

УДК: 591.555.14

Реакція агресії у зяблика (*Fringilla coelebs* L. 1758) та пов'язані із нею поведінкові акти на водопої в природних та антропогенно змінених територіях
А.О.Маркова

Київський національний університет імені Тараса Шевченка, ННЦ «Інститут біології» (Київ, Україна)
anna-markovka@i.ua

Наведено дані стосовно прояву агресії зяблика (*Fringilla coelebs*) на місцях водопою у гніздовий період у Канівському природному заповіднику та державному дендрологічному парку «Олександрія». У Канівському природному заповіднику виявлено зв'язок агресії зяблика із поведінковими актами на водопої, чого не відмічено для території дендропарку. Проаналізовано міжвидові та внутрішньовидові контакти зябликів. Внутрішньовидова агресія більше виражена на території природного заповідника, а міжвидова в умовах дендропарку. Загалом виявлено 20 видів птахів, на які зяблик агресивно реагує. У природних умовах показник агресії зябликів високо корелює із присутністю та чисельністю синиці великої (*Parus major*), гаїчки болотяної (*Parus palustris*) та кропив'янки чорноголової (*Sylvia atricapilla*), в умовах антропогенно зміненої території лише із наявністю та чисельністю синиці великої. Встановлено критичну відстань прояву агресії у внутрішньовидових конфліктах на рівні 50 см. У міжвидових конфліктах критична відстань варіює у межах від 15 см до 1,5 м.

Ключові слова: поведінка, зяблик, міжвидова та внутрішньовидова агресія, водопій, Канівський природний заповідник, дендропарк «Олександрія».

Реакция агрессии у зяблика (*Fringilla coelebs* L. 1758) и связанные с ней поведенческие акты на водопое в природных условиях и антропогенно измененных территориях
А.А.Маркова

Приведены данные о проявления агрессии зяблика (*Fringilla coelebs*) на местах водопоя в гнездовой период в Каневском природном заповеднике и государственном дендрологическом парке «Александрия». В Каневском природном заповеднике обнаружена связь агрессии зяблика с поведенческими актами на водопое, чего не отмечено для территории дендропарка. Проанализированы межвидовые и внутривидовые контакты зябликов. Внутривидовая агрессия больше выражена на территории природного заповедника, а межвидовая в условиях дендропарка. В целом обнаружено 20 видов птиц, на которые зяблик агрессивно реагирует. В естественных условиях показатель агрессии зябликов высоко коррелирует с присутствием и численностью синицы большой (*Parus major*), гаички болотной (*Parus palustris*) и крапивницы черноголовой (*Sylvia atricapilla*), в условиях антропогенно измененной территории только с наличием и численностью синицы большой. Установлено критическое расстояние проявления агрессии во внутривидовых конфликтах на расстоянии 50 см. В межвидовых конфликтах критическое расстояние варьирует в пределах от 15 см до 1,5 м.

Ключевые слова: поведение, зяблик, межвидовая и внутривидовая агрессия, водопой, Каневский природный заповедник, дендропарк «Александрия».

Reaction of aggression of Chaffinch (*Fringilla coelebs* L. 1758) and behavioral acts at watering places in natural conditions and anthropogenically changed territories
А.А.Markova

The data regarding aggression acts of the Chaffinch (*Fringilla coelebs*) at watering places during the nesting period in the Kaniv Natural Reserve and the State Dendrological Park "Aleksandria" are provided. The connection of aggression and behavior acts at watering places has been found out in the Kaniv Natural Reserve, which has not been observed within the dendrological park area. Interspecific and intraspecific contacts of the finches have been analyzed. Intraspecific aggression is more highly expressed within natural park territory, and interspecific aggression – in dendrological park conditions. In general, there has been found out 20 species of birds, to which the finch aggressively responds. In natural conditions the aggression ratio of finches highly correlates with the presence and number of Great tit (*Parus major*), Marsh tit (*Parus palustris*) and Blackcap (*Sylvia atricapilla*), in anthropogenically changed territories – only with the presence and number of Great tit. Critical distance of

aggression in intraspecific conflicts has been found out to be 50 cm. Critical distance in interspecific conflicts varies between 15 cm and 1.5 m.

Key words: *behavior, chaffinch, interspecific and intraspecific aggression, watering place, Kaniv Nature Reserve, Dendrological Park «Alexandria».*

Вступ

У країнах Європи, Азії та Америки в останні десятиліття широко вивчаються причини та наслідки прояву агресії серед птахів, їх відмінності на різних територіях та значення для взаємовідносин близьких або конкурентних видів птахів. Більшість таких досліджень полягає у вивченні реакції птахів на демонстрацію пісні або сигнали агресії. Також вивчають успішність того чи іншого поведінкового акту, котрими найчастіше є кормодобування чи захист гніздової території. Багато даних отримано на таких видах птахів, як мексиканська чечевиця (*Haemorhous mexicanus*) (Hasegawa et al., 2014), співоча зонотрихія (Foltz et al., 2015), мухоловка білошия (*Ficedula albicollis*) (Forsman et al., 2007), синиця велика (*Parus major*) (Forsman et al., 2007; Grabowska-Zhang et al., 2011) та інші.

Відомо, що напруженість міжвидових відносин знаходиться у прямій залежності від внутрішньовидової агресії існуючих разом видів (Иваницкий, 1982). Також міжвидові відносини часто бувають асиметричними: один вид частіше ініціює контакти із іншими. Найчастіше проявом такої асиметрії слугує домінування у конфлікті (агресивному контакті). Подібні дослідження проводили на прикладі деяких територіальних птахів ряду Passeriformes (Панов, Иваницкий, 1975; 1979, Рябицев, 1977), де було встановлено, що кількість міжвидових контактів є значно більшою за внутрішньовидові (Иваницкий, 1980).

Особинам одного виду притаманна висока конкуренція у використанні ресурсів (Peiman, Robinson, 2010). У природних умовах до цієї конкуренції долучаються особини інших видів, що безумовно, підвищує рівень конкуренції та агресивну поведінку, як один з методів конкурентної боротьби (Mikami, Kawata, 2004). В даному разі агресія носить назву «неспецифічної» (Peiman, Robinson, 2007).

Неспецифічна агресія має широкий спектр прояву серед тварин, але досі їй приділяється менше уваги, ніж іншим формам міжвидової та внутрішньовидової конкуренції. Її механізми та наслідки залишаються незрозумілими (Grether et al., 2009; 2013; Peiman, Robinson, 2010). Зараз для вивчення неспецифічної агресії активно аналізують агресивні сигнали, їх тривалість, частоту та амплітуду і т.д. Деякими дослідженнями вже доведено, що така міжвидова агресія є адаптивною та впливає на еволюцію структури сигналів птахів (Martin, Martin, 2001; Adams, 2004; Peiman, Robinson, 2007). Також ця тема ретельно вивчається під час дослідження внутрішньовидової конкуренції (Arnott, Elwood, 2009), але й досі мало вивчена у міжвидовій (Tanner, Adler, 2009; Lehtonen et al., 2010; Green, Field, 2011). Агресивні сигнали можуть полегшувати або зменшувати неспецифічну агресію. Вибір якоїсь стратегії агресивної взаємодії також буде впливати на агресивні сигнали. Сила та направленість цих двох джерел відбору не є еквівалентними (Tynkkynen et al., 2004). Ті самі сигнали можуть бути використані в одному вигляді, щоб вказати на низький рівень загрози, а в іншому – на високий. При цьому особини різних видів відрізняються за характеристиками, що дають змогу прогнозувати результат конкуренції (Smith, Parker, 1976; Hammerstein, Parker, 1982).

Зяблик (*Fringilla coelebs* L. 1758) – один із масових видів птахів лісових і лісостепових біоценозів, парків та садів. Його вважають видом, який толерантно ставиться до присутності людей та може збирати їжу на доріжках парків у досить людних місцях. Для території України зяблик – гніздовий, перелітний та зимуючий вид. Гніздиться та мігрує на всій території; регулярно зимує на півдні та в Закарпатті, окремі особини і групи птахів взимку іноді трапляються і на решті території.

Метою даної роботи є дослідження міжвидових (далі МВ) та внутрішньовидових (далі ВВ) реакцій агресії зяблика. Під час спостережень враховували результат лише безпосередньої взаємодії особин у природних умовах та, для порівняння, на території з наявним антропогенним впливом. Не використовували акустичні провокації птахів, оскільки такі дії підвищили б агресивність виду. Окрім цього, ми спробували встановити зв'язок агресії із іншими поведінковими актами птахів на водопої, наявністю та чисельністю інших видів птахів та їх агресивністю, як безпосереднім фактором, що провокує реакції агресії зяблика.

Об'єкти та методи дослідження

Матеріалом для роботи були дані, зібрані автором у Канівському природному заповіднику (далі КПЗ) Черкаської області з 30 травня по 30 червня 2010 р., з 21 травня по 15 червня 2012 р. та з 1 по 24 червня 2014 р. на місці водопою в яру Мокрий на території садиби. Спостереження проводили з

ранкових до вечірніх сутінок. Територія дослідження має природоохоронний статус і характеризується низьким антропогенним тиском. Загальна тривалість спостережень у КПЗ становила 324 години. За період дослідження було зафіксовано 3898 МВ та ВВ контактів зябликів.

Інше місце спостереження – Державний дендрологічний парк «Олександрія» НАН України у м. Біла Церква. Спостереження проводили з 21 по 28 червня 2012 року. Загальна тривалість спостережень на території дендрологічного парку становила 54 години. За період дослідження було зафіксовано 271 МВ та ВВ контактів зябликів.

Об'єктом дослідження був вибраний представник родини В'юркових Fringillidae – зяблик (*Fringilla coelebs* L. 1758), який завдяки своїй високій чисельності та поширеності у гніздовий період є зручним видом для спостережень, що у свою чергу забезпечує високу достовірність отриманих результатів. Основним предметом вивчення є випадки агресивної поведінки по відношенню до свого та інших видів.

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 (Панов, 1983). Також фіксували усі випадки неагресивної, або толерантної, поведінки: перебування видів поруч без прояву агресії один до іншого. Спостереження за міжвидовими взаємодіями проводили загальноприйнятими етологічними методами «тотального спостереження» та «суцільного протоколювання» (Попов, Ильченко, 1990) із модифікаціями автора для спостереження за птахами у природі. Дані стосовно агресивної та неагресивної поведінки, динаміки активності прильоту та різноманіття поведінкових актів записували для усіх видів птахів, присутніх на водопої за увесь час спостережень. Для вивчення динаміки активності прильоту птахів на водопої та поведінкових актів використовували загальноприйняті етологічні методи (Аманова, 1965; Ильина, Федорянская, 1982). Основними поведінковими актами є: пиття води, пошук та споживання кормових об'єктів, купання та догляд за оперенням. Дані зібрано за однакових погодних умов.

Для розрахунку критичної дистанції (відстані, на якій птах проявляє агресію), територію водопою було поділено на квадрати 1x1 м², тобто кожен квадрат був позначений дерев'яною паличкою на відстані 1 м одна від одної вздовж напрямку руху джерела. Статистична обробка матеріалу проведена з використанням пакету програм Microsoft Excel, StatPius Pro 5.9.8 та STATISTICA 7.0. з перевіркою на нормальність розподілу даних та відповідними параметричними та непараметричними методами (лінійною кореляцією Пірсона та ранговою кореляцією Спірмена).

Результати та обговорення

Встановлено, що зяблик реагує агресивно на 19 видів птахів із 34, з котрими був у МВ контакті на дослідній території КПЗ. До цієї групи належать: берестянка звичайна (*Hippolais icterina*), кропив'янка чорноголова (*Sylvia atricapilla*), вівчарик-ковалик (*Phylloscopus collybita*), вівчарик жовтобровий (*Phylloscopus sibilatrix*), мухоловка білошия (*Ficedula albicollis*), мухоловка мала (*Ficedula parva*), мухоловка сіра (*Muscicapa striata*), вільшанка (*Erithacus rubecula*), дрізд чорний (*Turdus merula*), дрізд співочий (*Turdus philomelos*), гаїчка болотяна (*Parus palustris*), синиця блакитна (*Parus caeruleus*), синиця велика (*Parus major*), повзик (*Sitta europaea*), підкоришник звичайний (*Certhia familiaris*), зеленяк (*Chloris chloris*), щиглик (*Carduelis carduelis*), костогриз (*Coccothraustes coccothraustes*).

Вважається, що частота МВ конфліктів у змішаних угрупованнях співмірна або перевищує частоту ВВ агресивних взаємин (Иваницкий, 1982). Нашими дослідженнями дана закономірність не підтверджується. Серед усіх контактів зяблика загальна частка МВ контактів займає 81,14%. Співвідношення МВ конфліктів до ВВ характеризує важливість МВ відносин. Загальна кількість випадків агресивної поведінки становить 12,76% від усіх контактів виду (тобто нейтральних та конфліктних). Безпосередньо співвідношення усіх МВ та ВВ проявів агресії становить 236/205 (53,51%/46,49%). Таким чином, ми спостерігали майже однаковий прояв агресії як до свого виду, так і до загальної кількості інших видів. Отриманий розподіл відсотків агресії може бути проявом встановлення просторової міжвидової ієрархічної структури в угрупованні на території, та після її розподілу прояв агресії зменшиться (Иваницкий, 1982). Крім того, активна участь зябликів у нових МВ та ВВ агресивних контактах може бути пов'язана із виграшем особин у попередньому конфліктному зіткненні (Хайнд, 1975).

Зауважимо, що кількість агресивних контактів (236) у міжвидових взаємодіях поширюється на 19 вищезазначених видів та загалом становить лише 7,46% випадків агресії від усіх МВ контактів. Випадки внутрішньовидової агресії (205) становлять 27,89% усіх ВВ контактів зябликів. Тобто більшу увагу зяблики приділяють саме ВВ взаєминам та, імовірно, встановленню ВВ ієрархії.

Зяблики завжди ініціювали більше агресивних контактів у досліджуваному лісовому угрупованні. Причому загальна кількість випадків агресії була направлена на особин (незалежно від виду), що вже знаходилися на водопої, до часу прибуття зяблика, у 1,63 рази частіше, ніж до птахів, що прилітали вже після нього. Більшу кількість агресивних взаємодій ініціювали самці – 64,90%, самки близько чверті – 23,84%, та десятину – молоді особини – 11,26%.

На території дендрологічного парку «Олександрія» серед 16 видів птахів, із якими контактували зяблики, на 10 видів була наявна реакція агресії. Так, до цих видів належать: кропив'янка чорноголова, мухоловка білошия, вільшанка, дрізд співочий, гаїчка болотяна, синиця блакитна, синиця велика, щиглик, костогриз, соловейко східний (*Luscinia luscinia*). Загальна кількість випадків агресивної поведінки становить 11,52% від усіх контактів виду (нейтральних та конфліктних). Серед них внутрішньовидова агресія становить 10,71%, що вказує на набагато більше значення МВ взаємин (89,29% усіх агресивних контактів) та більш лояльне відношення до особин свого виду в умовах антропогенного середовища.

Для водойм парку «Олександрія» відмічено, що серед випадків ВВ контактів із агресією та без неї переважає відсутність агресії (6,67%/93,33% відповідно). Така сама закономірність відмічена і для випадків МВ контактів з агресією та без агресії (11,06%/88,94% відповідно). Отримані дані підтверджують та доповнюють вже існуючу думку про меншу ВВ агресивність птахів у містах, хоча й не виключають підвищення агресивних сигналів у вокалізації птахів міста (Foltz et al., 2015). Але, все одно, наявність МВ агресії вказує на її значення у взаєминах в угрупованні, навіть за умови її прояву внаслідок порушення індивідуальної критичної дистанції (на території дендропарку не досліджувалася).

На території дендропарку, як і в КПЗ, зяблики ініціювали більше агресивних контактів на птахів, що вже знаходилися на водопої, до часу прибуття зяблика, у 1,15 разів частіше, ніж до особин, що прилітали вже після нього. Кількість агресивних взаємодій, ініційованими самцями, є найбільшою, як і у Канівському заповіднику. Їх частка на водопоях у дендропарку «Олександрія» становить 62,43%. Четверть агресивних взаємодій ініційована самками – 25,40% та 12,17% – молодими особинами.

Загальна кількість випадків агресивної поведінки зябликів на водопої у КПЗ та дендропарку «Олександрія» майже однакова (12,76% та 11,52% усіх контактів виду відповідно). Але відмічено, що на антропогенно зміненій території зяблики частіше вступали у міжвидові агресивні конфлікти у порівнянні із природоохоронною територією: 89,29% та 53,51% відповідно.

Динаміка різноманіття поведінкових актів зябликів на водопої та їх зв'язок із агресією.

Серед поведінкових актів на водопої КПЗ у гніздовий період основним виступає купання (рис. 1.).

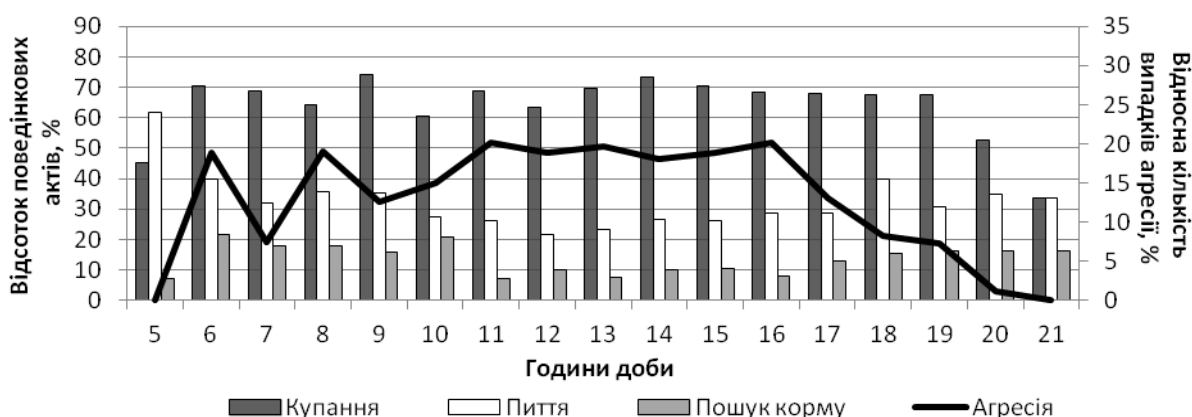


Рис. 1. Динаміка різноманіття поведінкових актів зяблика на водопої протягом доби у Канівському природному заповіднику

Піки потреби у купанні слабо виражені та є високими протягом усього світлового дня. Лише незначні максимуми припадають на ранкові години (о 6:00 та 9:00), денні (14:00, коли активність сонця найбільша), що планомірно переходять у вечірній (19:00), котрий лінійно зменшується. Максимум значення водопою у якості джерела води для пиття припадає на перші ранкові години (4:00–8:00),

наступний пік припадає на 18:00. Пошук кормових об'єктів на місці водопою в основному пов'язаний із питтям, хоча мінімуми кормодобувної поведінки на водопої припадають на 5:00, коли спостерігається максимум пиття, а максимум на 6:00 та 19:00–21:00, коли спостерігається затухання потреби у питті та купанні.

Встановлено кореляційний зв'язок між загальною чисельністю усіх птахів, що перебували на водопої протягом доби, а також кількістю зябликів серед них та випадками агресії. Виявлено високу кореляцію показника агресії зябликів із загальною кількістю птахів ($r=0,834$; $p<0,01$) та із показником кількості особин свого виду ($r=0,934$; $p<0,01$). Це вказує на високий рівень внутрішньовидової агресії та наявну міжвидову агресію на водопоях КПЗ, що було представлено вище. Крім цього, встановлено високу кореляцію показника агресії зябликів із загальним рівнем агресії птахів на водопої ($r=0,865$; $p<0,01$). Також наявна висока кореляція із основними поведінковими актами на водопої – купанням ($r=0,920$; $p<0,01$) та питтям ($r=0,709$; $p<0,01$). Достовірної кореляції показника агресії із кількістю актів пошуку корму на водопої не було зафіксовано ($r=0,420$; $p>0,05$), що співпадає з літературним даними (Горобець, 2009). Отриманий зв'язок агресії із потребами птахів на водопої ми пов'язуємо із розподілом зайнятості птахів на водопої. Протягом доби більша кількість птахів на водопої у першу чергу задіяна у акті купання (рис. 1). Ми встановили явний зв'язок появи виду на водопої із потребою у купанні ($r=0,989$; $p<0,01$). У другу чергу птахи п'ють воду (наявна висока кореляція із появою виду на водопої; $r=0,882$; $p<0,01$) та вже потім займаються пошуком корму (наявна значуща кореляція із появою виду на водопої; $r=0,553$; $p<0,05$), адже найбільший прояв кормодобувної поведінки припадає не на місця водопою, а на кормові території.

На території дендрологічного парку «Олександрія» серед поведінкових актів на водопої у гніздовий період основними виступають купання та пиття (рис. 2). Два ранкові піки купання виражені о 8:00 та 10:00, два вечірні – о 17:00 та 19:00, та менші, денні піки – о 12:00 та 14:00.

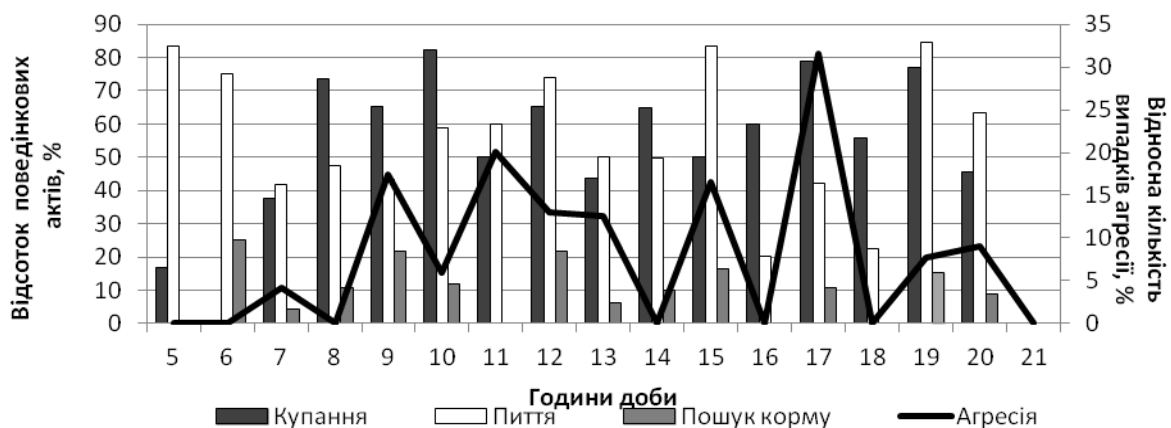


Рис. 2. Динаміка різноманіття поведінкових актів зяблика на водопої протягом доби у дендрологічному парку «Олександрія» НАН України

Максимум значення водопою для зябликів у якості джерела води для пиття припадає на перші ранкові години (4:00–6:00), задля поповнення втрат води протягом ночівлі, наступний, денний пік, припадає на 12:00 та 15:00 години. Вечірній максимум спостерігають о 19:00–20:00. Пошук кормових об'єктів на місці водопою дещо прив'язаний як до пиття ($r=0,655$; $p<0,01$), так і до купання ($r=0,677$; $p<0,01$): ранкові піки о 6:00 та 9:00, денні – о 12:00 та 15:00, вечірній – о 19:00–20:00.

У дендропарку «Олександрія», як території із наявним антропогенним впливом, для зябликів прояв агресії значуще корелює із загальним рівнем агресії інших птахів на території ($r=0,674$; $p<0,05$). Зв'язку між агресією та різними поведінковими актами зябликів на водопої не відмічено. Зафіксовано слабкий зв'язок між агресією зябликів та наявністю особин свого виду ($r=0,456$; $p>0,05$) чи інших видів ($r=0,333$; $p>0,05$) на водопої, але він не достовірний.

Підкреслимо, що в даному разі прояв агресії зябликами, в антропогенно навантажених місцях, на відміну від природних, може бути не пов'язаним із конкуренцією за основний ресурс чи із кількістю птахів свого виду, чи інших видів птахів. Також, можливо, пік агресії, що припадає на 17:00,

пов'язаний зі зміною кількості людей у парку, рівнем звукового навантаження або іншими антропогенними факторами, котрі ми не фіксували під час свого дослідження.

Розподіл динаміки активності зябликів відповідно до статі та віку на водопої у КПЗ.

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. 3). Максимум купання припадав на 15:00, а максимуми пиття – на 16:00 та 20:00. Найбільший прояв кормодобувної поведінки спостерігали о 8:00 та 15:00.

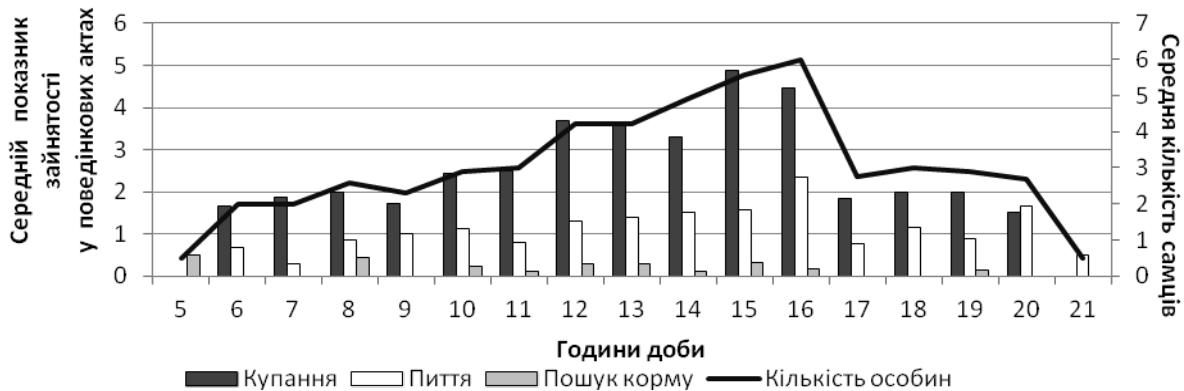


Рис. 3. Динаміка зайнятості самців зяблика у поведінкових актах на водопої протягом доби у Канівському природному заповіднику

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. 4). 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.

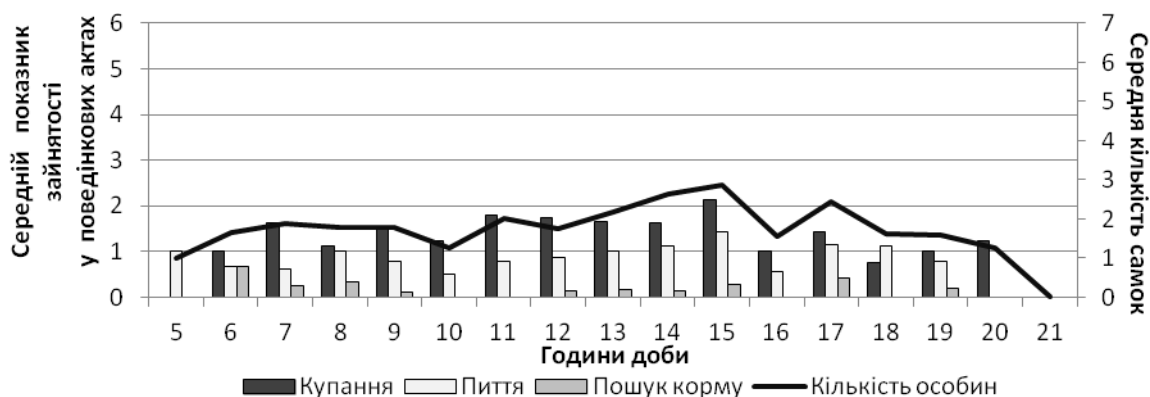


Рис. 4. Динаміка зайнятості самок зяблика у поведінкових актах на водопої протягом доби у Канівському природному заповіднику

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 8:00, 12:00, 15:00 та 17:00 (рис. 5). Максимуми пиття припадали на 12:00, 14:00 та 17:00 години. Зайнятість у пошуку кормових об'єктів характеризувалася піками о 8:00, 17:00 та о 19:00.

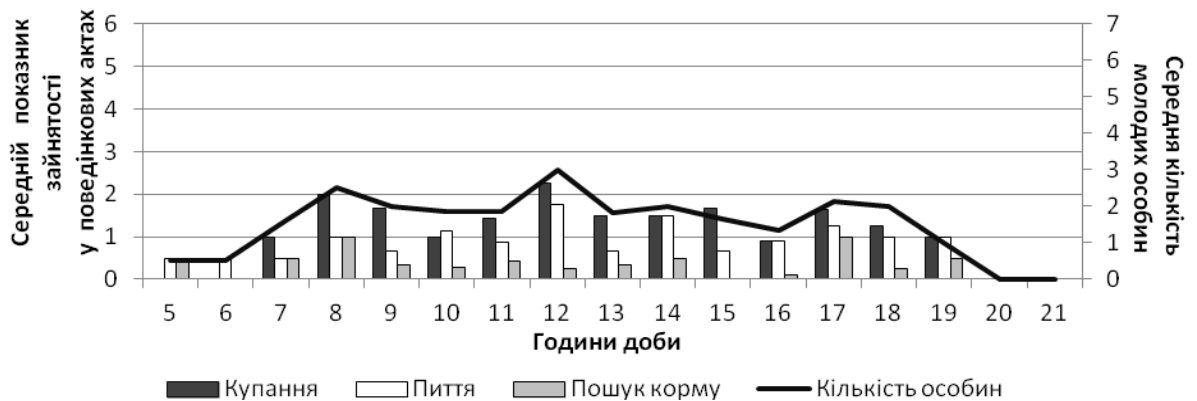


Рис. 5. Динаміка зайнятості молодих особин зябликів у поведінкових актах на водопої протягом доби у Канівському природному заповіднику

Резюмуючи вище отримані дані, можна констатувати, що для молодих особин виявлено чітку динаміку 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 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 статевих 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. 1).

Таблиця 1. 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

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.

Також ми фіксували **критичну дистанцію** між масовими видами на водопої у КПЗ, на якій зяблик виявляє агресію до свого та інших видів. Так, критична дистанція у ВВ агресії зяблика була від 15 до 140 см. В середньому, випадки агресії припадали на відстань у 49,09±16,71 см. У МВ контактах

вона варіювала: для кропив'янки чорноголової – $15 \pm 2,45$ см, синиці великої – $35 \pm 14,72$ см, вільшанки – $36 \pm 14,87$ см, дрозда співочого – $44,5 \pm 8,91$ см. **Зворотна критична дистанція** на зяблика у вільшанки була – $32,45 \pm 8,71$ см, кропив'янки чорноголової – $32,5 \pm 5,09$ см, синиці великої – $32,88 \pm 9,29$ см, дрозда співочого – $37,14 \pm 9,07$ см (кілька випадків агресії зафіксовано на відстані 1–1,4 м). Отримані дані вказують не лише на числові параметри критичної дистанції, а й на безпосередню ієрархію в угрупованні та конкурентну значущість кожного з видів один відносно іншого. Чим більша критична відстань між видами – тим вищий рівень даного виду, як потенційного конкурента за наявний ресурс.

На території КПЗ та у дендрологічному парку «Олександрія» більша кількість випадків агресивної поведінки була направлена на щиглика (у КПЗ 18,75% та у дендропарку 30% випадків агресії під час контакту видів), синицю велику (12,15% та 15,63% відповідно) та вільшанку (11,88% та 9% відповідно). Крім того, у Канівському заповіднику відмічено 12% конфліктних зіткнень зяблика із зеленяком та 10,53% із мухоловкою сірою. У дендропарку 25% контактів зяблика із гаїчкою болотяною та 18,18% контактів із синицею блакитною завершуються конфліктним зіткненням.

Вплив присутності/відсутності масових видів на агресивність.

Ми спробували встановити зв'язок прояву агресії зябликів із присутністю та чисельністю інших масових видів на території КПЗ та проявом ними агресії. До таких видів належали: дрозди – співочий та чорний, вільшанка, костогриз, кропив'янка чорноголова, синиці – велика та блакитна, гаїчка болотяна. Під час спостереження на водопої були присутні, крім зябликів, ще декілька видів одночасно. Показник агресії зябликів високо корелював із присутністю та чисельністю синиці великої ($r=0,815$; $p<0,01$), гаїчки болотяної ($r=0,763$; $p<0,01$) та кропив'янки чорноголової ($r=0,703$; $p<0,01$). Значущий зв'язок відмічено із чисельністю синиці блакитної ($r=0,596$; $p<0,05$) та костогриза ($r=0,590$; $p<0,05$). Крім того, прояв агресії інших видів також впливає і на рівень агресії зябликів: високий зв'язок із агресією синиці великої ($r=0,761$; $p<0,01$) та значущий із агресією синиці блакитної ($r=0,546$; $p<0,05$), гаїчки болотяної ($r=0,578$; $p<0,05$) та дрозда співочого ($r=0,553$; $p<0,05$). На території дендропарку «Олександрія» був зафіксований значущий зв'язок агресії зябликів із наявністю та чисельністю лише синиці великої ($r=0,551$; $p<0,05$).

Вплив розмірних характеристик птаха на агресивність по відношенню до нього.

Існує думка, що розмір особин виду зазвичай пов'язаний із позитивною кореляцією з рангом у МВ ієрархії (Иваницкий, 1982). Також прийнято вважати, що значний вплив на прояв агресивних реакцій має також щільність популяції кожного виду на досліджуваній території (Соцкая, 2007). У нашому випадку ці припущення не підтвердилися. Для перевірки даного твердження ми взяли показники щільності популяції птахів КПЗ із досліджень Л.В.Горобця (Горобець, 2011). Довжина та маса тіла різних видів птахів, що були взяті із польового визначника «Птахи фауни України» (Фесенко, Бокотей, 2000), та зафіксований нами розподіл відсотку агресії зябликів до них у своєму співвідношенні відхилялися від нормального розподілу. Непараметричними методами кореляційний зв'язок не доведений (табл. 2).

Таблиця 2.

Рангова кореляція параметрів тіла та щільності популяції із відсотком прояву агресії зябликів на різних птахів у Канівському природному заповіднику

	Довжина тіла, см	Маса тіла, г	Щільність популяції, пар/км ²
R Спірмена	-0,169	-0,129	0,259
Рівень значущості	0,382	0,505	0,300

Тобто ми не можемо однозначно сприймати підвищений рівень агресії *F. coelebs*, базуючись лише на розмірній характеристиці видів та їх чисельності на досліджуваній території. Вірогідно, на прояв агресії впливають й інші фактори.

Висновки

У гніздовий період на місцях водопою зафіксована активна участь зябликів у міжвидових контактах. Загальна кількість актів міжвидової агресії (спрямованих на різні види) у природних умовах співмірна внутрішньовидовій та відповідає періоду встановлення просторової ієрархії в угрупованні. При цьому для усіх внутрішньовидових взаємодій відмічено більший відсоток агресивних контактів (27,89%) у порівнянні із міжвидовими (7,46%). Зяблики завжди першими ініціюють агресивні взаємодії. В місцях з підвищеним рівнем турбування людиною зяблики частіше вступають у міжвидові конфлікти, ніж у природних умовах.

Аналіз зв'язку зміни активності птахів на місцях водопою протягом доби та їх чисельності на території показав, що у Канівському природному заповіднику агресія була інструментом конкуренції за ресурс та корелювала із наявністю особин свого та інших видів, чого не було виявлено в дендропарку.

Встановлено сильний зв'язок агресії у самців і самок із агресивністю особин – як свого виду, так і усіх птахів на водопої. Самцям притаманна вища кореляція показника агресії із чисельністю особин своєї статі та виду, ніж у самок. Так само у самців значніше, ніж у самок, корелює показник агресії із такими поведінковими актами, як купання та пиття. Для молодих особин відмічено середньої сили зв'язок агресії із купанням, питтям та кількістю особин свого віку.

Виявлено залежність агресивної поведінки зябликів від агресивності та чисельності поруч масових видів птахів Канівського природного заповідника, що виступають природними конкурентами. Синиця велика, гаїчка болотяна та синиця блакитна підвищують агресію зябликів як своєю чисельністю, так і рівнем власної агресії. Із агресією зябликів також корелюють чисельність кропив'янки чорноголової та костогриза, а також рівень агресії дрозда співочого. У дендропарку «Олександрія» агресію зяблика викликала лише чисельність синиці великої. Крім того, відмічено, що розмірні показники та щільність популяції птахів на території не корелюють із проявом агресивної поведінки зябликом.

Подяки

Автор приносить глибоку подяку науковому керівнику, д.б.н. В.В.Серебрякову, керівництву Канівського природного заповідника та дендрологічного парку «Олександрія» НАН України, за надану можливість проведення спостережень. Робота проводилась у рамках етапу наукової теми кафедри зоології Київського національного університету ім. Т.Шевченка «Збереження біорізноманіття та комплексне дослідження стратегій адаптації фіто-, зоо- та віробіоти України з використанням біоінформаційних технологій».

Список літератури

- Аманова М.А. К характеристике ритма прилета птиц на водопой в условиях пустыни // Мат. IV Всесоюз. орнитол. конф. – Алма-Ата, 1965. – С. 9–10. /Amanova M.A. K kharakteristike ritma prileta ptits na vodopoy v usloviyakh pustyni // Mat. IV Vsesouzn. ornitol. konf. – Alma-Ata, 1965. – S. 9–10./
- Горобець Л.В. Добова активність прильоту на місця водопою птахів грабової діброви Канівського природного заповідника // Наук. записки Тернопільського нац. пед. ун-ту ім. Володимира Гнатюка. Серія: Біологія. – 2009. – Вип.40. – Т.3. – С. 11–14. /Gorobets L.V. Dobova aktyvnist prylyotu na mistysya vodopoyu ptakhiv grabovoyi dibrovoy Kanivskogo pryrodnogo zapovidnyka // Nauk. zapysky Ternopil'skogo nats. ped. un-tu im. Volodymyra Gnatyuka. Seriya: Biologiya. – 2009. – Vyp.40. – T.3. – S. 11–14./
- Горобець Л.В. Значення місць водопою для гніздових популяцій птахів лісових екосистем. Автореф. дис. ...канд. біол. наук / 03.00.16 – екологія. – Київ, 2011. – 20с. /Gorobets L.V. Znachennya mistys vodopoyu dlya gnizdovykh populyatsiy ptakhiv lisovykh ekosystem. Avtoref. dys. ...kand. biol. nauk / 03.00.16 – Ekologiya. – Kyiv, 2011. – 20s./
- Иваницкий В.В. Этологические аспекты взаимоотношений между близкими видами животных // Зоологический журнал. – 1982. – Т.61, №10. – С. 1461–1471. /Ivanitskiy V.V. Etologicheskiye aspekty vzaimootnosheniya mezhd blizkimi vidami zhyvotnykh // Zoologicheskij zhurnal. – 1982. – T.61, №10. – S. 1461–1471./
- Иваницкий В.В. Межвидовые отношения симпатрических видов каменок (Oenanthe, Turdidae, Passeriformes). Поведенческие аспекты сосуществования близких видов // Зоологический журнал. – 1980. – Т.59, №5. – С. 739–749. /Ivanitskiy V.V. Mezhhvidovyye otnosheniya simpatricheskikh vidov kamenok (Oenanthe, Turdidae, Passeriformes). Povedencheskiye aspekty sosuschestvovaniya blizkikh vidov // Zoologicheskij zhurnal. – 1980. – T.59, №5. – S. 739–749./
- Ильина Т.А., Федорянская Л.В. Бюджет времени и энергии у самца и самки зяблика *Fringilla coelebs* в гнездовой период // Бюджеты времени и энергии у птиц в природе. – Ленинград, 1982. – С. 109–124. /Il'yina T.A., Fedoryanskaya L.V. Byudzhet vremeni i energii u samtsa i samki z'yabl'ika Fringilla coelebs v gnezdovoy period // Byudzhety vremeni i energii u ptits v prirode. – Leningrad, 1982. – S. 109–124./
- Панов Е.Н. Методологические проблемы в изучении коммуникации и социального поведения животных // Итоги науки и техники (ВИНИТИ). Зоология позвоночных. Проблемы этологии наземных позвоночных. – 1983. – Т.12. – С. 5–70. /Panov Ye.N. Metodologicheskiye problemy v izuchenii kommunikatsii i sotsial'nogo povedeniya zhyvotnykh // Itogi nauki i tekhniki (VINITI). Zoologiya pozvonochnykh. Problemy etologii nazemnykh pozvonochnykh. – 1983. – T.12. – S. 5–70./
- Панов Е.Н., Иваницкий В.В. Межвидовые территориальные отношения в смешанной популяции чернобоккой каменки *Oenanthe finchi* и каменки-пleshанки *O. pleschanka* на полуострове Мангышлак // Зоологический журнал. – 1975. – Т.54, №9. – С.1357–1370. /Panov Ye.N., Ivanitskiy V.V. Mezhhvidovyye territorialnyye otnosheniya v smeshannoy populyatsii chernobokoy kamenki *Oenanthe finchi* i kamenki-pleshanki *O. pleschanka* na poluostrove Mangyshlak // Zoologicheskij zhurnal. – 1975. – T.54, №9. – S.1357–1370./

- Панов Е.Н., Иваницкий В.В. Пространственные взаимоотношения четырех видов сорокопудов в Южной Туркмении // Зоологический журнал. – 1979. – Т.58, №10. – С.1518–1535. /Panov Ye.N., Ivanitskiy V.V. Prostranstvennyye vzaimootnosheniya chetyrekh vidov sorokopudov v Yuzhnoy Turkmenii // Zoologicheskii zhurnal. – 1979. – Т.58, №10. – С.1518–1535./
- Попов С.В., Ильченко О.Г. Методические рекомендации по этологическим наблюдениям за млекопитающими в неволе. – М.: Московский зоопарк, 1990. – 76с. / Popov S.V., Ilchenko O.G. Metodicheskiye rekomendatsii po etologicheskimi nablyudeniyam za mlekopitayushchimi v nevole. – М.: Moskovskiy zoopark, 1990. – 76s./
- Рябицев В.К. Результаты исследования межвидовых территориальных отношений птиц на Южном Ямале // Зоологический журнал. – 1977. – Т.56, №2. – С. 232–242. /Ryabitsev V.K. Rezultaty issledovaniya mezhhvidovyykh territorialnykh otnosheniy ptits na Yuzhnom Yamale // Zoologicheskii Zhurnal. – 1977. – Т.56, № 2. – С. 232–242./
- Соцкая М.Н. Хрестоматия. Зоопсихология и сравнительная психология. Часть 2 (приложение к учебнику) – М.: МГУ им. М.В. Ломоносова, 2007. – 1172с. /Sotskaya M.N. Khrestomatiya. Zoopsikhologiya i sravnitel'naya psikhologiya. Chast 2 (prilozheniye k uchebniku) – М.: MGU im. M.V. Lomonosova, 2007. – 1172s./
- Фесенко Г.В., Бокотей А.А. Птахи фауни України: Польовий визначник. – К., 2002. – 208с. /Fesenko G.V., Bokotey A.A. Ptakhy fauny Ukrainy: Polyovyy vyznachnyk. – К., 2002. – 208s./
- Хайнд Р. Поведение животных. – М: Мир, 1975. – 856с. /Khaynd R. Povedeniye zhivotnykh. – М: Mir, 1975. – 856s./
- Adams D.C. Character displacement via aggressive interference in Appalachian salamanders // Ecology. – 2004. – Vol.85. – P. 2664–2670.
- Arnott G, Elwood R.W. Assessment of fighting ability in animal contests // Anim. Behav. – 2009. – Vol.77. – P. 991–1004.
- Foltz S.L., Ross A.E., Laing B.T. et al. Get off my lawn: increased aggression in urban song sparrows is related to resource availability // Behavioral Ecology. – 2015. – Vol.26 (6). – P. 1548–1557. <http://beheco.oxfordjournals.org/content/26/6/1548.full.pdf>
- Forsman J.T., Thomson R.L., Seppänen J.T. Mechanisms and fitness effects of interspecific information use between migrant and resident birds // J. Behavioral Ecology. – 2007. – Vol.18, Issue 5. – P. 888–894.
- Grabowska-Zhang A.M., Wilkin T.A., Sheldon B.C. Effects of neighbor familiarity on reproductive success in the great tit (*Parus major*) // J. Behavioral Ecology. – 2011. – Vol.23, Issue 2. – P. 322–333.
- Green J.P., Field J. Assessment between species: information gathering in usurpation contests between a paper wasp and its social parasite // Anim. Behav. – 2011. – Vol.81. – P. 1263–1269.
- Grether G.F., Anderson C.N., Drury J.P. et al. The evolutionary consequences of interspecific aggression // Ann. N.-Y. Acad. Sci. – 2013. – Vol.1289. – P. 48–68.
- Grether G.F., Losin N., Anderson C.N., Okamoto K. The role of interspecific interference competition in character displacement and the evolution of competitor recognition // Biol. Rev. – 2009. – Vol.84. – P. 617–635.
- Hammerstein P., Parker G.A. The asymmetric war of attrition // J. Theor. Biol. – 1982. – Vol.96. – P. 647–682.
- Hasegawa M., Ligon R.A., Giraudeau M. et al. Urban and colorful male house finches are less aggressive // J. Behavioral Ecology. – 2014. – Vol.25, Issue 3. – P. 641–649.
- Lehtonen T.K., McCrary J.K., Meyer A. Territorial aggression can be sensitive to the status of heterospecific intruders // Behav. Process. – 2010. – Vol.84. – P. 598–601.
- Martin P., Martin T. Behavioral interactions between coexisting species: song playback experiments with wood warblers // Ecology. – 2001. – Vol.82. – P. 207–218.
- Mikami O.K., Kawata M. Does interspecific territoriality reflect the intensity of ecological interactions? A theoretical model for interspecific territoriality // Evol. Ecol. Res. – 2004. – Vol.6. – P. 765–775.
- Peiman K.S., Robinson B.W. Ecology and evolution of resource-related heterospecific aggression // Q. Rev. Biol. – 2010. – Vol.85. – P. 133–158.
- Peiman K.S., Robinson B.W. Heterospecific aggression and adaptive divergence in brook stickleback (*Culaea inconstans*) // Evolution. – 2007. – Vol.61. – P. 1327–1338.
- Smith J.M., Parker G.A. The logic of asymmetric contests // Anim. Behav. – 1976. – Vol.24. – P. 159–175.
- Tanner C.J., Adler F.R. To fight or not to fight: context-dependent interspecific aggression in competing ants // Anim. Behav. – 2009. – Vol.77. – P. 297–305.
- Tynkkynen K., Rantala M.J., Suhonen J. Interspecific aggression and character displacement in the damselfly *Calopteryx splendens* // J. Evol. Biol. – 2004. – Vol.17. – P. 759–767.

Представлено: **І.В.Давиденко** / Presented by: **I.V.Davydenko**

Рецензент: **Т.А.Атемасова** / Reviewer: **T.A.Atemasova**

Подано до редакції / Received: 05.10.2015