

УДК 591.555.1 : 598.288.6

ДОСЛІДЖЕННЯ АГРЕСИВНОЇ ПОВЕДІНКИ КРОПИВ'ЯНКИ ЧОРНОГОЛОВОЇ (*SYLVIA ATRICAPILLA*) НА МІСЦЯХ ВОДОПОЮ

© А. О. Маркова, В. В. Серебряков

Проаналізовано агресивну поведінку кропив'янки чорноголової у природних, антропогенних та проміжного типу територіях лісостепової зони України. Встановлено зв'язок агресії із динамікою активності прильоту на водопій, поведінковими актами та масовими видами. З'ясовано співвідношення міжвидових та внутривидових контактів., Встановлено рейтинг успішності агресивних реакцій при нападі та захисті, що є показником енергетичної виправданості агресії

Ключові слова: поведінка, міжвидова та внутривидова агресія, *Sylvia atricapilla*, кропив'янка чорноголова, водопій

The aggressive behavior of blackcap was analyzed in nature, urban and intermediately type of territory in forest-steppe zone of Ukraine. Correlation of aggression with dynamic of arrival activity to watering place, behavioral acts and widespread species was found. Relationship of intraspecific and interspecific contacts was found. Rating of success for aggressive reactions in attack and defense, which is an indicator of energy justification of aggression, was established

Keywords: behavior, interspecific and intraspecific aggression, *Sylvia atricapilla*, blackcap, watering place

1. Вступ

Кропив'янка чорноголова – це активний перелітний, осілий або кочівний птах, поширених на території Євразії, островах Східної Атлантики і в Північній Африці. Основний європейський ареал його не заходить північніше 65° півн. ш. Зимує на півдні ареалу, аж до Північної Африки. Для території України є гніздовим видом, крім деяких районів півдня степової зони.

На сьогодні у світі широко вивчають питання причин та наслідків агресії серед тварин. Велику увагу приділено дослідженню відмінностей поведінки на різних територіях, її значення для біології, екології та соціальних відносин близьких та конкурентних видів. У більш детальній формі міжвидова агресія має важливі наслідки для екологічних процесів та дає відповіді на причини зміни еволюційних стратегій поведінки. В лісових угрупованнях міжвидова конкуренція є важливим фактором та регулює перекриття ніш у використанні ресурсів близькими видами й відносну щільність популяцій птахів [1, 2].

Міжвидова агресія також має важливі наслідки для екологічних процесів та дає відповіді на причини зміни еволюційних стратегій поведінки. На сьогодні, все ще існують труднощі у розумінні того, як саме поведінка буде впливати на структуру, функції та стабільність екосистеми, складності взаємодії, що існують між видами та навколишнім середовищем. Передача інформації між особинами різних видів стосовно ресурсів є виключно важливою, а її механізм може впливати на закономірності та наслідки співіснуючих видів [3].

2. Аналіз літературних даних та постановка проблеми

За останні десятиліття накопичено значну кількість нових даних стосовно агресивної поведінки різних груп тварин [4, 5], у тому числі й птахів [3, 6, 7]. Вивчення агресії серед тварин має широке значення у внутривидовій конкуренції, але її значення та

наслідки у міжвидовій конкуренції чи інших відносинах близьких видів є новішим та поки що мало вивченим аспектом [5, 8]. Міжвидові відносини є асиметричними і тісно пов'язані із внутривидовою агресією існуючих разом видів: один вид частіше ініціює контакти із іншими. Прикладом такої асиметрії є домінування у агресивному контакті [9]. Подібні дослідження проводили на прикладі деяких територіальних птахів ряду Passeriformes [10–12], де встановлено, що кількість міжвидових контактів є значно більшою за внутривидові.

В природі у міжвидовій конкуренції приймають участь велика кількість різних видів, що безумовно, підвищує рівень конкуренції особин та їх агресивну поведінку, як один з методів конкурентної боротьби [13]. В даному разі агресія носить назву «неспецифічної». Неспецифічна агресія поширена серед тварин, але досі їй приділяється менше уваги ніж іншим формам міжвидової та внутривидової конкуренції а її механізми та наслідки залишаються незрозумілими [2, 14, 15].

Останніми дослідженнями встановлено, 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. Актуальним є вивчення зміни поведінки як всередині, так і між окремими різними видами та групами тварин, тим самим поглиблюючи дослідження по фенотиповій пластичності та особливостях поведінки у рамках єдиної адаптивної структури. Взаємодія між окремими видами 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. Такий механізм зміни поведінкової стратегії має невідомі еволюційні наслідки, що обґрунтовує його подальше вивчення [16].

3. Мета та задачі дослідження

Мета дослідження – з'ясувати закономірності прояву міжвидових (далі МВ) та внутрішньовидових (далі ВВ) реакцій агресії кропив'янки чорноголової на різних територіях Лісостепової зони України.

Для досягнення поставленої мети вирішувалися наступні задачі:

– дослідити добову активність прильоту на водопій протягом доби на досліджуваних територіях та встановити наявність зв'язку агресії із фізіологічними потребами, чисельністю масових видів та їх агресивністю, як безпосередній фактором агресії кропив'янок;

– виявити агресивність птахів по відношенню один до одного та наявність розподілу агресії у міжвидових та внутрішньовидових взаємодіях;

– визначити успішність агресивних взаємодій кропив'янки за відмінних умов існування але тими ж видами.

4. Матеріали та методи дослідження

4.1. Місце та період проведення досліджень

Матеріалом для публікації є дані, зібрані у Канівському природному заповіднику (далі КПЗ) Черкаської області у травні та червні 2010, 2012 і 2014 рр. на місці водопою в яру Мокрий, що знаходиться у межах садиби заповідника. Територія дослідження знаходиться у межах лісостепової зони України, має природоохоронний статус і характеризується низьким антропогенним впливом. Загальна тривалість спостережень у КПЗ становить 324 години. За цей час зафіксовано 2206 міжвидових і внутрішньовидових контактів птахів.

Інше місце дослідження – державний дендрологічний парк «Олександрія» НАН України у Київській області (м. Біла Церква), де спостереження проводили у червні 2012 та 2015 рр. Територія дослідження вибрана з урахування наявності джерела води у мішаному лісі та вираженим антропогенним впливом. Тривалість спостережень у дендропарку становить 144 години. За цей час зафіксовано 1266 міжвидових і внутрішньовидових контактів птахів.

Ще одна територія дослідження – водно-болотне угіддя (далі ВБУ) на території біологічного навчально-наукового стаціонару «Вакалівщина» Сумського державного педагогічного університету ім. А. С. Макаренка у Сумській області, де проводили спостереження у червні 2015 р. Ця територія вибрана з урахуванням загальної схожості видового різноманіття птахів із попередніми територіями, та як місце з наявним фактором турбування людиною, але меншим, ніж у дендропарку. Загальна тривалість спостережень у «Вакалівщині» – 81 година. За цей час зафіксовано 1393 міжвидових і внутрішньовидових контактів птахів.

4.2. Методика аналізу даних отриманих внаслідок спостережень

Для вивчення міжвидової поведінки використовували загальноприйняті етологічні методи «тотального спостереження» та «суцільного протоколювання» [17, 18]. За прояв агресивної поведінки прийнято вважати акт, коли два птахи скорочували ди-

станцію, що їх розділяла, явно змінюючи свою поведінку у порівнянні з попереднім проміжком часу, демонстрували готовність до нападу та безпосередньо сутички [19]. Ми відмічали не лише агресивні взаємодії, але й толерантні, як це пропонується у деяких дослідженнях по вивченню домінування у ієрархії [20]. До такого роду відносин належать: відсутність агресивної реакції на присутність інших видів чи особин будь-як близько, міжвидові ігри та слідування, звукова сигналізація задля кооперації.

Серед даних, що пов'язані безпосередньо з реакцією агресії, фіксували наступні:

– який з видів/особин прибув першим, а хто прилетів другим на місце дослідження;

– який з видів/особин виявив ініціативу до прояву агресії;

– який з видів/особин отримав перемогу, тобто залишився на місці спостереження.

На основі таких даних підраховували випадки, коли птах перемагає у захисті, якщо прибув на місце першим, та випадки, коли птах перемагає у нападі, якщо прибув другим.

4.3. Методи статистичного аналізу

Статистична обробка матеріалу проведена математичними методами з використанням пакету програм Microsoft Excel та STATISTICA 7.0. Схожість біоценозів перевірена індексом Жаккара. Дані перевірено на нормальність, а показники кореляції визначали відповідно параметричним та непараметричним методом.

5. Результати досліджень

За індексом Жаккара усі три біоценози схожі попарно між собою: КПЗ та «Олександрія» – 96 %, «Олександрія» та «Вакалівщина» – 85 %, КПЗ та «Вакалівщина» – 81 %.

Згідно динаміки активності прильоту та зайнятості птаха на водопої (табл. 1), 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 ($r=0,631$; $p<0,05$).

Кропив'янки ВБУ «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. Так 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 в антропогенно навантаженій території дендропарку прояв агресії не пов'язаний із необхідністю конкурувати за ресурс. На території із незначним антропогенним впливом 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'яного покриву ($r=0,558$; $p<0,05$).

Встановлено, що кропив'янка приділяє велику частку уваги МВ агресивним взаємодіям, але відсоток ВВ агресії на території дендропарку та у природних умовах заповідника дещо вище за МВ (табл. 2).

Таблиця 1

Піки зайнятості у поведінкових актах на місцях водопою протягом доби

Піки	КПЗ			Вакалівщина			Олександрія		
	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	–

Примітка: «–» – відсутність вираженого піку

Таблиця 2

Відсоток поведінкової реакції від усіх контактів виду, у %

	КПЗ		Вакалівщина		Олександрія	
	МВ	ВВ	МВ	ВВ	МВ	ВВ
Загальна к-сть контактів	96,51	3,49	83,92	16,08	80,33	19,67
Агресивні контакти	17,57	25,97	2,40	0	12,39	18,07
Неагресивні контакти	82,43	74,03	97,60	100	87,61	81,93
Частка від усіх агресивних контактів	94,92	5,08	100	0	73,68	26,32

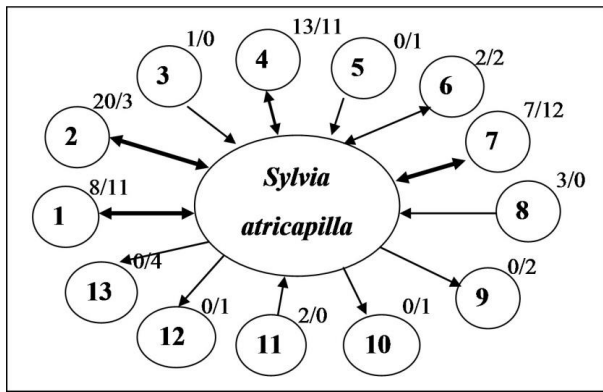
Вплив присутності масових видів території на агресивність

На піддослідних територіях до масових видів належали: зяблик (*Fringilla coelebs*), дрозди чорний (*Turdus merula*) та співочий (*T. philomelos*), костогриз (*Coccothraustes coccothraustes*), вільшанка (*Erythacus rubecula*), синиця велика (*Parus major*) та блакитна (*Parus caeruleus*), гаїчка болотяна (*P. palustris*). Виявилось, що у повністю вільних природних умовах КПЗ на агресивність кропив'янки середньо впливає чисельність особин свого виду поруч ($r=0,579$; $p<0,05$) та помірно загальна кількість *F. coelebs* ($r=0,403$; $p<0,05$) та *T. merula* ($r=0,408$; $p<0,05$). В антропогенно навантаженому середовищі по типу дендропарку агресію також можуть викликати присутність *F. coelebs* ($r=0,407$; $p<0,05$) та *T. philomelos* ($r=0,639$; $p<0,05$). Крім того агресивна поведінка дрозда також впливає на відповідну реакцію кропив'янок ($r=0,519$; $p<0,05$). Найбільша участь виду у міжвидових відносинах відмічено для ВБУ «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 ($r=0,626$; $p<0,05$) *F. coelebs*, агресивністю *C. coccothraustes* ($r=0,643$; $p<0,05$) та чисельністю поруч *P. caeruleus* ($r=0,608$; $p<0,05$). Також відмічена помірна кореляція із загальним рівнем агресії усіх птахів на водопої ($r=0,463$; $p<0,05$).

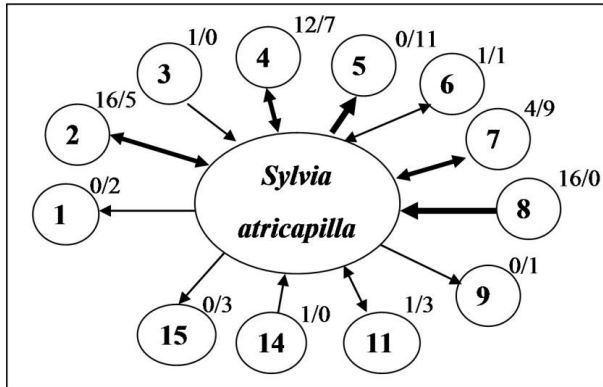
Випадки агресивної поведінки кропив'янки не залежать від розмірних характеристик інших птахів (розмірні дані взяті із визначника «Птахи фауни України» [21]). Згідно розподілу агресивних взаємодій у міжвидовій соціальній структурі, прояв агресії має як певні закономірності для окремих видів, так і не відповідає конкретним критеріям мотивації та не завжди направлений на ті види, до появи та поведінки яких відмічена кореляція. Так у КПЗ (рис. 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» (рис. 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 ВБУ «Вакалівщина» (рис. 1, в) активна взаємна агресія відмічена лише у контактах із *F. coelebs*, а реакція агресії *P. palustris* направлена на вид частіше ніж зворотно. У КПЗ та «Олександрії» кропив'янки активно нападають на *H. icterina*, але захищаються від *T. merula* та *C. coccothraustes*.

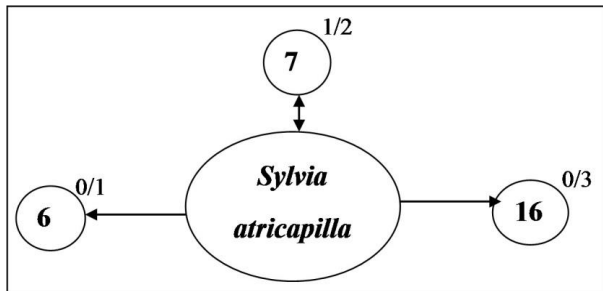
Взаємодія із іншими видами на відмінних територіях досить відрізняється. В даному випадку інтерес представляє саме різноманітність можливих варіантів агресивних взаємодій у схожих угрупованнях але за відмінних умов існування.



a



b



в

Рис. 1. Розподіл агресивних взаємодій *Sylvia atricapilla* в угрупованні птахів: а – грабової дубрави КПЗ; б – дендропарку «Олександрія» НАН України; в – ВБУ «Вакалівщина»: 1 – *Erithacus rubecula*; 2 – *Turdus philomelos*; 3 – *Turdus merula*; 4 – *Parus major*; 5 – *Parus caeruleus*; 6 – *Parus palustris*; 7 – *Fringilla coelebs*; 8 – *Coccothraustes coccothraustes*; 9 – *Hippolais icterina*; 10 – *Ficedula albicollis*; 11 – *Muscicapa striata*; 12 – *Certhia familiaris*; 13 – *Dendrocopos minor*; 14 – *Carduelis carduelis*; 15 – *Ficedula hypoleuca*; 16 – *Phylloscopus collybita*; Біля кожного виду вказана загальна кількість агресивних контактів: у чисельнику – ініційовані цим птахом, у знаменнику – напрямлених на нього

Успішність прояву агресивної поведінки

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. 3). Сума показника захисту та нападу, вказує

на загальну виправданість енергетичних затрат на конкуренцію та захист території в конкретному угрупованні птахів.

Таблиця 3

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

У природному середовищі та парку із вираженим антропогенним впливом, стикаючись із великою кількістю інших видів, кропив'янки мають низький рейтинг захисту території але високий нападу. В природних умовах КПЗ та дендропарку, показники збільшуються у рази, оскільки ресурс є обмеженим та виростає кількість потенційних конкурентів.

При докладному розгляді рейтингу успішності у міжвидовій взаємодії, на різних територіях відмічено загальну тенденцію. Так, кропив'янка завжди успішно нападає на *E. rubecula*, *T. philomelos*, *P. major* та *P. caeruleus*, *F. coelebs* та мухоловку білошию (*Ficedula albicollis*). При цьому не може відбити територію у *T. merula* та *C. coccothraustes*. Рейтинг успішності ж захисту при взаємодії майже з усіма видами є від'ємним.

6. Обговорення результатів дослідження

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 на стільки велика як у зерноїдних. Таким чином перебування на водопої для виду 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.

Міжвидові відносини тісно пов'язані із внутрішньовидовою агресією існуючих разом видів і є асиметричними: один із видів частіше ініціює контакти із іншими [9]. Зазвичай, кількість міжвидових контактів є значно більшою за внутрішньовидові [10, 11]. Вважають, що загальна кількість МВ конфліктів (агресивних контактів) у змішаних популяціях співмірна або перевищує частоту ВВ агресивних контактів [9]. Такі дані відомі для водно-болотяних птахів, але для кропив'янки чорноголової у різних умовах існування така закономірність також підтвердилася. По суті, нами охоплено період від початку гніздування у травні, середину у червні та закінчення аж у перших числах липня. В результаті прослідковано, що частка ВВ агресії зменшується з плином часу гніздування, а МВ агресія збільшується. Виключенням є територія біостанціону «Вакалівщина», де на результати спостережень впливає просторість водних ресурсів. Також на розподіл агресії впливає встановленням просторової структури на території у гніздовий період, а після її розподілу, ВВ конфлікти повинні зменшитися [9].

Згідно розподілу агресивних взаємодій та наведених вище даних видно, що прояв агресії не відповідає якимось конкретним критеріям мотивації та не завжди напрямлений на ті види, до появи та по-

ведінки яких відмічена кореляція. Це є проявом пере-направлення свого внутрішнього стимулу до агресії на інший об'єкт, у випадку, коли птах в силу тих або інших причин (наприклад, енергетичної не вигідності або задалегідь програтного положення) не може адресувати відповідь безпосередньо причині агресії.

Наслідки активної міжвидової взаємодії, а саме використання інформації, є асиметричними і використовуються для моделювання видового співіснування. Потенціальні конкуренти є важливим компонентом якісного використання місцевості. Так само, іноді, птахів привертає присутність потенційних конкурентів [22]. 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 [23].

Важливість певної території для територіальних видів залежить не лише від характеристики навколишнього середовища, але й від соціальної структури місцевості. Хоча міжвидова конкуренція може бути асиметричною, але, як правило, призводить до затрат для усіх задіяних сторін [24]. тому збереження інформації про конкурентоспроможних територіальних суперників та підтримка стабільних відносин є додатковою перевагою для більшості видів. Кропив'янки, як й деякі інші види [25, 26], часто реагують менш агресивно на територіальних особин, котрих часто зустрічають на своїй території, ніж на дальніх сусідів чи перелітних особин. У разі, коли сусіди представляють меншу загрозу для захищених ресурсів (харчових, особин свого виду, розмноження), реагують менш агресивно, для того щоб витратити якомога менше енергії для накопичення територіальної конкурентоспроможності [27].

У природному середовищі та парку із вираженим антропогенним впливом, 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. В природних умовах КПЗ та дендропарку, показники збільшуються у разі, оскільки ресурс є обмеженим та зростає кількість потенційних конкурентів. На території ВБУ «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.

Наші результати виявили закономірні відмінності у даних на піддослідних територіях за різні роки досліджень. Проте, вони є повністю узгодженими для життя виду у кожному конкретному угрупованні птахів. У свою чергу дослідження розкриває певні можливі сценарії агресивної поведінки на місцях водопою на дещо відмінних територіях. Відмінності участі кропив'янок у соціальних взаємодіях набувають більшого значення в поясненні адаптивних індивідуальних відмінностей в поведінці тварин та, ймовірно, являють собою частину еволюційного процесу [27, 28].

Подібні ж дослідження було проведено на різних територіях та у різні роки на прикладі європейських бабаків [29] та сірої гуски [30]. 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.

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 [16]. Такий механізм зміни поведінкової стратегії має невідомі еволюційні наслідки, що виправдовують його вивчення.

7. Висновки

Агресивна поведінка кропив'янки чорноголової у природі пов'язана із чисельністю особин свого виду ($r=0,579$; $p<0,05$) а також агресивною поведінкою зяблика ($r=0,626$; $p<0,05$), дрозда співочого ($r=0,519$; $p<0,05$), костогриза ($r=0,643$; $p<0,05$) та чисельністю зябликів ($r=0,556$; $p<0,05$) та блакитної синиці ($r=0,608$; $p<0,05$). Розмірні характеристики супротивників не корелюють із проявом агресії кропив'яною: у природі ні довжина тіла ($r=0,205$; $p>0,05$) ні маса тіла ($r=0,255$; $p>0,05$) достовірно не корелюють із проявом агресії кропив'янки до інших видів, так само і на антропогенно навантаженій території ні із довжиною тіла ($r=-0,162$; $p>0,05$) ні з масою ($r=-0,195$; $p>0,05$).

Вид активно задіяний у міжвидових взаємодіях: у природних умовах близько 97 % складають міжвидові контакти, а в антропогенних близько 80 %. При цьому у співвідношенні міжвидових та внутрішньовидових контактів кропив'янки чорноголової переважають неагресивні взаємодії. Агресивність виду у 1,4 рази більше у природних умовах ніж в антропогенно навантажених. Серед усіх агресивних контактів міжвидових значно більше за внутрішньовидові: у природі близько 95 % та у антропогенних приблизно 74 %. Внутрішньовидових конфліктів відмічено більше у природних умовах (26 %), ніж в антропогенних (18 %).

Сумарний успіх агресивної взаємодії (як при нападі, так і при захисті) кропив'янки чорноголової у два рази вище за умов помірного впливу людини на території, ніж окремо в природі чи антропогенних територіях. Загалом, на усіх територіях для виду найуспішнішою є стратегія нападу, що виправдовує енергетичні витрати на прояв агресивної поведінки.

Отримані дані вказують на закономірності та відмінності стратегій поведінки виду а також можливості пристосування у схожих умовах життя.

Література

1. Umapathy, G. The occurrence of arboreal mammals in the wet evergreen forests of the Anamalai hills in the Western Ghats, South India [Text] / G. Umapathy, A. Kumar // Biological Conservation. – 2000. – Vol. 92, Issue 3. – P. 311–319. doi: 10.1016/S0006-3207(99)00097-x
2. Peiman, K. S. Ecology and evolution of resource-related heterospecific aggression [Text] / K. S. Peiman, B. W. Robinson // The Quarterly Review of Biology. – 2010. – Vol. 85, Issue 2. – P. 133–158. doi: 10.1086/652374
3. Forsman, J. T. Mechanisms and fitness effects of interspecific information use between migrant and resident birds [Text] / J. T. Forsman, R. L. Thomson, J. T. Seppanen // Behavioral Ecology. – 2007. – Vol. 18, Issues 5. – P. 888–894. doi: 10.1093/beheco/arm048
4. Reichert, M. S. Behavioral strategies and signaling in interspecific aggressive interactions in gray tree frogs [Text] / M. S. Reichert, H. C. Gerhardt // Behavioral Ecology. – 2014. – Vol. 25, Issues 3. – P. 520–530. doi: 10.1093/beheco/aru016
5. Tanner, C. J. To fight or not to fight: context-dependent interspecific aggression in competing ants [Text] / C. J. Tanner, F. R. Adler // Animal Behaviour. – 2009. – Vol. 77, Issue 2. – P. 297–305. doi: 10.1016/j.anbehav.2008.10.016
6. Foltz, S. L. Get off my lawn: increased aggression in urban song sparrows is related to resource availability [Text] / S. L. Foltz, A. E. Ross, B. T. Laing, R. P. Rock, K. E. Battle, I. T. Moore // Behavioral Ecology. – 2015. – Vol. 25, Issue 6. – P. 1548–1557. doi: 10.1093/beheco/arv111
7. Hasegawa, M. Urban and colorful male house finches are less aggressive [Text] / M. Hasegawa, R. A. Ligon, M. Giraudeau, M. Watanabe, K. J. McGraw // Journal of Behavioral Ecology. – 2014. – Vol. 25, Issues 3. – P. 641–649. doi: 10.1093/beheco/aru034
8. Lehtonen, T. K. Territorial aggression can be sensitive to the status of heterospecific intruders [Text] / T. K. Lehtonen, J. K. McCrary, A. Meyer // Behavioural Processes. – 2010. – Vol. 84, Issue 2. – P. 598–601. doi: 10.1016/j.beproc.2010.02.021
9. Іваницький, В. В. Етологічні аспекти взаємодій між близькими видами тваринних [Текст] / В. В. Іваницький // Зоологічний журнал. – 1982. – Т. 61, Вып. 10. – С. 1461–1471.
10. Панов, Е. Н. Межвидовые территориальные отношения в смешанной популяции чернобокой камени Oenanthe finchi и камени-плешанки O. pleschanka на полуострове Мангышлак [Текст] / Е. Н. Панов, В. В. Іваницький // Зоологічний журнал. – 1975. – Т. 54, № 9. – С. 1357–1370.
11. Рябицев, В. К. Результаты исследования межвидовых территориальных отношений птиц на Южном Ямале [Текст] / В. К. Рябицев // Зоологічний журнал. – 1977. – Т. 56, № 2. – С. 232–242.
12. Іваницький, В. В. Межвидовые отношения симпатрических видов каменок (Oenanthe, Turdidae, Passeriformes). Поведенческие аспекты сосуществования близких видов [Текст] / В. В. Іваницький // Зоологічний журнал. – 1980. – Т. 59, № 5. – С. 739–749.
13. Mikami, O. K. Does interspecific territoriality reflect the intensity of ecological interactions? A theoretical model for interspecific territoriality [Text] / O. K. Mikami, M. Kawat // Evolutionary Ecology Research. – 2004. – Vol. 6. – P. 765–775.
14. Grether, G. F. The role of interspecific interference competition in character displacement and the evolution of competitor recognition [Text] / G. F. Grether, N. Losin, C. N. Anderson, K. Okamoto // Biological Reviews. – 2009. – Vol. 84, Issue 4. – P. 617–635. doi: 10.1111/j.1469-185x.2009.00089.x
15. Grether, G. F. The evolutionary consequences of interspecific aggression [Text] / G. F. Grethe, C. N. Anderson, J. P. Drury, A. N. G. Kirschel, N. Losin, K. Okamoto, K. S. Peiman // Annals of the New York Academy of Sciences. – 2013. – Vol. 1289, Issue 1. – P. 48–68. doi: 10.1111/nyas.12082
16. Dingemanse, N. J. Interacting personalities: behavioural ecology meets quantitative genetics [Text] / N. J. Dingemanse, Y. G. Araya-Ajoy // Trends in Ecology and Evolution. – 2015. – Vol. 30, Issue 2. – P. 88–97. doi: 10.1016/j.tree.2014.12.002
17. Altmann, J. Observational study of behavior: Sampling Methods [Text] / J. Altmann // Behaviour. – 1974. – Vol. 49, Issue 3. – P. 227–267. doi: 10.1163/156853974x00534
18. Попов, С. В. Методические рекомендации по этологическим наблюдениям за млекопитающими в неволе [Текст] / С. В. Попов, О. Г. Ильченко. – М.: Московский зоопарк, 2008. – 165 с.
19. Панов, Е. Н. Методологические проблемы в изучении коммуникации и социального поведения животных [Текст] / Е. Н. Панов // Итоги науки и техники (ВИНИТИ). Зоология позвоночных. Проблемы этологии наземных позвоночных. – 1983. – Т. 12. – С. 5–70.
20. Sushma, H. S. Resource partitioning and interspecific interactions among sympatric rain forest arboreal mammals of the Western Ghats, India [Text] / H. S. Sushma // Behavioral Ecology. – 2006. – Vol. 17, Issues 3. – P. 479–490. doi: 10.1093/beheco/arj058
21. Фесенко, Г. В. Птахи фауни України: Польовий визначник [Текст] / Г. В. Фесенко, А. А. Бокотей. – К., 2002. – 208 с.
22. Monkkonen, M. Heterospecific attraction among forest birds: a review [Text] / M. Monkkonen, J. T. Forsman // Ornithological Science. – 2002. – Vol. 1, Issue 1. – P. 41–51. doi: 10.2326/osj.1.41
23. Seppanen, J. T. Social information use is a process across space, time and ecology, reaching heterospecifics [Text] / J. T. Seppanen, J. T. Forsman, M. Monkkonen, R. L. Thomson // Ecology. – 2007. – Vol. 88, Issue 7. – P. 1622–1633. doi: 10.1890/06-1757.1
24. Eason, P. New birds on the block – new neighbors increase defensive costs for territorial-male willow ptarmigan [Text] / P. Eason, S. J. Hannon // Behavioral Ecology and Sociobiology. – 1994. – Vol. 34, Issue 6. – P. 419–426. doi: 10.1007/bf00167333
25. Briefer, E. When to be a dear enemy: flexible acoustic relationships of neighbouring skylarks, Alauda arvensis [Text] / E. Briefer, F. Rybak, T. Aubin // Animal Behaviour. – 2008. – Vol. 76, Issue 4. – P. 1319–1325. doi: 10.1016/j.anbehav.2008.06.017
26. Temeles, E. J. The role of neighbors in territorial systems: when are they ‘dear enemies’ [Text] / E. J. Temeles // Animal Behaviour. – 1994. – Vol. 47, Issue 2. – P. 339–350. doi: 10.1006/anbe.1994.1047
27. Dingemanse, N. J. The relation between dominance and exploratory behavior is context-dependent in wild great tits [Text] / N. J. Dingemanse // Behavioral Ecology. – 2004. – Vol. 15, Issue 6. – P. 1023–1030. doi: 10.1093/beheco/arh115
28. Colléter, M. Personality traits predict hierarchy rank in male rainbowfish social groups [Text] / M. Colléter, C. Brown // Animal Behaviour. – 2011. – Vol. 81, Issue 6. – P. 1231–1237. doi: 10.1016/j.anbehav.2011.03.011
29. Hewitt, S. E. Context-dependent linear dominance hierarchies in social groups of European badgers, Meles meles [Text] / S. E. Hewitt, D. W. Macdonald, H. L. Dugdale // Animal Behaviour. – 2009. – Vol. 77, Issue 1. – P. 161–169. doi: 10.1016/j.anbehav.2008.09.022
30. Weiss, B. M. A longitudinal study of dominance and aggression in greylag geese (Anser anser) [Text] / B. M. Weiss, K. Kotschal, K. Foerster // Behavioral Ecology. – 2011. – Vol. 22, Issue 3. – P. 616–624. doi: 10.1093/beheco/arr020

References

1. Umaphathy, G., Kumar, A. (2000). The occurrence of arboreal mammals in the rain forest fragments in the Anamalai Hills, south India. *Biological Conservation*, 92 (3), 311–319. doi: 10.1016/s0006-3207(99)00097-x
2. Peiman, K. S., Robinson, B. W. (2010). Ecology and Evolution of Resource-Related Heterospecific Aggression. *The Quarterly Review of Biology*, 85 (2), 133–158. doi: 10.1086/652374
3. Forsman, J. T., Thomson, R. L., Seppanen, J.-T. (2007). Mechanisms and fitness effects of interspecific information use between migrant and resident birds. *Behavioral Ecology*, 18 (5), 888–894. doi: 10.1093/beheco/arm048
4. Reichert, M. S., Gerhardt, H. C. (2014). Behavioral strategies and signaling in interspecific aggressive interactions in gray tree frogs. *Behavioral Ecology*, 25 (3), 520–530. doi: 10.1093/beheco/aru016
5. Tanner, C. J., Adler, F. R. (2009). To fight or not to fight: context-dependent interspecific aggression in competing ants. *Animal Behaviour*, 77 (2), 297–305. doi: 10.1016/j.anbehav.2008.10.016
6. Foltz, S. L., Ross, 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), 1548–1557. doi: 10.1093/beheco/arv111
7. Hasegawa, M., Ligon, R. A., Giraudeau, M., Watanabe, M., McGraw, K. J. (2014). Urban and colorful male house finches are less aggressive. *Behavioral Ecology*, 25 (3), 641–649. doi: 10.1093/beheco/aru034
8. Lehtonen, T. K., McCrary, J. K., Meyer, A. (2010). Territorial aggression can be sensitive to the status of heterospecific intruders. *Behavioural Processes*, 84 (2), 598–601. doi: 10.1016/j.beproc.2010.02.021
9. Ivanitskiy, V. V. (1982). Ethological aspects of relationship between close animal species. *Zoological journal*, 61 (10), 1461–1471.
10. Panov, E. N., Ivanitskiy, V. V. (1975). The interspecific territorial relations in the mixed population of Finsch's Wheatear *Oenanthe finchi* and pied wheatear *O. pleschanka* on the peninsula of Mangyshlak. *Zoological journal*, 54 (9), 1357–1370.
11. Ryabitshev, V. K. (1977). Results of research of the interspecific territorial relations of birds on the Southern Yamal. *Zoological journal*, 56 (2), 232–242.
12. Ivannitskiy, V. V. (1980). Interspecific relationship sympatric species heaters (*Oenanthe*, *Turdidae*, *Passeriformes*). The behavioral aspects of coexistence of similar species. *Zoological journal*, 59 (5), 739–749.
13. Mikami, O. K., Kawata, M. (2004). Does interspecific territoriality reflect the intensity of ecological interactions? A theoretical model for interspecific territoriality. *Evolutionary Ecology Research*, 6, 765–775.
14. 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 (4), 617–635. doi: 10.1111/j.1469-185x.2009.00089.x
15. 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 (1), 48–68. doi: 10.1111/nyas.12082
16. Dingemanse, N. J., Araya-Ajoy, Y. G. (2015). Interacting personalities: behavioural ecology meets quantitative genetics. *Trends in Ecology & Evolution*, 30 (2), 88–97. doi: 10.1016/j.tree.2014.12.002
17. Altmann, J. (1974). Observational Study of Behavior: Sampling Methods. *Behaviour*, 49 (3), 227–266. doi: 10.1163/156853974x00534
18. Popov, S. V., Ilchenko, O. G. (2008). Methodical recommendations about ethological supervision over mammals in slavery. Moscow: The Moscow zoo, 165.
19. Panov, E. N. (1983). Methodological problems in studying of communication and social behavior of animals. *Problemy etologii nazemnykh pozvonochnykh. The results of science and technology, Zoology of vertebrate, VINITI*, 12, 5–70.
20. Sushma, H. S. (2006). Resource partitioning and interspecific interactions among sympatric rain forest arboreal mammals of the Western Ghats, India. *Behavioral Ecology*, 17 (3), 479–490. doi: 10.1093/beheco/arj058
21. Fesenko, G. V., Bokotey, A. A. (2002). Ukraine Fauna Birds: A field key. Kyiv, 208.
22. Mönkkönen, M., Forsman, J. T. (2002). Heterospecific attraction among forest birds: a review. *Ornithological Science*, 1 (1), 41–51. doi: 10.2326/osj.1.41
23. Seppänen, J.-T., Forsman, J. T., Mönkkönen, M., Thomson, R. L. (2007). Social information use is a process across time, space, and ecology, reaching heterospecifics. *Ecology*, 88 (7), 1622–1633. doi: 10.1890/06-1757.1
24. Eason, P., Hannon, S. J. (1994). New birds on the block: new neighbors increase defensive costs for territorial male willow ptarmigan. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 34 (6), 419–426. doi: 10.1007/bf00167333
25. Briefer, E., Rybak, F., Aubin, T. (2008). When to be a dear enemy: flexible acoustic relationships of neighbouring skylarks, *Alauda arvensis*. *Animal Behaviour*, 76 (4), 1319–1325. doi: 10.1016/j.anbehav.2008.06.017
26. Temeles, E. J. (1994). The role of neighbors in territorial systems-when are they dear enemies. *Animal Behaviour*, 47 (2), 339–350. doi: 10.1006/aneb.1994.1047
27. Dingemanse, N. J. (2004). The relation between dominance and exploratory behavior is context-dependent in wild great tits. *Behavioral Ecology*, 15 (6), 1023–1030. doi: 10.1093/beheco/arh115
28. Colléter, M., Brown, C. (2011). Personality traits predict hierarchy rank in male rainbowfish social groups. *Animal Behaviour*, 81 (6), 1231–1237. doi: 10.1016/j.anbehav.2011.03.011
29. 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), 161–169. doi: 10.1016/j.anbehav.2008.09.022
30. Weiss, B. M., Kotrschal, K., Foerster, K. (2011). A longitudinal study of dominance and aggression in greylag geese (*Anser anser*). *Behavioral Ecology*, 22 (3), 616–624. doi: 10.1093/beheco/arr020

Дата надходження рукопису 12.09.2016

Маркова Анна Олександрівна, аспірант, кафедра зоології, Навчально-науковий центр «Інститут біології», Київський національний університет імені Тараса Шевченка, вул. Володимирська, 64/13, м. Київ, Україна, 01601
E-mail: anna-markovka@i.ua

Серебряков Валентин Валентинович, доктор біологічних наук, професор, завідувач кафедри, кафедра зоології, Навчально-науковий центр «Інститут біології», Київський національний університет імені Тараса Шевченка, вул. Володимирська, 64/13, м. Київ, Україна, 01601
E-mail: bcssu2@gmail.com