

УДК 591.553 : 598.0.289.1

Особливості агресивних взаємодій трьох видів родини Paridae з іншими видами птахів на місцях водопою

А. О. Маркова

Інститут зоології імені І. І. Шмальгаузена НАН України (Київ, Україна)

The aspects of aggressive interactions between three Paridae and other bird species at watering places. — A. O. Markova. — We explored interspecific and intraspecific aggressive contacts between three species of Paridae birds: the great tit (*Parus major*), blue tit (*P. caeruleus*) and marsh tit (*P. palustris*) at the local watering place during breeding season by ethological methods of total observation and continuous logging. We recorded against which of the 27 bird species present at the local watering place tits showed aggression, and against which not. We considered the relationship of interspecific and intraspecific contacts among which non-aggressive and interspecific contacts are dominant. The percentage of interspecific contacts was slightly higher than intraspecific among all aggressive interactions in *P. caeruleus*, but the apparently opposite was found in *P. palustris*. In *P. major*, it differed among study sites. The frequency of aggressive interactions in the studied species is rather small, but its index is always higher in intraspecific conflicts than in interspecific. We checked the statistical significance of differences of displaying interspecific and intraspecific aggression in different territories, and actually between these types of aggression at each location. The interspecific and intraspecific ratio of aggression for *P. caeruleus* and *P. major* is the same in most areas, but is always different in *P. palustris*. We calculated the success of the aggression reaction in defence and attack for the tits to all other species and estimated its aspects for the study sites.

Key words: Paridae, behavior, interspecific and intraspecific aggression, watering place.

Вступ

В останні десятиліття у науковій літературі все частіше розглядають питання причин та наслідків агресії між тваринами на рівні видових та міжвидових відносин. Досліджуються відмінності поведінки у різних біотопах, їх значення для біології, екології, соціальної структури та конкурентних відносин (Hewitt et al., 2009; Tanner, Adler, 2009; Reicher, Gerhardt, 2014), у тому числі, й між птахами (Forsman et al., 2007; Hewitt et al., 2009; Foltz et al., 2015). Хоча міжвидова агресія є досить поширеною серед тварин, їй наразі приділяється значно менше уваги ніж іншим формам конкуренції, а дослідження механізмів та наслідків залишаються на початковому рівні (Mikami, Kawata, 2004; Grether et al., 2009; Peiman, Robinson, 2010; Grether et al., 2013).

Відомо, що птахи родини Синицеві у зимовий період часто перебувають у змішаних, у т.ч. близьковидових зграях, де гасіння агресивної поведінки забезпечується активним підтриманням стосунків (Ekman, Askenmo, 1984; Sasvari, 1992). Навпаки, під час розмноження синиці стають агресивними птахами, що пов'язано з пошуком та захистом гніздової території, кормових ресурсів тощо. Це стає підґрунтям для виникнення та прояву різноманітних поведінкових особливостей, як між особинами одного виду або однієї родини, так і з багатьма іншими видами птахів. Після закінчення репродуктивного періоду лише частина дорослих особин синиць залишає свою гніздову ділянку, у більшості випадків, за причини зменшення кормових ресурсів (Valcu, Kempenaers, 2008). Таким чином, видовий склад певного угруповання птахів загалом залишається постійним у межах певної території, що дає підставу вважати прояви їх міжвидової соціальної взаємодії у певній мірі стабільними у гніздовий період.

Мета роботи — дослідити особливості агресивної поведінки у міжвидових (далі МВ) та внутрішньовидових (далі ВВ) контактах синиць за результатами вивчення безпосередньої взаємодії окремих особин на різних досліджуваних територіях.

Correspondence to: А. О. Маркова; Інститут зоології імені І. І. Шмальгаузена НАН України, вул. Б. Хмельницького 15, Київ, 01601 Україна; e-mail: anna-markovka@i.ua

Матеріал і методи

Об'єктом дослідження є три близькі види родини Синицеві (Paridae): синиця велика (*Parus major*), синиця блакитна (*P. caeruleus*) та гаїчка болотяна (*P. palustris*). Таке поняття, як «близькі види» застосоване у значенні, що запропоноване Є. М. Пановим (Панов, Іваницький, 1979) і стосується таксономічної близькості, екологічної та морфологічної схожості.

Водопої були вибрані у якості місць досліджень за такої причини. Як відомо, птахи постійно потребують поповнення втрат води, особливо, під час гніздового періоду. Тому саме водопої у цей час є найбільш зручним місцем спостереження за їх поведінкою, де одночасно разом можна зустріти багато різних видів.

Матеріалом для публікації є дані, зібрані автором у трьох пунктах:

- 1) Канівський природний заповідник (далі КПЗ) Черкаської області 30.05–30.06.2010, 25.05–20.06.2012 та 1.06–24.06.2014 рр. на місці водопою в яру «Мокрий» на території садиби. Тривалість спостережень у КПЗ становить 324 години. Спостереження проводили з 5:00 до 21:00 (тут і далі години наведено з урахуванням поправки на літній час). Зареєстровано 1916 МВ і 519 ВВ контактів *P. major*, 889 МВ і 99 ВВ контактів *P. caeruleus* та 870 МВ і 154 ВВ контакти *P. palustris* на місці водопою.
- 2) Державний дендрологічний парк «Олександрія» НАН України у Київській області, де спостереження проводили 9.06–28.06.2012 та 3.06–19.06.2015 років. Тривалість спостережень становить 144 години. Зареєстровано 1103 МВ і 550 ВВ контактів *P. major*, 372 МВ і 66 ВВ контактів *P. caeruleus* та 538 МВ і 124 ВВ контакти *P. palustris* на місці водопою.
- 3) Біологічний стаціонар Сумського педагогічного університету «Вакалівщина» у Сумській області, де проводили спостереження 1.06–25.06.2015 року. Тривалість спостережень у «Вакалівщині» — 81 година. Зареєстровано 1007 МВ і 142 ВВ контактів *P. major*, 340 МВ і 74 ВВ контактів *P. caeruleus* та 359 МВ та 150 ВВ контакти *P. palustris* на місці водопою.

Територія, яку щодня відвідувала значна кількість людей, поруч були розташовані міські житлові квартали та присутній постійний шумовий ефект, визначена нами як така, що має виражений антропогенний вплив. Цією територією був дендропарк «Олександрія». Територія, через яку лише інколи проїздили автомобілі та проходили люди, визначалась як така, що має незначний антропогенний вплив, це — біостаціонар «Вакалівщина». За еталонну природну територію, у нашому випадку, було прийнято Канівський ПЗ.

Для вивчення міжвидових взаємодій використовували етологічні методики «тотального спостереження» та «суцільного протоколювання», які рекомендовано застосовувати у природних умовах для різних класів тварин, зокрема, для птахів (Попов, Ильченко, 2008). За прояв агресивної поведінки вважався акт, коли два птахи скорочували дистанцію, демонструючи готовність до нападу та безпосередньо сутички (Панов, Іваницький, 1979). Також відмічались усі випадки неагресивної, або толерантної, поведінки: перебування птахів поблизу один до одного без жодної уваги або прояву агресії. Окремо ми відмічали відсутність зустрічі взагалі, тобто ситуацію, де неможливо впевнено казати про наявність або відсутність реакції агресії із певним видом на досліджуваній ділянці. Математичний розрахунок рейтингу успішності реакції агресії проведено за схемою розробленою нами на прикладі представників родини Мухоловкових (Маркова, 2016).

Для статистичної обробки матеріалу використано дані, які отримано при схожих погодних умовах. Достовірність відсоткового розподілу агресії у МВ та ВВ взаємодіях встановлено математичними методами з застосуванням пакету програм STATISTICA 7.0 та використанням χ^2 та χ^2 з поправкою Йейтса (у випадках, де числове значення у межах від 5 до 9). Дані перевірено на нормальність, а показники кореляції визначались параметричними та непараметричними методами (де це було необхідно) за допомогою пакету програм Microsoft Excel 2007, STATISTICA 7.0, Past, StatPlus v5.

Результати та їх обговорення

Відомо, що абсолютна більшість видів знаходиться в конфліктних взаєминах (Загороднюк, 2007), 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 зустрітися. Для тварин, що мешкають на спільних територіях, міжвидові відносини є асиметричними: один із видів частіше ініціює контакти із іншими (Іваницький, 1982), а кількість МВ контактів є значно більшою за ВВ (Іваницький, 1980; Панов, 1978; Панов, Іваницький, 1975; Рябицев, 1977). Нами зареєстровано усі контакти синиць на водопоях, де відмічалась агресія, її відсутність та невстановлені контакти (табл. 1).

Таблиця 1. Види, на які наявна/відсутня реакція агресії під час зустрічі на водопої у птахів родини Paridae

Table 1. Species against which there is or isn't aggressive reaction during an encounter at a watering place in some closely related species of the family Paridae

Вид	<i>Parus major</i>			<i>Parus caeruleus</i>			<i>Parus palustris</i>		
	К	В	О	К	В	О	К	В	О
<i>Parus major</i>	73/446	56/86	104/446	2/137	0/24	5/126	3/155	4/43	4/41
<i>Parus caeruleus</i>	6/119	1/15	5/49	5/94	14/60	9/57	0/54	1/30	1/32
<i>Parus palustris</i>	14/126	1/29	7/68	2/51	5/39	1/3	24/130	80/70	44/80
<i>Erithacus rubecula</i>	22/191	1/5	10/72	1/90	n.d.	2/15	2/73	0/2	4/73
<i>Turdus philomelos</i>	5/239	5/19	5/120	1/83	0/4	0/15	0/82	0/7	0/21
<i>Turdus merula</i>	0/51	0/9	0/9	0/18	0/4	0/12	0/24	0/1	0/13
<i>Fringilla coelebs</i>	33/587	11/209	20/198	4/288	9/135	2/39	3/254	4/131	4/128
<i>C. coccothraustes</i>	1/120	1/562	2/70	0/44	1/56	0/24	0/60	2/43	2/46
<i>Hippolais icterina</i>	1/29	0/1	0/1	0/20	0/2	0/6	0/15	n.d.	0/15
<i>Sylvia atricapilla</i>	13/90	0/17	12/115	0/38	0/3	0/27	2/40	0/13	1/26
<i>Ficedula albicollis</i>	3/47	5/8	8/67	0/25	0/12	0/6	0/19	0/18	0/17
<i>Muscicapa striata</i>	2/35	0/3	1/46	0/15	n.d.	0/3	0/22	0/1	0/5
<i>Carduelis carduelis</i>	0/16	4/71	0/72	0/2	0/20	0/32	0/5	0/38	0/40
<i>Chloris chloris</i>	2/10	0/4	1/36	0/2	0/1	0/4	0/3	0/1	0/3
<i>Certhia familiaris</i>	0/18	0/1	0/6	1/6	n.d.	0/3	0/4	0/1	0/4
<i>Sitta europaea</i>	1/21	0/7	0/7	0/7	0/6	0/12	0/12	0/3	0/11
<i>Dendrocopos major</i>	1/20	0/3	0/3	0/9	n.d.	n.d.	0/5	n.d.	0/5
<i>Dendrocopos minor</i>	0/6	0/1	0/1	0/2	0/1	0/4	0/3	n.d.	0/3
<i>Dendrocopos medius</i>	0/12	0/1	0/1	0/7	0/1	0/3	0/11	0/4	0/12
<i>Phylloscopus sibilatrix</i>	3/26	0/2	2/19	1/10	n.d.	0/11	0/6	n.d.	0/6
<i>Phylloscopus collybita</i>	0/26	0/2	5/8	0/4	0/6	n.d.	0/8	1/3	2/8
<i>Ficedula parva</i>	0/10	n.d.	0/10	0/9	n.d.	0/7	0/2	n.d.	0/3
<i>Ficedula hypoleuca</i>	1/9	n.d.	4/28	0/10	n.d.	0/9	0/3	n.d.	0/6
<i>Serinus serinus</i>	n.d.	n.d.	0/15	n.d.	n.d.	n.d.	n.d.	n.d.	0/2
<i>Motacilla alba</i>	n.d.	0/6	n.d.	n.d.	0/6	n.d.	n.d.	0/2	n.d.
<i>Aegithalos caudatus</i>	n.d.	0/3	n.d.	n.d.	0/5	n.d.	n.d.	0/6	n.d.

Примітка: К — Канівський природний заповідник; В — біостанція «Вакалівщина»; О — дендропарк «Олександрія»; у чисельнику — кількість випадків реакції агресії; у знаменнику — відсутня реакція агресії при зустрічі; відсутність числових даних вказує на відсутність зустрічі за період спостережень; n.d. — немає даних.

Note: K — Kaniv Nature Reserve; B — Vakalivshchyna biological station; O — Oleksandria Park; in the numerator — the number of cases of aggressive reaction; in the denominator — there is not reaction of aggression during the encounter; lack of numerical data means no encounters for the period of observation; n.d. — no data.

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 *Serinus serinus*, *Motacilla alba*, *Aegithalos caudatus*, у «Вакалівщині» із *Ficedula parva*, *Ficedula 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*, *Erithacus rubecula*, *Muscicapa striata*, *Certhia familiaris*, *Dendrocopos major*, *Phylloscopus sibilatrix*, в «Олександрії» — на *M. alba*, *A. caudatus*, *D. major*, *Phylloscopus 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*, *Hippolais icterina*, *D. major*, *Dendrocopos 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.

Вважається, що частота МВ конфліктів у пташиних угрупованнях є співмірною, або перевищує частоту ВВ агресивних контактів (Іваницкий, 1982). Такі дані отримані на прикладі водно-болотяних птахів, кам'янок (Іваницкий, 1980; Панов, 1978) та сорокопудів (Панов, Іваницкий, 1975). 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. 2).

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.

Найбільше значення МВ відносин серед агресивних взаємодій відмічене для *P. caeruleus*, що має місце на усіх досліджених ділянках (табл. 2) та вказує на важливість таких відносин для виду а, як наслідок, і важливість міжвидової ієрархічної структури у гніздовий період (Іваницкий, 1982). 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. 2), а також це підтверджуються значно вужчою нішею виду, що зменшує значущість міжвидових взаємин та збільшує ВВ конкуренцію (Загороднюк, 2008), 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.

Таблиця 2. Співвідношення агресивних та неагресивних реакцій від контактів виду
 Table 2. The ratio of the aggressive and non-aggressive reaction among all contacts of the species

Реакція	Канівський природний заповідник				Біостаціонар «Вакалівщина»				Дендропарк «Олександрія»			
	МВ		ВВ		МВ		ВВ		МВ		ВВ	
	%	n*	%	n	%	n	%	n	%	n	%	n
<i>Parus major</i>												
Загальна кількість контактів, з них	78,7	1916	21,3	519	87,6	1007	12,4	142	66,7	1103	33,3	550
агресивних контактів (АК)	5,6	108	14,1	73	2,9	29	39,4	56	7,4	82	18,9	104
неагресивних контактів	94,4	1808	85,9	446	97,1	978	60,6	86	92,6	1021	81,1	446
Відсоток від усіх АК	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, з них	90	889	10	99	82,1	340	17,9	74	84,9	372	15,1	66
агресивних контактів (АК)	1,3	12	5,1	5	4,4	15	18,9	14	2,7	10	13,6	9
неагресивних контактів	98,7	877	94,9	94	95,6	325	81,1	60	97,3	362	86,3	57
Відсоток від усіх АК	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, з них	85	870	15	154	70,5	359	29,5	150	81,3	538	18,7	124
агресивних контактів (АК)	1,2	10	15,6	24	3,3	12	55,3	80	3,4	18	35,5	44
неагресивних контактів	98,8	860	84,4	130	96,7	347	46,7	70	96,6	520	64,5	80
Відсоток від усіх АК	29,4		70,6		13		87		29		70	
Частота випадків агресії		0,01		0,19		0,03		1,14		0,03		0,55

Примітка: * n — абсолютні дані для перших трьох показників та частка для останнього.

Note: * n — there are absolute data for the 3 first estimations and the portion for the last value.

Для перевірки достовірності отриманих відмінностей співвідношення МВ із ВВ агресією у взаємовідносинах методом звичайного χ^2 , а також 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. 3). Це свідчить на користь різного значення міжвидових та внутрішньовидових відносин для кожного з досліджуваних видів синиць.

Відсоток ВВ агресивних контактів від загальної кількості контактів завжди більший за МВ для усіх досліджених видів синиць та всіх територій. Безпосередньо серед випадків агресії відсотково переважають МВ конфлікти у *P. caeruleus*. Це вказує на орієнтованість виду на участь

Таблиця 3. Достовірність відмінності співвідношення міжвидової та внутрішньовидової агресії за методом χ^2

Table 3. Significance of differences between the ratio of interspecific and intraspecific aggression by χ^2 method

	Канівський КПЗ	«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;
 Note: for all parameters $p < 0.001$; * — case $p = 0.023$; ** — χ^2 with Yates correction;

у міжвидових взаємодіях, навіть за умов надлишку ресурсів. Відзначимо, що для *P. palustris* наявне постійне домінування ВВ агресії над МВ, що виявлено кількісно, відсотково та за більшою частотою випадків. Згідно даних В. В. Іваницького (1982), 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*.

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) (Foltz et al., 2015), 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 (Загороднюк, 2008: 22). 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 (Foltz et al., 2015) 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.

Агресія є одним із проявів конкурентної боротьби тварин в угрупованні за ресурс, територію, статус в ієрархії та інше. Окрім цього, міжвидова конкуренція призводить до значних енергетичних витрат для усіх задіяних сторін, що було виявлене для певних видів птахів та ссавців (Eason, Hannon, 1994; Martin, Martin, 2001). До того ж відмічено, що 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 (Temeles, 1994; Briefer et al., 2008; Rosell et al., 2008). Треба зазначити, що така поведінка відмічена, зокрема, і для *P. major* (Dingemanse, de Goede, 2004), яка є одним з об'єктів наших досліджень.

Ефективність підтримки стабільних МВ відносин у досліджуваних видів синиць 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 синиць із кожним іншим видом окремо вказує на конкурентну спроможність птаха на певній території (табл. 4). Сума показників захисту та нападу відображає загальну успішність впливу прояву агресії на конкуренцію та захист території на кожній конкретній ділянці.

З'ясовано, що у Канівському ПЗ, 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

Таблиця 4. Успіх агресивного контакту представників родини Paridae

Table 4. The success of the aggressive contact of some related species of the family Paridae

Вид	Взаємодія	КПЗ	Вакалівщина	Олександрія
<i>Parus major</i>	Захист	-3,84	-1,77	-4,99
	Напад	4,84	2,77	3,99
	Σ	1	1	-1
<i>Parus caeruleus</i>	Захист	0,06	-1,79	-3,79
	Напад	-3,06	-1,21	1,79
	Σ	-3	-3	-2
<i>Parus palustris</i>	Захист	-6,15	-5,53	-4,49
	Напад	1,15	0,53	3,49
	Σ	-5	-5	-1

Примітка: « - » — від'ємний показник, тобто програш; « + » — додатний показник, тобто виграш;
 Note: « - » — negative index, i.e. loss; « + » — positive index, i.e. win.

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.

Ми припускаємо, що представники інших видів птахів, які завжди програють у агресивному зіткненні з синицями згаданих видів, незалежно, чи ініціюють вони конфлікт, чи є об'єктами нападу, завжди знаходяться на нижчому ієрархічному рівні відносно синиць у даному випадку в конкретному угрупованні птахів. Та, навпаки, види, що завжди перемагають у конфлікті з синицями, 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 синиць, 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 трьох видів синиць на різних досліджуваних територіях, що загалом узгоджується з отриманими даними відносно особливостей мешкання цих видів у кожному конкретному орнітокомплексі. 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 (Dingemanse, de Goede, 2004; Colleter, Brown, 2011).

Висновки

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).

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.

Подяки

Роботу проводили у рамках етапу наукової теми кафедри зоології Київського національного університету імені Тараса Шевченка «Збереження біорізноманіття та комплексне дослідження стратегій адаптації фіто-, зоо- та віробиоти України з використанням біоінформаційних технологій», номер теми: 11BF036-02.

Література

- Загороднюк, І. 2007. Конфлікт через збіг ніш у видів-двійників: оцінка за сталою Хатчінсона. *Науковий Вісник Ужгородського університету Серія Біологія*, **20**: 5–13. [Zagorodniuk, I. 2007. Conflict through coincidence of niches in sibling species: estimation using Hutchinsonian ratio. *Sci. Bull. Uzhgorod Univ. Series Biology*, **20**: 5–13 (In Ukrainian)]
- Загороднюк, І. 2008. Різноманіття ссавців та видове багатство гільдій. *Науковий Вісник Ужгородського університету Серія Біологія*, **24**: 11–23. [Zagorodniuk, I. 2008. Mammal diversity and species richness of guilds. *Sci. Bull. Uzhgorod Univ. Series Biology*, **24**: 11–23. (In Ukrainian)]
- Иваницкий, В. В. 1982. Этологические аспекты взаимоотношений между близкими видами животных. *Зоологический журнал*, **61** (10): 1461–1471. [Ivanitskiy, V. V. 1982. Ethological aspects of relationships between close animal species. *Zoological Journal*, **61** (10): 1461–1471. (In Russian)]
- Иванницкий, В. В. 1980. Межвидовые отношения симпатрических видов каменок (*Oenanthe*, *Turdidae*, *Passeriformes*). Поведенческие аспекты сосуществования близких видов. *Зоологический журнал*, **59** (5): 739–749. [Ivanitskiy, V. V. 1980. Interspecific relationships between sympatric species of heaters (*Oenanthe*, *Turdidae*, *Passeriformes*). The behavioral aspects of coexistence of similar species. *Zoological Journal*, **59** (5): 739–749. (In Russian)]
- Капитонова, Л. В., Н. А. Формозов, В. В. Федоров и др. 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. *ДВ Орнитологический журнал*, **3**: 37–46. [Kapitonova, L.V., N. A. Formozov, V. V. Fedorov et al. 2012. Peculiarities of behavior and ecology of the great tit *Parus major* Linneus, 1758 and Japanese tit *P. minor* Temmink et Schlegel, 1848 as possible factors of maintaining the stability of species-specific phenotypes in the area of sympatry and local hybridization in the Amur Region. *Far Eastern Journal of Ornithology*, **3**: 37–46. (In Russian)]
- Маркова, А. О. 2016. Міжвидова та внутрішньовидова агресія мухоловки білошиї (*Ficedula albicollis*) та мухоловки сірої (*Muscicapa striata*). *Вісник Одеського національного університету. Біологія*, **21** (2): 97–108. [Markova, A. 2016. Interspecific and intraspecific aggression of Collared Flycatcher (*Ficedula albicollis*) and Spotted Flycatchers (*Muscicapa striata*). *Odesa National University Herald. Biology*, **21** (2): 97–108. (In Ukrainian)]
- Панов, Е. Н. 1978. *Механизмы коммуникации у птиц*. Наука, Москва, 1–304. [Panov, E. N. 1978. *Mechanisms of Communication in Birds*. Science, Moscow, 1–304. (In Russian)]
- Панов, Е. Н., В. В. Иваницкий. 1975. Межвидовые территориальные отношения в смешанной популяции чернобокой каменки *Oenanthe finchi* и каменки-пleshанки *O. pleschanka* на полуострове Мангышлак. *Зоологический журнал*, **54** (9): 1357–1370. [Panov, E. N., V. V. Ivanitskiy. 1975. The interspecific territorial relations in the mixed population of Finsch's wheatear *Oenanthe finchi* and pied wheatear *O. pleschanka* on the Mangyshlak peninsula. *Zoological Journal*, **54** (9): 1357–1370. (In Russian)]
- Панов, Е. Н., В. В. Иваницкий. 1979. Пространственные взаимоотношения четырех видов сорокопудов в Южной Туркмении. *Зоологический журнал*, **58** (10): 1518–1535. [Panov, E. N., V. V. Ivanitskiy. 1979. Spatial relationship of four types of shrikes in the Southern Turkmenistan. *Zoological Journal*, **58** (10): 1518–1535. (In Russian)]
- Попов, С. В., О. Г. Ильченко. 2008. *Методические рекомендации по этологическим наблюдениям за млекопитающими в неволе*. Московский зоопарк, Москва, 1–165. [Popov, S. V., O. G. Ilchenko. 2008. *Methodological recommendations on ethological supervision over mammals in slavery*. Moskovskiy Zoopark, Moscow, 1–165. (In Russian)]
- Рябицев, В. К. 1977. Результаты исследования межвидовых территориальных отношений птиц на Южном Ямале. *Зоологический журнал*, **56** (2): 232–242. [Ryabitsev, V. K. 1977. Results of research on the interspecific territorial relations of birds on the Southern Yamal. *Zoological Journal*, **56** (2): 232–242. (In Russian)]

- Briefer, E., F. Rybak, T. Aubin. 2008. When to be a dear enemy: flexible acoustic relationships of neighbouring skylarks, *Alauda arvensis*. *Animal Behaviour*, **76**: 1319–1325.
- Colleter, M., C. Brown. 2011. Personality traits predict hierarchy rank in male rainbowfish social groups. *Animal Behaviour*, **81** (6): 1231–1237.
- Dingemanse, N. J., P. de Goede. 2004. The relation between dominance and exploratory behaviour is context-dependent in wild great tits. *Behavioural Ecology*, **15** (6): 1023–1030.
- Eason, P., S. J. Hannon. 1994. New birds on the block — new neighbours increase defensive costs for territorial-male Willow Ptarmigan. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, **34**: 419–426.
- Ekman, J. B., C. E. H. Askenmo. 1984. Social rank and habitat use in willow tit groups. *Animal Behaviour*, **32** (2): 508–514.
- Foltz, S. L., A. E. Ross, B. T. Laing. 2015. Get off my lawn: increased aggression in urban song sparrows is related to resource availability. *Behavioural Ecology*, **25**: 871–884.
- Forsman, J. T., R. L. Thomson, J. T. Seppänen. 2007. Mechanisms and fitness effects of interspecific information use between migrant and resident birds. *Behavioural Ecology*, **18** (5): 888–894.
- Grether, G. F., N. Losin, C. N. Anderson, K. Okamoto. 2009. The role of interspecific interference competition in character displacement and the evolution of competitor recognition. *Biological Reviews*, **84**: 617–635.
- Grether, G. F., C. N. Anderson, J. P. Drury et al. 2013. The evolutionary consequences of interspecific aggression. *Annals of the New York Academy of Sciences*, **1289**: 48–68.
- Hewitt, S. E., D. W. Macdonald, H. L. Dugdale. 2009. Context-dependent linear dominance hierarchies in social groups of European badgers, *Meles meles*. *Animal Behaviour*, **77** (1): 161–169.
- Martin, P. R., T. E. Martin. 2001. Ecological and fitness consequences of species coexistence: a removal experiment with wood warblers. *Ecology*, **82**: 189–206.
- Mikami, O. K., M. Kawata. 2004. Does interspecific territoriality reflect the intensity of ecological interactions? A theoretical model for interspecific territoriality. *Evolutionary Ecology Research*, **6**: 765–775.
- Peiman, K. S., B. W. Robinson. 2010. Ecology and evolution of resource-related heterospecific aggression. *Quarterly Review of Biology*, **85**: 133–158.
- Reichert, M. S., H. C. Gerhardt. 2014. Behavioural strategies and signalling in interspecific aggressive interactions in grey tree frogs. *Behavioural Ecology*, **25** (3): 520–530.
- Rosell, F., G. Gundersen, J. F. Le Galliard. 2008. Territory ownership and familiarity status affect how much male root voles (*Microtus oeconomus*) invest in territory defence. *Behavioural Ecology and Sociobiology*, **62**: 1559–1568.
- Sasvari, L. 1992. Great tits benefit from feeding in mixed-species flocks: a field experiment. *Animal Behaviour*, **43** (2): 289–296.
- Tanner, C. J., F. R. Adler. 2009. To fight or not to fight: context-dependent interspecific aggression in competing ants. *Animal Behaviour*, **77**: 297–305.
- Temeles, E. J. 1994. The role of neighbours in territorial systems — when are they dear enemies. *Animal Behaviour*, **47**: 339–350.
- Valcu, M., B. Kempanaers. 2008. Causes and consequences of breeding dispersal and divorce in a blue tit, *Cyanistes caeruleus*, population. *Animal Behaviour*, **75** (6): 1949–1963.