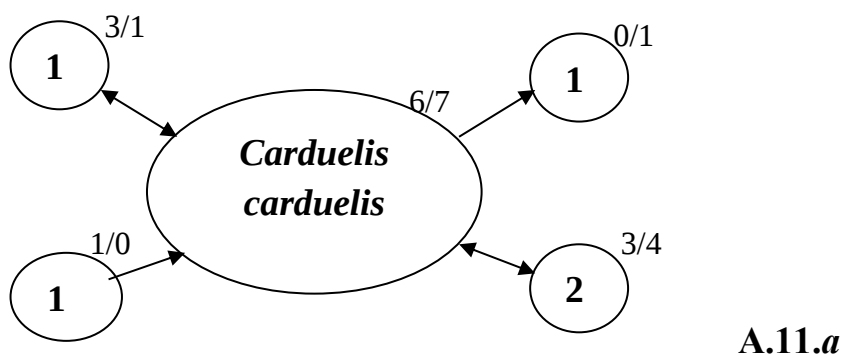
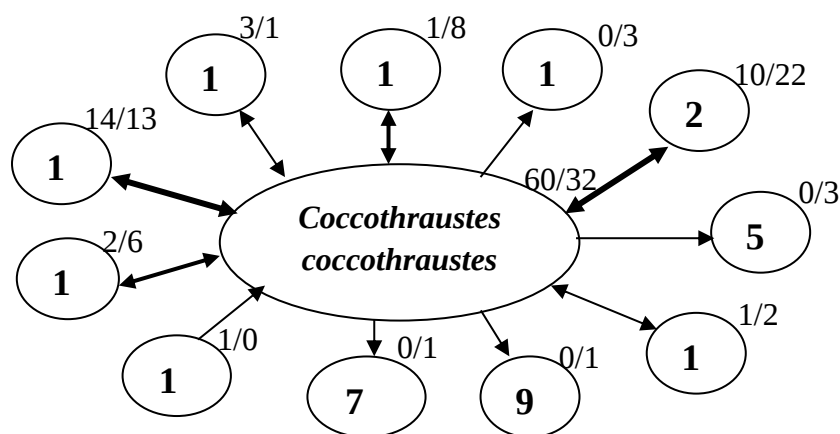
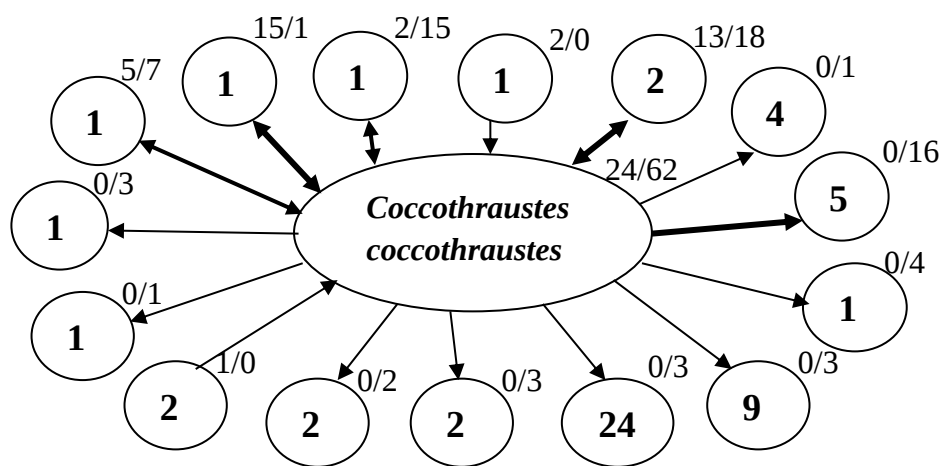


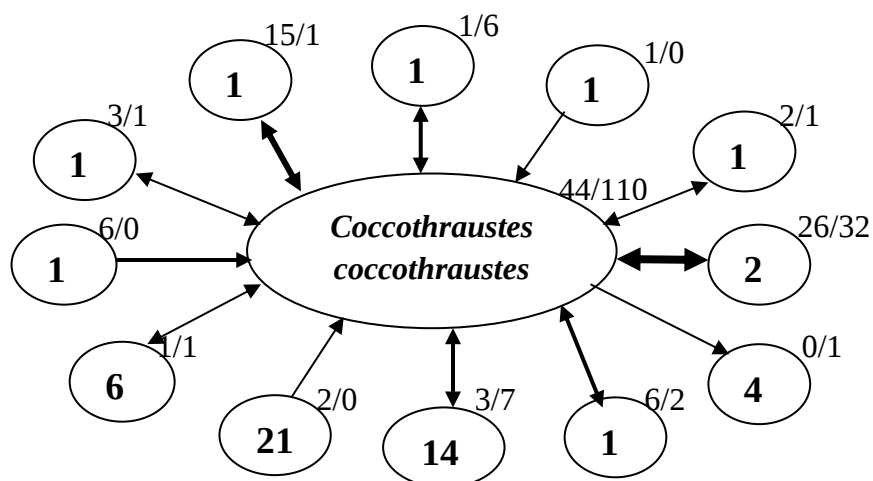
Рис. А.11. Розподіл агресивних взаємодій *Carduelis carduelis* в угрупованні птахів а - грабової дубрави КПЗ, б - державного дендрологічного парку «Олександрія» НАН України, в - у «Вакалівщині»;



A.12.a



A.12.б

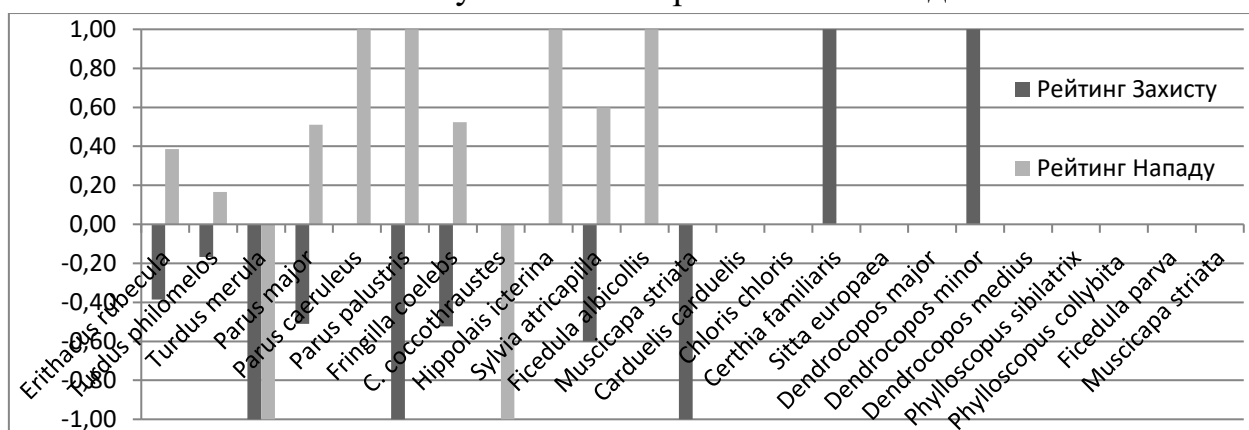


A.12.в

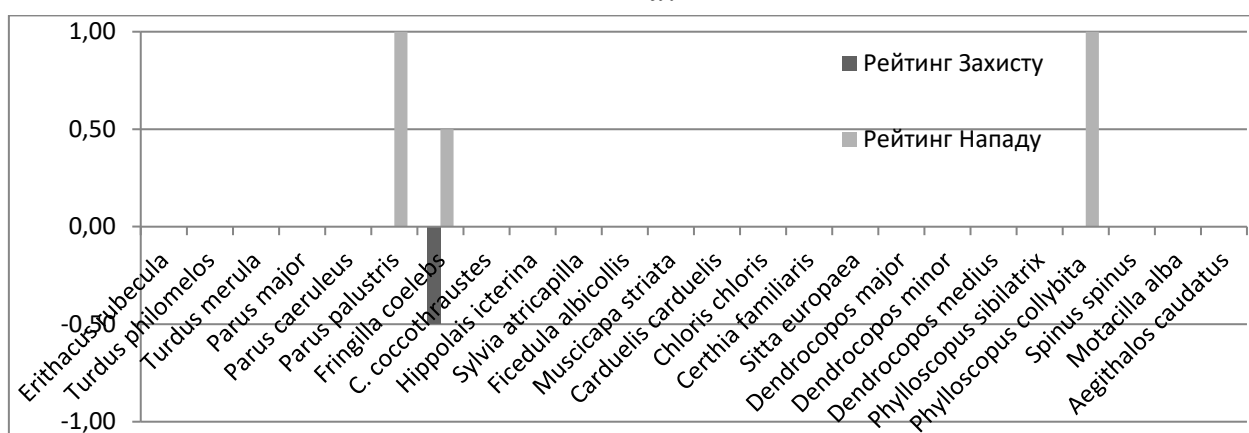
Рис. А.12. Розподіл агресивних взаємодій *Carduelis carduelis* в угрупованні птахів а - грабової дубрави КПЗ, б - державного дендрологічного парку «Олександрія» НАН України, в - у «Вакалівщині»;

ДОДАТОК Б

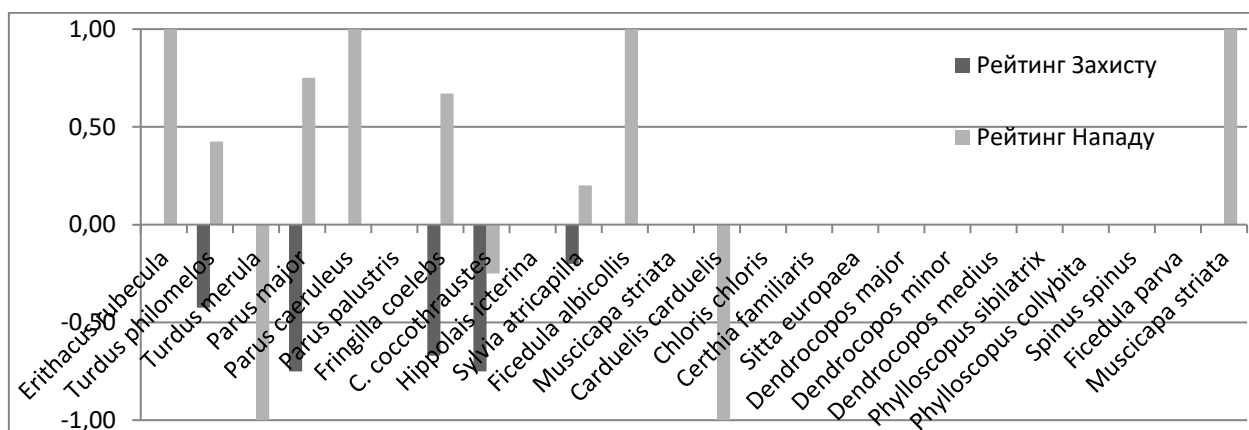
Рейтинги успішності агресивної взаємодії



Б.1.а.

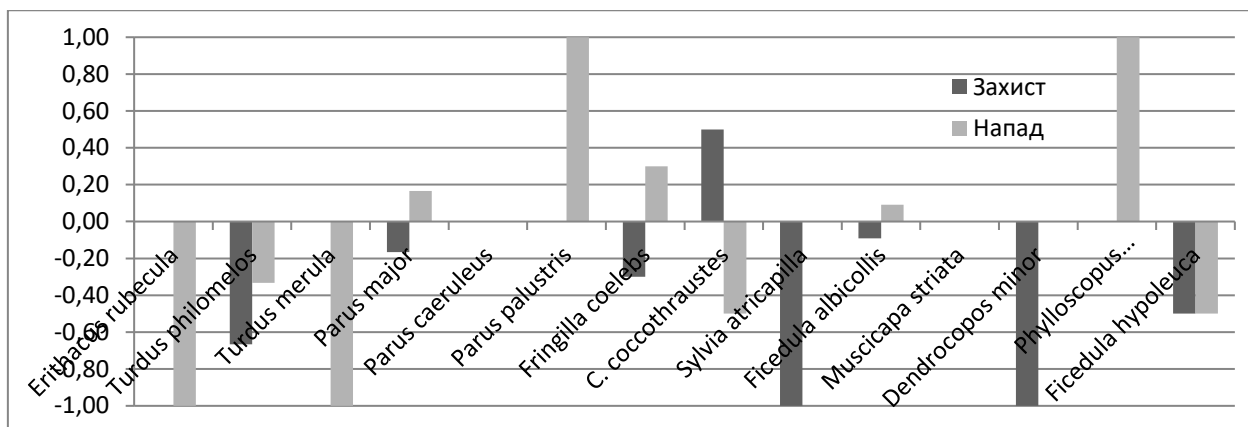


Б.1.б.

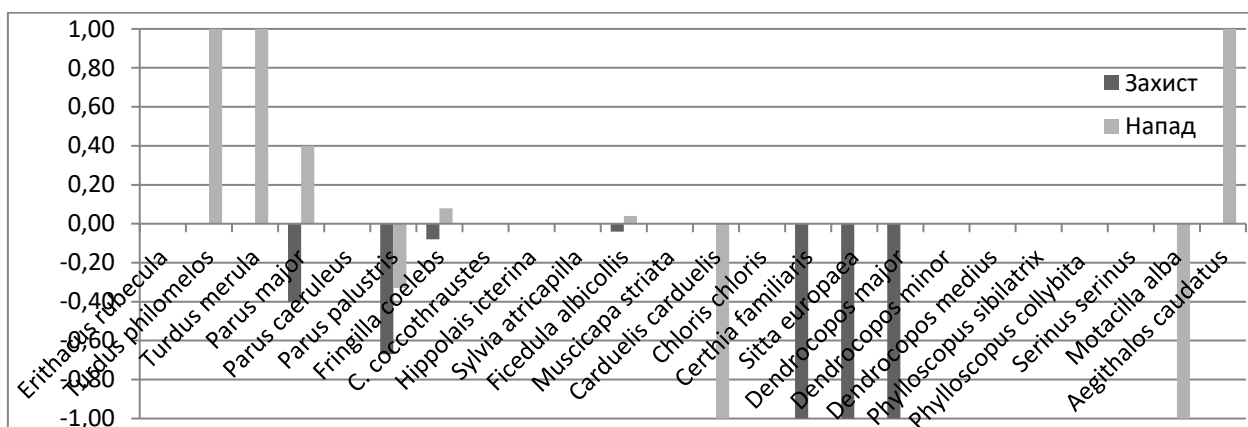


Б.1.в.

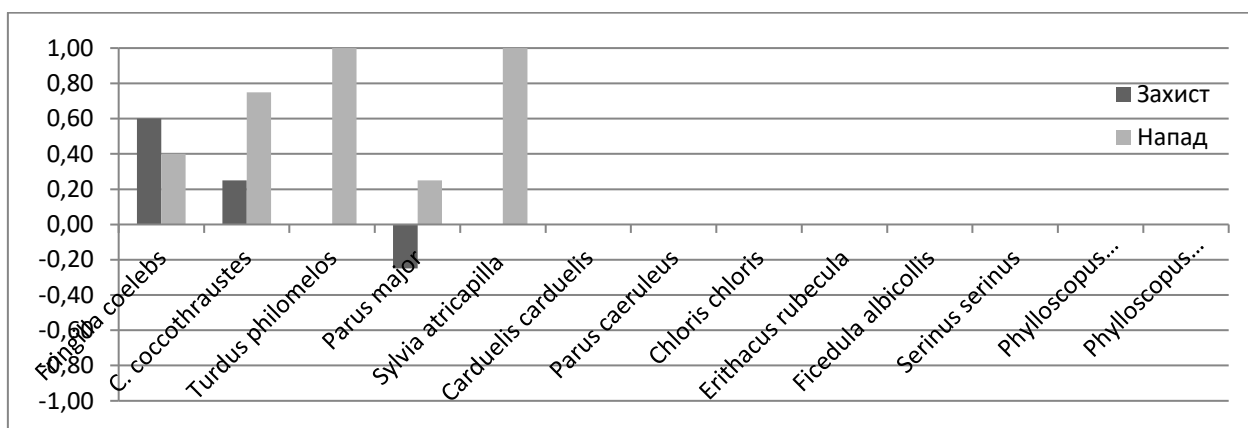
Рис.Б.1. Крив'янка чорноголова: а – КПЗ; б – «Вакалівщина»; в – «Олександрія»;



Б.2.а.

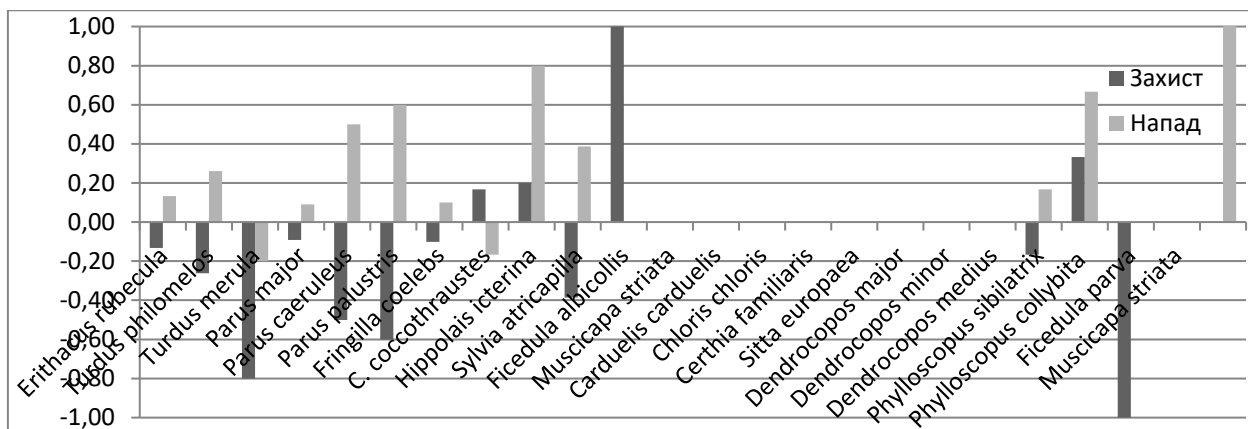


Б.2.б.

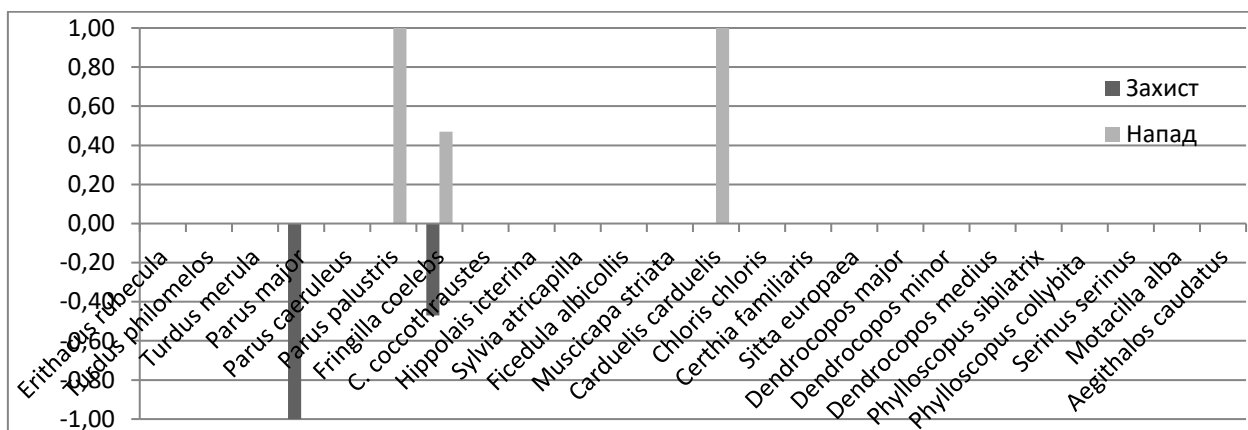


Б.2.в

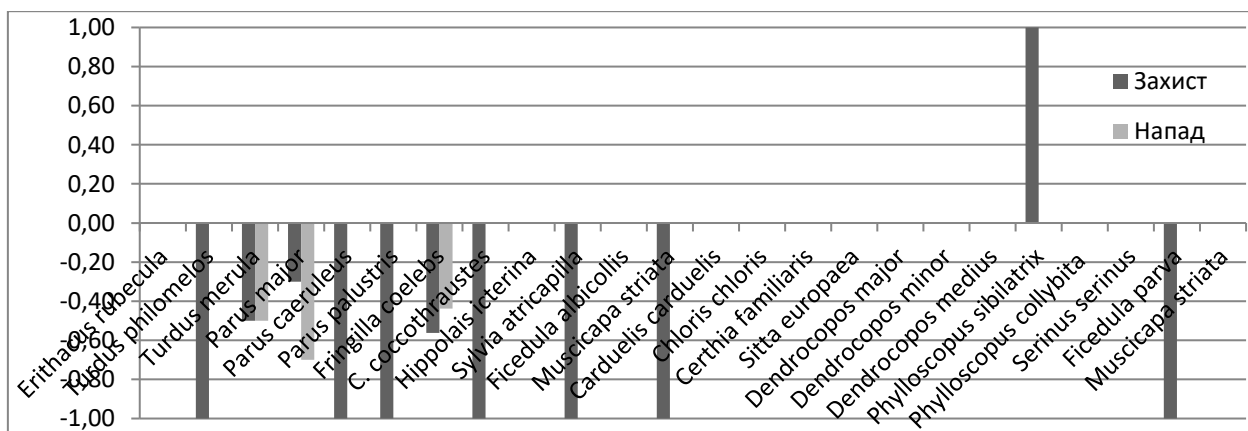
Рис.Б.2. Мухоловка білошия: а – КПЗ; б – «Вакалівщина»; в – «Олександрія»;



Б.3.а.

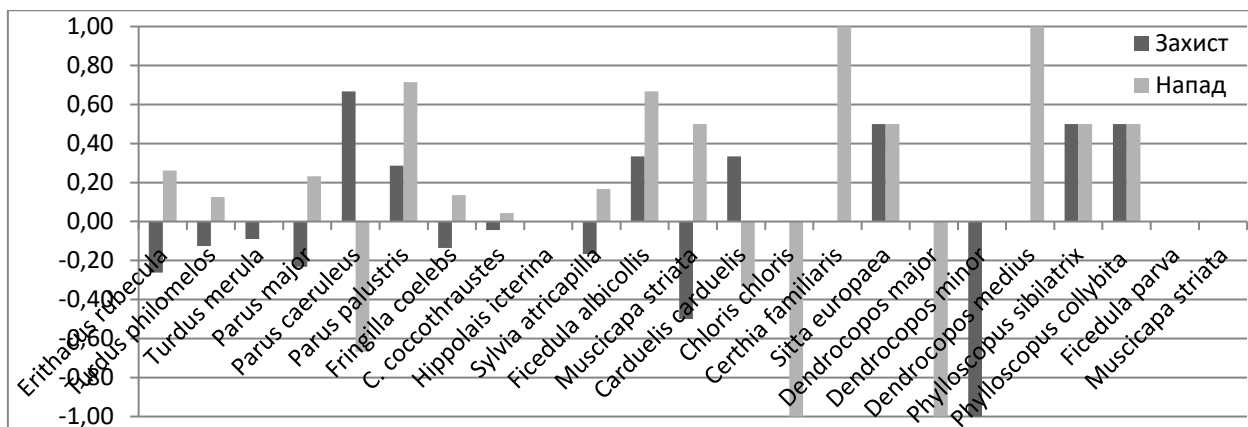


Б.3.б.

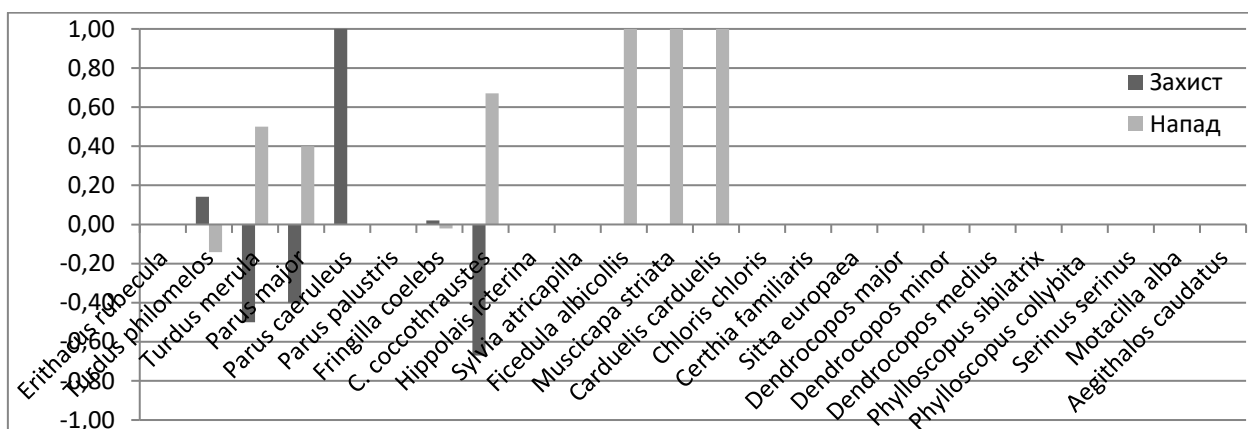


Б.3.в.

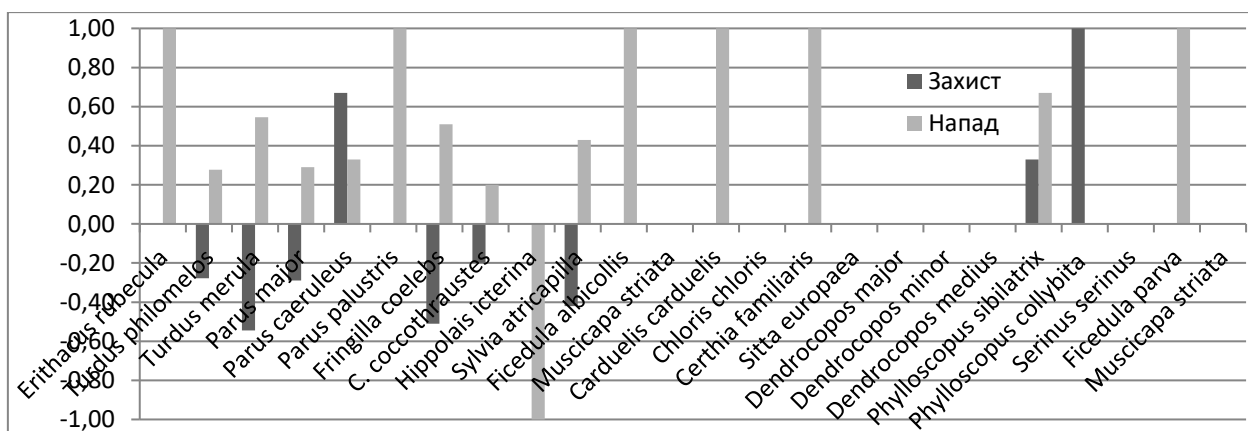
Рис.Б.3. Вільшанка: а – КПЗ; б – «Вакалівщина»; в – «Олександрія»;



Б.4.а.

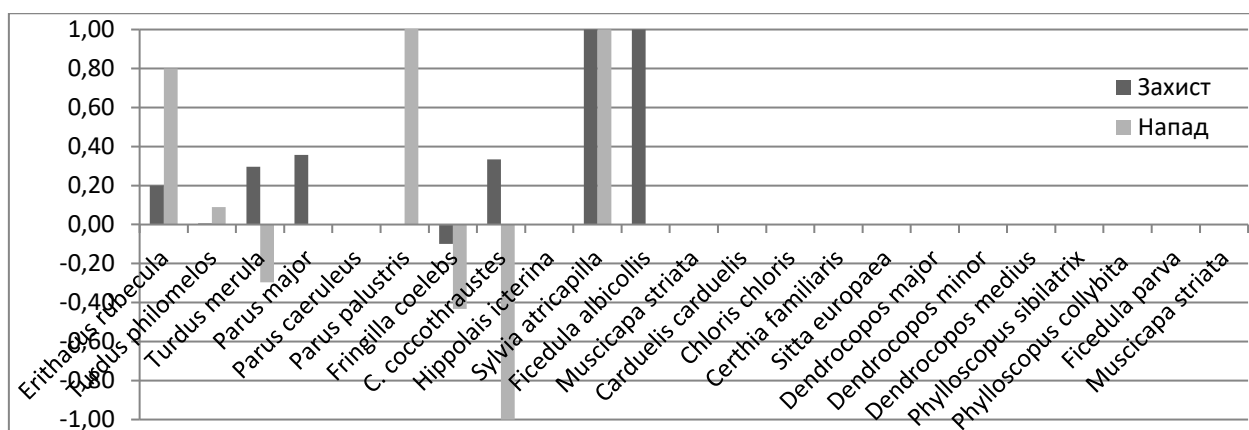


Б.4.б.

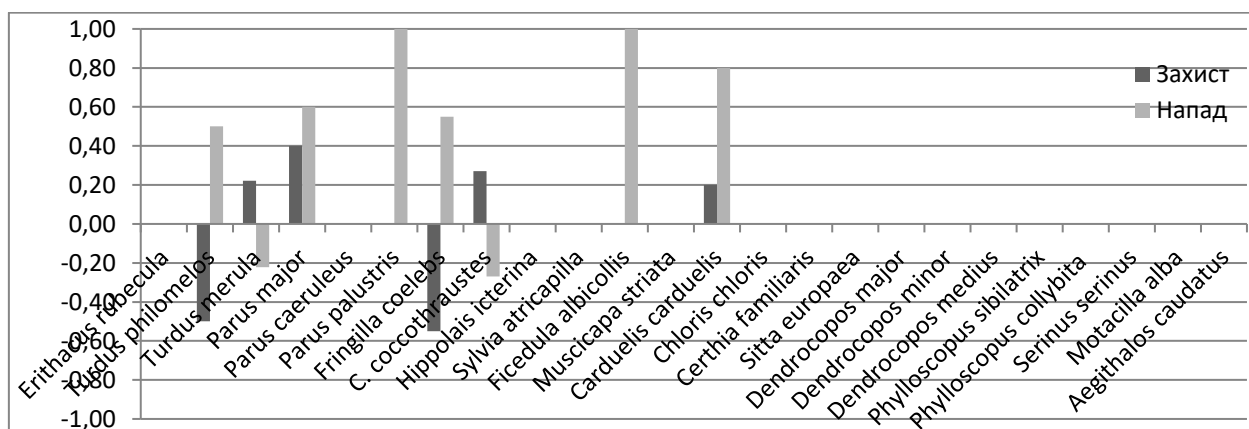


Б.4.в.

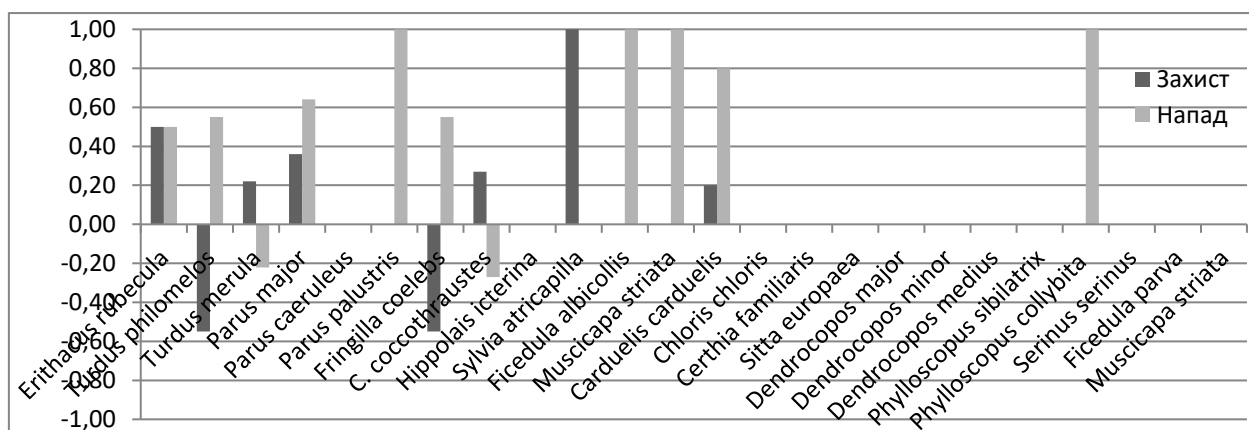
Рис.Б.4. Дрізд співочий: а – КПЗ; б – «Вакалівщина»; в – «Олександрія»;



Б.5.а.

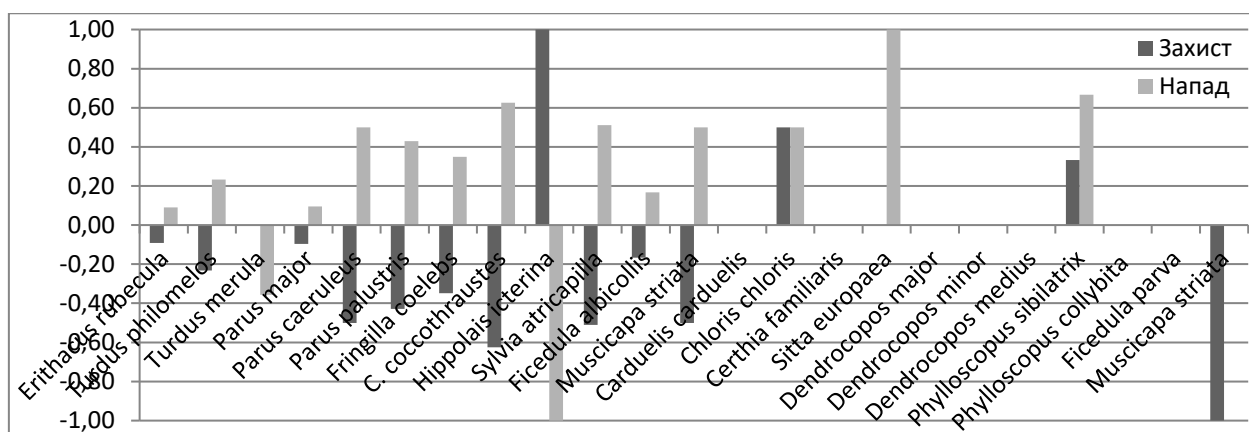


Б.5.б.

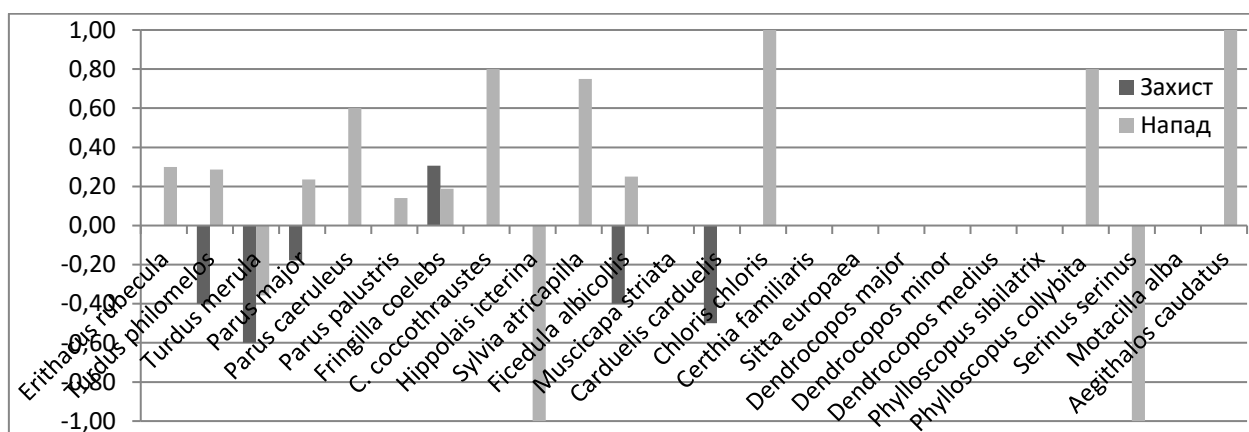


Б.5.в.

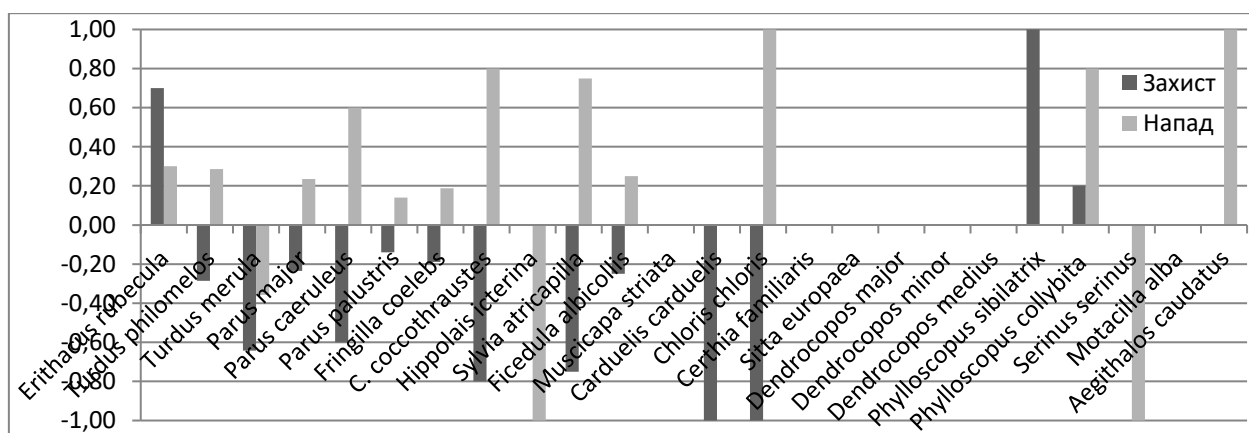
Рис.Б.5. Дрізд чорний: а – КПЗ; б – «Вакалівщина»; в – «Олександрія»;



Б.6.а.

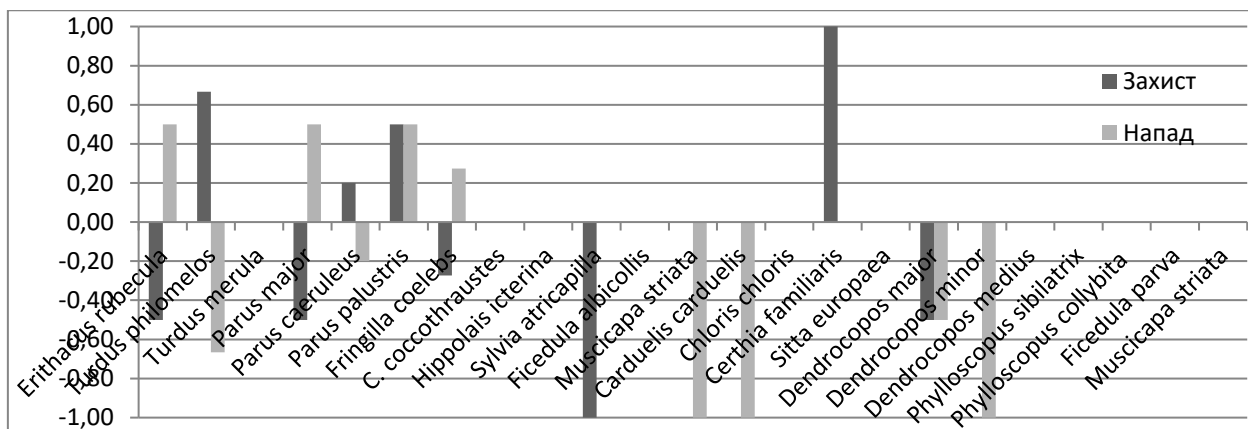


Б.6.б.

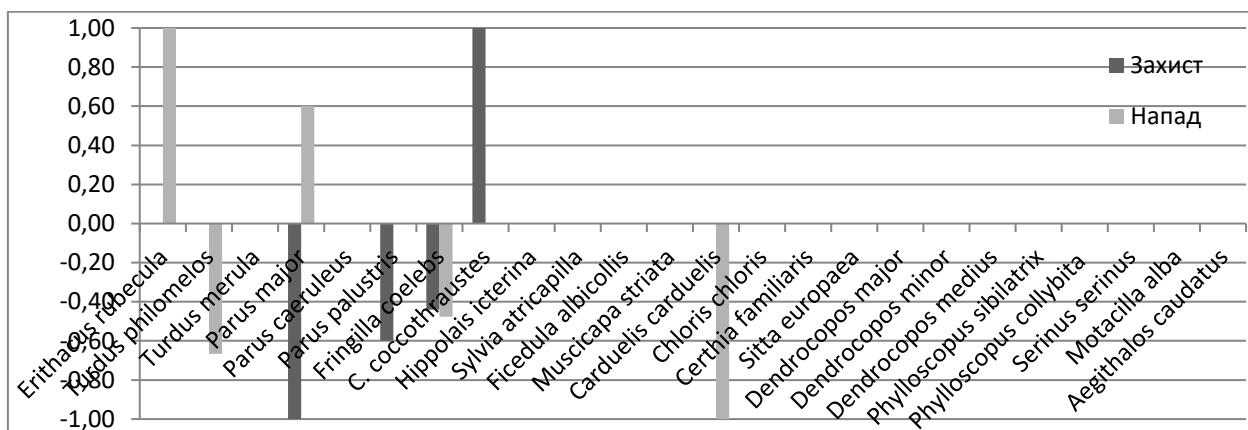


Б.6.в.

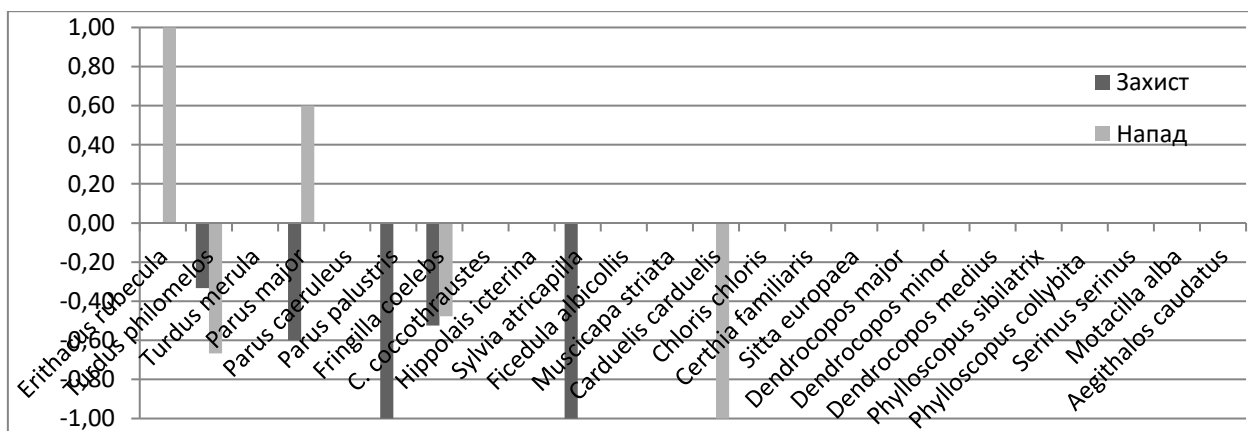
Рис.Б.6. Синиця велика: а – КПЗ; б – «Вакалівщина»; в – «Олександрія»;



Б.7.а.

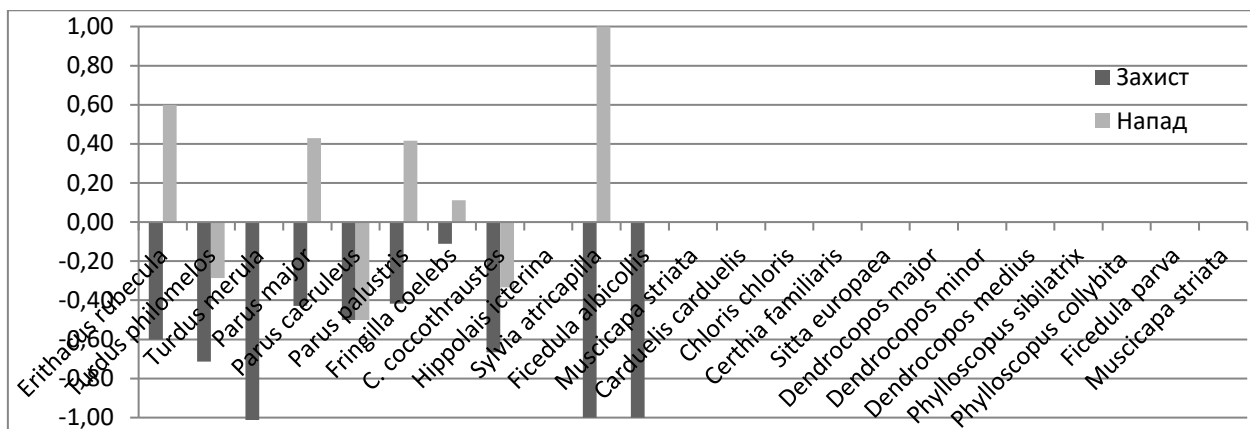


Б.7.б.

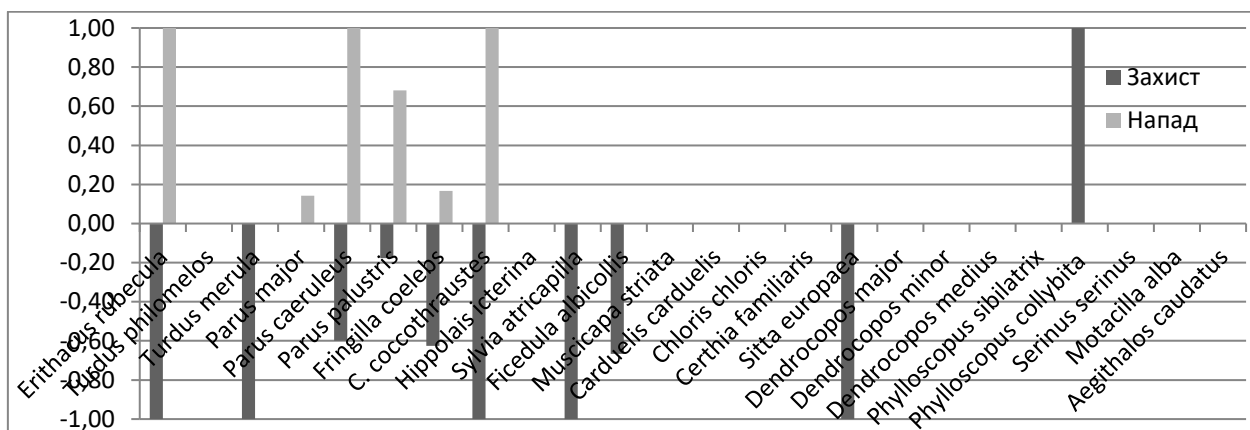


Б.7.в.

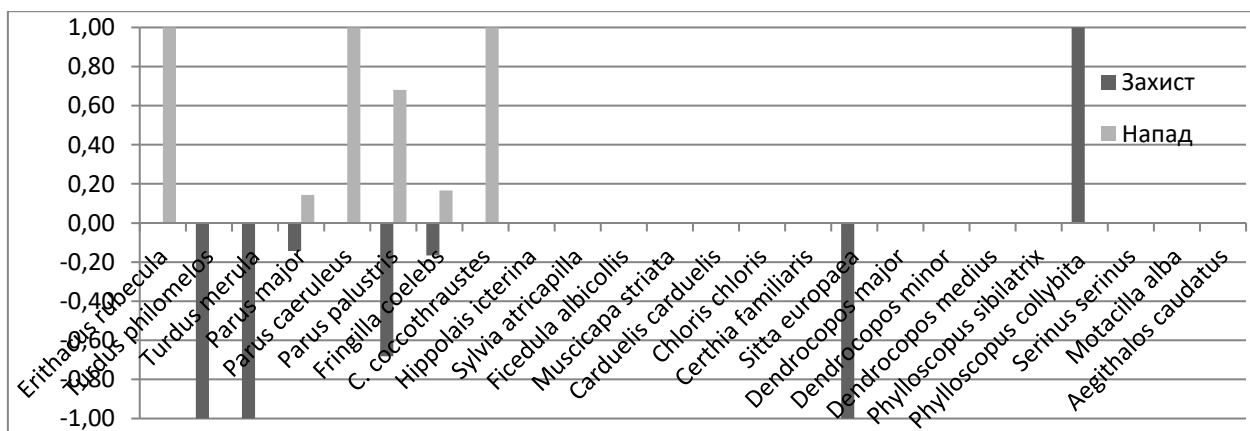
Рис. Б.7. Синиця блакитна: а – КПЗ; б – «Вакалівщина»; в – «Олександрія»;



Б.8.а.

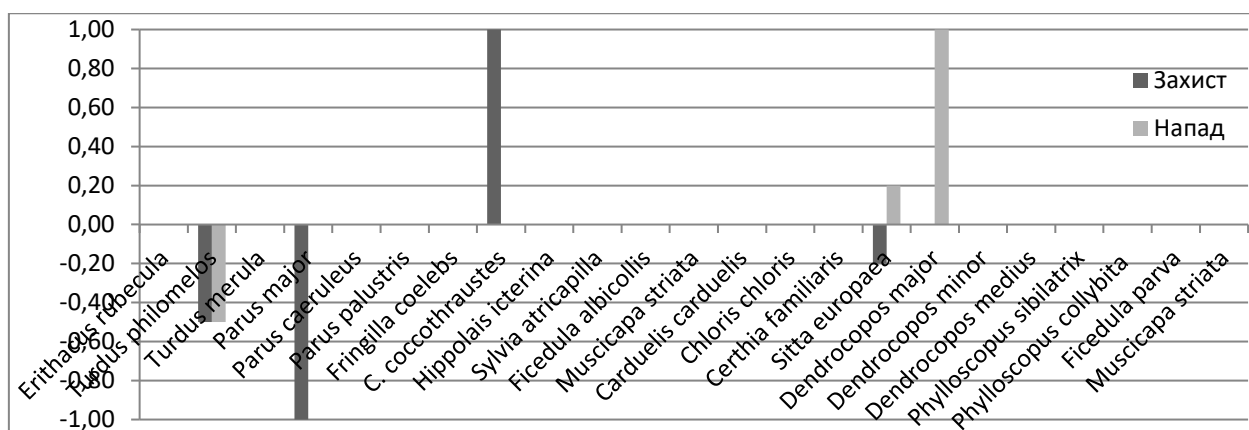


Б.8.б.

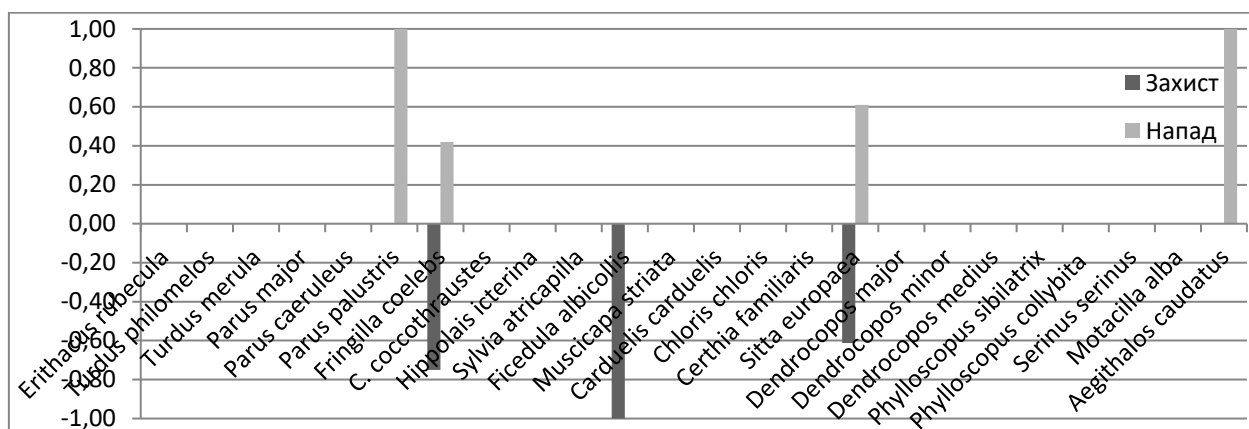


Б.8.в.

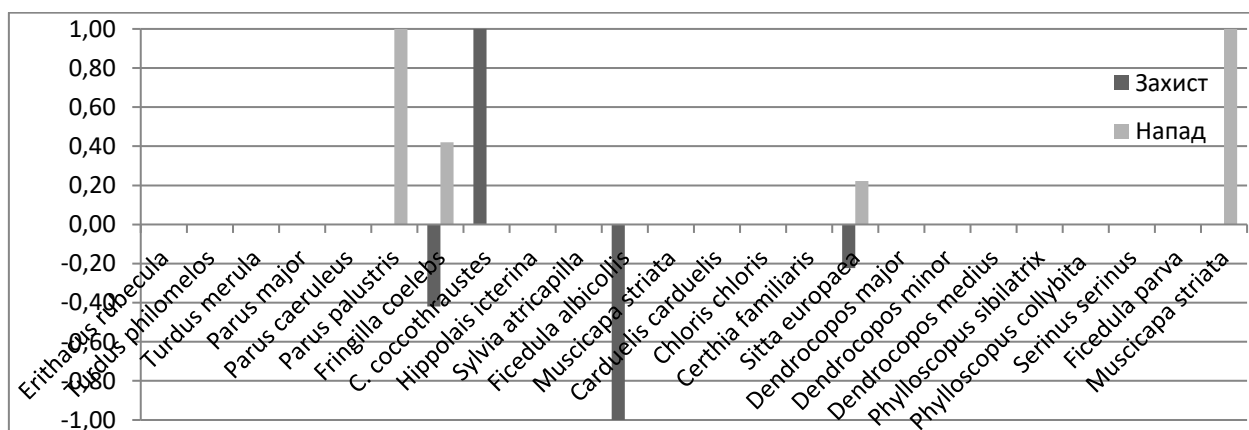
Рис. Б.8. Гаїчка болотяна: а – КПЗ; б – «Вакалівщина»; в – «Олександрія»;



Б.9.а.

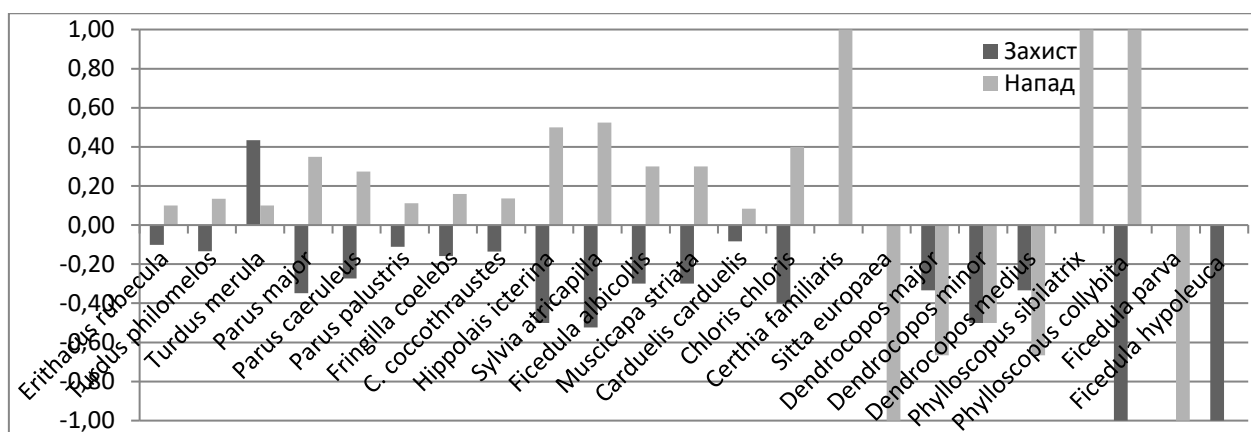


Б.9.б.

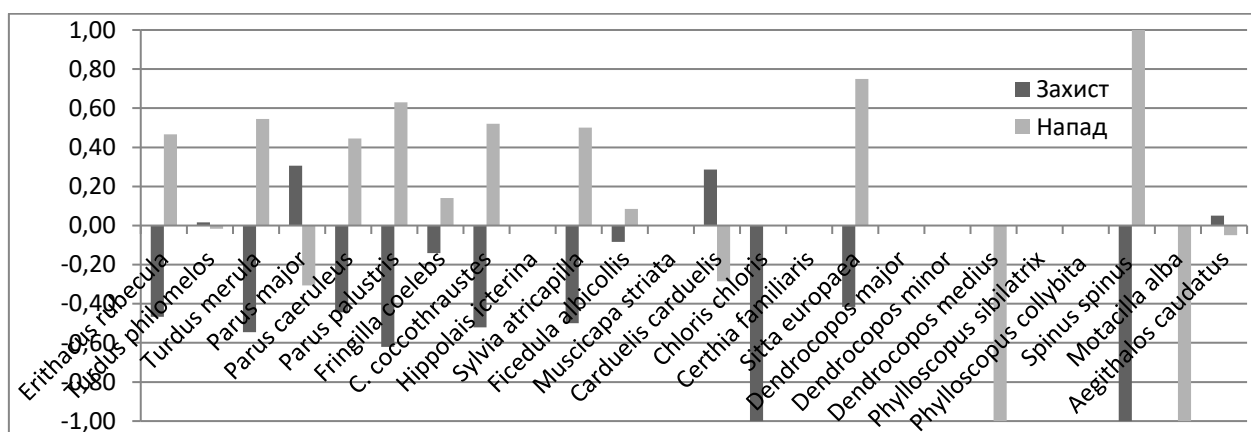


Б.9.в.

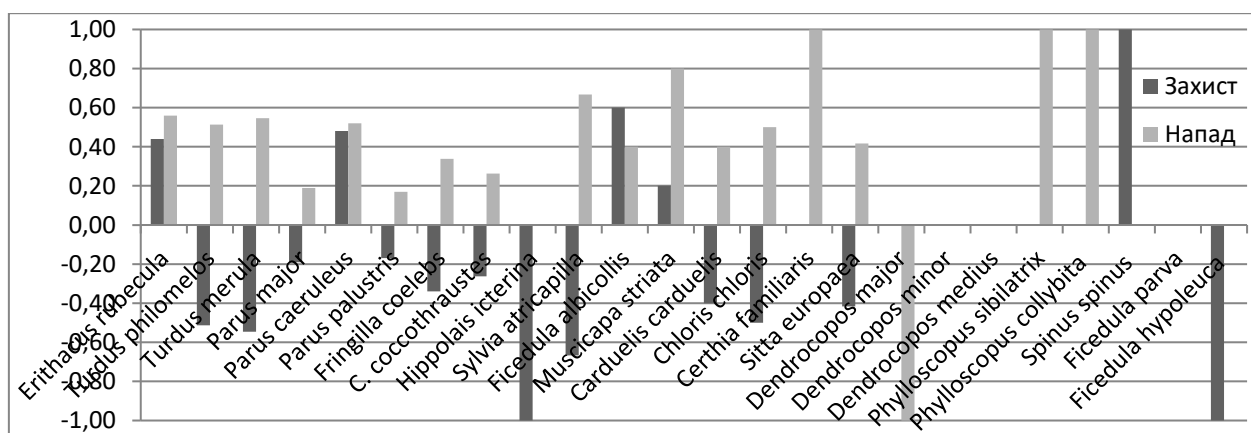
Рис. Б.9.Повзик: а – КПЗ; б – «Вакалівщина»; в – «Олександрія»;



Б.10.а.

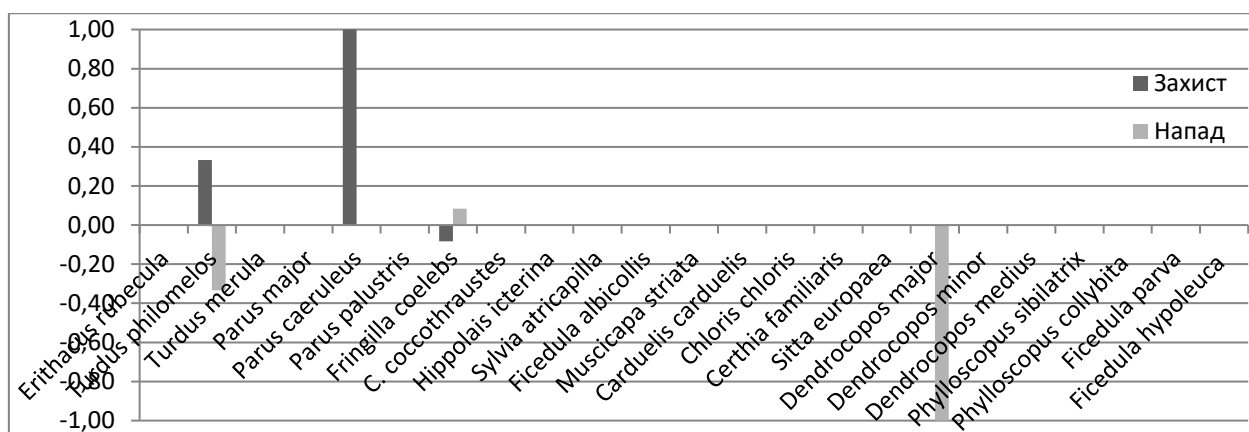


Б.10.б.

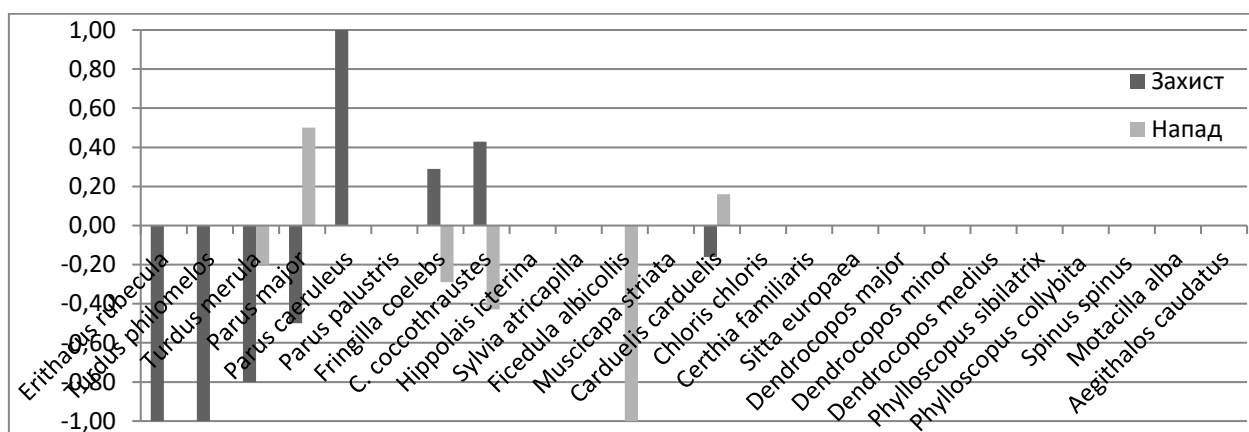


Б.10.в.

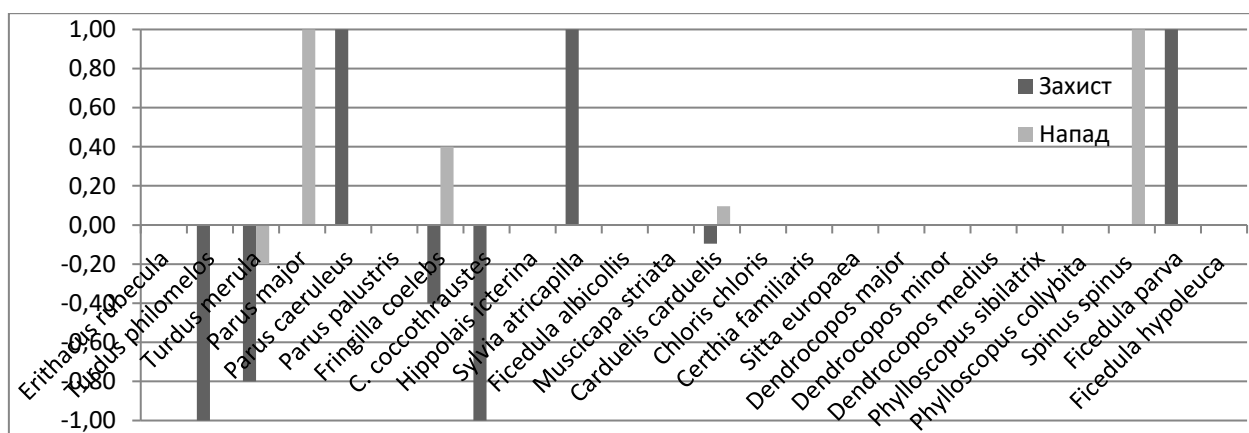
Рис. Б.10. Зяблик звичайний: а – КПЗ; б – «Вакалівщина»; в – «Олександрія»;



Б.11.а.

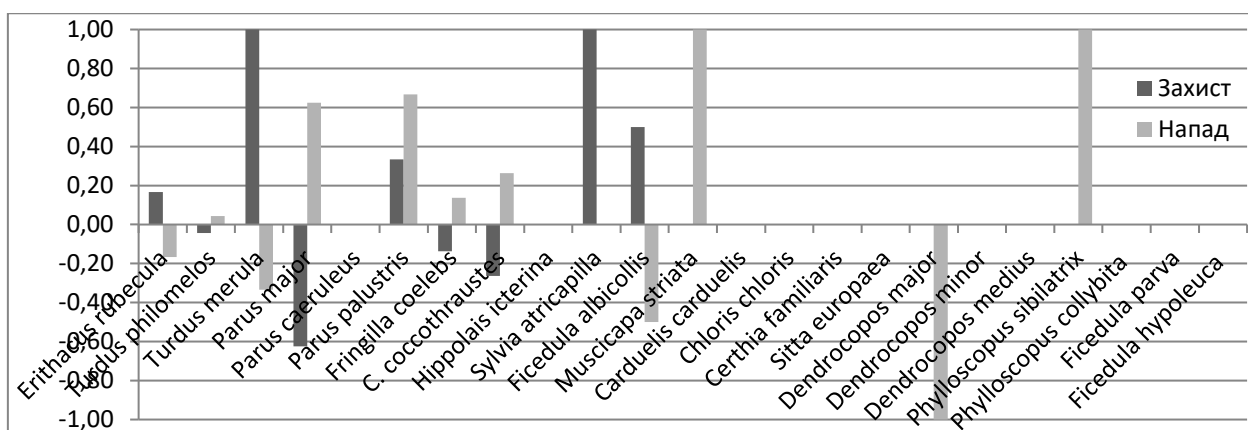


Б.11.б.

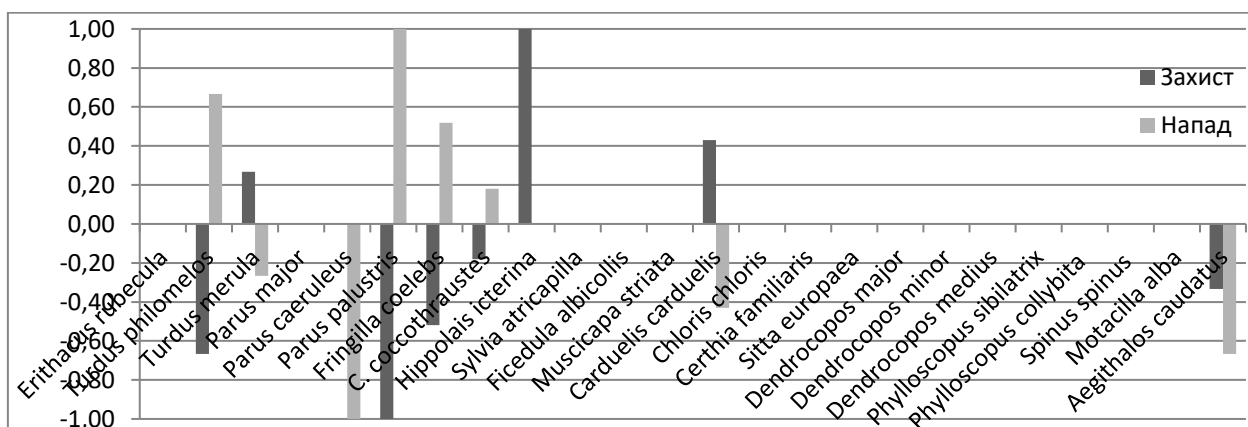


Б.11.в.

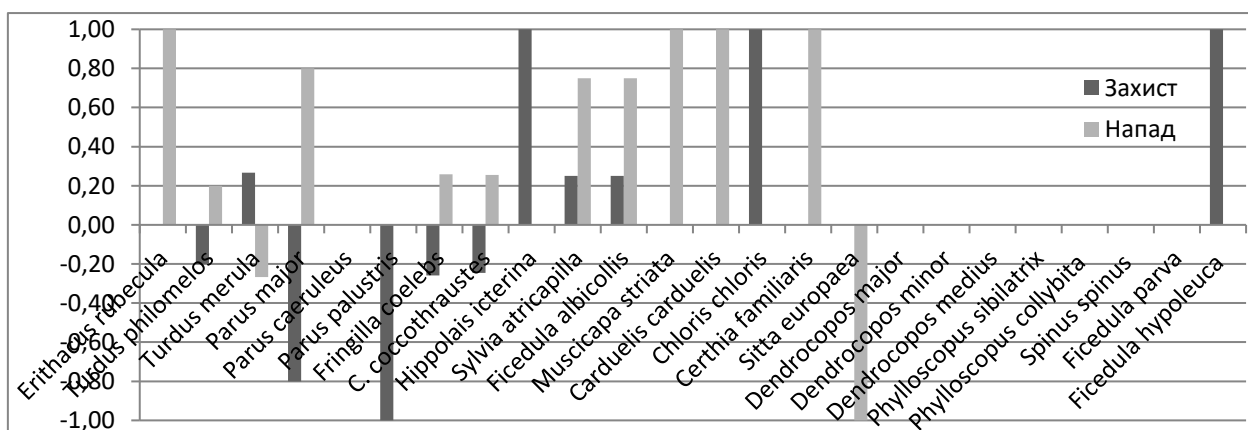
Рис. Б.11. Щиглик: а – КПЗ; б – «Вакалівщина»; в – «Олександрія»;



Б.12.а.



Б.12.б.



Б.12.в.

Рис.Б. 12. Костогриз: а – КПЗ; б – «Вакалівщина»; в – «Олександрія»;