

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

**БАНІК МИХАЙЛО ВІКТОРОВИЧ**

УДК: 591.5:598.288(477.52/.54)

**ТРАВ'ЯНКИ (AVES: *SAXICOLA*) ПІВНІЧНОГО СХОДУ УКРАЇНИ:  
ПОШИРЕННЯ, БІОЛОГІЯ, ПОВЕДІНКА**

03.00.08 – Зоологія

**АВТОРЕФЕРАТ**  
дисертації на здобуття наукового ступеня  
кандидата біологічних наук

Київ – 2021

Дисертацією є кваліфікаційна наукова праця на правах рукопису

Робота виконана у Харківському національному університеті імені В. Н. Каразіна  
Міністерства освіти і науки України

**Науковий керівник** доктор біологічних наук, професор  
**Кошелєв Олександр Іванович**,  
Мелітопольський державний педагогічний університет  
імені Богдана Хмельницького, професор кафедри  
екології, загальної біології та раціонального  
природокористування

**Офіційні опоненти:** доктор біологічних наук, професор  
**Харченко Людмила Павлівна**,  
Харківський національний педагогічний університет  
імені Г. С. Сковороди,  
професор кафедри зоології

кандидат біологічних наук,  
**Маркова Анна Олександрівна**,  
молодший науковий співробітник відділу фауни та  
систематики хребетних Інституту зоології  
ім. І. І. Шмальгаузена НАН України

Захист відбудеться 20 квітня 2021 року о 14-00 на засіданні спеціалізованої  
вченої ради Д 26.153.01 при Інституті зоології ім. І. І. Шмальгаузена НАН України  
за адресою: вул. Б. Хмельницького, 15, м. Київ, 01030.

З дисертацією можна ознайомитися у науковій бібліотеці Інституту зоології  
ім. І. І. Шмальгаузена НАН України за адресою: вул. Б. Хмельницького, 15,  
м. Київ, 01030.

Автореферат розіслано «      » березня 2021 р.

Вчений секретар спеціалізованої вченої ради  
Д26.153.01, кандидат біологічних наук

Ю. К. Куцоконь

## ЗАГАЛЬНА ХАРАКТЕРИСТИКА РОБОТИ

**Актуальність теми.** Дослідження біології споріднених видів птахів у зонах їхньої симпатрії дозволяють краще зрозуміти принципи організації угруповань (Закала, 2008; Qvarnström et al., 2009) та необхідні для аналізу структури біологічного різноманіття і факторів її змін (Webb et al., 2002), – питань, які набули особливої актуальності в останній час (Zeigler, 2007).

Симпатрію споріднених видів горобцеподібних частіше досліджували на прикладі лісових птахів (Alatalo, Alatalo, 1979; Forstmeier et al., 2001). Водночас слабо вивченими лишаються види відкритих ландшафтів, зокрема мухоловкові підродина *Saxicolinae* (Muscicapidae, Passeriformes), що посідають важливе місце у структурі угруповань птахів лук, степів та чагарникових заростей (Zuccon, Ericson, 2010). Серед мухоловкових роду Трав'янка (*Saxicola* Bechstein, 1803) ще донедавна у північних, центральних та східних районах України була поширена лише трав'янка лучна *Saxicola rubetra* (Linnaeus, 1758). У 1960–1970-ті роки швидке розселення відносно нечисленною трав'янки європейської чорноголової *Saxicola rubicola* (Linnaeus, 1766) стало причиною утворення на Північному Сході України зони симпатрії із численнішою трав'янкою лучною. Дослідження експансії трав'янки європейської чорноголової та особливостей спільного існування двох видів трав'янок є актуальним, оскільки допомагає визначити передумови, причини та наслідки швидких змін ареалів і суттєво доповнює уявлення про закономірності еволюції споріднених видів птахів.

**Зв'язок роботи з науковими програмами, планами, темами.** Дисертаційна робота виконана у рамках науково-дослідних держбюджетних тем Групи прикладних проблем екології тварин НДІ біології ХНУ імені В. Н. Каразіна: «Структура угруповань тварин та її динаміка в умовах Північно-Східної України» (2003–2005 рр.; державний реєстраційний номер 0103U004271), «Оцінка впливу кліматичних та антропогенних факторів на динаміку угруповань тварин в Північно-Східній Україні» (2006–2008 рр.; державний реєстраційний номер 0106U001580), «Оцінка факторів, що визначають просторову, етологічну та генетичну структуру популяцій тварин» (2009–2010 рр.; державний реєстраційний номер 0109U001443).

**Мета і завдання дослідження.** Мета роботи – встановити причини розширення ареалу трав'янки європейської чорноголової у Східній Європі та особливості біології і поведінки, які забезпечують її спільне існування із близьким видом, трав'янкою лучною, у зоні їхнього вторинного контакту на території Північно-Східної України.

Для досягнення мети були поставлені такі завдання:

- порівняти фенологію гніздового періоду та територіальну поведінку трав'янок європейської чорноголової і лучної у місцях їхнього спільного існування у Північно-Східній Україні;
- проаналізувати особливості внутрішньовидових та міжвидових взаємодій двох видів трав'янок;
- виявити зв'язки трав'янок європейської чорноголової і лучної із біотопами та особливості їхнього біотопного розподілу на території Північно-Східної України;

- оцінити сучасний стан та тренди чисельності трав'янок європейської чорноголової і лучної на території Північно-Східної України;
- визначити особливості розширення ареалу трав'янки європейської чорноголової у Європі, зокрема в Україні, за останнє століття;
- встановити передумови та причини швидкого розселення трав'янки європейської чорноголової.

**Об'єкт дослідження** – трав'янки європейська чорноголова *Saxicola rubicola* (Linnaeus, 1766) і лучна *Saxicola rubetra* (Linnaeus, 1758) у місцях їхнього спільного існування у Північно-Східній Україні.

**Предмет дослідження** – фенологія гніздового періоду, територіальна поведінка, внутрішньовидові і міжвидові взаємодії, чисельність і біотопні зв'язки трав'янок європейської чорноголової і лучної, що співіснують в умовах симпатрії на території Північно-Східної України.

**Методи дослідження:** довгострокові спостереження за індивідуально міченими особинами; обліки на маршрутах та постійних ділянках; методи параметричної та непараметричної статистики.

**Наукова новизна отриманих результатів.** Уперше здійснено довгострокові дослідження біології та поведінки трав'янок європейської чорноголової і лучної у місцях їхнього спільного існування. Установлено, що ключові особливості біології гніздового періоду, територіальної поведінки і внутрішньовидових взаємодій трав'янки європейської чорноголової пов'язані із недавнім походженням перелітних східноєвропейських популяцій виду від осілих західноєвропейських популяцій. Продемонстровано, яким чином відмінності у рівнях чисельності, вимогах до структури гніздових біотопів, типі міграційної поведінки (ближній і дальній мігранти) і кількості циклів розмноження за один сезон полегшують спільне існування двох видів трав'янок в одних і тих самих угрупованнях. Уперше проаналізовано явище розділення виводку між самцем і самицею у обох видів трав'янок та встановлені причинні відносини між зв'язками дорослих птахів із гніздовою територією і утворенням сімейних груп. Уперше з'ясовано процес формування післягніздових скупчень трав'янок. Установлено відмінності у зв'язках із районом народження та у внутрішньовидових взаємодіях між молодими особинами трав'янки європейської чорноголової, які походять з виводків перших і других кладок, що можуть проявлятися у їхній ролі у процесах розселення і закріплення на нових територіях. Доведено існування значних відмінностей між рівнем чисельності двох видів трав'янок у всіх досліджених типах біотопів на території Північно-Східної України. Доведено, що в умовах крейдяних степів регіону рівень чисельності кожного з двох видів трав'янок залежить від окремого набору чинників, а її зміни є різноспрямованими та асинхронними. Визначено передумови та причини швидкого розширення ареалу трав'янки європейської чорноголової, зокрема виявлено сукупний вплив кліматичних чинників і антропогенного перетворення біотопів на процеси її розселення.

**Практичне значення отриманих результатів.** Положення дисертаційної роботи придатні для розробки методів обліку трав'янок як видів-індикаторів стану природних екосистем. Теоретичні положення і результати можуть слугувати основою для планування порівняльних досліджень біології інших споріднених видів

птахів, моделювання розселення видів, а також досліджень післягніздового періоду життя птахів. Результати роботи можуть бути використані для підготовки лекційних курсів та написання навчальних посібників і методичних рекомендацій із загальної орнітології, проведення навчальних практик студентів тощо.

**Особистий внесок здобувача.** Дисертаційна робота є самостійним оригінальним дослідженням. Положення дисертації, які винесено на захист, є результатом дослідницьких робіт автора, що були проведені у 1991–2018 рр. Автором особисто були підготовані програма і методика дослідження, зібрані і проаналізовані польові матеріали, обґрунтовані теоретичні положення дисертаційної роботи.

**Апробація результатів дисертації.** Основні положення дисертаційної роботи обговорено на 37 конференціях, зокрема на 19 міжнародних. Серед них: XXII Міжнародний орнітологічний конгрес (Дурбан, Південно-Африканська Республіка, 1998), XI орнітологічна конференція «Актуальні проблеми вивчення і охорони птахів Східної Європи і Північної Азії» (Казань, Російська Федерація, 2001), III конференція Європейського орнітологічного союзу (Гронінген, Голландія, 2001), I Міжнародна конференція «Структура і функціональна роль тваринного населення у природних і трансформованих екосистемах» (Дніпропетровськ, Україна, 2001), Всеукраїнська зоологічна конференція «Зоологічні дослідження в Україні на рубежі тисячоліть» (Кривий Ріг, Україна, 2001), II Міжнародна конференція «Біорізноманіття і роль зооценозу у природних і антропогенних екосистемах» (Дніпропетровськ, Україна, 2003), XII Міжнародна орнітологічна конференція «Орнітологічні дослідження у Північній Євразії» (Ставрополь, Російська Федерація, 2006), XXIV Міжнародний орнітологічний конгрес (Гамбург, Німеччина, 2006), IV Всеросійська конференція з поведінки тварин (Москва, Російська Федерація, 2007), V Міжнародна наукова конференція «Біорізноманіття і роль тварин в екосистемах» (Дніпропетровськ, Україна, 2009), Читання пам'яті О. П. Кропивного (Харків, Україна, 2009), XIII Міжнародна орнітологічна конференція Північної Євразії «Орнітологія у Північній Євразії» (Оренбург, Російська Федерація, 2010), XXV Міжнародний орнітологічний конгрес (Кампос до Жордао, Бразилія, 2010), XIV Міжнародна орнітологічна конференція Північної Євразії (Алмати, Казахстан, 2015).

**Публікації.** Результати дисертаційного дослідження викладено у 36 друкованих працях, з яких 9 – статті в наукових фахових виданнях України (з яких 1 – у виданні, що реферується у наукометричній базі Scopus), 1 – у закордонному спеціалізованому виданні, що індексується міжнародними наукометричними базами Scopus та Web of Science; 21 – тези доповідей у матеріалах конференцій; 5 – статті, які додатково відображають наукові результати дисертації.

**Структура та обсяг дисертації.** Дисертація складається зі вступу, 6 розділів, висновків, списку використаної літератури і 6 додатків. Роботу викладено на 272 друкованих сторінках (з них – 152 основного тексту), вона містить 25 рисунків і 8 таблиць. Список використаних літературних джерел налічує 459 найменувань, з них 210 – латиницею.

**Подяки.** Автор глибоко вдячний своєму першому керівникові, Кривицькому І. О., за активне сприяння у здійсненні цього дослідження на його

початкових етапах, а також висловлює щирю вдячність науковому керівнику, Кошелєву О. І., за всебічну підтримку, пропозиції і зауваження, які суттєво покращили роботу. Неоціненну допомогу в опануванні методів пошуку гнізд, відлову і кільцювання птахів надав Бабкін Л. П. Формуванню ідей дослідження посприяли Вергелес Ю. І. та Москаль Л. Автор вдячний також усім, хто допомагав відловлювати, спостерігати і фотографувати птахів: Колеснікову І. В., Чернікову В. Ф., Влащенко А. С., Скоробогатову Є. В. Важливу допомогу в оформленні роботи надали Тупіков А. І. та Атемасов А. А. Загалом це дослідження не могло би бути здійсненим без постійної підтримки моєї родини, – матері, Демірської О. В., батька, Баніка В. В., та дружини, Брезгунової О. О.

## **ОСНОВНИЙ ЗМІСТ РОБОТИ**

### **ПОРІВНЯЛЬНИЙ АНАЛІЗ БІОЛОГІЇ СПОРІДНЕНИХ ВИДІВ ПТАХІВ: ОГЛЯД ЛІТЕРАТУРИ**

Порівняльний метод аналізу біології споріднених видів птахів дозволяє виявити закономірності їхньої еволюції, оцінити рівень конкуренції та розділення екологічних ніш близьких видів у одних і тих самих угрупованнях (Aliabadian et al., 2007; Франчук, 2018). Порівняльні дослідження близьких видів свідчать про можливість швидких змін суттєвих ознак життєвих циклів та поведінки, зокрема міграційності або осілості (Outlaw et al., 2001), що характеризують здатність деяких видів адаптуватися до змін клімату, частота яких в Європі була дуже високою у плейстоцені і голоцені (Tallis, 2003). Вони також доводять, що певні ознаки поведінки, які здаються незрозумілими через їхню невідповідність сучасним умовам середовища, успадковані від предкових форм (Ord, Martins, 2003).

Серед праць порівняльного характеру є мало таких, що присвячені аналізу біології представників роду *Saxicola* у місцях їхнього спільного існування. Зокрема, у них дослідники аналізували біотопний розподіл та живлення (Hudec, 1957; Fuller, Glue, 1977; Кузьменко, 1977; Schuster, 1994; Pudil, Exnerová, 2015), роботи ж, у фокусі яких була би поведінка дорослих і молодих птахів, повністю відсутні. Таким чином, у сучасній орнітологічній літературі бракує досліджень біології трав'янок лучної та європейської чорноголової на основі довгострокових спостережень в місцях спільного існування обох видів.

### **ФІЗИКО-ГЕОГРАФІЧНА ХАРАКТЕРИСТИКА РАЙОНУ ДОСЛІДЖЕНЬ**

Розташування Північно-Східної України на межі Лісостепу і Степу, а також між басейнами двох великих річок, Дніпра і Дона, наявність інтразональних та азонаньних ландшафтів у річкових долинах зумовлює частоту змін меж поширення багатьох видів птахів у регіоні. За літературними даними охарактеризовано рельєф, рослинність, клімат, а також вплив діяльності людини на стан ландшафтів та рослинності району досліджень (Голиков, Сидоренко, 1997; Горелова, Алєхин, 2002; Баник, Коршунов, 2014). Подано стислу характеристику стаціонарної ділянки у заплаві р. Муром (Харківська область), на якій проводили багаторічні дослідження біології трав'янок.

## МАТЕРІАЛ ТА МЕТОДИ ДОСЛІДЖЕНЬ

Полеві дослідження із регулярним пошуком гнізд, картуванням гніздових пар, контролем поведінки мічених птахів проводили у 1992–2008 рр. у заплаві р. Муром (Харківська обл.) на площі 70 га в межах стаціонарної ділянки (345 га). На дослідній ділянці знайдено 153 гнізда трав'янки лучної і 46 гнізд трав'янки європейської чорноголової, закільцьовано кольоровими кільцями 24 дорослих та 166 молодих особин трав'янок європейських чорноголових, 50 дорослих та 353 молодих особин трав'янок лучних. Дані по строках зайняття гніздових територій та утворення пар було зібрано для 74 та 23 пар трав'янок лучної і європейської чорноголової, відповідно. Для оцінки асинхронності розмноження двох видів використано дані по строках появи першого яйця у 69 перших та 44 повторних кладках трав'янки лучної, 27 перших та 9 других кладках трав'янки європейської чорноголової. Розміри гніздових територій оцінено за даними картування 36 та 11 гніздових територій трав'янок лучної та європейської чорноголової, відповідно. Явище розділення виводку вивчено за даними щодо 48 та 29 маркованих виводків трав'янок лучної та європейської чорноголової, відповідно, розпаданя виводку – за даними щодо 51 та 18 виводків цих видів, відповідно; формування післягніздових скупчень – за даними щодо 11 ранньолітніх та 15 пізньолітніх скупчень трав'янок.

Поведінку трав'янок вивчали за допомогою індивідуального кольорового кільцювання без вилучення особин із природного середовища, що дозволяло розпізнавати дорослих та молодих птахів, а також належність останніх до різних генерацій. Дорослих особин відловлювали на гніздах пасткою-западнею (Носков, 1976). Молодих птахів кільцювали під час перебування у гнізді у віці 7–10 діб. Головними методами збору даних були спостереження «за ключовою особиною» та метод повної реєстрації всіх випадків прояву певної поведінки (Altmann, 1974). Вік пташенят визначали за спеціальними таблицями (Савинич, 1987; Ziegler, 1966); для оцінки строків проходження фаз життєвого циклу використовували власні та літературні дані (Suter, 1988a,б).

Для аналізу біотопного розподілу і чисельності використано дані обліків птахів на маршрутах сумарною довжиною 284,8 км у Харківській, Сумській, Луганській та Донецькій областях (луки та болота – 113,6 км, різнотравно-злакові лучні степи – 23,9 км, крейдянні степи – 61,9 км, рівнинні петрофітні степи – 4,4 км, піщані степи – 18,2 км, узлісся – 14,1 км, поля та перелоги – 41,9 км, відстійники цукрових заводів – 6,8 км). Для аналізу біотопних зв'язків обох видів у крейдяних степах залучено дані обліків у 24 пунктах. Для аналізу динаміки чисельності у крейдяних степах використано дані щорічних обліків на трьох постійних ділянках (17,8, 33,2 та 41 га) у 2010–2018 рр. на території національного природного парку «Дворічанський» (Харківська область).

Для збору даних з біотопного розподілу і чисельності застосовували маршрутний облік без обмеження ширини облікової смуги із роздільним розрахунком щільності населення птахів за інтервалами відстані їх виявлення (Науне, 1949; Равкин, 1967). Для аналізу біотопних зв'язків трав'янок в умовах крейдяних степів на облікових маршрутах реєстрували тип профілю схилу,

експозицію, кут схилу, тип субстрату, стратифікацію та середню висоту рослинного покриву, проєктивне покриття, співвідношення злаків та різнотрав'я, показники ерозії, ступінь пасовищного навантаження, присутність крейджаних кар'єрів та деревних насаджень, географічні координати центрів маршрутів. Для збору даних з чисельності та її змін в умовах крейджаних степів використано метод суцільного обліку із картуванням реєстрацій особин (Stewart, Kantrud, 1972; Igl, Johnson, 1997).

Розселення трав'янки європейської чорноголової в Україні і Європі аналізували за усіма доступними у літературі повідомленнями про випадки зальотів чи перші знахідки на гніздуванні. Оцінювали також зв'язки між частотою реєстрацій трав'янок європейських чорноголових в Україні та прилеглих регіонах за межами гніздового ареалу по десятиліттях (усього 38 випадків) та аномаліями клімату у різних регіонах Європи у ці часові періоди.

## РЕЗУЛЬТАТИ ДОСЛІДЖЕННЯ ТА ЇХ ОБГОВОРЕННЯ

### ФЕНОЛОГІЯ ГНІЗДОВОГО ПЕРІОДУ, ТЕРИТОРІАЛЬНА ПОВЕДІНКА, ВНУТРІШНЬОВИДОВІ ТА МІЖВИДОВІ ВЗАЄМОДІЇ ТРАВ'ЯНОК ЛУЧНОЇ І ЄВРОПЕЙСЬКОЇ ЧОРНОГОЛОВОЇ

*Фенологія гніздового періоду.* У зоні симпатрії двох видів трав'янок у Північно-Східній Україні самці трав'янки лучної з'являються на місцях розмноження значно раніше за самиць. Загалом у Харківській області самці прилітають у середньому на 7 днів раніше, а на стаціонарній ділянці у заплаві р. Муром між зайняттям території самцем та прильотом самиці минало в середньому 11 днів (в обох випадках відмінності між строками появи самців і самиць є статистично значущими; t-тест, тест Манна-Уїтні,  $p < 0,01$ ). У трав'янки європейської чорноголової значущих відмінностей між прильотом самців і самиць не виявлено (тест Манна-Уїтні,  $p = 0,67$ ). Для обох видів строки прильоту до місць гніздування залежать від строків початку міграції з місць зимівель. Самці трав'янки лучної відлітають у напрямку місць гніздування раніше за самиць (Risely, Blackburn, Creswell, 2015), а міжстатеві відмінності у строках початку весняної міграції у трав'янки європейської чорноголової є незначними (Rödl, 1994), що засвідчує відносно недавній розвиток міграційної поведінки у цього виду.

Ключовою відмінністю між двома видами трав'янок є поліциклічність трав'янки європейської чорноголової і моноциклічність (в нормі) трав'янки лучної. Як правило, на стаціонарній ділянці у заплаві р. Муром трав'янки європейські чорноголові розмножувалися двічі за сезон, але нами була доведена й можливість нормального третього, дуже пізнього за строками гніздування, що є нормою у західноєвропейських популяціях виду (Cramp, 1988; Suter, 1988). Установлено, що у трав'янок лучних нормою є один цикл розмноження за сезон, проте значна частина птахів, які втратили кладки, розпочинають повторне гніздування, внаслідок чого виникає другий пік розмноження. Але деякі пари трав'янок лучних після підйому на крило пташенят першої кладки здатні ставати до другого циклу гніздування: такі пари суттєво збільшують загальну успішність розмноження популяції.

Результати дослідження засвідчують асинхронність основних фаз життєвого циклу трав'янок у зоні симпатрії на Північному Сході України. Так, внаслідок майже на місяць ранішого прильоту до місць гніздування трав'янки європейської



чорноголової утворюється часовий розрив між основними фазами життєвого циклу двох видів. Зокрема, проміжок часу між середніми датами відкладання перших яєць у перших кладках двох видів трав'янок становить 28 днів. Часовий розрив частково зберігається і між фазами другого циклу розмноження трав'янки європейської чорноголової та повторного циклу гніздування трав'янки лучної (9 днів). Як і під час першого циклу, відмінності у строках початку другого та повторного циклів розмноження для цих двох видів є статистично значущими (t-тест;  $p < 0,01$ ). На нашу думку, асинхронність розмноження полегшує їхнє спільне існування у регіоні досліджень (рис. 1).

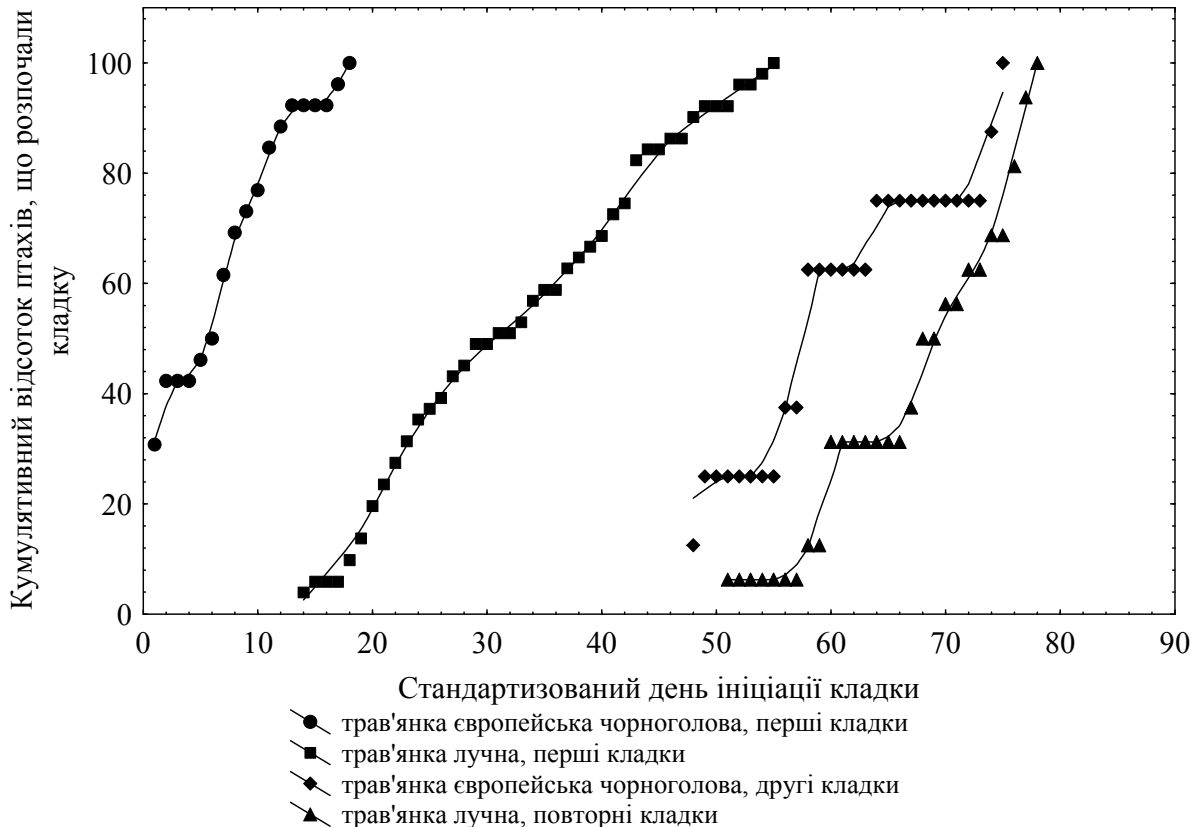


Рис. 1. Строки появи першого яйця у перших і других кладках трав'янки європейської чорноголової, перших і повторних кладках трав'янки лучної у заплаві р. Муром<sup>1</sup>

*Територіальна поведінка.* Результати дослідження вказують на існування значних відмінностей між двома видами трав'янок у розмірах гніздових територій, просторовій структурі популяцій тощо. Зокрема, відмінності між середніми величинами площі гніздових територій трав'янок європейських чорноголових та лучних є статистично значущими (3,2 та 0,7 га, відповідно; тест Манна-Уїтні;  $p < 0,01$ ). Міжвидова територіальність у досліджених видів відсутня, тож великі території трав'янки європейської чорноголової часто містять у собі кілька територій трав'янки лучної. Великі розміри гніздових територій трав'янки європейської чорноголової є ознакою осілих європейських популяцій виду, що збереглася у перелітних популяцій. Просторова структура популяції трав'янки європейської

<sup>1</sup> Дані було стандартизовано шляхом надання значення 1 даті появи першого яйця у найпершій кладці трав'янки європейської чорноголової у певному році.

чорноголової вирізняється сталістю упродовж сезону розмноження, у трав'янки лучної, навпаки, вона суттєво змінюється після переходу від першого до повторного циклу розмноження, оскільки чимало птахів залишають колишні території і займають нові.

Обидва види трав'янок різняться за особливостями вибору основних структурних елементів гніздових територій, – так званих присад, які використовуються для вокалізації, під час кормодобування тощо. Аналіз даних показує статистично значущі відмінності у відстанях між місцем розташування гнізда та присадами, з яких птахи сліdkують за гніздом та злітають до нього. Зокрема, середня відстань між гніздом та присадою, з якої самці спостерігають за ним під час періоду насиджування, є значущо більшою для територій трав'янки європейської чорноголової порівняно із територіями трав'янки лучної (8,1 та 3,3 м, відповідно; тест Манна-Уїтні;  $p < 0,01$ ). Так само більшими на територіях трав'янки європейської чорноголової виявилися і відстані від гнізда до присади, з якої птахи злітають до нього (2,1 та 1,2 м, відповідно; тест Манна-Уїтні;  $p < 0,05$ ). Виявлені відмінності можуть бути пов'язані із підвищеними потребами трав'янки європейської чорноголової щодо розміру гніздових територій.

*Внутрішньовидові та міжвидові взаємодії у післягніздовий період.* Післягніздовий період життя трав'янок через складність спостережень лишається мало дослідженим, хоча саме на цей час припадають ключові для молодих особин події. Зокрема, такою подією у житті пташенят стає вихід з гнізда, що є початком нової стадії їхнього розвитку – переходу до освоєння простору (Промптов, 1956). Між двома видами трав'янок виявлені статистично значущі відмінності у тривалості перебування пташенят у гнізді. Зазвичай пташенята трав'янки європейської чорноголової перебувають у гнізді щонайменше 12 днів, а пташенята трав'янки лучної – на день менше (тест Манна-Уїтні;  $p < 0,05$ ), ймовірно, через гірші захисні властивості гнізд. Пташенята обох видів можуть лишати гніздо неодноразово (задокументовано п'ять таких випадків у трав'янки лучної і один – у трав'янки європейської чорноголової) і здатні після виходу повернутися назад (два випадки у трав'янки лучної). Неодноразовість виходу з гнізда слугує передумовою для мало вивченого явища розділення виводку.

Розділення виводку означає, що після виходу пташенят із гнізда самець опікується однією частиною виводка, а самиця – іншою, внаслідок чого утворюються сімейні групи постійного складу. Явище розділення виводка є нормою для трав'янки лучної, виводки ж трав'янки європейської чорноголової розділяються нечасто. Нами встановлено, що первісно розділення пов'язане із неодноразовістю виходу пташенят із гнізда, а пізніше залежить від зв'язків дорослих птахів із гніздовою територією (тест Крускала-Уолліса;  $p < 0,01$ ). Оскільки після успішного гніздування зв'язок дорослих трав'янок лучних із гніздовою територією найчастіше переривається, розділення виводка у цього виду є значно частішим явищем, ніж у трав'янки європейської чорноголової.

Пташенята, що успішно стали на крило, згодом набувають повної незалежності від батьків, навчившись самостійно добувати корм та реагувати на потенційних хижаків. Як правило, у цей період відбувається розпад виводку або сімейної групи, оскільки дорослі птахи припиняють підгодовувати молодих та

реагувати на джерела небезпеки, які можуть їм загрожувати. Зібрані нами дані показують, що молоді трав'янки лучні навчаються основним методам кормодобування до віку 21–26 діб, молоді трав'янки європейські чорноголові – до віку 29–31 доби. Сімейні групи трав'янки лучної востаннє реєстрували у повному складі, коли молоді особини досягали віку в середньому 23 діб для виводків перших кладок і 24 діб – для виводків повторних кладок. Виводки трав'янки європейської чорноголової не розпадаються, поки молоді птахи не досягнуть в середньому віку 34 діб для тих, які походять з перших кладок, та 42 діб – для тих, що походять з других кладок. В обох випадках цей вік є значущо більшим, ніж у трав'янок лучних (тест Манна-Уїтні;  $p < 0,01$ ). Для трав'янки європейської чорноголової значущими є зазначені вище відмінності між віком молодих особин, що походять з перших та других кладок, під час останньої знахідки виводків у повному складі (тест Манна-Уїтні;  $p < 0,05$ ). Аналіз даних засвідчує, що для обох видів строки розпадань виводку (сімейної групи) залежать від тривалості і сталості зв'язків дорослих птахів із гніздовою територією.

Дуже важливим аспектом післягніздового життя птахів є тривалість перебування молодих особин у районі народження після набуття ними самостійності, від чого може залежати рівень їхньої натальної філопатрії (повернення для розмноження у наступному році до місць народження; Adriaensen, 1987; Соколов, 1991). Відмінності між середніми строками затримки у районі народження самостійних молодих трав'янок лучних, які походять з виводків повторних та перших кладок, є статистично незначущими (до віку 38 та 34 діб, відповідно; тест Манна-Уїтні;  $p = 0,65$ ). У трав'янки європейської чорноголової молоді особини з виводків других кладок лишаються у районі народження на достовірно триваліший час: вік птахів з виводків других та перших кладок під час останнього спостереження становить у середньому 47 та 36 діб, відповідно (тест Манна-Уїтні;  $p < 0,01$ ; рис. 2).

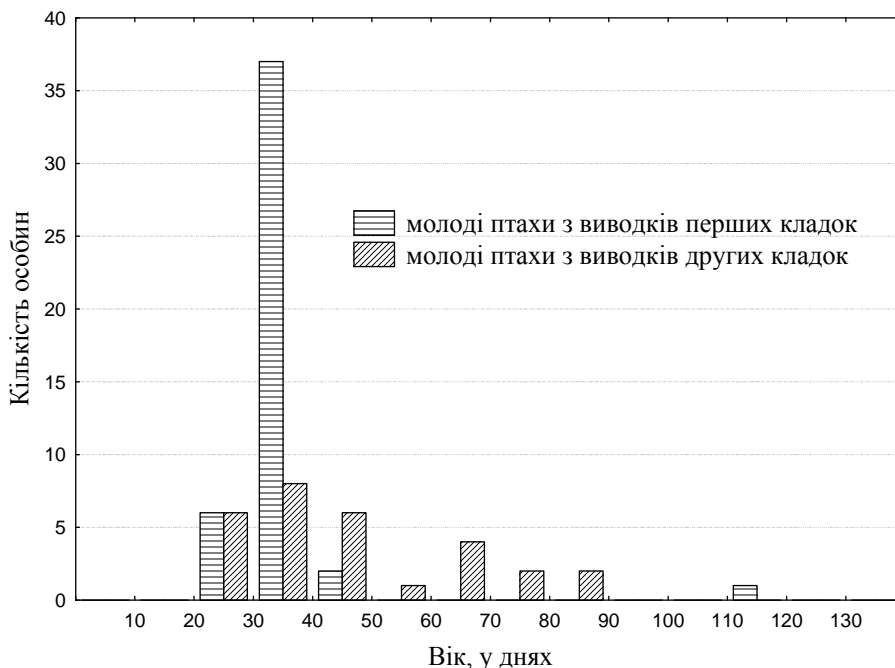


Рис. 2. Вік ювенільних трав'янок європейських чорноголових під час останнього спостереження у районі народження

Відмінності у строках затримки у районі народження молодих трав'янок європейських чорноголових, що походять із різних вікових груп, можуть бути побічним ефектом фотоперіодичної регуляції дисперсії та постювенального линяння (Носков, Рымкевич, 2005). Проте, у їх прояві відіграє свою роль не тільки час появи на світ молодих особин, але й послаблення зв'язків дорослих птахів із гніздовою територією, різна роль дорослих особин у водінні виводків першої та другої кладок та те значення, що його набувають післягніздові скупчення, як для молодих, так і для дорослих птахів наприкінці літа й восени. Належність до різних вікових груп визначає подальшу долю молодих птахів: ювенільні особини з виводків перших кладок через активний спротив їхній присутності на гніздових ділянках з боку дорослих птахів (наші дані), найімовірніше, беруть участь у дисперсії (розселенні), а особини з виводків других кладок внаслідок тривалої затримки у місцях народження здатні запам'ятовувати їх як місця майбутнього гніздування (Adriaensen, 1987; Соколов, 1991), забезпечуючи закріплення виду на нових територіях. Різноманітність поведінки молодих особин слугує суттєвим джерелом мінливості у популяціях видів горобцеподібних птахів із короткою тривалістю життя, допомагаючи їм швидко адаптуватися до можливих змін середовища існування.

Важливою особливістю післягніздового періоду в житті горобцеподібних птахів є формування ними скупчень у місцях із придатними для безпечного линяння та кормодобування умовами. Проте наявні у літературі відомості про післягніздові скупчення комахоїдних горобцеподібних птахів є фрагментарними й найчастіше стосуються лісових видів, наприклад дроздів родів *Turdus* та *Hylocichla* (Хохлова, 1994; Vega Rivera et al., 1998). Водночас, подібні післягніздові об'єднання, що часом нараховують десятки особин, є характерними і для птахів відкритих просторів, зокрема й для трав'янок (Draulans, van Vessem, 1982; Чернышов, 1982). Причини та механізми формування післягніздових скупчень горобцеподібних птахів поки що лишаються майже не вивченими.

Дані наших спостережень за міченими птахами дозволили вперше з'ясувати процес формування післягніздових скупчень трав'янок, що є однаковим для обох видів: це приєднання самостійних молодих та бродячих дорослих птахів до виводків або сімейних груп (організаторів скупчення). Скупчення у першій половині літа сформовані майже виключно з трав'янок лучних, пізніше часто утворюються змішані скупчення з двох видів. Ми вважаємо, що факт виникнення післягніздових скупчень двох видів засвідчує низький рівень агресивності між ними.

### **ОСОБЛИВОСТІ БІОТОПНОГО РОЗПОДІЛУ ТА ДИНАМІКИ ЧИСЕЛЬНОСТІ ТРАВ'ЯНОК ЛУЧНОЇ І ЄВРОПЕЙСЬКОЇ ЧОРНОГОЛОВОЇ**

*Зв'язки із біотопами та чисельність.* Між двома видами трав'янок на території Північно-Східної України існують суттєві відмінності у рівнях чисельності. Середня щільність гніздування трав'янки лучної у більшості досліджених біотопів становить 50 ос/км<sup>2</sup>, трав'янки європейської чорноголової – 6–9 ос/км<sup>2</sup> (табл. 1). Відмінності у щільності гніздування обох видів виявились значущими в умовах короткозаплавних лук та крейдяних степів (критерій Манна-Уїтні;  $p < 0,01$ ). Гніздова чисельність трав'янки лучної була найвищою в умовах короткозаплавних лук та різнотравно-злакових лучних степів по схилах. Щільність

гніздування трав'янки європейської чорноголової була максимальною в умовах крейдяних степів та короткозаплавних лук. Низька чисельність цього виду може бути пов'язана із підвищеними потребами птахів щодо величини гніздових територій.

Таблиця 1

**Біотопний розподіл та чисельність трав'янок лучної та європейської чорноголової на території Північно-Східної України**

Біотоп	Трав'янка лучна		Трав'янка європейська чорноголова	
	Середня щільність населення, ос/км <sup>2</sup> (M±SE)	Частка участі у населенні, % (M±SE)	Середня щільність населення, ос/км <sup>2</sup> (M±SE)	Частка участі у населенні, % (M±SE)
1. Заплавні луки та болота	55,6 ± 6,2	9,1 ± 1,2	6,9 ± 0,2	0,9 ± 0,3
1.1 Короткозаплавні луки	84,8 ± 0,3	12,4 ± 0,2	8,7 ± 0,2	1,4 ± 0,2
1.2 Тривалозаплавні луки	53,2 ± 0,2	13,3 ± 0,2	+ <sup>2</sup>	+
2. Різнотравно-злакові лучні степи	74,5 ± 0,2	18,2 ± 0,2	+	+
3. Крейдяні степи	36,8 ± 0,2	7,8 ± 0,2	14,3 ± 0,3	3,5 ± 0,3
4. Піщані степи	7,7 ± 0,7	3,7 ± 0,5	–	–

Аналіз зібраних автором в Україні даних у ширшому контексті біотопного розподілу обох видів в Європі засвідчує історичний зв'язок трав'янки лучної з альпійськими та субальпійськими луками, а європейської чорноголової – із середземноморською чагарниковою рослинністю та похідними від неї угрупованнями, як-от крейдяними степами (Банік, 2007).

При дослідженні характеру розподілу трав'янок лучної та європейської чорноголової в умовах крейдяних степів Північно-Східної та Східної України було встановлено, що між рівнями їхньої гніздової чисельності немає значущих взаємозалежностей. Чисельність обох видів залежала від різних чинників: для трав'янки лучної – від ступеню пасовищного навантаження, куту схилу, географічного положення пунктів обліку; для трав'янки європейської чорноголової – від проективного покриття, наявності насаджень дерев, експозиції схилу (результати регресійного аналізу та тесту Крускала-Уолліса). Спільними чинниками, що впливали на показники чисельності обох видів, були лише показники ерозії.

*Тренди змін чисельності трав'янок в умовах крейдяних степів Північно-Східної України.* Зміни чисельності трав'янок у національному природному парку «Дворічанський» у 2010–2018 рр. не були синхронними, що засвідчує різну природу чинників її динаміки. Тренд змін чисельності трав'янки лучної був класифікований

<sup>2</sup> Вид гніздиться у цьому біотопі, але вкрай нечасто

як значуще стрімке падіння чисельності (не менше 5% за рік;  $p < 0,01$ ), а тренд змін чисельності трав'янки європейської чорноголової – як мінливий, без її значущого вираженого підвищення або падіння ( $p > 0,05$ ).

## РОЗШИРЕННЯ АРЕАЛУ ТРАВ'ЯНКИ ЄВРОПЕЙСЬКОЇ ЧОРНОГОЛОВОЇ В УКРАЇНІ ТА В ЄВРОПІ

*Етапи розширення ареалу.* У багатьох країнах Європи, зокрема у Німеччині і Польщі, у XX столітті тривало розширення ареалу трав'янки європейської чорноголової. В Україні у другій половині XIX та на початку XX століть вид гніздився у Закарпатті, частково – у басейнах Прута і Середнього Дністра, а також у південних і центральних районах Придніпровської височини у басейні Південного Бугу. Розширення ареалу відбувалося хвилями і розпочалося у 1920-ті роки, коли птахи колонізували північ Подніпров'я на схід до Дніпра. У процесі наступної потужної хвилі експансії у 1960–1980-ті роки вид заселив майже всю Лівобережну Україну. Північніше розселення тривало й пізніше, внаслідок чого межа поширення трав'янки європейської чорноголової пересунулася на 400–750 км і сягнула півдня лісової зони на території європейської частини Росії (рис. 3).

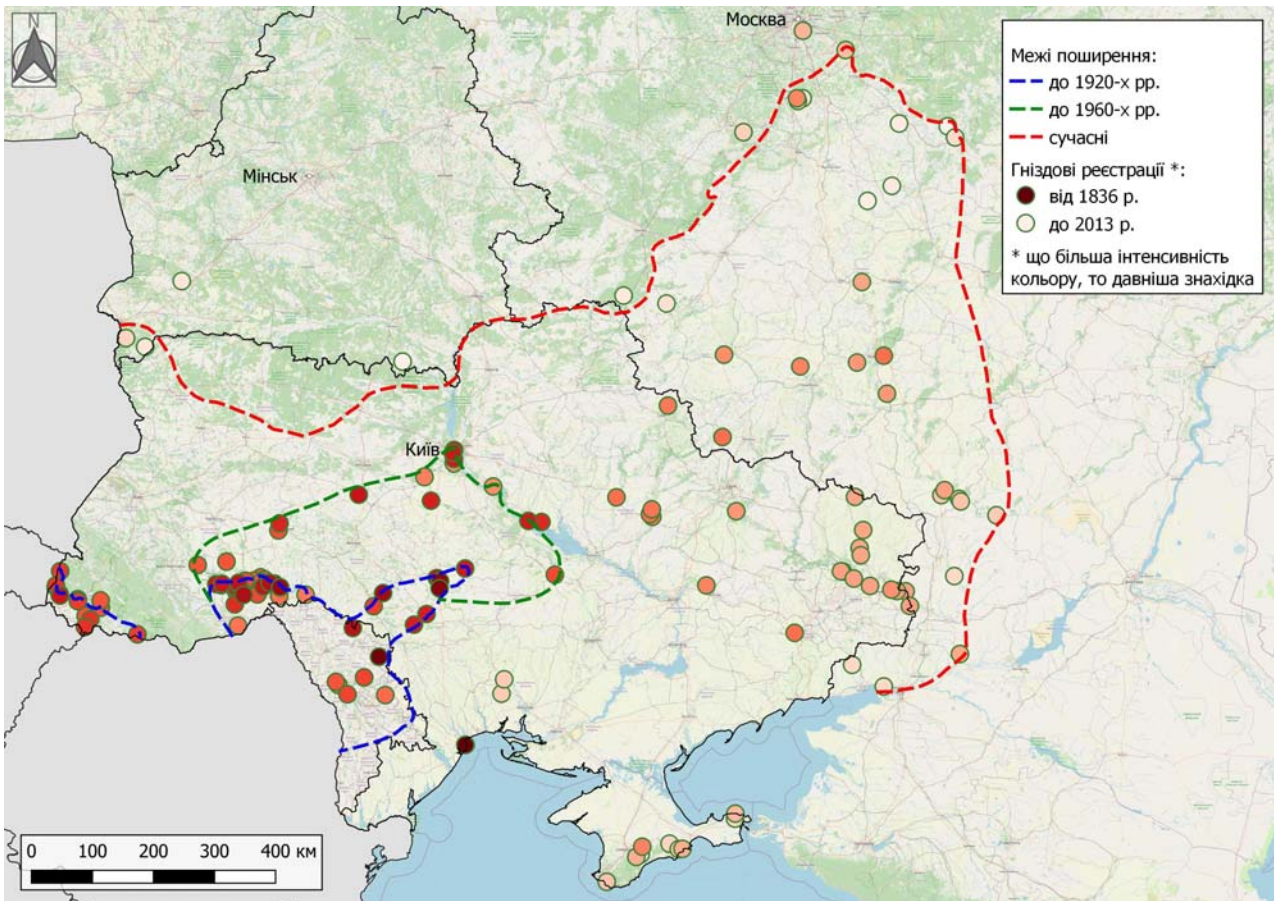


Рис. 3. Етапи розселення трав'янки європейської чорноголової в Україні та в суміжних країнах у XIX–XXI століттях

За останні 20 років Донецький кряж й частину степової зони на захід до Дніпра заселила також трав'янка білохвоста азійська *Saxicola maurus variegatus* (S. G. Gmelin, 1774), яку донедавна розглядали як підвид у межах політипного виду, трав'янки чорноголової *Saxicola torquatus* (Linnaeus, 1766), але нині обґрунтовано

вважають представником окремого виду, трав'янки азійської *Saxicola maurus* (Pallas, 1773) (Urquhart, 2002; Баник, 2015).

*Передумови та причини розширення ареалу.* На основі зібраних даних встановлено, що передумовою розселення трав'янки європейської чорноголової може бути варіабельність післягніздової поведінки молодих птахів, що є наслідком поліциклічності виду. Відмінності у поведінці між різними віковими групами молодих птахів слугують джерелом популяційної мінливості, що здатна забезпечити як процеси розселення, так і закріплення на нових територіях (Adriaensen, 1987; Morton, 1992).

Аналіз десятилітніх часових періодів минулого століття показав значущий зв'язок між частотою знахідок трав'янки європейської чорноголової за межами гніздового ареалу та просторовим охопленням території Східної Європи позитивними аномаліями середньої температури жовтня (коефіцієнт кореляції Кендала;  $T_k = 0,583$ ;  $p < 0,05$ ). Тому причинами експансії ми вважаємо флуктуації клімату, що здатні у критичні стадії життєвого циклу виду (період осінньої міграції) збільшити виживання птахів. Виразні хвилі розселення підкреслюють значення змін клімату у його динаміці.

Другою групою причин розселення трав'янки європейської чорноголової були зміни оселищ, а саме осушення заплав у лісовій та лісостеповій зонах України у 1960–1970-ті роки і поширення дачного будівництва та приватного городництва у 1980–1990-ті роки. Обидва процеси зумовили виникнення оптимальних для птахів біотопів: збільшення площ сухих ділянок у заплавах і утворення численних лінійних об'єктів – огорож, рівчаків тощо, які є примітними елементами гніздових територій цього виду.

## ВИСНОВКИ

**1.** Ключові особливості територіальної поведінки, життєвого циклу, внутрішньовидових взаємодій трав'янки європейської чорноголової (великі гніздові території, вкрай малий проміжок часу між прильотом навесні самців і самиць, наявність кількох нормальних циклів гніздування упродовж сезону розмноження на постійній території, рідкісність явища розділення виводку, тривалі строки збереження виводків і затримання молодих птахів в районі народження) пов'язані із недавнім походженням перелітних східноєвропейських популяцій виду від осілих західноєвропейських популяцій.

**2.** Особливості територіальної поведінки, життєвого циклу, внутрішньовидових взаємодій трав'янки лучної (невеликі за розмірами території, більш ранні строки прильоту навесні самців порівняно із самицями, лише один нормальний цикл гніздування, швидка втрата зв'язку дорослих особин із гніздовою територією після успішного підйому пташенят на крило та характерне явище розділення виводку) засвідчують наявність у цього виду добре розвинених рис адаптації до винятково міграційного способу життя.

**3.** Відмінності у строках початку гніздового періоду, що пов'язані із належністю трав'янки європейської чорноголової до групи ближніх мігрантів, а трав'янки лучної – до групи дальніх мігрантів, забезпечують часткове розділення

основних фаз життєвих циклів обох видів у місцях їхнього спільного гніздування на території Північно-Східної України.

4. Відсутність міжвидової територіальності та здатність до утворення спільних післягніздових скупчень засвідчують низький рівень міжвидової агресивності у досліджених видів, що полегшує їхнє спільне існування в одних і тих самих угрупованнях.

5. Трав'янка лучна, порівняно із європейською чорноголовою, на території Північно-Східної України використовує ширший спектр гніздових біотопів і є повсюдно значно численнішим видом, домінантом у багатьох угрупованнях гніздових птахів. Виразні міжвидові відмінності у рівнях чисельності спричинені різними потребами щодо розмірів гніздових територій у досліджених видів.

6. В умовах слабо трансформованих людиною крейдяних степів розподіл та чисельність обох видів залежать переважно від різних чинників: у трав'янки лучної – від ступеню пасовищного навантаження, куту схилу тощо, у трав'янки європейської чорноголової – від проективного покриття, наявності насаджень дерев, експозиції схилу. Для трав'янки лучної в останнє десятиліття характерним є тренд стрімкого падіння чисельності, для європейської чорноголової – тренд флуктуації чисельності без стійкого її зростання або спаду.

7. Експансія трав'янки європейської чорноголової на території України проходила двома хвилями: у 1920-ті вид заселив північ Подніпров'я на схід до Дніпра, у 1960–1980-ті роки – майже всю Лівобережну Україну.

8. Передумовою, що суттєво підвищує можливості розселення трав'янки європейської чорноголової, слід вважати різну роль молодих птахів, які походять з виводків перших (розселення) і других кладок (закріплення на нових територіях). Причинами розширення ареалу виду були кліматичні зміни, зокрема аномально теплі умови жовтня, під час осінньої міграції, та виникнення оптимальних для цих птахів біотопів внаслідок широкомасштабного осушення заплав річок та розвитку приватного городництва.

## СПИСОК ПУБЛІКАЦІЙ ЗА ТЕМОЮ ДИСЕРТАЦІЇ

у науковому фаховому виданні України, що індексується міжнародною наукометричною базою Scopus:

1. **Banik, M. V.** (2019). Sharp differences in the timing of male and female spring arrival in the European Stonechat, *Saxicola rubicola*, and the Whinchat, *S. rubetra* (Passeriformes, Muscicapidae), in North-eastern Ukraine. *Vestn. Zool.*, 53(6), 483–490. (Scopus)

у наукових фахових виданнях України:

2. **Банік, М. В.** (2000). Розширення ареалу чорноголової трав'янки (*Saxicola torquata* L.) в Україні та його можливі причини. *Біологія та валеологія*, 3, 36–49.

3. **Банік, М. В.** (2000). Явление смены территории на ранних стадиях репродуктивного цикла у черноголового чекана (*Saxicola torquata* (L.)). *Биол. вестн.*, 4(1–2), 103–104.

4. **Банік, М. В.** (2003). Оцінка залежності чисельності лучної та чорноголової трав'янок від структури біотопу та впливу антропогенних факторів в умовах



крейдянних схилів Лівобережної України. *Уч. зап. ТНУ ім. В. І. Вернадського. Сер. «Біологія»*, 16 (55), (2), 14–18.

5. **Банік, М. В.** (2003). Пространственная структура популяций и поведение лугового и черноголового чеканов (*Aves, Passeriformes: Saxicola torquata, S. rubetra*). *Вісн. Дніпропетр. ун-ту. Біологія. Екологія*, 11(1), 136–142.

6. **Банік, М. В.** (2007). Численность и биотопическое распределение лугового и черноголового чеканов на территории Северо-восточной и Восточной Украины. *Бранта. Сб. научн. трудов Азово-Черноморской орнитологической станции*, 10, 50–64.

7. **Банік, М. В.** (2015). Особенности взаимоотношений двух подвидов черноголового чекана (*Saxicola torquata*) на Северном Кавказе. *Вісн. Харківського нац. ун-ту імені В. Н. Каразіна. Сер. «Біологія»*, 25, 137–144.

8. **Banik, M. V.** (2017). Breeding bird communities in hills with chalk outcrops in national nature park “Dvorichanskyi”. *Вісн. Харківського нац. ун-ту імені В. Н. Каразіна. Сер. «Біологія»*, 28, 110–115.

9. **Banik, M. V.** (2019). Trends and synchrony in fluctuations of the numbers of Whinchat (*Saxicola rubetra*) and European Stonechat (*S. rubicola*) in chalk steppe of North-eastern Ukraine. *Вісн. Харківського нац. ун-ту імені В. Н. Каразіна. Сер. «Біологія»*, 32, 45–51.

у закордонному спеціалізованому виданні, що індексується міжнародними наукометричними базами:

10. Fay, R., Schaub, M., **Banik, M. V.**, Border, J. A., Henderson, I. G., Fahl, G., Feulner, J., Horch, P., Korner, F., Müller, M., Michel, V., Rebstock, H., Shitikov, D., Tome, D., Vögeli, M., Gruebler, M. U. (2021). Whinchat survival estimates across Europe: can excessive adult mortality explain population declines? *Anim. Conserv.*, 24(1), 15–25. <https://doi.org/10.1111/acv.12594> (Scopus, Web of Science)

Особистий внесок здобувача: участь у формулюванні задач дослідження та збиранні матеріалу.

*Тези доповідей у матеріалах конференцій:*

11. **Banik, M. V.** (1998). Remains of resident territorial behaviour in migratory populations of the Common Stonechat *Saxicola torquata*. In Adams, N. J. & Slotow, R. H. (eds.), *Proc. of the 22nd Int. Ornithol. Congr.* August 16–22, 1998, Durban, South Africa. [Poster abstracts]. *Ostrich*, 69(3-4), 241–242.

12. **Банік, М. В.**, & Вергелес, Ю. И. (2001). Численность и биотопическое распределение лугового и черноголового чеканов на территории Северо-востока Украины. *Актуальные проблемы изучения и охраны птиц Восточной Европы и Северной Азии*. Материалы межд. конф. (XI орнитол. конф.), Республика Татарстан (29 янв. – 3 фев. 2001 г.) (с. 67–69). Казань.

Особистий внесок здобувача: участь у формулюванні задач дослідження, збиранні матеріалу, інтерпретації результатів.

13. **Banik, M.** (2001). Distinctive behavioural traits of early stages of reproductive cycle in migratory populations of the Common Stonechats (*Saxicola torquata* (L.)) in Kharkiv region, Ukraine. *The avian calendar: exploring biological hurdles in the annual cycle*. Programme and abstracts. Third EOU Conf., 21–25 August 2001, Haren/Groningen, the Netherlands (p. 26). University of Groningen.

14. **Банік, М. В.** (2001). Роль популяцій лугового і чорноголового чеканов в структурі населення птахів мелових схилів Східної України. Пахомов, А. Е., & Булахов, В. Л. (отв. ред.), *Структура і функціональна роль животної населення в природних і трансформованих екосистемах*. Тез. Першої між. научн. конф., 17–20 сент. 2001 г., Дніпропетровськ (с. 115–116). Дніпропетровський нац. ун-т.
15. **Банік, М. В.** (2001). Просторова структура популяцій лугового і чорноголового чеканов в Харківській області. Сметана, М. Г. (відп. ред.), *Зоологічні дослідження в Україні на межі тисячоліть*. Тези Всеукр. зоол. конф., 13–14 листопада 2001 р., Кривий Ріг (с. 121–123). Криворізький держ. пед. ун-т.
16. **Банік, М. В.** (2003). Оцінка залежності чисельності лучної та чорноголової трав'янок від структури біотопу та впливу антропогенних факторів в умовах крейдяних схилів Лівобережної України. *Актуальні питання сучасної природознавства – 2003*. Тез. Всеукр. конф. молодих учених. 11–13 апр. 2003 г., Сімферополь (с. 14). Таврійський нац. ун-т імені В. І. Вернадського.
17. **Банік, М. В.** (2003). Взаємозв'язь територіального поведіння і просторової структури популяцій лугового і чорноголового чеканов в Харківській області. Пахомов, А. Е., & Булахов, В. Л. (отв. ред.), *Біорізномор'я і роль зооценозу в природних і антропогенних екосистемах*. Друга між. научн. конф., 28–31 окт. 2003 г., Дніпропетровськ (с. 184–186). Дніпропетровський нац. ун-т.
18. **Banik, M. V.** (2004). The structure of bird communities of chalk steppe in North-eastern and Eastern Ukraine. *Int. Symp. on Ecology and Conservation of Steppe-land Birds*. Abstracts. 3rd – 7th December, 2004, Lleida, Spain (p. 97). Centre Tecnològic Forestal de Catalunya.
19. **Banik, M.** (2006). Brood division: One more difference between Whinchat and Common Stonechat. In Schodde, R., Hannon, S., Scheiffarth, G., & Bairlein, F. (eds.), *24th Int. Ornith. Congr.*, 13–19 August, 2006, Hamburg, Germany. [Abstracts]. *J. Orn.*, 147(suppl. iss. 1), 131–132. (Web of Science)
20. **Банік, М. В.** (2006). Поведіння виводків і родинних груп у лугового і чорноголового чеканов: схожість і відмінності. *Орнітологічні дослідження в Східній Європі*. Тез. XII Між. орнітол. конф. Східної Європи, 31 янв. – 5 февр. 2006 г., Ставрополь (с. 64–66). Ставропольський гос. ун-т.
21. **Банік, М. В.** (2007). Роль колекції музею природи Харківського національного університету в вивченні особливостей поширення двох форм чорноголового чекана на Східному Кавказі. *Музейні експозиції та виховний процес у формуванні особистості як невід'ємної частини екосистеми*. Матеріали Всеукр. наук.-практ. конф. 18–19 квітня 2007 р., Харків (с. 39–40). Харківський нац. ун-т імені В. Н. Каразіна.
22. **Банік, М. В., & Брезгунова, О. А.** (2007). Деривати образу життя предкових популяцій в сучасних особливостях екології і поведінки деяких видів птахів. *Сучасні проблеми біологічної еволюції*. Матеріали конф. к 100-літтю Гос. Дарвінівського музею. 17–20 сент. 2007 г., г. Москва (с. 223–225). Гос. Дарвінівський Музей.
- Особистий внесок здобувача: участь у формулюванні завдань дослідження, збиранні матеріалу, інтерпретації результатів та їх презентації.

23. **Банник, М. В.** (2007). Социальное поведение лугового (*Saxicola rubetra*) и черноголового (*S. torquata*) чеканов в послегнездовой период. *IV Всеросс. конф. по поведению животных*. 29 окт. – 1 нояб. 2007 г., Москва. Сб. тезисов (с. 343–344).
24. **Банник, М. В.** (2009). Роль присад в жизни лугового (*Saxicola rubetra*) и черноголового (*S. torquata*) чеканов. Пахомов, А. Е. (отв. ред.), *Биоразнообразие и роль животных в экосистемах. Zoocenosis-2009*. V Межд. научн. конф. 12–16 окт. 2009 г., Днепропетровск (с. 284–286). Днепропетровский нац. ун-т имени Олеся Гончара.
25. **Банник, М. В.** (2010). Послегнездовые скопления лугового (*Saxicola rubetra*) и черноголового (*S. torquata*) чеканов. Курочкин, Е. Н., & Давыгора, А. В. (отв. ред.), *Орнитология в Северной Евразии*. Материалы XIII Межд. орнитол. конф. Северной Евразии. Тез. докл. (с. 50). Оренбургский гос. пед. ун-т.
26. **Банник, М. В.** (2010). Territorial and social behaviour is different in young birds originated from first vs. replacement broods in whinchat (*Saxicola rubetra*) and first vs. second broods in common stonechat (*S. torquata*). *25th Int. Ornithol. Congr.*, 22–28 August 2010, Campos do Jordao, SP, Brasil. Abstracts (p. 462).
27. **Банник, М. В.** (2012). Разделение выводков у птиц. *V Всеросс. конф. по поведению животных*. 20–23 ноября 2012 г., Москва. Сб. тезисов (с. 9).
28. **Банник, М. В.** (2014). Различия в поведении и сроках послегнездовых перемещений у молодых луговых (*Saxicola rubetra*) и черноголовых (*S. torquata*) чеканов, происходящих из выводков первых и повторных (вторых) кладок. *Современные проблемы биологической эволюции*. Материалы II Межд. конф. 11–14 марта 2014 г., Москва (с. 316–318). Гос. Дарвиновский Музей.
29. **Банник, М. В.** (2015). Выход из гнезда как ключевое событие в жизни молодых луговых и черноголовых чеканов. *XIV Межд. орнитол. конф. Северной Евразии*, 18–24 августа 2015 г., Алматы, Республика Казахстан. I. Тезисы (с. 53–54).
30. **Банник, М. В.**, & Высочин, М. О. (2015). Сообщества гнездящихся птиц склоновых местностей с выходами мела на территории национального парка «Двуречанский», Харьковская область. *XIV Межд. орнитол. конф. Северной Евразии*, 18–24 августа 2015 г., Алматы, Республика Казахстан. I. Тезисы (с. 54–55).  
Особистий внесок здобувача: участь у формулюванні задач дослідження, збиранні матеріалу, інтерпретації результатів.
31. **Банік, М.** (2019). Тренди змін чисельності фонових видів птахів схилів з виходами крейди у національному природному парку «Дворічанський». *Фауна України на межі ХХ–ХХІ ст. Стан і біорізноманіття екосистем природоохоронних територій*. Матеріали міжнар. зоол. конф., присвяч. 220 річниці від дня народження О. Завадського. 12–15 вересня 2019 р., м. Львів – смт Шацьк (с. 32–34).  
*Наукові праці, які додатково відображають наукові результати дисертації:*
32. **Банник, М. В.** (2003). Вторые кладки у лугового чекана в Харьковской области. Кривицкий, И. А. (ред.), *Птицы бассейна Северского Донца*. Вып. 8. Материалы 7–10 совещаний «Изучение и охрана птиц бассейна Северского Донца» (с. 89–95). Харьковский нац. ун-т им. В. Н. Каразина.
33. **Банник, М. В.** (2006). Расширение ареала черноголового чекана на Украине и в соседних регионах: этапы экспансии и её возможные причины. *Орнитология*, 33, 7–28.

34. **Банік, М. В.** (2007). Порівняльний аналіз біотопічних вимог лучної та чорноголової трав'янок на території Європи. *Беркут*, 16(1), 87–97.
35. **Банік, М. В.** (2009). Выход из гнезда у лугового (*Saxicola rubetra*) и черноголового (*S. torquata*) чеканов. Токарский, В. А. (отв. ред.), *Чтения памяти А. П. Крапивного*. Материалы межд. научн. конф., посвящ. 80-летию со дня рождения профессора Александра Павловича Крапивного (Харьков, 4–5 декабря 2009 г.) (с. 26–32). Харьковский нац. ун-т имени В. Н. Каразина.
36. **Банік, М. В.** (2012). Ювенильная социальность и проблема колониальности у птиц. Лебедева, Н. В. (отв. ред.), *Теоретические аспекты колониальности у птиц* (с. 34–44). Южный научный центр, Российская Академия наук.

### АНОТАЦІЯ

**Банік М. В. Трав'янки (Aves: *Saxicola*) Північного Сходу України: поширення, біологія, поведінка.** – Кваліфікаційна наукова праця на правах рукопису.

Дисертація на здобуття наукового ступеня кандидата біологічних наук (доктора філософії) за спеціальністю 03.00.08 – зоологія. – Інститут зоології ім. І. І. Шмальгаузена Національної Академії Наук України, Київ, 2021.

У 1960–1970-ті роки відносно нечисленна трав'янка європейська чорноголова (*Saxicola rubicola*) розселилась у північному та східному напрямках в Україні і прилеглих регіонах. На Північному Сході України утворилась зона симпатрії із численнішою трав'янкою лучною (*S. rubetra*). Дисертаційна робота присвячена з'ясуванню причин розселення трав'янки європейської чорноголової та тих особливостей біології, що дають можливість двом видам входити до складу одних і тих самих угруповань. Результати дослідження вказують, що їхнє спільне існування полегшується завдяки відмінностям у строках перебігу фаз життєвих циклів, відмінним потребам щодо розмірів гніздових територій, відсутності міжвидової територіальності тощо. Чисельність трав'янки лучної в усіх досліджених типах біотопів є у кілька разів вищою. У крейдяних степах рівень чисельності обох видів зумовлюють неоднакові чинники, зміни чисельності є асинхронними та різноспрямованими. Можливості розселення трав'янки європейської чорноголової підвищуються через ймовірну різну роль молодих птахів, що походять з виводків перших та других кладок. Виявлена хвилеподібність процесу розселення пов'язана із коливаннями клімату, які сприяли збільшенню виживаності птахів під час міграції. Причинами розселення були також сприятливі для виду зміни гніздових біотопів, зокрема осушення заплавлі річок.

**Ключові слова:** трав'янка лучна (*Saxicola rubetra*), трав'янка європейська чорноголова (*Saxicola rubicola*), симпатрія, розширення ареалу, поведінка, біотопний розподіл, чисельність, динаміка чисельності

**ABSTRACT**

**Banik M. V. Chats (Aves: *Saxicola*) of the North-eastern Ukraine: distribution, biology, behaviour.** – Qualification scientific paper, manuscript.

A thesis submitted for the degree of Candidate in Biology (Doctor of Philosophy) by speciality 03.00.08 – zoology. – I. I. Schmalhausen Institute of Zoology of National Academy of Sciences of Ukraine, Kyiv, 2021.

The European Stonechat (*Saxicola rubicola*) rapidly colonised vast areas in the Ukraine in the twentieth century. As a result, a zone of sympatry with far more numerous species, the Whinchat (*S. rubetra*), was formed in the North-eastern Ukraine in 1960s – 1980s. The key questions aroused about what are the causes for the expansion of the range of the European Stonechat and which aspects of the biology of both species facilitate their coexistence in bird communities.

The study of the biology of both species was accomplished mainly in Kharkiv region but also in Sumy, Luhansk, and Donetsk regions. The data on the behaviour were gathered on the study plot in the Murom river flood-plain (Kharkiv region) in 1992–2008 where mass colour-marking of individuals was done. The habitat distribution was studied in 1991–2018 with an emphasis on chalk steppe, the only nearly virgin habitat in the region. The time and spatial scales of the range expansion of the European Stonechat was studied mainly from the literature data.

The results of the research reveal that some prominent aspects of the biology of the European Stonechat in the region can be traced to the origin of local migratory populations from sedentary European ones. The apparent distinction between the both species is a protandry in the Whinchat and its absence in the European Stonechat. In the former the males arrived significantly earlier than the females (for 7 days). No such differences were found in the European Stonechat. The proximate causes were in the sex differences in the onset of spring migration in the Whinchat and their absence in the European Stonechat. The latter can be treated as a relic behaviour from the residency. Other such traits found in this study are the presence of multiple breeding cycles within a season, the size of the breeding territories which is significantly (3–4 times) larger than in the Whinchat (a likely relic from sedentary habits which implies greater requirements for the resources in winter time), the nearly absence of the brood division in contrast to the Whinchat (linked to low mobility of the adults in post-breeding time), significantly higher age of the young birds at the time of brood/family group break-up as compared to the Whinchat (34–42 days versus 23–24 days; that was linked to the time the parent birds tend to stay on the territory in the post-breeding period), and significantly longer time the juvenile birds of the second-clutch broods stay nearby birth-places as compared to those of the first-clutch broods (47 versus 36 days).

The difference between the arrival dates of the both species to the breeding grounds which reflects long-distance migratory habits of the Whinchat and short-distance migration of the European Stonechat is a cause of the almost complete separation of the main phases of the breeding cycle of the species at the first breeding attempt (the time interval between the mean dates of laying of the first egg in the first clutches of both species was 28 days). The differences although at a lesser extent persist between the second breeding attempt in the European Stonechat and the repeated breeding attempt in the Whinchat. This, along with the absence of inter-specific territoriality and low level of

inter-specific aggressiveness facilitates co-existence of both species in the same communities.

The Whinchat uses far wider spectrum of the breeding habitats in the North-eastern Ukraine as compared to the European Stonechat and is more numerous (at least 3–4 times) in every studied habitat type which is used by both species. The mean breeding density of the Whinchat was 50 ind./sq. km while it is only 6-9 ind./sq. km in the European Stonechat.

Both species readily use chalk steppe habitats but no significant interrelationships between their abundances was found, and also clear dependence on different factors e.g. on grazing impact in the Whinchat and on the presence of tree species in the European Stonechat was revealed. The trends in the changes in the numbers of both species in chalk steppes in national nature park 'Dvorichanskyi' in 2010–2018 were quite different and no signs of the synchrony in the changes can be detected.

The European Stonechat expanded its range in apparent waves in 1920s and 1960s – 1980s that is probably linked to the favourable climatic conditions. Significant correlation was found between the number of the encounters of the species outside the breeding range and the scope of positive temperature anomalies in October in Eastern Europe at the critical time of the southward migration. The causes of the expansion were also favourable changes in the habitat structure following flood-plain drainage in 1960s – 1980s.

The preconditions for the enlargement of the range of the European Stonechat may be the different strategies in two separate cohorts of the young birds, the first one originated from the first-clutch broods, and the second originated from the second-clutch broods. The former may serve as agents of the expansion because the behaviour of adult birds stimulate their dispersal.

**Keywords:** Whinchat (*Saxicola rubetra*), European Stonechat (*Saxicola rubicola*), sympatry, range expansion, behaviour, habitat distribution, numbers, dynamics of numbers

Підписано до друку 17.03.2021 р.  
Формат 60×90/16 Папір офсетний. Друк цифровий.  
Обсяг 0,9 ум. друк. арк. Гарнітура Times New Roman.  
Наклад 100 прим. Зам. № 349  
Надруковано у друкарні ТОВ “ПромАрт”  
61023, м. Харків, вул. Весніна, 12,  
тел. (057) 717-28-80

Свідоцтво про внесення суб’єкта видавничої справи  
до державного реєстру видавців, виготівників і розповсюджувачів  
видавничої продукції ДК № 5748 від 06.11.2017 р.