

УДК 598.288.7 : 591.555.1

**А. О. Маркова**, аспірантка

Київський національний університет імені Тараса Шевченка, Навчально-науковий центр «Інститут біології», кафедра зоології.

вул. Володимирська, 64/13, Київ, 01601, Україна, e-mail: Anna-Markovka@i.ua

### **МІЖВИДОВА ТА ВНУТРІШНЬОВИДОВА АГРЕСІЯ МУХОЛОВКИ БІЛОШИЇ (*FICEDULA ALBICOLLIS*) ТА МУХОЛОВКИ СІРОЇ (*MUSCICAPA STRIATA*)**

Досліджувалось співвідношення міжвидових та внутрішньовидових агресивних контактів мухоловки білошиї (*Ficedula albicollis*) та мухоловки сірої (*Muscicapa striata*) у природних та антропогенно трансформованих територіях лісостепової зони України. Серед розподілу відсотково переважають міжвидові агресивні взаємодії, але частота внутрішньовидової агресії більша за міжвидову. У штучних лісонасадженнях частота міжвидової агресії для мухоловки білошиї вище ніж у природі. Наведено рейтинг успішності агресивної реакції при захисті та нападі. Зазначено перелік видів, на які мухоловки реагують агресивно.

**Ключові слова:** поведінка; міжвидова, внутрішньовидова агресія; *Muscicapidae*.

Все частіше у науковій літературі постає 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. Накопичено значну кількість нових даних стосовно агресивної поведінки різних груп тварин [23, 25], у тому числі й птахів [14, 16]. Вивченню агресії приділено велику увагу у внутрішньовидовій конкуренції [9], але її значення та наслідки у міжвидовій конкуренції близьких видів є новішим та поки що мало вивченим аспектом [20, 25]. В лісових угрупованнях міжвидова конкуренція є важливим фактором саморегуляції популяцій, ступенем перекриття ніш у використанні ресурсів близькими видами й відносної щільності населення птахів [22]. Міжвидова агресія активно поширена серед тварин, але їй приділяється менше уваги ніж іншим формам міжвидової та внутрішньовидової конкуренції, а її механізми та наслідки залишаються не зрозумілими [17, 18, 22].

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 осо-

бинами різних видів стосовно ресурсів є виключно важливою, а її механізм може впливати на закономірності та наслідки співіснуючих видів [15].

За останні десятиліття інтерес до екології мухоловок істотно зріс у зв'язку з їх синантропними можливостями, розширенням ареалу і зростанням чисельності на півдні Європи. Активно ведеться вивчення популяційних процесів на прикладі горобцеподібних, зокрема, на таких модельних об'єктах, як мухоловка білошия (*Ficedula albicollis*) [19]. Для вивчення соціальної взаємодії птахів мухоловки є ідеальними видами, оскільки ці види гнучко використовують внутрішньовидову та, особливо, міжвидову соціальну інформацію (наприклад, при сусідстві із великою та блакитною синицями) [19]. Для України мухоловка білошия (*Ficedula albicollis*) та мухоловка сіра (*Muscicapa striata*) є гніздовими у лісовій та лісостеповій зонах, але в останні роки відмічено поступове зниження їх чисельності [8].

Метою роботи є встановити співвідношення міжвидової (МВ) та внутрішньовидової (ВВ) агресії для двох видів птахів родини *Muscicapidae*: мухоловки білошиї (*Ficedula albicollis*) та мухоловки сірої (*Muscicapa striata*).

### Матеріали та методи дослідження

Матеріалами слугували дані, зібрані автором у Канівському природному заповіднику (далі КПЗ) Черкаської області 30.05–30.06 2010, 25.05–20.06 2012 та 1.06–24.06 2014 років, на місці водопою в яру Мокрий на території садиби. Час спостереження припадає на період вилуплення, ріст, розвиток та виліт пташенят. Територія дослідження характеризується низьким антропогенним впливом. Загальна тривалість спостережень у КПЗ становить 324 години. За цей час зафіксовано 576 МВ і 188 ВВ контактів мухоловки білошиї та 472 МВ і 88 ВВ контактів мухоловки сірої на місці водопою.

Інше місце дослідження – державний дендрологічний парк «Олександрія» НАН України у Київській області, де спостереження проводили 9.06–28.06 2012 та 3.06–19.06 2015 років. Час спостереження припадає на пізнє вилуплення, ріст, та розвиток пташенят, ранній виліт. Територія дослідження вибрана з урахуванням наявності джерела води у мішаному лісі та вираженим антропогенним впливом. Тривалість спостережень у дендропарку становить 144 години. За цей час зафіксовано 894 МВ і 189 ВВ контактів мухоловки білошиї та 234 МВ і 39 ВВ контактів мухоловки сірої.

Наступна територія дослідження – біостаніонар «Вакалівщина» у Сумській області, де проводили спостереження 1.06–25.06 2015 року. Час спостережень припадає на період пізнього вилуплення, ріст, розвиток та ранній виліт пташенят. Територія вибрана з урахування загальної схожості видового багатства, у порівнянні із попередніми територіями, а також як територія із незначним антропогенним впливом. Загальна тривалість спостережень у «Вакалівщині» –

81 година. За цей час зафіксовано 1164 MB і 225 BB контактів мухоловки білошиї та 114 MB і 36 BB контактів мухоловки сірої.

Територія, що відвідує значна кількість людей щодня, наявна поруч активна міська інфраструктура та значне звукове забруднення, визначалась як територія із вираженим антропогенним впливом. Територія, крізь яку декілька разів на день проїжджає автомобільний транспорт, іноді проходять люди, визначалась як територія із незначним антропогенним впливом.

Спостереження проводили з 5:00 до 21:00 (тут і далі години наведено з урахуванням поправки на літній час). Для вивчення MB взаємодій, використовували загально прийняті етологічні методи «тотального спостереження» та «суцільного протоколювання» [6]. За прояв агресивної поведінки прийнято вважати акт, коли два птахи скорочували дистанцію, що їх розділяла, явно змінюючи свою поведінку у порівнянні з попереднім проміжком часу, демонстрацію готовності до нападу та безпосередньо сутички [3]. Відмічено усі випадки неагресивної, або толерантної, поведінки: перебування особин одного чи різних видів птахів поруч без прояву агресії один до іншого. Також відмічено відсутність зустрічі із іншим видом, маючи на увазі, що не можливо упевнено казати загалом про наявність або відсутність реакції агресії із цим видом на конкретній території.

Серед даних, що пов'язані із реакцією агресії, фіксували такі:

- котрий з видів/особин прибув першим, а хто прилетів другим ;
- котрий з видів/особин виявив ініціативу до прояву агресії;
- котрий з видів/особин отримав перемогу, тобто залишився на місці спостереження.

На основі викладених даних, підраховували випадки, коли птах перемагає у боротьбі за ресурс, прибувши на місце першим (тобто успіх захисту), та випадки, коли птах перемагає у боротьбі за ресурс, прибувши другим (успіх нападу), отримано розподіл рейтингу успішності виду у MB агресивних контактах.

Рейтинг успішності MB агресивної реакції виду на кожній окремій території розраховували за таким принципом: кількість випадків агресії, що характеризують показники успіху та програшу при захисті та нападі, поділено на загальну суму випадків агресії, що мухоловки виявили до конкретного виду.

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

$$Y_z = \frac{A_z}{(A+E)} \quad (1);$$

$$P_z = \frac{A_n}{(A+E)} \quad (2);$$

$$Y_n = \frac{E_z}{(A+E)} \quad (3);$$

$$P_n = \frac{E_n}{(A+E)} \quad (4), \quad \text{де}$$

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

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

$A_n$  – кількість випадків агресії, що завершилась програшем, тобто птах сам покидає територію;

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

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

$B_n$  – кількість випадків агресії, що завершилась програшем, тобто птах сам покидає територію;

Отримані частки представляють відсоток розподіл успіху (виграшу) та невдачі (програшу) агресивної взаємодії.

Рейтинг успішності захисту ( $P_{y3}$ ) відносно іншого конкретного виду встановлювали за різницю частки успішного захисту та програшу.

$$P_{y3} = Y_3 - \Pi_3 \quad (5)$$

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

$$P_{yn} = Y_n - \Pi_n \quad (6)$$

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

$$\sum P_{y3} = Y_{y3 1} + Y_{y3 2} + \dots + Y_{y3 n} \quad (7)$$

$$\sum P_{yn} = Y_{yn 1} + Y_{yn 2} + \dots + Y_{yn n} \quad (8)$$

До аналізу прийнято дані, зібрані з урахуванням однакових погодних умов. Достовірність відсоткового розподілу агресії у МВ та ВВ взаємодіях встановлено математичними методами з використанням пакету програм STATISTICA 7.0 з використанням  $\chi^2$  з поправкою Йейтса.

### Результати досліджень та їх обговорення

МВ відносини тісно пов'язані із ВВ агресією існуючих разом видів і є асиметричними: один із видів частіше ініціює контакти із іншими [1]. Зазвичай,

кількість МВ контактів є значно більшою за ВВ [2, 4, 5, 7]. Аналізувались усі взаємодії мухоловок з іншими видами, серед яких відмічено як агресію при зустрічі, так і її відсутність (табл. 1).

Для мухоловки білошиї серед 19 зустрінутих видів у КПЗ на 8 наявна агресивна реакція (тобто приблизно 42 % видів на території). У «Вакалівщині» реакція агресії наявна на 10 із 23 видів (43,5 %) а у дендропарку «Олександрія» на 8 із 17 (47 %). Причому у середньому в 1,7 рази частіше мухоловка білошия нападає на вже присутню на водопої особину, ніж на тих, що прилітали після неї. Сіра мухоловка виявила агресію на 7 з 18 видів у КПЗ (приблизно 39 % видів території). У «Вакалівщині» відсутні випадки агресивної поведінки, але слід враховувати малу кількість видів, із котрими вона була у близькому контакті. Але на території дендропарку «Олександрія» агресія відмічена на 4 із 19 видів (21 % видів). Не зважаючи на вужчий діапазон видів до яких сіра мухоловка виявляє агресію, у середньому, вона у 2,4 рази частіше нападає на вже присутніх особин на водопої, ніж на новоприбулих.

Таблиця 1

**Види, на які наявна/відсутня реакція агресії підчас взаємодії у мухоловки білошиї (*Ficedula albicollis*) та мухоловки сірої (*Muscicapa striata*)**

Вид	<i>Ficedula albicollis</i>			<i>Muscicapa striata</i>		
	К	В	О	К	В	О
<i>Dendrocopos major</i>	?	12	12	?	?	?
<i>Motacilla alba</i>	?	3	?	?	-	?
<i>Hippolais icterina</i>	4	?	?	?	?	?
<i>Sylvia atricapilla</i>	-	-	-	8	?	3
<i>Phylloscopus collybita</i>	8	-	-	?	-	-
<i>Muscicapa striata</i>	-	-	?	12	-	3
<i>Ficedula hypoleuca</i>	4	?	-	-	?	-
<i>Ficedula albicollis</i>	44	75	9	-	-	-
<i>Erithacus rubecula</i>	-	-	-	4	?	3
<i>Turdus philomelos</i>	-	-	?	4	-	-
<i>Parus caeruleus</i>	-	-	?	4	?	-
<i>Parus palustris</i>	4	36	24	-	-	-
<i>Parus major</i>	8	9	9	8	-	3
<i>Sitta europaea</i>	-	12	3	-	?	-
<i>Certhia familiaris</i>	-	3	?	-	?	-
<i>Fringilla coelebs</i>	16	48	57	16	-	-
<i>Carduelis carduelis</i>	-	6	3	?	?	?
<i>Coccothraustes coccothraustes</i>	4	18	18	-	-	-

**Примітка:** К – Канівський природний заповідник; В – біостанція «Вакалівщина»; О – дендропарк «Олександрія»; «числове значення» – кількість випадків реакції агресії; «-» – відсутня реакція агресії при зустрічі; «?» – взаємодія (контакт) не встановлено

Вважають, що загальна кількість МВ конфліктів (агресивних контактів) у змішаних угрупованнях птахів співмірна, або перевищує частоту ВВ агресивних контактів [1]. Такі дані відомі для водно-болотних птахів, для кам'янок [2, 4] та сорокопудів [5], але для мухоловок у різних умовах існування така закономірність також підтвердилася (табл. 2).

Таблиця 2

## Співвідношення реакції агресії від контактів виду, у %

Реакція	К		В		О	
	МВ	ВВ	МВ	ВВ	МВ	ВВ
	Мухоловка білошия ( <i>Ficedula albicollis</i> )					
Загальна кількість контактів	75,4 (576)*	24,6 (188)*	83,8 (1164)*	16,2 (225)*	82,6 (884)*	17,5 (189)*
Агресивні контакти	8,3 (48)*	23,4 (44)*	12,6 (147)*	33,3 (75)*	14,1 (126)*	4,8 (9)*
Неагресивні контакти	91,7 (528)*	76,6 (144)*	87,4 (1017)*	66,7 (150)*	86,9 (758)*	95,2 (180)*
Відсоток від усіх (МВ+ВВ) агресивних контактів	52,2	47,8	66,2	33,8	93,3	6,7
Частота випадків агресії	8	30	14,5	50	16,6	5
Мухоловка сіра ( <i>Muscicapa striata</i> )						
Загальна кількість контактів	84,3 (472)*	15,7 (88)*	80 (144)*	20 (36)*	85,7 (234)*	14,3 (39)*
Агресивні контакти	9,3 (44)*	13,6 (12)*	0 (0)*	0 (0)*	3,9 (9)*	7,7 (3)*
Неагресивні контакти	90,7 (428)*	86,4 (76)*	100 (144)*	100 (36)*	96,2 (225)*	92,3 (36)*
Відсоток від усіх (МВ+ВВ) агресивних контактів	78,6	21,4	0	0	75,0	25,0
Частота випадків агресії	10	15	0	0	4	8

**Примітка:** \* наведено абсолютні дані, від яких розраховано відсоткові показники, К – Канівський природний заповідник; В – біостаніонар «Вакалівщина»; О – дендропарк «Олександрія»; «числове значення» – кількість випадків реакції агресії;

Підраховано загальну кількість взаємодій для мухоловок та визначено їх МВ та ВВ співвідношення. Окремо проаналізовано відсоток агресивних та неагресивних контактів для МВ та ВВ взаємодії, що характеризує загальний рівень спонукання виду до агресії в угрупованні.

Досліджувались безпосередньо агресивні взаємодії, тому було визначено загальний відсоток співвідношення від усіх (МВ та ВВ) агресивних контактів, що припадають на МВ та ВВ взаємодії та встановлена частота випадків агре-

сії. Нульова гіпотеза включає зміст, що МВ та ВВ агресивні контакти є рівнозначними.

Для даних, стосовно мухоловки білошиї, перевірка гіпотези методом  $\chi^2$  з правкою Йейтса відкидає  $H_0$  та вказує на достовірні відмінності не лише між МВ та ВВ контактами, але й між цими вибірками на досліджених територіях. Достовірно встановлено, що у природних місцевостях мухоловка білошия приділяє значний відсоток агресії МВ взаємодіям, але частота випадків ВВ агресії більша за МВ (у КПЗ  $\chi^2=28,99$ ;  $p<0,01$ ; у «Вакалівщині»  $\chi^2=58,66$ ;  $p<0,01$ ;). Натомість, в штучно трансформованих середовищах («Олександрія»  $\chi^2=11,91$ ;  $p<0,01$ ;.) і відсоток агресії і частота випадків агресії переважають саме у МВ взаємодіях, де загальна кількість МВ контактів більша та, відповідно, висока конкуренція. Таким чином, встановлено, що хоча частота випадків ВВ агресії у мухоловки білошиї достовірно більша в природі, але більший загальний відсоток випадків агресії припадає на МВ контакти та збільшується в напрямку від природної, до антропогенно трансформованої території.

Натомість відсоткове співвідношення МВ та ВВ агресії у сірої мухоловки залишається сталим. Згідно  $\chi^2$  не можна відкинути  $H_0$  оскільки їх показники не є значимим. І хоча у «Вакалівщині» не зафіксовано жодного випадку агресивної поведінки, порівняння показників ВВ та МВ агресії на природній території (КПЗ  $\chi^2=1,09$ ;  $p>0,05$ ;.) та антропогенно трансформованій («Олександрія»  $\chi^2=0,44$ ;  $p>0,05$ ;.) вказує на більший відсоток випадків агресії у МВ контактах, в той час, як частота самих випадків агресії переважає у ВВ взаємодіях. При цьому результати стосовно МВ контактів достовірно відрізняються у природі та антропогенній території ( $\chi^2=5,99$ ;  $p<0,05$ ;.) в той час як порівнювані ВВ контакти достовірно не відрізняються ( $\chi^2=0,43$ ;  $p>0,05$ ;.).

Встановлено лише наявність та розподіл агресії для двох видів мухоловок, та, у подальшому, запропоновані підходи можуть бути використані для моделювання видового співіснування. Здебільшого, агресія є одним із проявів конкурентної боротьби птахів в угрупованні за ресурс, територію, статус в ієрархії та інше. І хоча МВ конкуренція може бути асиметричною, вона призводить до затрат для усіх задіяних сторін [21]. Захист своєї території є енергетично затратним процесом [13], тому збереження інформації про конкурентоспроможних територіальних суперників та підтримка стабільних відносин є додатковою перевагою для більшості видів. Тому, щоб витратити якомога менше енергії для накопичення територіальної конкурентоспроможності [12], птахи реагують менш агресивно на територіальних особин, котрі представляють меншу загрозу для захищених ресурсів (харчових, особин свого виду, розмноження), ніж на дальніх сусідів чи перелітних особин [10, 24, 26].

Опосередковано встановлено ефективність підтримки стабільних МВ відносин за результатом успішності агресивної взаємодії. Для цього встановлено рейтинг парних агресивних контактів. Цей показник не має розмірності, але відображає відсотковий показник успіху (+) або програшу (-) такої взаємо-

дії. Остаточний підрахунок результату парних зіткнень мухоловок із кожним видом окремо вказує на конкурентну спроможність мухоловки на певній конкретній території (табл. 3). Сума показника захисту та нападу, вказує на загальну виправданість прояву агресії на конкуренцію та захист території в конкретному угрупованні птахів.

У природному середовищі, стикаючись із великою кількістю інших видів, і білошия і сіра мухоловки мають низький рейтинг захисту території. Це пов'язано із постійною доступністю необхідного ресурсу.

Таблиця 3

## Успіх агресивного контакту представників родини Мухоловкові

	К	В	О
<b>Мухоловка білошия (<i>Ficedula albicollis</i>)</b>			
Захист	-3,2	-4,2	0,6
Напад	<b>-0,8</b>	<b>1,2</b>	<b>3,4</b>
$\Sigma$	-4	-3	4
<b>Мухоловка сіра (<i>Muscicapa striata</i>)</b>			
Захист	-1,6	0	1,2
Напад	<b>2,6</b>	<b>0</b>	<b>2,8</b>
$\Sigma$	1	0	4

**Примітка:** «-» – програшний результат взаємодії; «+» – виграшний результат взаємодії  
К – Канівський природний заповідник; В – біостаціонар «Вакалівщина»; О – дендропарк «Олександрія»

В умовах антропогенного фактору, цей показник збільшується у рази, оскільки ресурс стає обмеженим та виростає кількість потенційних конкурентів. Така ж тенденція відмічена для білошої мухоловки й у випадку нападу. Навпаки, сіра мухоловка є більш успішним видом як при захисті, так і при нападі у парних взаємодіях. У цілому, виправданість агресивних МВ взаємодій збільшується у напрямку від природних середовищ до антропогенно трансформованих.

Отримані результати виявили відмінності у розподілі МВ та ВВ агресії та успішності агресивної реакції на піддослідних територіях. У свою чергу, їх можна використовувати як можливі варіанти того, як мухоловки будуть розподіляти агресію в тому чи іншому типі середовища. По суті, відмінності участі мухоловок у соціальних взаємодіях набувають більшого значення в поясненні адаптивних індивідуальних відмінностей у прояві поведінкової екології виду та, ймовірно, являють собою частину еволюційного процесу [11, 12].

Подібні ж дослідження було проведено на різних територіях та у різні роки на прикладі сірої гуски [27]. Там було встановлено, що домінантна поведінка залежить як від внутрішніх чинників, так і від пори року і соціального серед-



овища, а також може значно відрізнятись між стадіями життєвого циклу. Усе це підкреслює значення довгострокових досліджень і багатофакторних підходів для розуміння складності взаємовідносин серед тварин, а механізм зміни поведінкової стратегії (у нашому випадку – розподіл та успішність агресивної поведінки) має невідомі еволюційні та екологічні наслідки, що виправдовують його вивчення.

### Висновки

1. Прояв агресії для мухоловки білошії переважає серед МВ контактів та збільшується в напрямку від природної території до антропогенної. При цьому, частота випадків агресії переважає у ВВ контактах в Канівському природному заповіднику та біологічному стаціонарі «Вакалівщина», а у дендрологічному парку «Олександрія» відмічено більшу частоту випадків агресії у міжвидових контактах.

2. Відсотковий розподіл прояву агресії у МВ та ВВ контактах сірої мухоловки на досліджених територіях достовірно не відрізняється.

3. Успіх агресивних взаємодій захисту та нападу для мухоловки білошії є найменшим у природних умовах, та максимальний у штучних лісонасадженнях.

Стаття надійшла до редакції 15.08.2016

### Список використаної літератури

1. *Иваницкий В. В.* Этологические аспекты взаимоотношений между близкими видами животных / В. В. Иваницкий // Зоологический журнал. – 1982. – Т. 61, Вып. 10. – С. 1461–1471.
2. *Иваницкий В. В.* Межвидовые отношения симпатрических видов каменок (*Oenanthe*, *Turdidae*, *Passeriformes*). Поведенческие аспекты сосуществования близких видов / В. В. Иваницкий // Зоологический журнал. – 1980. – Т. 59, № 5. – С. 739–749.
3. *Панов Е. Н.* Механизмы коммуникации у птиц / Е. Н. Панов. – М.: Наука, 1978. – 304 с.
4. *Панов Е. Н.* Межвидовые территориальные отношения в смешанной популяции чернобокой каменки *Oenanthe finchi* и каменки-плешанки *O. pleschanka* на полуострове Мангышлак / Е. Н. Панов, В. В. Иваницкий // Зоологический журнал. – 1975. – Т. 54, № 9. – С. 1357–1370.
5. *Панов Е. Н.* Пространственные взаимоотношения четырех видов сорокопутов в Южной Туркмении / Е. Н. Панов, В. В. Иваницкий // Зоологический журнал. – 1979. – Т. 58, № 10. – С. 1518–1535.
6. *Попов С. В.* Методические рекомендации по этологическим наблюдениям за млекопитающими в неволе / С. В. Попов, О. Г. Ильченко. – М.: Московский зоопарк, 2008. – 165 с.
7. *Рябицев В. К.* Результаты исследования межвидовых территориальных отношений птиц на Южном Ямале / В. К. Рябицев // Зоологический журнал. – 1977. – Т. 56, № 2. – С. 232–242.
8. *Семаго Л.* Мухоловка сіра / Л. Семаго // Часопис «Птах». – 2011. – № 2. – С. 1.
9. *Arnott G.* Assessment of fighting ability in animal contests / G. Arnott, R. W. Elwood // *Anim. Behav.* – 2009. – Vol. 77. – P. 991–1004.
10. *Briefer E.* When to be a dear enemy: flexible acoustic relationships of neighbouring skylarks, *Alauda arvensis* / E. Briefer, F. Rybak, T. Aubin // *Anim. Behav.* – 2008. – Vol. 76. – P. 1319–1325.
11. *Colléter M.* Personality traits predict hierarchy rank in male rainbowfish social groups / M. Colléter, C. Brown // *Animal Behaviour.* – 2011. – Vol. 81, № 6. – P. 1231–1237.
12. *Dingemanse N. J.* The relation between dominance and exploratory behavior is context-dependent in wild great tits / N. J. Dingemanse, P. de Goede // *Behavioral Ecology.* – 2004. – Vol. 15, № 6. – P. 1023–1030.
13. *Eason P.* New birds on the block — new neighbors increase defensive costs for territorial-male Willow Ptarmigan / P. Eason, S. J. Hannon // *Behav. Ecol. Sociobiol.* – 1994. – Vol. 34. – P. 419–426.

14. Foltz S. L. Get off my lawn: increased aggression in urban song sparrows is related to resource availability / S. L. Foltz, A. E. Ross, B. T. Laing // Behavioral ecology. – 2015. – Vol. 25. – P. 871–884.
15. Forsman J. T. Competitor density cues for habitat quality facilitating habitat selection and investment decisions / J. T. Forsman, M. B. Hjernquist, J. Taipale, L. Gustafsson // Behavioral Ecology. – 2007. – Vol. 19, № 3. – P. 539–545.
16. Forsman J. T. Mechanisms and fitness effects of interspecific information use between migrant and resident birds / J. T. Forsman, R. L. Thomson, J. T. Seppänen // Behavioral Ecology. – 2007. – Vol. 18, №5. – P. 888–894.
17. Grether G. F. The role of interspecific interference competition in character displacement and the evolution of competitor recognition / G. F. Grether, N. Losin, C. N. Anderson, K. Okamoto // Biological Reviews. – 2009. – Vol. 84. – P. 617–635.
18. Grether G. F. The evolutionary consequences of interspecific aggression / [G. F. Grether, C. N. Anderson, J. P. Drury et al.] // Annals of the New York Academy of Sciences. – 2013. – Vol. 1289. – P. 48–68.
19. Jaakkonen T. The use and relative importance of intraspecific and interspecific social information in a bird community / T. Jaakkonen, S. M. Kivelä, C. M. Meier, J. T. Forsman // Behavioral Ecology. – 2014. – Vol. 26, № 1. – P. 55–64.
20. Lehtonen T. K. Territorial aggression can be sensitive to the status of heterospecific intruders / T. K. Lehtonen, J. K. McCrary, A. Meyer // Behav. Process. – 2010. – Vol. 84. – P. 598–601.
21. Martin P. R. Ecological and fitness consequences of species coexistence: a removal experiment with wood warblers / P. R. Martin, T. E. Martin // Ecology. – 2001. – Vol. 82. – P. 189–206.
22. Peiman K. S. Ecology and evolution of resource-related heterospecific aggression / K. S. Peiman, B. W. Robinson // Quarterly Review of Biology. – 2010. – Vol. 85. – P. 133–158.
23. Reichert M. S. Behavioral strategies and signaling in interspecific aggressive interactions in gray tree frogs / M. S. Reichert, H. C. Gerhardt // Behavioral Ecology. – 2014. – Vol. 25, № 3. – P. 520–530.
24. Rosell F. Territory ownership and familiarity status affect how much male root voles (*Microtus oeconomus*) invest in territory defence / F. Rosell, G. Gundersen, J. F. Le Galliard // Behav. Ecol. Sociobiol. – 2008. – Vol. 62. – P. 1559–1568.
25. Tanner C. J. To fight or not to fight: context-dependent interspecific aggression in competing ants / C. J. Tanner, F. R. Adler // Anim. Behav. – 2009. – Vol. 77. – P. 297–305.
26. Temeles E. J. The role of neighbors in territorial systems—when are they dear enemies / E. J. Temeles // Anim. Behav. – 1994. – Vol. 47. – P. 339–350.
27. Weiß B. M. A longitudinal study of dominance and aggression in greylag geese (*Anser anser*) / B. M. Weiß, K. Kotschal, K. Foerster // Behavioral Ecology. – 2011. – Vol. 22, № 3. – P. 616–624.

#### **А. А. Маркова**

Киевский национальный университет имени Тараса Шевченко, Учебно-научный центр «Институт биологии», кафедра зоологии.  
ул. Владимирская, 64/13, Киев, 01601, Украина

### **МЕЖВИДОВАЯ И ВНУТРИВИДОВАЯ АГРЕССИЯ МУХОЛОВКИ БЕЛОШЕЙКИ (*FICEDULA ALBICOLLIS*) И МУХОЛОВКИ СЕРОЙ (*MUSCICAPA STRIATA*)**

#### **Резюме**

Исследовалось соотношение межвидовых и внутривидовых агрессивных контактов мухоловки белошейки (*Ficedula albicollis*) и мухоловки серой (*Muscicapa striata*) в природных и антропогенно измененных территориях лесостепной зоны Украины. В соотношении процентно преобладают межвидовые агрессивные взаимодействия, но частота внутривидовой агрессии выше, чем межвидовая. В искусственных лесонасаждениях частота межвидовой агрессии у мухоловки белошейки выше, чем в природе. Процентное соотношение и частота агрессивных взаимодействий серой мухоловки на исследуе-

мых территориях достоверно не отличаются. Приведен рейтинг успешности агрессивной реакции при защите и нападении. Успешность всех агрессивных взаимодействий у мухоловки белошейки растет от естественной к антропогенно трансформированной территории. Для серой мухоловки отмечено увеличение успешности защиты. Указан перечень видов, на которые мухоловки реагируют агрессивно. Полученные результаты можно использовать как возможные варианты того, как мухоловки будут проявлять агрессию в том или ином типе окружающей среды.

**Ключевые слова:** поведение; межвидовая, внутривидовая агрессия; *Muscicapidae*.

#### A. Markova

Taras Shevchenko National University of Kyiv, Educational and Scientific Center  
“Institute of biology”, Department of Zoology  
Volodimirska Str., 64/13, 01601 Kyiv, Ukraine

### INTERSPECIFIC AND INTRASPECIFIC AGGRESSION OF COLLARED FLYCATCHER (*FICEDULA ALBICOLLIS*) AND SPOTTED FLYCATCHERS (*MUSCICAPA STRIATA*)

#### Abstract

Was investigated the relation of interspecific and intraspecific aggressive contacts of Collared Flycatcher (*Ficedula albicollis*) and Spotted Flycatchers (*Muscicapa striata*) in natural and anthropogenically transformed areas of forest-steppe zone of Ukraine. Interspecific aggressive interactions dominate in percentage but the frequency of intraspecific aggression is greater than of interspecific one. The frequency of interspecific aggression of Collared Flycatcher in artificial planted forests is higher than in nature. Percentage and frequency of aggressive interactions for Spotted flycatcher on the studied area were not significantly different. We carded out the success rate of aggressive reaction in defense and attack. The success of all aggressive interactions of Collared Flycatcher increases from natural to anthropogenically transformed territory. Increase in successful defense is marked for Spotted flycatcher. We made a list of species at which flycatchers react aggressively.

The obtained results can be used as possible options for how flycatcher will demonstrate aggression in one or another type of the environment.

**Keywords:** behavior; interspecific, intraspecific aggression; *Muscicapidae*.

#### References

1. Ivanitskiy VV (1982) “Ethological aspects of relationship between close animal species” [“Etologicheskie aspekty vzaimootnosheniy mezhdublyzkimi vidami zhyvotnyih”], Zoological journal, № 61, 10, pp 1461-1471.
2. Ivannitskiy VV (1980) “Interspecific relationship sympatric species heaters (*Oenanthe*, *Turdidae*, *Passeriformes*). The behavioral aspects of coexistence of similar species” [“Mezhvidovyye otnosheniya simpatricheskikh vidov kamenok (*Oenanthe*, *Turdidae*, *Passeriformes*). Povedencheskie aspekty sosuschestvovaniya blizkikh vidov”] Zoological journal, № 59, 5, pp 739-749.
3. Panov EN (1978) “Mechanisms of communications in birds” [“Mehanizmy kommunikacii u ptic”], Moscow: Science, 304 p.

4. Panov EN, Ivanitskiy VV (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" ["Mezhvidovyye territorialnyye otnosheniya v smeshannoy populyatsii chernobokoy kamenki *Oenanthe finchi* i kamenki-pleshanki *O. pleschanka* na poluostrove Mangyishlak"], Zoological journal, № 54, 9, pp 1357-1370.
5. Panov EN, Ivanitskiy VV (1979) "Spatial relationship of four types of shrikes in the Southern Turkmenistan" ["Prostranstvennyye vzaimootnosheniya chetyreh vidov sorokoputov v Yuzhnoy Turkmenii"], Zoological journal, № 58, 10, pp 1518-1535.
6. Popov SV, Ilchenko OG (2008) "Methodical recommendations about ethological supervision over mammals in slavery" ["Metodicheskie rekomendatsii po etologicheskim nablyudeniyam za mlekopitayuschimi v nevole"], Moskov: Moskovskiy zoopark, 165 p.
7. Ryabitsev VK (1977) "Results of research of the interspecific territorial relations of birds on the Southern Yamal" ["Rezultaty issledovaniya mezhvidovyyh territorialnyh otnosheniy ptits na Yuzhnom Yamale"], Zoological journal, № 56, 2, pp 232-242.
8. Semaho N (2011) "Spotted flycatcher" ["Mukholovka sira"], Bulletin "Bird", № 2. pp 1.
9. Arnott G, Elwood RW (2009) "Assessment of fighting ability in animal contests", Anim. Behav., Vol. 77, pp 991-1004.
10. Briefer E, Rybak F, Aubin T (2008) "When to be a dear enemy: flexible acoustic relationships of neighbouring skylarks, *Alauda arvensis*", Anim. Behav. Vol. 76, pp 1319-1325.
11. Colléter M, Brown C (2011) "Personality traits predict hierarchy rank in male rainbowfish social groups", Animal Behaviour, Vol. 81, 6, pp 1231-1237.
12. Dingemanse NJ, de Goede P (2004) "The relation between dominance and exploratory behavior is context-dependent in wild great tits", Behavioral Ecology, Vol. 15, 6, pp 1023-1030.
13. Eason P, Hannon SJ (1994) "New birds on the block — new neighbors increase defensive costs for territorial-male willow ptarmigan", Behav. Ecol. Sociobiol., Vol. 34, pp 419-426.
14. Foltz SL, Ross AE, Laing BT (2015) "Get off my lawn: increased aggression in urban song sparrows is related to resource availability", J. Behavioral Ecology, Vol. 25, pp 871-884.
15. Forsman JT, Hjermquist MB., Taipale J, Gustafsson L (2007) "Competitor density cues for habitat quality facilitating habitat selection and investment decisions", Behavioral Ecology, Vol. 19, 3, pp 539-545.
16. Forsman JT, Thomson RL, Seppänen JT (2007) "Mechanisms and fitness effects of interspecific information use between migrant and resident birds", J. Behavioral Ecology, Vol. 18, 5, pp.888-894.
17. Grether GF, Losin N, Anderson CN, Okamoto K (2009) "The role of interspecific interference competition in character displacement and the evolution of competitor recognition", Biological Reviews, Vol. 84, pp 617-635.
18. Grether GF, Anderson CN, Drury JP, Kirschel AN, Losin NG, Okamoto, Peiman KS (2013) "The evolutionary consequences of interspecific aggression", Annals of the New York Academy of Sciences, Vol. 1289, pp 48-68.
19. Jaakkonen T, Kivela SM, Meier CM, Forsman JT (2016) "The use and relative importance of intraspecific and interspecific social information in a bird community", Behavioral Ecology, Vol. 26, 1, pp 55-64.
20. Lehtonen TK, McCrary JK, Meyer A (2010) "Territorial aggression can be sensitive to the status of heterospecific intruders", Behav. Process, Vol. 84, pp 598-601.
21. Martin PR, Martin TE (2001) "Ecological and fitness consequences of species coexistence: a removal experiment with wood warblers", Ecology, Vol. 82, pp 189-206.
22. Peiman KS, Robinson BW (2010) "Ecology and evolution of resource-related heterospecific aggression", Q. Rev. Biol., Vol. 85, pp 133-158.
23. Reichert MS, Gerhardt HC (2014) "Behavioral strategies and signaling in interspecific aggressive interactions in gray tree frogs", Behavioral Ecology, Vol. 25, 3, pp 520-530.
24. Rosell F, Gundersen G, Le Galliard JF (2008) "Territory ownership and familiarity status affect how much male root voles (*Microtus oeconomus*) invest in territory defence", Behav. Ecol. Sociobiol., Vol. 62, pp 1559-1568.
25. Tanner CJ, Adler FR (2009) "To fight or not to fight: context-dependent interspecific aggression in competing ants", Anim. Behav., Vol. 77, pp 297-305.
26. Temeles EJ (1994) "The role of neighbors in territorial systems — when are they dear enemies", Anim. Behav., Vol. 47, pp 339-350.
27. Weiß BM, Kotschal K, Foerster K (2011) "A longitudinal study of dominance and aggression in greylag geese (*Anser anser*)", Behavioral Ecology, Vol. 22, 3, pp 616-624.