

Indriķis Krams

ZIEMOJOSO ZĪLĪSU IZDZĪVOSANAS STRATĒGIJAS

Disertācija
bioloģijas doktora grāda iegūšanai

Zinātniskais vadītājs
Dr. biol. Pranas Mierauskas

Rīga, 1996

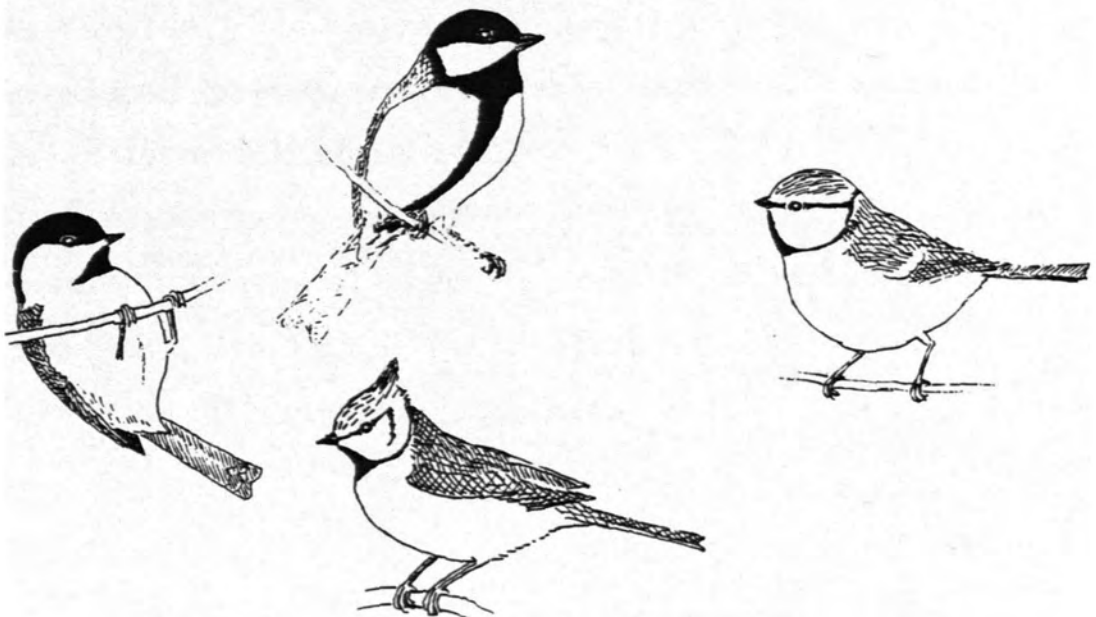
Disertācija sastāv no:

- I. I. Krams. 1996. Barības resursu izvietojums un zilišu ģildes sociālo grupu telpiskā organizācija priežu mežā. - Manuskripts.
- II. I. Krams. 1996. Pelēko zilišu un cekulzilišu barošanās nišu izmaiņas un plēsonības risks. - Journal of Avian Biology 27: 153-156.
- III. I. Krams. 1996. Jauktajos bariņos ziemojošo pelēko zilišu un cekulzilišu enerģijas rezerves. - Manuskripts.
- IV. I. Krams. 1996. Vokālā komunikācija zilišu sociālajās grupās: plēsonības ietekme. - Manuskripts.

SATURS

1. Ievads	2
2. Darba mērķi	5
3. Pētījumu vieta	6
4. Materiāls un metodes	6
4.1. Posmkāju ievākšana	6
4.2. Barošanās vietas	7
4.3. Plēsonības novērtējums	7
4.4. Sociālais dzīvesveids un resursu izmantošana	8
4.5. Sociālās uzvedības adaptīvais raksturs	8
4.6. Putnu vecums un dzimums	9
4.7. Terminu skaidrojums	9
5. Rezultāti	11
5.1. Barības resursu izplatība un bariņu telpiskā struktūra	11
5.2. Plēsonības risks un barošanās vietas	12
5.3. Sazināšanās līdzekļu izvēles stratēģijas	13
5.4. Sociālais rangs un resursu izmantošanas stratēģijas	13
6. Diskusija	13
6.1. Barības resursu izplatība un zilišu gildes bariņu telpiskā struktūra	13
6.2. Starpsugu un iekšsugas konkurence	15
6.3. Plēsonība	15
Secinājumi	17
Conclusions	18
Выводы	20
Pateicības	23
Literatūra	25
I. Barības resursu izvietojums un zilišu gildes sociālo grupu telpiskā organizācija priežu mežā	32
II. Pelēko zilišu un cekulzilišu barošanās nišu izmaiņas un plēsonības risks	64
III. Jauktajos bariņos ziemojošo pelēko zilišu un cekulzilišu enerģijas rezerves	81
IV. Vokālā komunikācija zilišu sociālajās grupās: plēsonības ietekme	108

Ievads



darbojas zemākā - indivīdu līmenī, jo tieši indivīdi izvēlas tiem piemērotas izdzīvošanas stratēģijas, saglabā vai zaudē savu konkurētspēju, kas var notikt arī plēsonības ietekmē. Pētījumi populāciju līmenī rada pārāk vispārinātus priekšstatus par ekoloģisko nišu un par populāciju procesu mehānismiem. Tāpēc populāciju bioloģijā ir radies jauns virziens, kura uzmanības centrā ir indivīds, kas savus gēnus vai nu spēj vai arī nespēj nodot turpmākajām paaudzēm (Wilson 1975). Tieši individuāla pieeja populāciju bioloģijas teorijā, eksperimentos un pētījumos dabā ir it kā no jauna atklājusi plēsonības faktora evolucionāro un ekoloģisko nozīmi (Wiens 1992b).

Plēsonība ir grūti izpētāma, pirmajā brīdī pat nekonstatējama parādība. Tāpēc gandrīz visos līdz šim veiktajos pētījumos tā ir novērtēta netieši - galvenokārt ar indivīdu uzvedības reakciju starpniecības palīdzību (Caraco et al. 1980a, b; Suhonen 1993a, b). Ir noskaidrots, ka plēsonības risks pastāvīgi ietekmē putnu uzvedību, enerģijas un laika budžetus. Vairāku pētījumu rezultāti liecina, ka meža dziedātājputni vairāk cieš no plēsonām, ja ir spiesti baroties tālāk no patvēruma, un tieši tāpēc tie cenšas baroties tam pēc iespējas tuvāk (Grubb, Greenwald 1982; Schneider 1984; Ekman 1987; Lima, Dill 1990). Šāda barošanās nišu izvēle ļauj ietaupīt arī laiku, kas butu jāvelta potenciālo plēsoņu novērošanai (Caraco et al. 1980a; Ekman 1987; Lima 1987).

Eksperimentālie pētījumi liecina, ka ziliņu barība ziemas laikā pieder pie neatjaunojamiem un limitētiem resursiem (Jansson et al. 1981). Barības resursi kā vides faktors tiek pētīti jau ilgu laiku un šie pētījumi ieņem nozīmīgu vietu putnu ekoloģijas zinātnē (skat. Wiens 1992a, b). Tomēr līdz šim brīdim

tikai dažos pētījumos barības resursu loma ir atbilstoši novērtēta. Tie ir pētījumi par Darvina girličiem (*Geospiza*) (Grant 1986), nektārputniem (skat. Wiens 1989b), meža zvirbulveidīgajiem (Holmes, Schultz 1988; Suhonen et al. 1992) un plēsīgajiem putniem (Korpimäki, Norrdahl 1991). Tomēr ir pārāk maz informācijas, kas liecinātu par tiešu saistību starp barības resursu izvietojumu un putnu sociālo un telpisko organizāciju. Pētot putnu populāciju bioloģiju, katrā konkrētajā pētījumu vietā ir svarīgi zināt tos faktoros, kas nosaka koloniālo, teritoriālo un grupās dzīvojošo putnu potenciālās un faktiskās iespējas iegūt barības resursus. Pašlaik ir zināms, ka enerģijas budžets var būt atkarīgs ne tikai no barības resursiem kā tādiem, bet arī no indivīdu sociālā stāvokļa (Панов и др. 1980; Keddy 1989) un pastāvošā plēsonības riska (Clark, Ekman 1995). Tāpēc, ja savā laikā putnu starpsugu konkurences pētījumi ir atklājuši daudzas sugām raksturīgās morfofizioloģiskās adaptācijas (Norberg 1978; Norberg 1979), tad plēsonības riska un barības resursu individuālā patēriņa pētījumi ir atklājuši vairākas ar šiem faktoriem saistītās uzvedības adaptācijas. Piemēram, ir kļuvis zināms, ka zilišu un tām ekoloģiski radniecīgo sugu apvienosanos bariņos ziemas periodā gandrīz pilnīgi nosaka plēsonības faktora darbība (Ekman 1989). Savukārt vairāku ārējo un iekšējo faktoru ietekmē vienas un tās pašas sugas un sociālās grupas indivīdi var atšķirties, piemēram, pēc izvēlētajām tauku uzkrāšanas stratēģijām, kuras pēc būtības ir daudzu mazāka mēroga stratēģiju summa (Clark 1994; Clark, Ekman 1995).

Lai pētītu putnu socialitātes, konkurences un plēsonības ietekmes mijiedarbību procesus indivīdu līmenī, es izvēlējos zilišu gildi, kas sastāv no zilītēm (*Parus*), zeltgalvišiem (*Regulus regulus* L.), mizložņām (*Certhia familiaris* L.) un

dzilnīsiem (*Sitta europaea* L.). Šī gilde pieder pie pasaulē visvairāk pētītajām putnu trofiskajām asociācijām (Gibb 1954, 1960; Haftorn 1956; Бардин 1975a, 1975b; Alatalo 1982b; Alatalo et al. 1986), un gildes sugas vienmēr ir bijušas arī Latvijas ornitologu interešu lokā (Виксне 1958; Вилкс, Вилкс 1958; Вилкс, Вилкс 1964; Vilks 1986; Пуге, Бауманис 1986). Ārpus vairošanās sezonas gildes locekļi apvienojas daudzsugu sociālajās grupās, kur barojoties katra no sugām dod priekšroku dažādām koku sugām un atšķirīgām barošanās vietām koku vainagos (Haftorn 1956; Ulfstrand 1977; Alatalo 1982a). Ģildes sugu barības sastāvs ir līdzīgs un sastāv galvenokārt no zirnekļiem, citiem posmkājiem un sēklām (Palmgen 1932; Haftorn 1956; Jansson 1982). Ziemas laikā minētie resursi nevar atjaunoties (Askenmo et al. 1977; Jansson, Bromssen 1981) un barošanās prioritāti barības resursu deficīta apstākļos nosaka grupu sociālā hierarhija. Pie tam zīlīšu enerģijas budžets šajā periodā kļūst saspringts (Андреев 1980; Ekman 1987). To galvenokārt nosaka lielie enerģijas izdevumi garās nakts laikā (Krams 1990). Starpsugu līmenī smagāko sugu pārstāvji dominē pār svarā vieglākajiem (Hogstad 1978; Morse 1978). Eiropas ziemeļdaļā kā īpaši ietekmīgi zīlīšu plēsēji ir atzimēti apodziņš (*Glaucidium passerinum* L.) (Ekman 1986) un zvirbulvanags (*Accipiter nisus* L.) (Perrins, Geer 1980).

2. DARBA MĒRĶI

Lai noskaidrotu ziemojošo zīlīšu gildes sugu barošanās vietu izvēles principus un gildes telpisko struktūru ir nepieciešami dati par tādiem faktoriem kā barības resursu izplatība, starpsugu un iekšsugas konkurence, plēsonība, informācijas apmaiņas

iespējas par dzīvībai svarīgajiem notikumiem un resursiem, kā arī zināšanas par minēto faktoru savstarpējo mijiedarbību. Šāda kompleksa pieeja ir svarīgs priekšnoteikums dabiskās izlases darbības kvalitatīvajam un kvantitatīvajam novērtējumam sociālo grupu un atsevišķu indivīdu līmenī. Dotajā darbā es risināju sekojošas problēmas: (1) vai zīlišu ģildes sugu starpā novērojama barošanās nišu telpiskā izolācija ir saistīta ar putnu barības resursiem (I), (2) kā plēsonības risks ietekmē barošanās vietu izvēli (II), (3) vai barības resursu un plēsonības ietekmi uz indivīdu nosaka sociāla rakstura faktori (III), (4) kādi ir daudzsugu grupu izveidošanās cēloņi (III), (5) vai sociālo indivīdu informācijas apmaiņa nepalielina plēsonības risku (IV).

3. PĒTĪJUMU VIETA

Pētījums ir veikts Latvijas dienvidaustrumu daļā Krāslavas tuvumā (55°47' N, 27°12'E). Pētījumu rajons aptver galvenokārt cilvēka stādītās damakšņa un mētrāja tipa mežaudzes, kurās dominēja parastā priede (*Pinus sylvestris* L.).

4. MATERIĀLS UN METODES

4.1. Posmkāju ievākšana

I. pētījums

Priedēs dzīvojošie posmkāji tika ievākti no pieaugušam priedēm (n=9). Paraugi ir iegūti novembrī, kad gaisa temperatūra bija zemāka par 0 °C un posmkāji bija neaktīvi. Iegūtie paraugi

raksturoja neatjaunojamos barības resursus, kurus zilītes un zeltgalviši izmantoja līdz pavasara sākumam. Priedes posmkāju paraugu iegūšanai bija atlasītas pēc gadījuma izveles (Suhonen et al. 1992). Līdzīgā veidā katrā no četriem vainagu relatīvajiem augstumiem nozāgēšanai tika izvēlēts viens zars. Dažas stundas vēlāk visas nozāgēto zaru daļas bija nosvērtas laboratorijas apstākļos. Posmkāji, kuru garums nebija mazāks par 1 mm tika noķerti un līdz vēlākai noteikšanai uzglabāti 70% etanolā. Katra ievāktā posmkāja ķermeņa garums ir izmērīts ar precizitāti ± 0.5 mm. Paraugi pēc 24 h žāvēšanas (60°C) tika nosvērti.

4.2. Barošanās vietas

II pētījums

Putnu barošanās vietas ir novērotas ziemas laikā (janvāris - marta sākums). Novērojumu laikā pārmaiņus gan pieaugušo priežu audzē, gan jaunaudzē tika registrēts zilišu barošanās vietu augstums. Turpmākajai analīzei ikviena indivīda barošanās augstums priežu vainagos tika pārveidots relatīvajās mērvienībās (relatīvais barošanās augstums). Lai samazinātu statistisko atkarību, novērojamā indivīda barošanās augstums vienā kokā tika registrēts tikai vienu reizi un viena indivīda barošanās uzvedība vienas dienas laikā registrēta ne vairāk kā 10 reizes. Novērojumu laikā registrētā informācija tika ierunāta diktofonā.

4.3. Plēsonības novērtējums

II pētījums

Zvirbulvanagu barības sastāvu varēja pētīt ar vairāku paņēmienu

palīdzību. (1) Vispatiesākos priekšstatus par plēsēju barības sastāvu sniedz aktīvi medījošo plēsēju novērošana. (2) Mazāk precīzi dati bija iegūstami apmeklējot vanagu atpūtas vietas. Šo vietu apsekošanas laikā konstatētas nomedito putnu atliekas (n=27). (3) Zināms priekšstats par zvirbuļvanagu barības sastāvu radās pētot šim jautājumam veltīto literatūru (Perrins, Geer 1980; Suhonen 1991). Apodziņu barības sastāva noskaidrošanai lietderīgi bija izmantot trešo metodi, jo apodziņa ietekme uz gildes putniem pētījumu rajonā bija neskaidra.

4.4. Sociālais dzīvesveids un resursu izmantošana

II un III pētījums

Putnu sociālais rangs grupu hierarhijās tika noteikts pēc agresīvo sadursmju izpētes rezultātiem, kuras novērotas pie barotavām. Teorija paredz, ka ar barību bagātajos, bet plēsoņu apdraudētajos biotopos, grupu dominanti uzkrāj mazākas tauku rezerves nekā subdominantie indivīdi. Tauku uzkrāšanas indekss tika aprēķināts kā ķermeņa masa/(spārna garums)³. Tika pētītas individuālās tauku uzkrāšanas stratēģijas gan vienas sugas, gan starpsugu līmenī. Barošanās vietu izvēli var būt atkarīga no barošanās vietu apdraudētības pakāpes, tāpēc putnu individualā izvēle tika pētīta novērojot to barošanās nišu telpisko izvietojumu un vienlaicīgi novērtējot šo vietu riska pakāpi.

4.5. Sociālās uzvedības adaptīvais raksturs

IV pētījums

Sociālo putnu balsis var piesaistīt plēsēju uzmanību. Tomer meža

akustiskais informācijas apmaiņas kanāls ir gandrīz vienīgais līdzeklis grupas telpiskās organizācijas uzturēšanai. Tika pētīta putnu distants signālizācijas un kontaktsignālizācijas sistēmas. Dabā tika reģistrēts saucienu lietošanas biežums. Pēc saucienu ierakstu sonogrāfiskās un spektrogrāfiskās apstrādes turpmākajai statistiskajai analīzei ir izmantoti sekojoši parametri: elementu skaits, signāla garums, maksimālā frekvence, minimālā frekvence, pamatfrekvence, virstoņu skaits, starpsignālu pauze, signālizācijas biežums.

4.6. Putnu vecums un dzimums

II un III pētījums

Zilītes un zeltgalviši tika ķerti galvenokārt ar tīklu palīdzību. Cekulzilīšu un pelēko zilīšu astes un spārna garums tika mērīts ar 0.5 mm precizitāti. Vecie putni no jaunajiem tika atšķirti pēc astes spalvu nodiluma pakāpes un spalvu formas. Šī metode ir precīza un labi noder ziemas sākumā (Laaksonen, Lehtikoinen 1976). Dzimums tika noteikts pēc spārna garuma (Haftorn 1982; Hogstad 1987; Koivula, Orell 1988). Pēdējās metodes kļūda ir mazāka par 5% (Alatalo, Helle 1990). Pārējo sugu individu vecums un dzimums ir noteikts izmantojot Svensona (1992) ieteiktās metodes.

4.7. Terminu skaidrojums

Mūsdienu zooloģija ir kļuvusi par komplicētu starpdisciplināru zinātnes nozari, kuras attīstību nosaka ne tikai tādas ar evolūcijas teoriju saistītas zinātnes kā ekoloģija, sistemātika, ģenētika, bet arī ķīmijas, fizikas un sociālo zinātņu sasniegumi.

Latvijā ir pārstāvēti tikai daži no mūsdienu zooloģijas pētījumu virzieniem, un tieši tāpēc daudzi jauni bioloģijas termini latviešu zoologiem varētu būt mazāk pazīstami. Šajā darbā ir izmantoti trīs Latvijā līdz šim nepopulāri termini, kuru nozīme ir izskaidrota zemāk.

Konkurētspēja (angl. - fitness) - pēcnācēju atražošanas spēju mērvienība. Šī termina pamatā ir atziņa, ka vislabāk pielāgots ir nevis tas indivīds, kas pielāgojies apkārtējās vides īpatnībām, bet gan tas indivīds, kas pielāgojies savai dzīvesvietai un kura pēcnācēji ir labāk pielāgoti nākotnes apstākļiem (Thoday 1953). Darvins bija pirmais autors, kas konkurētspēju ir pieminējis šādā kontekstā, un pašlaik termins tiek plaši lietots evolūcijas teorijā, populāciju ģenētikā, ekoloģijā, zooloģijā, sociobioloģijā (skat. Wilson 1975; Futuyma 1986; Pearse 1987; Begon et al. 1990; Wiens 1992a, b).

Ģilde (angl. - guild) - ekoloģiski radniecīgu organismu grupa - sabiedrību struktūrelements, kuras locekļi patērē līdzīgus resursus (barība, biotops utt), un kuru starpā pastāv stipra savstarpējā ietekme, kamēr mijiedarbība ar citiem lokālās sabiedrības locekļiem ir daudz vājāka. Kopš termina parādīšanās brīža (Root 1967), tas tiek plaši lietots ekoloģijas, zooloģijas un evolūcijas teorijas mācību grāmatās un pārskatos (skat. Pianka 1978; Futuyma 1986; Begon et al. 1990; Wiens 1992a).

Ģildes piesātinājums (angl. - guild saturation) - ģildes locekļu vai ģildes sociālo grupu locekļu stāvoklis attiecībā pret ekoloģisko resursu apjomu. Piesātinājuma gadījumā individuālo resursu apjoms ir līdzīgs visu ģildes vai sociālās grupas locekļu starpā. Šis termins tiek plaši lietots ekoloģijā, it sevišķi

sabiedrību ekoloģijas un bioloģiskās daudzveidības pētījumos (skat. Whittaker 1977; Terborgh, Faarborg 1980; Wiens 1992a).

5. REZULTĀTI

5.1. Barības resursu izplatība un bariņu telpiskā struktūra

Posmkāju skaits uz priežu zariem pieauga līdz ar koku relatīvo augstumu gan vainaga iekšējā, gan ārējā daļā (I). Stumbram tuvākajos vainagu sektoros tika konstatēts vismazākais posmkāju skaits. Vainaga augšējās zonās caurmērā tika atrasti mazāka izmēra posmkāji, bet starp vainaga iekšējo un ārējo daļu nav izdevies konstatēt nekādas atšķirības posmkāju izmēru ziņā. Posmkāju biomasa lielākās vērtības tika konstatētas priežu vainagu ārējos sektoros, kā arī koku virsotņu tuvumā. Iegūtie rezultāti liecina, ka ziliņu barības resursi priežu vainagos ir nevienmērīgi izplatīti.

Ja barības resursi būtiski ietekmē gildes telpisko organizāciju, var paredzēt, ka starp atsevišķo vainagu sektoru posmkāju biomasu un šajos sektoros posmkājus patērējošo putnu skaitu būtu jāpastāv ciešai pozitīva korelācijai. Šāda korelācija tika konstatēta ($r_s=0.92$, $p<0.01$, $n=8$), tomēr vainagu ārējās konstatēto putnu daudzums bija mazāks par prognozēto.

Izpētot posmkāju biomasas izkliedi tika noskaidrots, ka vislielākie barības resursu krājumi ir koncentrēti meza ziliņu barošanās nišā, kurai resursu apjoma samazināšanās kārtībā sekoja zeltgalviņu barošanās niša, tad cekulziliņu, pelēko ziliņu un lielo ziliņu barošanās nišas.

5.2. Plēsonības risks un barošanās vietas

Plēsonības faktors putnu uzvedību acīmredzot ietekmē visos gadalaikos. Tomēr pastāv iespēja, ka plēsonības risks varētu būt mainīga rakstura faktors. To apstiprināja Somijā veiktie pētījumi, kuru rezultātā konstatēts, ka apodziņi retāk uzbrūk zilišu gildes sugām grauzēju maksimuma gados (Hansson, Henttonen 1985).

Zvirbuļvanagi putnus medī vai nu nogaidot līdz upuris pietuvojas, vai arī strauji pārlidojot potenciālās barošanās vietas. Pieaugušos priežu mežos vanagi galvenokārt uzturējās priežu vainagu apakšējās daļās un atklāto stumbru zonā (II), kur tie varēja brīvi lidot. Jaunaudzēs zvirbuļvanagi pārlidoja savas medību teritorijas priežu galotņu augstumā, jo zemāk plēsēju kustības fiziski ierobežoja biežā zaru struktūra. Cekulzīlītes, kā jaukto grupu dominants pieaugušajā priežu audzē, barojās priežu vainagu augšējos sektoros, bet bariņiem nonākot jaunaudzēs, šī suga tūlīt pat pārslēdzās uz barošanos priežu vainagu apakšējos sektoros. Šāda barošanās vietu izveles stratēģija veicina zilišu grupu dominanto indivīdu konkurētspējas salīdzinoši labāku saglabāšanos (III). Pelēkās zilītes, kā sociālie subdominanti, abos biotopos barojās pret plēsonām eksponētākajās vietās. Abu sugu jaunie putni, salīdzinot ar pieaugušajiem indivīdiem, biežāk barojās apdraudētās vainagu zonās. Sociālie subdominanti priežu mežos parasti barojās koku vainagu ārējos sektoros (II), kas acīmredzot veicināja šo putnu atlieku biežāku parādīšanās zvirbuļvanagu plēsumos.

5.3. Sazināšanās līdzekļu izvēles stratēģijas

Visas gildes sugas izmanto divas akustiskās sazināšanās sistēmas: kontaktsignalizāciju un distanto signalizāciju. Abas sistēmas ir viegli atšķiramas viena no otras. Distantās sazināšanās sistēmas saucieni nodrošina akustiskās informācijas apmaiņas procesus attālumos, kuri daudzkārt pārsniedz putnu grupu telpiskos izmērus. Kontaktsignalizācijas saucienu darbības attālums ir ierobežots, bet to izmantošanas biežums vairākkārt pārsniedz distanto signālu lietošanas biežumu. Putnu vokālā uzvedība veicina grupu telpiskās organizācijas stabilitāti, vienlaicīgi līdz minimumam samazinot individu plēsonības risku.

5.4. Sociālais rangs un resursu izmantošanas stratēģijas

Dažādu sociālo rangu indivīdi atšķirīgi izjūt barības resursu, plēsonības riska un citu ārējo faktoru ietekmi, jo to izdzīvošanas stratēģijas var būt pilnīgi pretējas. Dominantie indivīdi barojās priežu vainagu drošākajos, bet ar barību nabadzīgākajos sektoros (II). Riskantajā biotopā dominanti deva priekšroku drošībai un dienas laikā uzkrāja nelielas tauku rezerves (III).

6. DISKUSIJA

6.1 Barības resursu izplatība un zilišu gildes bariņu telpiskā struktūra

Tika konstatēts, ka zilišu gilde ir piesātināta - ikvienas sugas

barošanās nišā atrodamo barības resursu apjoms, sugu salīdzinājumos, būtiski neatšķirās. Būtiskas atšķirības tika konstatētas vienīgi starp pelēko zīlišu un meža zīlišu rezervēm. Barības resursu vienmērīgais izvietojums zīlišu un zeltgalvišu barošanās nišu telpās apstiprina šo sugu ilgstošo koevolūciju, kuras laikā tās varēja iemantot ģildes locekļiem raksturīgās morfofizioloģiskās adaptācijas (Norberg 1979).

Tomēr novērtējot putnu individuālos resursu krājumus tika konstatēts, ka individu rezerves atšķiras daudz lielākā mērā, nekā tas bija konstatēts sugu salīdzinājumos. Rezerves uz vienu putnu vainagu ārējās daļās ir apmēram trīs reizes lielākas nekā vainagu iekšējos sektoros. Uzskatot barības resursus par galveno individuālo barošanās vietas izvēles faktoru, vainaga ārējā daļā būtu jākonstatē lielāks putnu skaits par to, kas tika reāli novērots. Posmkāju biomasa bija lielāka tieši sociāli subdominanto sugu barošanās nišu telpās, kas liek šaubīties, ka barības resursi ir vienīgais zīlišu ģildes jaukto grupu telpiskās organizācijas faktors.

Barošanās vietu izvēli var ietekmēt barības vienību enerģētisko vērtību atšķirības dažādās priežu vainagu daļās. Tomēr darba rezultāti šo pieņēmumu neapstiprināja. Vēl varēja pastāvēt iespēja, ka barošanās vainaga ārējās daļās ir enerģētiski dārgāks process. Šī hipotēze tika apstiprināta eksperimentālā darbā (Norberg 1977; Alatalo 1982c; Alatalo, Moreno 1987), un tas nozīmē, ka smagākās sugas, tādas kā lielā zilīte un cekulzilīte, vainagu ārējos sektoros barību meklē neefektīvāk. Tomēr arī ar šīs samērā veiksmīgās hipotēzes palīdzību nav iespējams pilnībā izskaidrot ģildes sugu telpiskās organizācijas īpatnības.

6.2. Starpsugu un iekšsugas konkurence

Paaugstināta plēsonības riska apstākļos cekulzīlītes barojās mazāk apdraudētos priežu vainagu sektoros abos pētītajos biotopos. Subdominantās pelēkās zīlītes šajos gadījumos barojās augstāka riska zonās. Tas liecina par to, ka pelēkās zīlītes to zemā sociālā stāvokļa dēļ nespēj brīvi izvēlēties barošanās vietas priežu vainagos. Līdzīgi rezultāti ir iegūti eksperimentālā ceļā (Ekman, Askenmo 1984; Hogstad 1988b). Novērojumi pie barotavām liecina, ka aprakstīto barošanās vietu izvēli nosaka interferences tipa konkurentās attiecības, kur ķermeņa masas ziņā smagākās sugas dominē pār vieglākajām, bet ķermeņa masa nosaka individu cīņas spējas (Leimar 1988). Šī sakarība ir spēkā tikai starpsugu salīdzinājumos, jo ķermeņa svars sociālo stāvokli vienas sugas ietvaros ietekmē minimāli. Prioritāte resursu izmantošanā vienas sugas ietvaros pieder vecākiem indivīdiem, kuri parasti ir attiecīgās teritorijas īpašnieki (Ekman 1989; Matthysen 1990).

Ziemas laikā zīlīšu gildes sugas visbiežāk apvienojas daudzsugu bariņos. Šāda socialitātes forma ir izdevīga visām sugām un visu rangū indivīdiem, jo jauktajos bariņos samazinās intensīvā iekšsugas konkurence.

6.3. Plēsonība

Iegūtie dati liecina, ka plēsonība būtiski ietekmē zīlīšu barošanās vietu izvēli skujkoku mežos. Pelēkās zīlītes, barojoties vainagu ārējās daļās, daudz laika patērē plēsoņu novērošanai (Ekman 1987). Plēsonības ietekmei pieaugot, putni

palielina plēsoņu novērošanas laika proporciju un samazina barošanās laiku (Caraco et al 1980b). Var secināt, ka putniem ir izdevīgāk baroties koku vainagu iekšējās daļās, kur tie ir vairāk pasargāti no plēsoņu uzbrukumiem un kļūst brīvāki citu uzvedības formu izvēlē (Caraco et al 1980a; Ekman 1987). Šādu barošanās vietu stratēģiju pielieto sociālo grupu dominanti, kuri barošanās efektivitātes vietā izvēlas drošību, kas garantē individuāla konkurētspējas saglabāšanos.

Sociālo subdominantu brīvā izvēle baroties biotopu mazāk bīstamos sektoros acīmredzot ir stipri ierobežota. Pētījumu rezultāti liecina, ka apodziņu un zvirbulvanagu barība gandrīz pilnībā sastāv no sociāli subdomināto sugu putniem (Suhonen 1988, J. Ekman pers. ziņojums). Tomēr iesaistīšanās jaukto bariņu sastāvā ir zilišu ģildes putnu sugu optimālākā stratēģija ziemas periodā, jo iekšsugas konkurences līmenim samazinoties, putni uzlabo pretplēsoņu aizsardzību (Ekman 1987; Hogstad 1988a). Plēsonības risks ir jāuzskata par būtisku dabiskās izlases faktora sastāvdaļu, jo iesaistoties jauktajās grupās subdomināto sugu indivīdi gandrīz pilnīgi pakļauj savas tauku uzkrāšanas stratēģijas un konkurētspēju domināto sugu ietekmei. Acīmredzot zilišu jauktās grupas ir izveidojušās ilgstošas evolūcijas rezultātā, jo visas ģildes sugas lieto divas akustiskās informācijas apmaiņas sistēmas. Viena no tām - kontaktsaucienu sistēma liecina par akustisko signālu parametru konverģenci, un tās adaptīvās īpašības ir saistāmas ar plēsonības riska samazināšanas iespējām.

SECINĀJUMI

Izpētītas ziemojošo zīlīšu ģildes sugu barības resursu izvietojuma īpatnības priežu vainagos. Posmkāji, galvenokārt zirnekļi, ir koncentrēti vainagu ārējos un augšējos sektoros, kur uz vienu putnu ir aptuveni par 300% lielāks barības vienību skaits nekā vainagu ārējās daļās. Tomēr ar barību bagātajās vietās barojās mazāk putnu, nekā to varētu paredzēt pēc konstatētās posmkāju biomasas. Tas liek secināt, ka barības resursi nav vienīgais faktors, kas ietekmē ģildes sugu barošanās nišu telpisko izvietojumu.

Izpētīta ziemojošo zīlīšu un tām ekoloģiski radniecīgo putnu sugu barošanās nišu izvietojuma atkarība no starpsugu un iekšsugas sociālās hierarhijas. Dominanti vienmēr izvēlējās pret plēsoņām mazāk eksponētās barošanās vietas, kuras pārstāv vienu no svarīgākajiem ziemojošo zīlīšu ekoloģiskajiem resursiem. Subdominanti nespēja brīvi izvēlēties barošanās vietas un parasti barojās riskantos vainagu sektoros, kur plēsonības risku daļēji kompensēja augsta barības resursu koncentrācija.

Izpētītas dažādu rangu jaukto grupu locekļu tauku rezervju uzkrāšanas stratēģijas. Tika konstatēts, ka subdominanto sugu indivīdi ir atkarīgi no dominanto sugu pārstāvju ietekmes pēc shēmas, kas raksturīga sociālo indivīdu attiecībām vienas sugas ietvaros. Ietekmei ir pakļauta ne tikai subdoinantu uzvedība, bet arī to fizioloģiskais stāvoklis. Riskantos biotopos dominanti izvēlas konkurētspēju veicinošas tauku uzkrāšanas stratēģijas, kamēr subdominantu tauku uzkrāšanas stratēģijas palielina individuālo plēsonības risku.

Jauktajās grupās, salīdzinājumā ar vienas sugas veidotajām

grupām, tika novērota iekšsugas konkurences intensitātes samazināšanās, kas norisinājās uz starpsugu interferences pastiprināšanās rēķina. Tomēr starpsugu agresīvajām attiecībām bija salīdzinoši maigāks raksturs un isāks norises laiks. Izmaiņas jaukto grupu dalībnieku laika budžetos samazina plēsonības risku un paaugstina individuālo konkurētspēju.

Noskaidrots, ka zīlīšu ģildes sugas grupu telpiskās struktūras uztrurēšanai izmanto divas komunikācijas sistēmas. Distantās komunikāciju sistēmas un kontaktkomunikācijas sistēmas saucienu strukturālo, enerģētisko un funkcionālo parametru īpašības ir atšķirīgas, kamēr pašu sistēmu funkcijas ir līdzīgas. Vienas vai otras sistēmas izvēle ir atkarīga no biotopa akustiskajām īpašībām, indivīdu sociālajām prasībām, bet visvairāk to ietekmē plēsonība.

Iegūto rezultātu analīze ļauj secināt, ka plēsonība (zvirbulvanags kā nozīmīgākais struktūrelements) ir būtisks ekoloģiskais faktors, kas kopā ar barības resursiem nosaka zīlīšu ģildes sugu telpisko organizāciju priežu mežos.

Iegūto rezultātu analīze ļauj secināt, ka plēsonība ir viens no būtiskākajiem zīlīšu ģildes sugu sociālo grupu izveidošanās iemesliem, jo tā, ar sociālās hierarhijas starpniecību, ietekmē putnu tauku uzkrāšanas stratēģijas, individuālo konkurētspēju un sazināšanās sistēmas. Plēsonība acīmredzot ir būtiski ietekmējusi arī zīlīšu ģildes sugu socialitātes evolūciju.

CONCLUSIONS

Distribution of food resource of the tit guild was studied

in pine canopy. Arthropods, mainly spiders, increased in number in outer and upper parts of canopies having approximately 300% more arthropods per bird than the inner and lower parts. However, in outer parts there were fewer birds than expected from arthropod biomass. It allows to conclude that the distribution of the bird species can not be explained solely by food abundance.

The dependence of the spatial location of foraging niche of the tit guild species on intraspecific and interspecific dominance order was studied. Dominants preferred safe foraging sites which represent important ecological resources of parids. Subordinates were not able to choose freely their foraging sites and usually searched for food in risky canopy parts where increased predation risk was partly compensated by high food resource concentration.

Fattening strategies of members of dominance-structured mixed-species flocks were studied. It was found that subordinate species individuals are dependent on dominant species individuals influence like different ranked birds of the same species. Not only behaviour but also physiological condition of subordinates is under the influence. In risky habitats, dominants choose fitness beneficial fattening strategies whereas fattening strategies of subordinate individuals increase their predation risk.

The intensity of intraspecific competition is decreasing among members of mixed-species groups. Although the interspecific interference was found to be increased, these interactions were milder and shorter. The time budget of birds in mixed-species flocks allows savings which decrease predation probability and increase fitness of individuals.

It was found that the tit guild species use two communication systems. Features of structural, energetic and functional parameters of calls of the long- and short-range communication systems were significantly different while the functions of the systems were similar. The choice of the systems were dependent acoustic features of habitats, social demands of individuals and especially on predation.

The analysis of the results allows to conclude that predation (sparrowhawk as its main element) represents significant ecological factor which together with food resources influences the spatial organization of the tit guild species in pine forests.

It was concluded that predation is a main cause of the mixed-species groups origin, since it through dominance order influence fattening strategies, fitness and communication systems of the parids. Predation conceivably significantly influenced evolution of sociality forms of the tit guild species.

ВЫВОДЫ

Исследованы особенности разброса ресурсов питания представителей гильдии синиц. Членистоногие, в основном, пауки, концентрируются в наружных и верхних частях сосновых крон, где на одну птицу приходится, приблизительно, на 300% большее количество членистоногих чем во внутренних и нижних частях крон. Несмотря на это, в местах с высокой концентрацией пищи кормилось меньшее количество птиц чем можно было предположить по объему обнаруженной биомассы членистоногих. Это позволяет предположить, что

пространственное распределение пищевых ниш могут определять и другие факторы.

Выяснена зависимость пространственного расположения пищевых ниш синиц и других видов гильдии от межвидовой и внутривидовой иерархии. Доминанты всегда выбирали относительно безопасные места кормежки, которые тем самым представляют один из важнейших экологических ресурсов. Субдоминанты, не имея возможности свободного выбора мест кормежки, были вынуждены питаться в менее безопасных секторах крон, где риск частично компенсировался насыщенностью пищи.

Исследованы стратегии накопления подкожных резервов у членов смешанных групп. Обнаружено, что члены субдоминантных видов зависимы от доминантных видов так, как будто это представители одного вида. Влиянию подвергнуто не только поведение субдоминантов, но так же и физиологическое состояние. В биотопах с высоким риском хищничества доминанты выбирают такие стратегии накопления жировых резервов, которые способствуют улучшению приспособленности. Субдоминанты вынуждены прибегать к стратегиям накопления резервов, которые увеличивают индивидуальный риск и понижают приспособленность.

В смешанных группах, в сравнении с одновидовыми группами, обнаружено понижение интенсивности внутривидовой конкуренции, но межвидовая агрессивность была увеличена. Межвидовая конкуренция носит более мягкий характер и птицы в смешанных группах выигрывают время для усиления защиты от хищников.

Обнаружено, что птицы синичьей гильдии для поддержания пространственной структуры групп используют две системы общения. Структурные, энергетические и функциональные признаки сигналов дистантной и контактной сигнализации отличаются, но функции

систем почти одинаковы. Выбор одной или другой системы зависит от акустических свойств биотопов, социальных требований особей, но больше всего - от влияния хищничества.

Анализ полученных результатов позволяет сделать вывод о том, что хищничество (ястреб-перепелятник как важнейший элемент) является значительным экологическим фактором, который вместе с влиянием пищевых ресурсов определяет пространственную организацию видов синичьей гильдии в сосновых лесах.

Анализ полученных результатов позволяет сделать вывод о том, что хищничество представляет важнейшую причину возникновения смешанных групп, потому что посредством социальной иерархии хищничество влияет на стратегии накопления жировых резервов, индивидуальную приспособленность и информационные системы. Очевидно, что хищничество влияло на эволюцию социальности видов синичьей гильдии.

PATEICĪBAS

Manai interesei par zilišu ziemas dzīvi ir jau ap desmit gadus gara vēsture. Toreiz es interesējos galvenokārt tikai par agresīvajiem un submisīvajiem konfliktiem un uzskatīju, ka konkurence ir putnu sabiedrību dzīves pamatu pamats. Dr. Pranas Mierauskas (Lietuvas Dabas fonds) lūdza mani apkopot iegūtos lauka materiālus, lai tos tūlīt pat publicētu. Viņš to darīja neuzstājīgi, par ko izsaku viņam savu pateicību, jo iespējams ka pēc datu publicēšanas es būtu sācis uzskatīt, ka darbs ir pabeigts un problēma izprasta. Kopš tā brīža Pranas vadībā esmu gājis cauri daudziem putnu balsu analīzes, biometrijas un tehniskās literatūras labirintiem. Viņa entuziasms ir licis man ticēt vispārīgākajiem plāniem un par visu to Pranas saņēmu manu pateicību lauvas tiesu.

Tas laiks, ko prof. Jana Ekmana (Upsalas universitāte) uzraudzīts pavadīju Stokholmas universitātes Zooloģijas institūtā un Umeo universitātes OIKOS kursus ir licis man neizmērojami paaugstināt prasības pašam pret savu darbu, kā arī ticību saviem spēkiem. Viņam pietika ar dažām dienām, lai atrastu visus manas nesistemātiskās izglītības "caurumus". Pagāja vēl daži mēneši, un evolucionārās bioloģijas idejas bija manu prātu iegrozījušas tā, ka dzīves ikdienu līdz šim neko nav atgrozījusi atpakaļ. Tāpēc, ar retām pauzēm, esmu optimists arī Latvijā.

Prof. Vadims Korbutis (Maskavas universitāte) nekad nav bijis apmierināts ar maniem rezultātiem, kas vienmēr ir stimulējis mani atkal un atkal nākt pie viņa, lai tomēr panāktu savas patiesības "triumfu".

Atsevišķas šī darba daļas ir kritizējuši, komentējuši un labojuši daudzi cilvēki no kuriem nevar nepieminēt prof. Olafu Hogstadu (Trondheimas universitāte), prof. Milicentu Fikenu (Viskonsinas universitāte), prof. Lerlu Brisbinu (Džordžijas universitāte), prof. Robertu Peinu (Mičiganas universitāte), dr. Juka Suhonenu (Juvaskilas universitāte), dr. Vladimiru Pravosudovu (Ohaio universitāte), dr. Hansu Kelanderu (Lundas universitāte), dr. Stīvenu Limu (Indiānas universitāte) un dr. Pēru Enkelu (Lundas universitāte). Esmu lielu pateicību parādā arī Ģedeminam Vaitkusam, Kristoferam Stighelam, prof. Edvardam Vilsonam,

Gabrielam Ekmanam, prof. Maiklam Bigonam, dr. Jevgēnijam Panovam, dr. Kārlim Vilkam, prof. Džonam Vienam, dr. Janušam Uhmaņskim, prof. Aleksejam Jablokovam, dr. Artūram Škuteim, dr. Amandim Podiņam, dr. Valteram Tīdem, Stigam Osbergam un vēl daudzām citām personībām. Paldies arī visiem tiem ornitologiem, kuri izteica savas domas un kritizēja šī darba pirmo variantu Ornitoloģijas laboratorijas telpās notikušajā sanāksmē, bet īpaši ir jāatzīmē piezīmes, kuras nāca no prof. Jāņa Vīksnes, dr. Ievas Vilks un dr. Antras Stipnieces, jo tie bieži vien nebija man "pa spalvai". Mārai Kazubiernei paldies par termina *fitness* visveiksmīgāko tulkojumu, jo tikai pateicoties Mārai *fitness* latviešu valodā tagad skan kā *konkurētspēja*. Daži dr. Vara Liepas skaļi izteiktie prātojumi par grupām ir daudzkārt būtiski stimulējuši manas pārdomas par biosocialitātes jēgu un būtību.

Sevišķi uztraukts jutos gaidot dr. Māri Šternbergu pie viņa kabineta durvīm, lai pārspriestu disertācijas "zirnekļu" daļu. Satrukumam nebija pamata, jo Māris izrādīja lielu interesi par maniem rezultātiem, un mūsu starpā norisinājās ārkārtīgi auglīga un stimulējoša diskusija. Toreiz šķita, ka varēsim runāt par ziemojošo putnu un posmkāju attiecībām Moricsalā un Krāslavā vēl un vēl, bet ir noticis tā, ka šī eruditā biologa padoms man pietrūksies vienmēr.

Darba atsevišķo daļu angļiskie (oriģinālie) varianti ir tapuši sadarbībā ar dr. Zaigu Ikeri un Ilvu Everti. Turklāt Ilvai kopā ar Jogitu Liepiņu un Lindu Vežuku ir nācies manus tekstus pārveidot skaidrākā un arī citiem saprotamā latviešu valodā.

Visi tehniskie darbi - izdruka, kopēšana un daudz kas cits bieži vien var sagādāt nepārvaramas grūtības. Man tas ir gājis secen, jo visās lietās esmu izjutis Ineses Ribickas atbalstu un palīdzību.

Darbs nebūtu iespējams bez Svenska Institutet, Nordic Ecological Society OIKOS, kā arī Polijas Zinātņu Akadēmijas un Džordžijas universitātes fondu finansiālās palīdzības.

Visbeidzot man ir jāpateicas saviem mājiniekiem - gan lieliem, gan maziem par viņu pacietību mani paciešot un mani atbalstot. Patiesībā Taņa un Ronalds pilntiesīgi līdzautori darbam, kas ir veltījums maniem vislabākajiem vecākiem pasaulē.

LITERATŪRA

- Alatalo, R. V. 1981. Interpecific competition in tits *Parus* spp. and Goldcrest *Regulus regulus*: foraging shifts in multispecific flocks. *Oikos* 37: 335-344.
- Alatalo, R. V. 1982a. Multidimensional foraging niche organization of foliage-gleaning birds in northern Finland. *Ornis Scand.* 13: 56-71.
- Alatalo, R. V. 1982b. Evidence for interspecific competition among European tits *Parus* spp.: a review. *Ann. Zool. Fennici* 19: 309-317.
- Alatalo, R. V. 1982c. Effects of temperature on foraging behaviour of small forest birds wintering in northern Finland. *Ornis Fennica* 59: 1-12.
- Alatalo, R. V., Eriksson, D., Gustafsson, L. and Larsson, K. 1987. Exploitation competition influences the use of foraging sites of tits: experimental evidence. *Ecology* 68: 284-290.
- Alatalo, R. V., Gustafsson, L., Linden, M. and Lundberg, A. 1985. Interspecific competition and niche shifts in tits and the Goldcrest: an experiment. *J. Anim. Ecol.* 54: 977-984.
- Alatalo, R. V., Gustafsson, L., and Lundberg, A. 1986. Interspecific competition and niche changes in tits (*Parus* spp.): evaluation of nonexperimental data. *Am. Nat.* 127: 819-834.
- Alatalo, R. V. and Helle, P. 1990. Alarm calling by willow tits, *Parus montanus*. *Anim. Behav.* 40: 437-442.
- Alatalo, R. V. and Moreno, J. 1987. Body size, interspecific interactions, and use of foraging sites in tits (*Paridae*). *Ecology* 68: 1773-1777.
- Askenmo, C., von Bromssen, A., Ekman, J. and Jansson, C. 1977. Impact of some wintering birds on spider abundance in spruce. *Oikos* 28: 90-94.
- Begon, M., Harper, J. L. and Townsend, C. R. 1990. *Ecology: Individuals, Populations and Communities*. Boston: Blackwell.
- Caraco, T., Martindale, S. and Pulliam, H. R. 1980a. Avian time budgets and distance to cover. *Auk* 97: 872-875.
- Caraco, T., Martindale, S. and Pulliam, H. R. 1980b. Avian flocking in presence of a predator. *Nature* 285: 400-401.
- Clark, C. W. 1994. Antipredator behavior and the

- asset-protection principle. *Behav. Ecol.* 5: 159-170.
- Clark, C.W. and J. Ekman. 1995. Dominant and subordinate fattening strategies: a dynamic game. *Oikos* 72: 205-212.
- Cody, M. L. 1974. Competition and structure of bird communities. Princeton University Press, Princeton.
- Ekman, J. 1986. Tree use and predator vulnerability of wintering passerines. *Ornis Scand.* 17: 261-267.
- Ekman, J. 1987. Exposure and time use in Willow Tit flocks: the cost of subordination. *Anim. Behav.* 35: 445-452.
- Ekman, J. 1989. Ecology of non-breeding social systems of *Parus*. *Wilson Bull.* 101: 263-288.
- Futuyma, D. J. 1986. *Evolutionary Biology*. Sunderland, Massachusetts: Sinauer Associates.
- Gibb, J. 1954. Feeding ecology of tits, with notes on Treecreeper and Goldcrest. *Ibis* 96: 513-543.
- Gibb, J. 1960. Population of tits and goldcrests and their food supply in pine plantations. *Ibis* 102: 163-208.
- Grant, P. R. 1986. Ecology and evolution of Darwin's finches. Princeton University Press, Princeton.
- Grubb, T. C. and Greenwald, L. 1982. Sparrows and a brushpile: foraging response to different combinations of predation risk and energy cost. *Anim. Behav.* 30: 637-640.
- Haftorn, S. 1956. Contribution to the food biology of tits especially about storing of surplus food. Part IV. A comparative analysis of *Parus atricapillus* L., *P. cristatus* L. and *P. ater* L. *Kongel. Norsk Vid. Selsk. Skr.* 1956, 4: 1-54.
- Haftorn, S. 1982. Variation in body measurements of Willow Tit *Parus montanus*, together with a method for sexing live birds and data on degree of shrinkage in size after skinning. *Fauna Nor. Ser. C. Cinctus* 5: 16-26.
- Hansson, L. and Henttonen, H. 1985. Gradients in density variations of small rodents: the importance of latitude and snow cover. *Oecologia (Berl.)* 67: 394-402.
- Hogstad, O. 1978. Differentiation of foraging niche among tits, *Parus* spp., in Norway during winter. *Ibis* 120: 139-146.
- Hogstad, O. 1987. Social rank in winter flocks of willow tits *Parus montanus*. *Ibis* 129: 1-9.
- Hogstad, O. 1988a. Advantages of social foraging of willow tits *Parus montanus*. *Ibis* 130: 275-283.

- Hogstad, O. 1988b. Rank-related resource access in winter flocks of Willow Tit *Parus montanus*. *Ornis Scand.* 19: 169-174.
- Holmes, R.T. and Schultz, J. 1988. Food availability for forest birds: effects of prey distribution and abundance on bird foraging. *Can. J. Zool.* 66: 720-728.
- Hutchinson, G.E. 1978. An introduction to population ecology. Connecticut: Yale University Press.
- Jansson, C. 1982. Food supply, foraging, diet and winter mortality in two coniferous forest tit species. Dissertation. University of Gothenburg, Gothenburg.
- Jansso, C. and von Bromssen, A. 1981. Winter decline of spiders and insects in spruce *Picea abies* and its relation to predation by birds. *Holarct. Ecol.* 4: 82-93.
- Jansson, C., Ekman, J. and von Bromssen, A. 1981. Winter mortality and food supply in tits *Parus* spp. *Oikos* 37: 313-322.
- Keddy, P.A. Competition. London, New York, Chapman and Hall.
- Koivula, K. and Orell, M. 1988. Social rank and winter survival in the Willow Tit *Parus montanus*. *Ornis Fennica* 65: 114-120.
- Korpimäki, E. and Norrdahl, K. 1991. Numerical and functional responses of kestrels, short-eared owls, and long-eared owls to vole densities. *Ecology* 72: 814-826.
- Krams, I. 1990. Overnight weight loss of roosting great tits (*Parus major*) during severe winters. *Acta Ornithol. Lituanica* 2: 122-130.
- Laaksonen, M. and Lehtikoinen, E. 1976. Age determination of Willow and Crested Tit *Parus montanus* and *P. cristatus*. *Ornis Fennica* 53: 9-14.
- Leimar, O. 1988. Analysis of animal fighting. PhD thesis. Stockholm University.
- Lima, S. 1987. Distance to cover, visual obstructions, and vigilance in house sparrows. *Behaviour* 102: 231-238.
- Lima, S. and Dill, L.M. 1990. Behavioural decisions made under the risk of predation: a review and prospectus. *Can. J. Zool.* 68: 619-640.
- Lima, S., Wiebe, K.L. and Dill, L.M. 1987. Protective cover and the use of space by finches: is closer better? *Oikos* 50: 225-230.

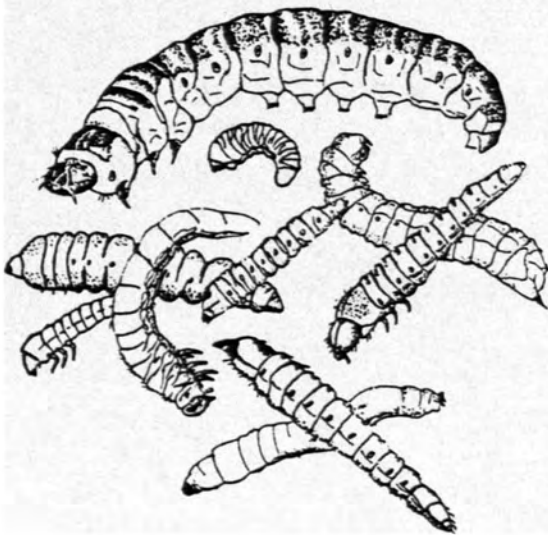
- MacArthur, R.H. 1972. Geographical Ecology. Harper and Row, New York.
- Matthysen, E. 1990. Nonbreeding social organization in *Parus*. In: Current Ornithology. Vol.7. D.M. Power, ed. Plenum Press, New York.
- May, R.M. Patterns of species abundance and diversity. In: ecology and evolution of communities. M.L. Cody, J.M. Diamond, eds. Cambridge, Harvard University Press.
- Morse, D. 1978. Structure and foraging patterns of flocks of tits and associated species in an English woodland during the winter. *Ibis* 120: 298-312.
- Norberg, R.A. 1977. An ecological theory of foraging time and energetics and choice of optimal food-searching method. *J. Anim. Ecol.* 46: 511-526.
- Norberg, U. 1979. Morphology of the wings, legs and tail of three coniferous forest tits, the Goldcrest, and the Treecreeper in relation to locomotor pattern and feeding station selection. *Philos. Trans. R. Soc. Lond. B, Biol. Sci.* 287: 131-165.
- Paine, R.T. 1966. Food web complexity and species diversity. *Am. Nat.* 100: 65-75.
- Palmgren, P. 1932. Zur Biologie von *Regulus regulus* L. und *Parus atricapillus borealis* L. Eine vergleichend - ökologische Untersuchung. *Acta Zoologica Fennica* 14: 1-113.
- Pearse, V. and Pearse M., Jr. 1987. Living Invertebrates. Oxford: Blackwell.
- Perrins, C.M. and Geer, T. 1980. The effect of sparrowhawks on tit populations *Ardea* 68: 133-142.
- Pianka, E.R. 1981. Competition and niche theory. In: Theoretical Ecology. Principles and applications. R.M. May, ed. Massachusetts: Sinauer Associates.
- Pulliam, H.R. and Mills, G.S. 1977. The use of space by wintering sparrows. *Ecology* 58: 1393-1399.
- Root, R.B. 1967. The niche exploitation pattern of the Blue-gray Gnatcatcher. *Ecol. Monog.*, 37: 317-350.
- Schoener, T.W. 1974. Resource partitioning in ecological communities. *Science* 185: 27-39.

- Schoener, T. W. 1982. The controversy over interspecific competition. *Am. Sci.* 70: 586-595.
- Schneider, K. J. 1984. Dominance, predation and optimal foraging in White-throated Sparrow flocks. *Ecology* 65: 1820-1827.
- Sih, A., Crowley, P., McPeck, M., Petranka, J. and Strohmeier, K. 1985. Predation, competition and prey communities: a review of field experiments. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 16: 269-311.
- Suhonen, J. 1991. Predation risk and competition in mixed species tit flocks. University of Jyväskylä.
- Suhonen, J. 1993a. Predation risk influences the use of foraging sites by tits. *Ecology* 74: 1197-1203.
- Suhonen, J. 1993b. Risk of predation and foraging sites of individuals in mixed-species tit flocks. *Anim. Behav.* 45: 1193-1198.
- Suhonen, J., Alatalo, R. V., Carlsson A. and J. Høglund. 1992. Food resource distribution and the organization of the *Parus* guild in a spruce forest. *Ornis Scand.* 23: 467-474.
- Svensson, L. 1992. Identification guide to European passerines. Naturhistoriska Riksmuseet, Stockholm.
- Szekely, T., Step, T. and Juhasz, T. 1989. Mixed species flocking of tits (*Parus* spp.): a field experiment. *Oecologia (Berl.)* 78: 490-495.
- Terborgh, J. and J. Faarborgh. 1980. Saturation of bird communities in the West Indies. *Am. Nat.* 116: 178-195.
- Thoday, J. M. 1953. Components of fitness. *Symp. Soc. Exp. Biol.*, 7: 96-113.
- Ulfstrand, S. 1977. Foraging niche dynamics and niche overlap in a guild of passerine birds in a south Swedish coniferous woodland. *Oecologia (Berl.)* 27: 23-45.
- Vilks, K. 1986. Atmiņas par putniem. R., Zinātne.
- Watts, B. D. 1991. Effects of predation risk on distribution within and between habitats in savannah sparrows. *Ecology* 72: 1515-1519.
- Whittaker, R. H. 1977. Evolution of species diversity in land communities. *Evol. Biol.* 10: 1-67.
- Wiens, J. A. 1978. On competition and variable environments. *Am. Sci.* 65: 590-597.

- Wiens, J.A. 1992a. The ecology of bird communities. Vol. 1. Functions and patterns. Cambridge University Press.
- Wiens, J.A. 1992b. The ecology of bird communities. Vol. 2. Processes and variations. Cambridge University Press.
- Wilson, E.O. 1975 Sociobiology. Harvard, Belknap Press.
- Zaret, T.M. 1980. Predation and freshwater communities. Yale, New Haven.
- Андреев А.В. 1980. Адаптация птиц к зимним условиям Субарктики. Изд-во Наука.
- Бардин А.В. 1975а. Сравнительное изучение жизненных циклов некоторых представителей рода *Parus* (Paridae, Aves). Автореф. канд. дис. Ленинградский ун-тет.
- Бардин А.В. 1975б. Поведение синиц и поползней при запасании корма. Вестн. Ленинградского ун-та, № 15.
- Виксне Я.А. 1958. Привлечение большой синицы. В сб.: Привлечение полезных птиц-дуплогнездников в лесах Латвийской ССР. с. 131-148. Р., Изд-во АН ЛССР.
- Вилкс К.А., Вилкс Е.К. 1958. Результаты опытов по пересаживанию яиц и птенцов в гнезда чужих видов (предварительное сообщение). В сб.: Привлечение полезных птиц-дуплогнездников в лесах Латвийской ССР. с. 167-176. Р., Изд-во АН ЛССР.
- Вилкс К.А., Вилкс Е.К. 1964. Экспериментальные исследования территориального поведения синиц и поползней. В сб.: Труды III Всесоюз. орнитол. конф. Проблемы орнитологии. с. 174-179. Львов.
- Руте Ю.Я., Бауманис Я.А. 1986. Многолетняя осенняя динамика численности нерегулярных мигрантов в Папе (Латвия). В кн.: Кольцевание и мечение птиц в СССР, 1979-1982 годы. с. 23-28. М., Наука.
- Панов Е.Н., Иваницкий В.В. 1975. Межвидовые территориальные отношения в смешанной популяции чернобокой каменки *Oenanthe finschii* и каменки плешанки *O. pleschanka* на полуострове Мангышлак. Зоол. ж. 54: 1357-1370.
- Панов Е.Н., Иваницкий В.В. 1979. Пространственные взаимоотношения четырех видов сорокопутов в Южной Туркмении. Зоол. ж. 58: 1518-1527.

Панов Е. Н., Зыкова Л. Ю., Костина Г. Н., Андрусенко Н. Н. 1980.
Социально обусловленная смертность в колониях черноголового
хохотуна (*Larus ichthyaetus*). I. Масштаб и причины ювенильной
смертности. Зоол. ж. 59: 1694-1704.

I



BARĪBAS RESURSU IZVIETOJUMS UN ZILĪŠU ĢILDES SOCIĀLO GRUPU TĒLPISKĀ ORGANIZĀCIJA PRIEŽU MEŽĀ

Indriķis Krams

Daugavpils Pedagoģiskā universitāte, LV-5407 Daugavpils.

Kopsavilkums. Ziemojošo ziliņu (*Parus*) un zeltgalviņu (*Regulus regulus* L.) barošanās vietu izvēle tika pētīta saistībā ar priežu (*Pinus sylvestris* L.) vainagos dzīvojošo posmkāju telpiskās izplatības īpatnībām. Vislielākais posmkāju un it sevišķi zirnekļu daudzums tika konstatēts vainagu ārējos sektoros. Tika noskaidrots, ka starp putnu daudzumu un to barības objektiem pastāv būtiska korelācija ($r_s=0.92$, $p<0.01$). Tomēr priežu vainagu ārējās daļās barojās mazāk putnu, nekā to varētu paredzēt pēc tur izvietotās posmkāju biomasas. Iegūto rezultātu analīze parādīja, ka ziliņu ģildes sugu barošanās nišu izvietojums ir labāk izprotams, ja vērā tiek ņemta arī plēsonības faktora ietekme. Pētījuma rajonā sastopamie zvirbulvanagi (*Accipiter nissus* L.) un apodziņi (*Glaucidium passerinum* L.) bija vienīgās zilītēm patiesi bīstamās plēsēju sugas. Plēsonības risks reducē tās priekšrocības, ko var sniegt barošanās ar barību visbagātākajās priežu vainagu daļās, tāpēc dominantās lielās zilītes (*Parus major* L.) barojās galvenokārt priežu stumbru tuvumā. Cekulzilītes (*Parus cristatus* L.) un pelēkās zilītes (*Parus montanus* de Selys-Longchamps) sociālajā hierarhijā ieņēma starpstāvokli, tomēr to barošanās nišas ar barības resursiem bija visnabadzīgākās, kamēr zeltgalviši un meža zilītes (*Parus ater* L.), jaukto grupu subdominanti, barojās priežu vainagu ārējos sektoros. Iegūtie rezultāti liecina, ka ziliņu ģildes sugu barošanās nišu telpisko izvietojumu vienlaicīgi nosaka gan starpsugu konkurence par barības resursiem, gan plēsonības risks.

IEVADS

Putnu sociālo apvienību pētījumi starpsugu konkurences teorijas ietvaros ir kļuvuši par tradicionālu evolucionārās bioloģijas sastāvdaļu. Ir pieņemts uzskatīt, ka starpsugu konkurence par barības resursiem ierobežo sugu barošanās nišu dimensijas (Cody, Diamond 1975; Strong et al. 1984; Diamond, Case 1986; Wiens 1989), un vēl nesen valdošais uzskats noteica, ka jebkāda sugu starpā novērojamā barošanās nišu izolācija kalpo par starpsugu konkurences pierādījumu. Pēdējo divdesmit gadu laikā ir veikti daudzi eksperimenti un novērojumi ar nolūku konstatēt starpsugu konkurenci (skat. Schoener 1983; Connell 1983; Wiens 1992). Tomēr tikai dažu pētījumu rezultāti spēja apliecināt starpsugu konkurences ietekmi uz sociālo dzīvnieku grupējumu telpisko organizāciju un indivīdu barošanās nišu izvēli gan grupu, gan populāciju līmenī. Priekšstatiem par starpsugu konkurenci ir ierādīta ievērojama vieta mūsdienu evolūcijas teorijā, tāpēc konkurences izpēte pieder pie bioloģijas aktualākajām problēmām. Pašlaik tiek izvērtēti iepriekšējo pētījumu neveiksmju cēloņi un kļūst skaidrs, ka, cenšoties atklāt starpsugu konkurences ārējās izpausmes, gandrīz pilnīgi tika ignorētas barības resursu izplatības īpatnību loma. Tāpat netika domāts par barības resursu un to ekspluatējošo sugu savstarpējās ietekmes nozīmi (Cody 1975; Hanski 1978; Abrams 1986). Detalizēti barības resursu un starpsugu konkurences pētījumi līdz šim ir veikti vienīgi ar Darvina ģirlikiem (*Geospiza* spp.) (Grant 1986), vēl dažiem zvirbulveidīgajiem (Holmes, Schultz 1988), nektārputniem (skat. Wiens 1992) un ar dienas plēsīgajiem putniem (piem. Korpimaki, Norrdahl 1991).

Zīlīšu starpsugu konkurence saistībā ar putnu barības resursiem ir analizēta tikai vienā pētījumā (Suhonen et al. 1992).

Zīlīšu starpsugu konkurences pētījumu pirmsākumi ir meklējami Anglijā (Gibb 1954, 1960) un Norvēģijā (Haftorn 1956b). Tie veiksmīgi tika turpināti gan Amerikā, gan Ziemeļeiropā (sk. Alatalo 1982; Alatalo et al. 1986). Laboratorijas apstākļos (Alatalo et al. 1986) un dabā (Alatalo et al. 1987) ir paveikti daudzi eksperimenti un novērojumi, kuru rezultāti liecina, ka starpsugu konkurence ir reāls zīlīšu jaukto grupu locekļu barošanās vietu izvēli ierobežojošs faktors.

Zīlīšu ģildes barības resursu pētījumos tika noskaidrots, ka priežu plantācijās dzīvojošo kukaiņu daudzums ziemas laikā pakāpeniski samazinās (Gibb 1960). Līdzīga parādība vēlāk tika konstatēta arī Zviedrijas egļu mežos (Askenmo et al. 1977; Jansson, Bromsen 1981; Gunnarsson 1983, 1985). Tāpat izdevās noskaidrot, ka tieši ziemojošās zīlītes ir kukaiņu skaita samazināšanās galvenais cēlonis. Eksperimentālajā pētījumā ar regulāras piebarošanas palīdzību ir izdevies samazināt ziemojošo cekulzīlīšu un pelēko zīlīšu mirstību. Tas ļauj secināt, ka ziemojošo *Parus* sugu barības resursi ir limitēti un neatjaunojami (Jansson et al. 1981).

Šī pētījuma mērķis bija novērtēt zīlīšu ģildes barības resursu izkliedi priežu vainagu dažādos sektoros, un veikt šo resursu blīvuma salīdzinājumu ar putnu sugu barošanās nišu telpisko izvietojumu. Pētījums ir paveikts Latvijas dienvidaustrumu daļā, kur zīlīšu jaukto grupu sastāvā bieži ziemo piecas sugas: pelēkā zīlīte (*Parus montanus* de Selys-Longchamps), cekulzīlīte (*Parus cristatus* L.), meža

zīlīte (*Parus ater* L.), lielā zīlīte (*Parus major* L.) un zeltgalvītis (*Regulus regulus* L.). Šo sugu indivīdu sociālie rangi starpsugu attiecībās ir tieši proporcionāli indivīdu ķermeņa masām (Hogstad 1978; Morse 1978). Tāpēc var paredzēt, ka dominanto sugu barošanās nišās varētu atrasties lielāki barības resursu krājumi. Ja šāda pozitīva korelācija netiek konstatēta, ir iespēja secināt, ka sugu barošanās vietu izvēli bez starpsugu konkurences varētu noteikt arī citi faktori. Tomēr, lai pilnīgāk pāliecinātos par blakusfaktoru ietekmi uz zīlīšu sugu telpisko organizāciju ar to vēl ir par maz. Tāpēc barības resursu pārdalīšana sugu starpā tika izpētīta arī ar nolūku pārliecināties par ģildes "piesātinājumu" attiecībā pret sugām pieejamās barības daudzumu. Piesātinājuma gadījumā ģildes sociālo grupu indivīdu barošanās nišās, neatkarīgi no šo indivīdu sugas piederības un sociālā stāvokļa, potenciāli pieejamo barības resursu daudzumam ir jābūt līdzīgam (Whittaker 1977; Terborgh, Faarborg 1980). Tas nozīmē, ka barības resursu patēriņa un resursu krājumu attiecībai visos koku vainagu sektoros ir jābūt vienādai. Turpretim jebkādas novirzes no šādas resursu un to konsumentu attiecības jau daudz noteiktāk liecinātu par blakusfaktoru ietekmi uz zīlīšu ģildes sugu telpisko organizāciju. Par potenciāli iespējamu blakusfaktoru tika uzskatīts plēsonības risks (Ekman 1986, 1987; Hogstad 1988, Suhonen et al. 1992), pieļaujot, ka, ietekmējot zīlīšu ģildes telpisko organizāciju, plēsonības risks var kalpot arī kā barības resursu alternatīva (Ekman 1986, 1987; Hogstad 1988).

MATERIĀLS UN METODES

Posmkāju paraugu ievākšana

Pētījums ir veikts Krāslavas tuvumā ($55^{\circ}53'$ N, $27^{\circ}12'$ E). Pētījuma rajonā ziemojošās zīlites apdzivoja damakšņa tipa mežaudzi, kurā dominēja apmēram 70 gadus vecas parastās priedes (*Pinus sylvestris* L.), bet parastās egles (*Picea abies* L.) veidoja meža otro stāvu.

1993. gadā posmkāju paraugi tika ievākti no četrām un 1994. gadā no piecām priedēm. Paraugi tika iegūti novembra beigās. Šajā laikā gaisa vidējā temperatūra bija zem 0°C un posmkāji bija mazaktīvi. Tā kā posmkāji nevairojās, šajā darbā tika pētīti zīlīšu barības resursi, kuru krājumi varēja sākt atjaunoties tikai ziemas beigās. Posmkāju paraugu ievākšana tika veikta pēc standartmetodes (Suhonen et al. 1992). Ievācot posmkāju paraugus, vispirms mežā pilnīgi nejaušā secībā tika izvēlēti koki, kuru augstums bija ne mazāks kā 14 m. Tāpat ar nejaušās izveles palīdzību katrā no četriem vainaga relatīvā augstuma sektoriem augstumiem nozāģēšanai tika izvēlēts viens zars. Tad, lai novērtētu kukaiņu kopējo skaitu un biomasu gan katrā atsevišķā koka vainaga sektorā, gan arī visā attiecīgās priedes vainagā, tika uzskaitīts zaru skaits 0.5 m virs un 0.5 m zem izvēlētā zara (1. tabula). Visi nozāģētie zari tika rūpīgi nolaisti zemē, kur uz polietilēna plēves katru no tiem vēlreiz pārzāģēja divās daļās. Savukārt katru no šīm daļām turpat mežā atkal dalīja divās daļās: ar zaļām skujām un bez tām. Iegūtās zaru daļas tika iesaiņotas polietilēna maisos un nogādātas laboratorijā. Rezultātā no katras priedes tika iegūti

sešpadsmit paraugi (2. tabula).

Laboratorijas apstākļos zaru daļas tika nosvērtas un sadalītas 10 cm garos gabaliņos. Pēc atkausēšanas katrs no šiem gabaliņiem uz vienu diennakti tika ievietots atsevišķā baltā plastmasas traukā, pret kura malām zaru fragmenti tika regulāri sisti. Šis ilgstošās procedūras mērķis bija atklāt zaru paraugos mitosos posmkājus. Īpaša uzmanība tika pievērsta tiem posmkājiem, kuru garums pārsniedza 1 mm. Iegūto posmkāju paraugu (n=887) uzglabāšanai tika izmantots 70% etilspirts. Posmkāju ķermeņa garums tika mērīts ar precizitāti līdz 0.5 mm. Lai iegūtu ziņas par posmkāju biomasu, to sausnes svars, pēc 24 stundu žāvēšanas termostātā (60⁰ C), tika svērts ar mikrosvariem. Gandrīz visi ievāktie posmkāji ir noteikti galvenokārt līdz to kārtas piederībai.

1. tabula. Darbā izmantoto priežu raksturojums (n=9). Romiešu cipari apzīmē vainaga relatīvo augstumu; I ir zemākais relatīvais augstums un IV ir visaugstākais relatīvais augstums.

Augstums	Zaru skaits		Zaru garums (m)		Zaru svars (kg)	
	\bar{x}	SD	\bar{x}	SD	\bar{x}	SD
IV	14.1	4.4	1.7	0.3	1.9	0.7
III	15.2	3.3	3.1	0.3	2.9	0.6
II	11.3	3.6	3.3	0.5	2.3	1.1
I	5.3	1.3	1.7	0.3	1.1	0.4

Paraugos visbiežāk tika konstatēti zirnekļi *Araneae* (81.2%), tiem sekoja *Homoptera* (6.7), *Hymenoptera* (4.8), *Diptera* (2.1), *Lepidoptera* (1.9), *Psocoptera* (1.4), *Heteroptera* (0.6), *Coleoptera* (0.4) un daži nenoteikti posmkāji (0.9). Šajos datos netika iekļauti vismazākie posmkāji (<1 mm), piemēram, *Collembola*, jo ir zināms, ka zilišu ģildes sugas tik mazus posmkājus gandrīz nemaz nepatērē (Palmgren 1932; Askenmo et al. 1977; Jansson, Bromssen 1981; Jansson 1982; Gunnarsson 1983, 1985). Tāpat jaunākajos pētījumos netika konstatēts, ka zilītes un zeltgalviši patērētu sīkos posmkājus un to olniņas (J. Suhonen pers. ziņ.).

2. tabula. Priežu bezskuju zaru un skujoto zaru vidējais svars (n=9). Romiešu cipari norāda priežu vainagu relatīvo augstumu.

Augstums	Iekšējo sektoru zari				Ārējo sektoru zari			
	Mazie zariņi		Skujas		Mazie zariņi		Skujas	
	\bar{x}	SD	\bar{x}	SD	\bar{x}	SD	\bar{x}	SD
IV	0.23	0.13	0.30	0.15	0.07	0.04	0.45	0.18
III	0.71	0.14	0.32	0.16	0.35	0.21	1.21	0.66
II	0.67	0.33	0.23	0.11	0.28	0.20	1.11	0.67
I	0.10	0.11	0.04	0.05	0.25	0.17	0.39	0.29

Barošanās nišas un jaukto bariņu sastāvs

Dati par zīlīšu barošanās vietu izvēli tika iegūti 1989./90. g. ziemas laikā (novembris - marts). Zīlīšu ģildes sugu barošanās nišu izvietojums un barības resursi bija pētīti tieši tajā pašā mežaudzē, kur vēlāk tika pētīti putnu barības resursi. Putnu barošanās uzvedība tika reģistrēta tikai priedēs, kuru augstums nebija mazāks par 9 m. Šajā darbā zīlīšu ģildes sugu barošanās vietas priežu vainagos tika reģistrētas izmantojot divus kritērijus: putna barošanās vietas relatīvais augstums un tās relatīvais attālums no stumbra. Priežu vainagi tika iedalīti četrās relatīvā augstuma kategorijās, bet attālums no stumbra tika iedalīts divās kategorijās: vainaga iekšējā daļa un vainaga ārējā daļa.

Turpmāk izmantotais jaukto zīlīšu bariņu vidējais sastāvs ir atvasināts no 28 bariņu sastāva datiem, kuri iegūti 1989./90. g. ziemā. Novērojumu rezultāti liecina, ka vidēji statistiskais zīlīšu bariņš Krāslavas apkārtnes priežu mežos sastāv no 3.3 pelēkajām zīlītēm, 2.9 cekulzīlītēm, 1.5 meža zīlītēm, 2.0 lielajām zīlītēm un 3.1 zeltgalvišiem.

Izpētot ap 30 katras sugas individu laika budžetus, tika konstatēts, ka minētās sugas priedēs caurmērā barojās 53, 70, 69, 75 un 52% no to kopējā barošanās laika. Tas nozīmē, ka putnu barošanās apstākļus tieši salīdzināt nav iespējams. Lai to varētu izdarīt bija nepieciešams absolūto katras sugas individu skaitu pārveidot putnu relatīvajā skaitā, attiecīgās sugas individu absolūto skaitu pareizinoš ar laika proporciju,

kuru šīs sugas indivīdi pavadīja priedēs. Aprēķinu rezultātā tika iegūts šāds vidēji statistiskā bariņa sastāvs: 1.7 pelēkās zīlites, 2.0 cekulzīlites, 1.0 meža zīlites, 1.5 lielās zīlites un 1.6 zeltgalviši.

REZULTĀTI

Posmkāju izplatība

Posmkāju skaits pieauga līdz ar priežu vainaga relatīvo augstumu gan vainaga iekšējā, gan ārējā daļā (3. tabula). Uz vainaga ārējas daļas zariem tika konstatēts būtiski lielāks posmkāju skaits nekā vainaga iekšējās daļās. Šie rezultāti ir iegūti analizējot visu posmkāju paraugus, tomēr aprakstītais zīlīšu barības resursu izplatības modelis paliktu tāds pats, ja analīzēti būtu tikai zirnekļu paraugi. Zirnekļu relatīvais skaits posmkāju kopā pārsniedza 80% un to skaita svārstības priežu vainagos bija nebūtiskas gan pa vertikālo ($r_s=0.04$, $p=0.95$, $n=36$), gan pa horizontālo asi (Vilkoksona kritērijs, $z=0.11$, $p=0.93$).

Caurmērā priežu augšējās daļās tika konstatēti mazāku izmēru posmkāji (3. tabula). Tas pats ir attiecināms arī uz zirnekļu ķermeņa garumu ($r_s=-0.21$, $p<0.001$). Tomēr salīdzinot vainagu ārējo un iekšējo sektoru paraugus, posmkāju ķermeņa garuma atšķirīgas netika konstatētas (3. tabula).

Izpētot posmkāju biomasas telpisko izkliedi tika noskaidrots, ka savu visaugstāko vērtību posmkāju biomasas sasniedz vainagu augšējos ($r_s=0.44$, $p<0.01$) un ārējos sektoros (Vilkoksona kritērijs, $z=5.21$, $p<0.001$), kas liecina par zīlīšu gildes sugu barības resursu nevienmērīgu izvietojumu.

Barošanās nišas un barības resursi

Visu piecu jaukto zīlīšu bariņu sugu individu laika budžetu

3. tabula. Posmkāju vidējais skaits un to izmēri dažādos priežu vainagu sektoros. Romiešu cipari norāda vainagu daļu relatīvo augtumu. Horizontālā virzienā zari ir iedalīti divās kategorijās: vainaga iekšējo un ārējo sektoru zari.

A. Posmkāju skaits (uz vienu zaru)

	Iekšējo sektoru zari			Ārējo sektoru zari			T	p
	\bar{x}	SD	n	\bar{x}	SD	n		
VI	11.9	8.2	9	28.1	15.3	9	8.0	ns
III	8.0	9.6	9	22.8	11.1	9	0.9	<0.01
II	4.8	4.5	9	10.2	7.7	9	3.5	<0.05
I	4.0	3.9	9	10.7	10.3	9	1.8	<0.05

$r_s = 0.31$, $p = 0.05$, $n = 36$

$r_s = 0.58$, $p < 0.001$, $n = 36$

B. Posmkāju svars (sausnes svars mg)

	Iekšējo sektoru zari			Ārējo sektoru zari			z	p
	\bar{x}	SD	n	\bar{x}	SD	n		
VI	0.33	0.47	113	0.44	1.06	237	0.21	0.82
III	0.53	0.55	83	0.54	0.81	174	1.42	0.14
II	0.65	1.27	45	0.47	0.57	99	0.38	0.53
I	0.52	0.99	31	0.73	1.25	105	1.95	0.05

$r_s = -0.09$, $p > 0.10$, $n = 272$

$r_s = -0.16$, $p < 0.001$, $n = 615$

C. Posmkāju garums (mm)

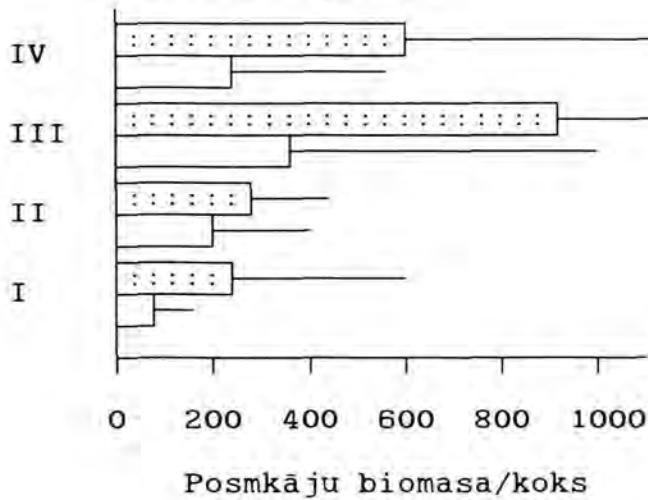
	Iekšējo sektoru zari			Ārējo sektoru zari			z	p
	\bar{x}	SD	n	\bar{x}	SD	n		
VI	1.9	1.2	113	2.3	1.6	237	0.10	0.95
III	2.5	1.1	83	2.6	1.8	174	0.76	0.40
II	2.8	1.3	45	2.9	1.8	99	1.05	0.25
I	2.5	1.3	31	2.6	1.7	105	1.33	0.14

$r_s = -0.12, p < 0.05, n = 272$ $r_s = -0.18, p < 0.001, n = 615$

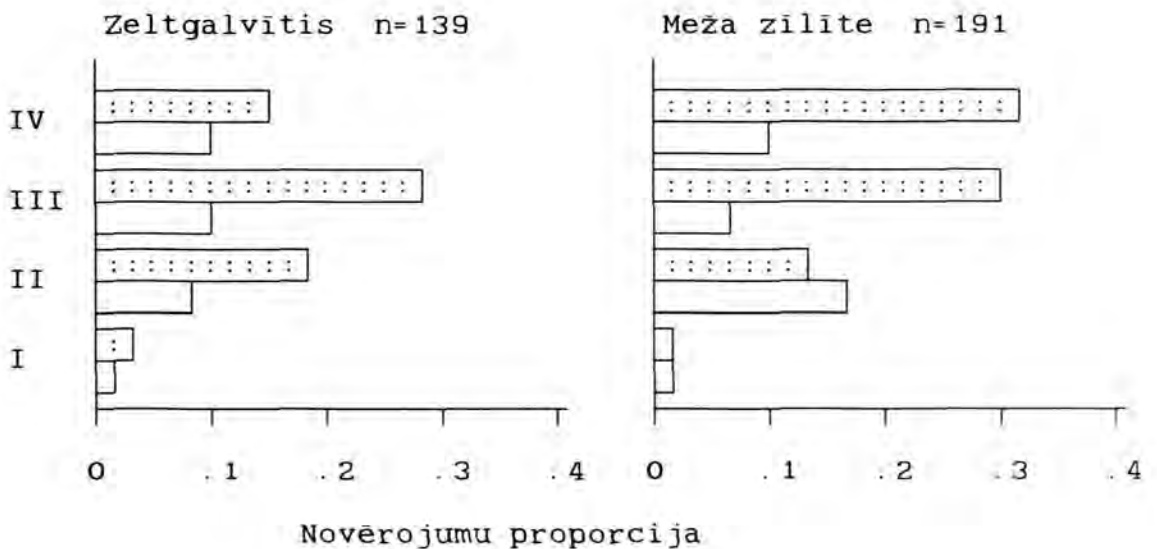
lielākā daļa tika veltīta barības maklēšanai priežu vainagu augšējos sektoros (1B.zīm.), kuros tika konstatēti vislielākie barības resursu krājumi (1A.zīm.). Šajos priežu vainagu sektoros meža zīlītes pavadīja 83.2% no to kopējā barošanās laika, kamēr zeltgalviši - 66.3%, cekulzīlītes - 62.5%, pelekās zīlītes - 55.7% un lielās zīlītes - 51.2%. Gandrīz visi putni, izņemot zeltgalvisus un meža zīlītes, barojās galvenokārt vainagu iekšējās daļās.

Meža zīlītes un zeltgalviši barojās ar barības resursiem visbagātākajās priežu vainagu daļās. Šo sugu individu blīvuma izkliedes analīze liecināja, ka putnu blīvums ir tieši proporcionāls barības resursu blīvumam. Tomēr šāda likumsakarība nebija attiecināma uz cekulzīlītēm, pelekajām zīlītēm un lielajām zīlītēm, jo korelācija starp šo sugu individu blīvumu un barības resursu blīvumu bija tuva nullei vai pat negatīva.

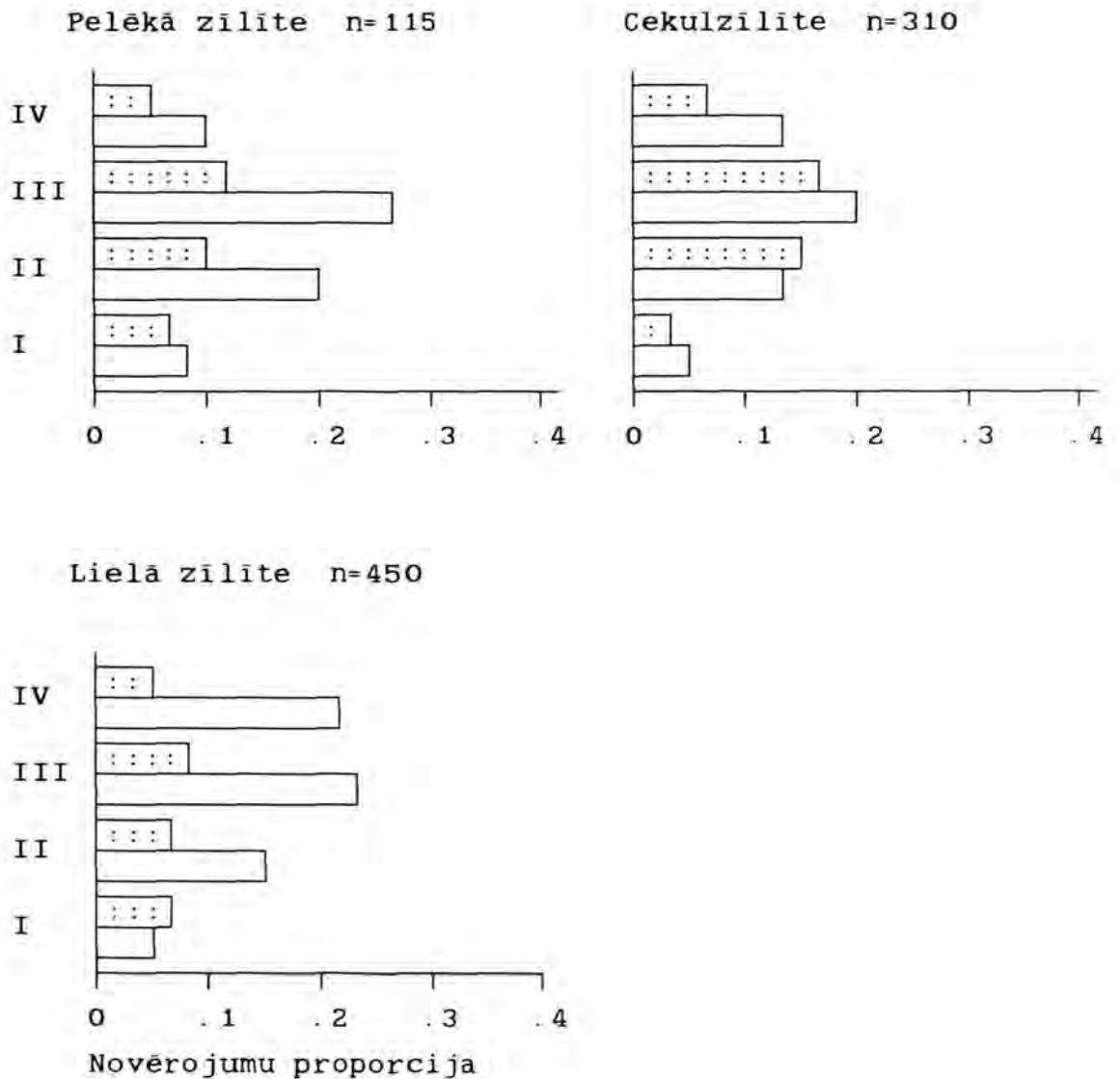
A. Barības resursi



B. Barošanās nišas



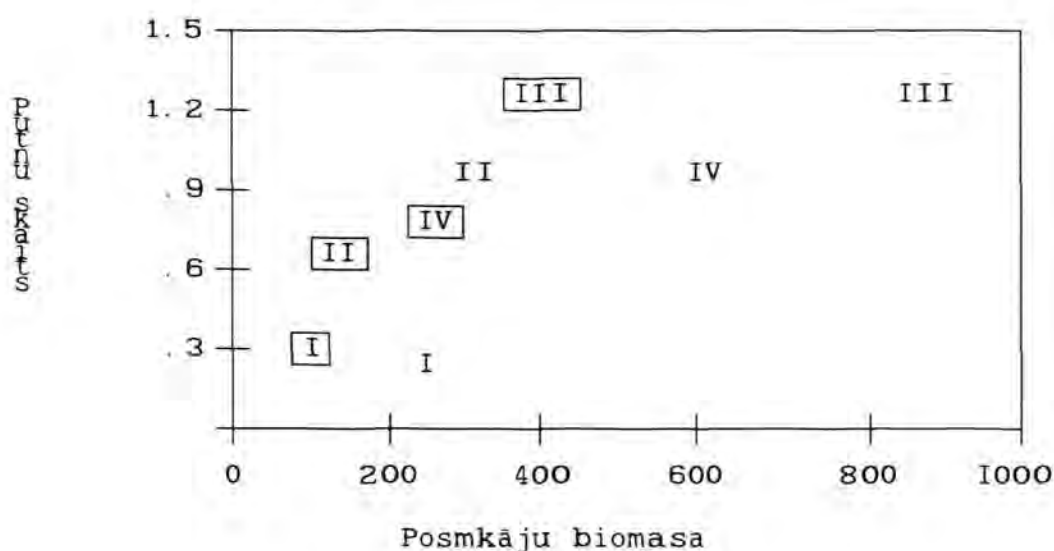
1. zim. (A) aprēķinātā posmkāju biomasa (sausnes svars mg/ koks) priedes vainaga četros relatīvajos augstumos. Vainaga augstuma ceturtdaļas pa horizontāli ir iedalītas iekšējos sektoros (neiekrāsots) un ārējos sektoros (punktēts). (B) jaukto zilīšu bariņu sugu barošanās nišas priedžu vainagos (n=barošanās novērojumu skaits). Romiešu cipari norāda priežu vainagu relatīvos augstumus.



1. zīm. (turpinājums). Aprēķinātā posmkāju biomasa (sausnes svars mg/ koks) priedžu vainagu četros relatīvajos augstumos.

Teorētiski var paredzēt, ka starp barības resursu apjomu un šo resursu konsumentu skaitu, neatkarīgi no citiem papildfaktoriem, būtu jāpastāv pozitīvai saistībai. Tas nozīmē, ka arī starp posmkāju biomasu katrā no astoņām priedžu vainagu daļām un kopējo ģildes putnu skaitu, kas attiecīgajos vainagu

sektoros šos resursus patērē, būtu jāpastāv pozitīvai korelācijai. Katrai no ģildes sugām ir sava vairāk vai mazāk telpiski norobežota barošanās niša. Zinot barošanās nišu izvietojuma īpatnības un individu skaitu, kas jauktajos bariņos pārstāv attiecīgās sugas, var aprēķināt putnu kopējo skaitu ikvienā no priedes vainaga sektoriem. Šādu aprēķinu rezultātā tika konstatēts, ka starp vainagu sektoros barību meklējošo individu daudzumu un posmkāju daudzumu patiešām pastāv pozitīva korelācija (2. zīm., $r_s=0.92$, $p<0.01$, $n=8$). Tomēr tika noskaidrots arī tas, ka putnu skaita un posmkāju biomasas attiecības vērtības samazinās virzienā no vainagu iekšējām daļām uz vainagu ārējām.



2. zīm. Posmkāju biomasa/priežu vainaga sektors (sausnes svars mg) pret individu skaitu, kas barojas attiecīgajā vainaga daļā. Romiešu cipari norāda vainaga relatīvo augstumu. Neapvilktie romiešu cipari norāda zaru daļas vainagu ārējos sektoros, bet apvilktie cipari apzīmē zarus vainagu iekšējās daļās.

Lai novērtētu zīlīšu un zeltgalvīšu individuālos barības resursu krājumus, vispirms nācās izpētīt posmkāju biomasas apjomus katras zīlīšu ģildes sugas barošanās nišā. Tas tika paveikts, novērtējot posmkāju biomasu katrā no astoņām priežu vainagu daļām un noskaidrojot attiecīgās sugas barošanās nišas izmērus katrā no attiecīgajām vainagu daļām. Relatīvi lielākais resursu daudzums tika konstatēts meža zīlīšu barošanās nišā. Nedaudz mazāks biomasas daudzums tika konstatēts zeltgalvīšu nišā. Vel vairāk posmkāju biomasas samazinājās cekulzīlīšu un pelēko zīlīšu nišās, sasniedzot viszemāko vērtību lielo zīlīšu barošanās nišā (4. tabula). Biomasas svārstības bija ievērojamas un, piemēram, meža zīlīšu barošanās nišā posmkāju skaits bija par aptuveni 60 % lielāks nekā pelēko zīlīšu nišā.

Izvērtējot zīlīšu ģildes sugu pārstāvju individuālos barības krājumus vēlreiz tika konstatēts, ka meža zīlītes un zeltgalvīši ir vislabāk nodrošināti ar ziemā neatjaunojamajiem barības resursiem (4. tabula).

4. tabula. Vidējais indivīdu skaits un korelācijas starp sugu barošanās nišām un posmkāju biomasu tajās. Vidējā posmkāju biomasas vērtība (sausnes svars mg) sugu barošanās nišas telpā ir iegūta biomasu katrā no vainaga daļām (1. A zīm.) reizinot ar vainaga daļas proporcionālo izmantošanas koeficientu (1. B zīm.) un summējot uz katru sugu attiecināmās vērtības.

	Pelēkā zīlīte	Cekul- zīlīte	Meža zīlīte	Lielā zīlīte	Zelt- galvītis
Indivīdu skaits	1.5	2.3	1.2	1.3	1.3
Korelācija (r_s) starp barošanās vietu izmantošanu un posmkāju biomasu	-0.60	-0.14	0.86	-0.40	0.90
p	>0.10	>0.10	<0.05	>0.1	<0.01
Vidējā posmkāju biomasas barošanās nišas telpā ziemas sākumā (sausnes svars mg/koks)	342	407	594	379	495
Vidējā posmkāju biomasas barošanās nišas telpā pret indivīdu skaitu (sausnes svars mg/koks)	402	429	570	398	505

DISKUSIJA

Ģildes piesātinājums

Posmkāju biomasas vērtība maksimums tika konstatēts priežu vainagu augšējos sektoros. Izrādījās, ka šajās vainagu daļās ir izvietoti vairāk nekā 70% no visas posmkāju biomasas. Līdzīgs posmkāju sadalījums ir novērots arī egļu mežos (Suhonen et al. 1992). Tomēr literatūrā ir atrodamas ziņas, ka egļu vainagos zirnekļu izplatība var nebūt atkarīga no augstuma (Jansson, Bromssen 1981). Tiek pat uzskatīts, ka egļu vainagu zemākajās daļās zirnekļu daudzumam ir tendence nedaudz pieaugt. Suhonena darba metodes un līdz ar to arī šī pētījuma metodes, atšķiras no Jansona un Bromsena metodēm, tāpēc rezultātus tieši salīdzināt nav iespējams. Jansons un Bromsens ir novērtējusi attiecību starp posmkāju masu un dzīvo zaru masu, kamēr Suhonena metodes mērķis bija konstatēt posmkāju biomasu katrā no koka vainaga telpiskajām daļām. Priežu dzīvo zaru blīvums pilnīgi noteikti pieaug līdz ar vainaga augstuma pieaugumu (2. tabula). Tāpat ir pierādīts, ka uz dzīvajiem zariem posmkāju skaits ir lielāks nekā uz nokaltušiem zariem vai uz tiem zaru posmiem, kur nav zaļo skuju (Gunnarsson 1990). Tāpēc ir grūti noticēt, ka posmkāju daudzums priežu vainagos varētu palielināties virzienā uz leju.

Dažādu sugu barošanās nišās konstatēto barības resursu daudzums caurmērā daudz neatšķiras. Kā ekstremāls piemērs ir minami vienīgi pelēko ziliņu un meža ziliņu barības resursi, kuru apjoms meža ziliņu barošanās nišā bija par 40 - 70 % lielāks. Tomēr, ja barības resursu loma barošanās nišu

telpiskajā sadalījumā nebūtu nozīmīga, tad barības resursu atšķirības sugu nišās varētu būt daudz lielākas, jo barības objektu izvietojums dažādās vainaga zonās ir ārkārtīgi mainīgs. Piemēram, vainagu augstākajos - ārējos sektoros tika konstatēti apmēram 20 reizes lielāki barības krājumi nekā vainaga apakšējos - iekšējos sektoros. Turklāt barības resursu ietekme uz putnu telpisko organizāciju ir skaidri saskatāma bariņu locekļu skaita un barības daudzuma attiecībās.

Resursu daudzums visu sugu barošanās nišās bija aptuveni līdzīgs. Tomēr gildes piesātinājumu izvērtējot ar individuālajām rezervēm, tika konstatēts, ka barības resursu starpsugu variācijas ir ievērojami lielākas. Aprēķini parāda, ka priežu vainagu ārējos sektoros vienam indivīdam pieejamais posmkāju daudzums ir aptuveni par 300% lielāks nekā vainagu iekšējās daļās atrodamie resursi. Tāpēc var secināt, ka barības resursi nebūt nav vienīgais zilišu gildes jaukto grupu telpiskās organizācijas faktors, kas nosaka barošanās vietu individuālo izvēli. Ja tas tā nebūtu, šī pētījuma rezultātā priežu vainagu ārējos sektoros tiktu konstatēts ievērojami lielāks putnu blīvums.

Rezultātu precizitāte

Aplūkojamais pētījums ir vienīgais līdz šim zināmais šāda veida mēģinājums izvērtēt zilišu gildes barības resursu izvietojumu priežu vainagos. Protams, iegūtie rezultāti ir visai aptuveni reālo parādību novērtējums un tāpēc būtu lietderīgi veikt izmantoto darba metožu jutības un iegūto rezultātu būtiskuma

analīzi. Šajā darbā svarīga loma tika ierādīta putnu individuālajiem barības resursiem. Individuālā pieeja ir svarīga jau tāpēc, ka dabiskā izlase darbojas tieši individu līmenī, bet šajā gadījumā, risinot ar barošanās vietu izvēli saistītās problēmas, katru individu visai precīzi var raksturot ar patērējamās enerģijas daudzumu, kas var būtiski atšķirties dažādu sugu salīdzinājumos. Parasti tiek uzskatīts, ka vieglākās sugas patērē mazāk enerģijas (absolūtās mērvienībās) nekā lielāku izmēru putni (Kendeigh et al 1977; Walsberg 1983; Bryant et al. 1985). Tomēr izmantojot smago ūdeni tika noskaidrots, ka tieši smagākās mežā ziemojošās zilišu sugas ikdienas vajadzībām patērē mazāk enerģijas (pelēkā zilīte - 41 kJ, cekulzilīte - 41 kJ un meža zilīte - 47 kJ) (Moreno et al. 1987). Izrādījās, ka meža zilišu lielākās prasības pēc enerģijas ir saistītas ar lielāku kustīgumu. Līdz ar to var secināt, ka 4. tabulas datus nav nepieciešams koriģēt, jo sugu ķermeņa svara atšķirības kompensē masai proporcionālais enerģijas patēriņš.

Šajā darbā iegūto rezultātu izpratni var apgrūtināt arī pētāmo sugu uzvedības un morfoloģijas īpatnības. Ir zināms, ka pat vienai ģildei piederošo sugu barības sastāvs, putnu morfofizioloģisko pazīmju ietekmē, var ievērojami atšķirties (Betts 1955). Morfofizioloģiskās īpatnības var noteikt arī sugām raksturīgo barošanās vietu izvēli (Alatalo 1982). Visbeidzot, pelēkās zilītes, cekulzilītes un meža zilītes veido lielas apslēptās barības rezerves, regulāri patērējot barību gan no savām, gan no citu individu radītajām slēptuvēm (Haftorn 1956a). Tas nozīmē, ka salīdzinot, piemēram, zeltgalvišu barības resursus un barību slēpjošo zilišu sugu resursu

enerģētisko vērtību, pastāv augsta rupjas kļūdas pieļaušanas varbūtība.

Ir iespējama vēl viena iegūto rezultātu un reālā stāvokļa neatbilstības situācija, proti, ir zināms, ka mazāka izmēra putni varētu patērēt mazāka izmēra barības objektus (Betts 1955). Tomēr darbā konstatēta posmkāju ķermeņa izmēru variācija bija neievērojama un statistiski pilnīgi nebūtiska attiecībā pret priezu vainagu horizontālo asi. Laboratorijas apstākļos iegūtie dati liecina arī par to, ka dažādu sugu indivīdi izmanto līdzīgas optimālās barības izveles stratēģijas, jo, neatkarīgi no ķermeņa svara un izmēriem, zīlītes patērēja gandrīz identisku izmēru barības objektus (Carlsson 1991).

Zīlītes uz stumbra barojas regulāri, tomēr uz zariem pavadītais laiks ir ievērojami lielāks, pārsniedzot 90% no putnu kopējā barošanās laika (Alatalo 1982). Tāpēc uz stumbra atrodamie barības objekti, kurus pārsvarā izmanto tikai mizuložņas (*Certhia familiaris* L.) un dzilnīši (*Sitta europaea* L.), nevarēja būtiski ietekmēt šī darba rezultātus.

Posmkāji ir zeltgalvišu vienīgais enerģijas avots, bet vairāku sugu zīlītēm to barības slēptuvju krājumi kalpo par būtisku enerģētiskā līdzsvara uzturēšanas avotu. Tā kā šo zīlīšu ikdienas barība tikai uz pusi var sastāvēt no posmkājiem (Haftorn 1956b), šis fakts nevar neietekmēt 4. tabulas datus. Tas nozīmē, ka barību slēpjošo zīlīšu barības resursu daudzums uz vienu putnu varētu palielināties aptuveni 2.7 reizes. Tomēr noslēptā barība ir īpaši nozīmīga tikai rudens sezonā un ziemā tās nozīme ievērojami samazinās. Vēl atliek pieminēt lielās zīlītes, kuras barību neslēpj, bet, regulāri meklējot vai nejauši atrodot, izmanto citu zīlīšu apsleptos barības

krājumus. Tas liek secināt, ka starp barību slēpjošo un barību neslēpjošo sugu barības resursu krājumiem acīmredzot nevar pastāvēt lielas atšķirības.

Enerģētiskās prasības un enerģijas pieejamība

Pētījumu rajonā jaukto zilišu bariņu teritoriju platība bija ap 9.5 ha. Priežu blīvums šajos mežos caurmērā bija ap 320 koki/ha. Zirnekļu sausnes enerģētiskā vērtība ir 24.0 kJ (Norberg 1978). Tas nozīmē, ka viena zilišu bariņa ziemas teritorijā potenciāli atrodamās barības enerģētiskā vērtība nav mazāka par 200 MJ. No šī enerģijas daudzuma zilītes un zeltgalviši piecu ziemas mēnešu laikā var patērēt ap 60 MJ. Lai iegūto šo enerģiju, putniem ir jāuzmeklē tikai 30% no to teritorijās augošo priežu vainagos dzīvojošajiem posmkājiem. Tomēr, ir jāievēro, ka pastāv vēl daži enerģijas izmantošanas ierobežojumi. Izrādās, ka zilītes galvenokārt pārtiek no lielāku izmēru posmkājiem (Askenmo et al. 1977; Jansson, Bromssen 1981; Gunnarsson 1983, 1985), jo mazāko posmkāju efektīva izmantošana ir enerģētiski dārgāka. Tomēr, pat ja zilītes nespēj izmantot visu izmēru posmkājus vienlīdz efektīvi, priežu vainagos pastāv kāds minimāls optimāla izmēra barības blīvums, kas ļauj putniem izdzīvot pat visbargākajās ziemas dienās. Sevišķi aukstajās dienās, kā arī reizēs, kad sniegs un ledus pārklāj kokus, putni jebkurā gadījumā kļūst atkarīgi no tādu posmkāju blīvuma, kas iegūstami bez lieliem enerģijas izdevumiem, bet satur to pietiekošā daudzumā, lai minimāli nepieciešamā aktivitāte tiktu saglabāta.

Un visbeidzot, analizējot iegūtos rezultātus ir jāreķinās arī ar to faktu, ka ziemas laikā lielākie zirnekļi apēd mazākos un eksploataācijas galarezultātā vismaz puse mazāko zirnekļu līdz pavasarim nodzīvot nespēj (Gunnarsson 1985).

Barošanās vietu izvēle alternatīvo faktoru ietekmē

Lai gan barības krājumi ir koncentrēti galvenokārt priežu vainagu augšējos un ārējos sektoros, putnu izvietojums atšķirās no posmkāju izplatības modeļa. Aptuveni 70% no kopējās posmkāju biomasas tika konstatēti zaru ārējās daļās (1. A zīm.), bet tikai ap 50% no ģildes bariņu indivīdiem šajā zonā barojās. Vainagu augšējā daļā tika konstatēti ap 75% no posmkāju biomasas, tomēr putni šeit pavadīja ne vairāk kā 60% no kopējā barības meklēšanai veltītā laika un rezultātā izrādījās, ka vislielākā posmkāju koncentrācija tika konstatēta divu subdominanto sugu barošanās nišās. Savukārt šis fakts liek secināt, ka barības resursi nebūt nav vienīgais faktors, kas priežu mežos nosaka zilišu ģildes jaukto bariņu telpisko organizāciju.

Ziemojošās zilītes pastāvīgi apdraud plēsēji, tāpēc plēsonība varētu piederēt pie svarīgākajiem putnu barošanās nišu telpiskās organizācijas faktoriem. Plēsonības mehānismi galvenajos vilcienos ir noskaidroti un ir zināms, ka plēsonības risks koku vainagu ārējos - eksponētajos sektoros ir būtisks. Tas ir apstiprinājies ne tikai vairākos netiesajos plēsonības lomas pētījumos (Suhonen 1993a, b; Krams 1996), bet arī Ekmana (1986) darbā par apodziņu (*Glaucidium passerinum* L.) tieši novērotās plēsonības ietekmi uz vairāku zilišu ģildes sugu

mirstību. Ekmana dati liecina, ka meža zīlītes un zeltgalviši ir galvenie apodziņa upuri. Latvijas apstākļos arī zvirbuļvanaga (*Accipiter nisus* L.) plēsonība var būt augsta riska faktors (Perrins, Geer 1980), un to ir apstiprinājuši pētījumu rajonā veiktie novērojumi (Krams 1996). Tāpēc būtu jāsecina, ka līdzās barības resursu ietekmei arī plēsonības izraaisitajam riskam ir liela loma barošanās nišu izveidošanās un telpiskās organizācijas procesos. Iegūtie rezultāti ļauj secināt, ka starp barības resursu ietekmi un plēsonības lomu pastāv kompromisu atgādinošas līdzsvara attiecības, kuras daļēji nosaka arī starpsugu konkurences īpatnības un sociālo indivīdu altruistiskā uzvedība.

Kā nākošā barības resursu alternatīva būtu jāmin barības vienību enerģētiskā vērtība, kas priežu vainagu dažādos sektoros un līdz ar to dažādu sugu barošanās nišās var būt nelīdzvērtīga. Ir samērā droši zināms, ka barošanās vainagu ārējās daļās ir enerģētiski dārgāks process (Norberg 1977, 1979; Alatalo 1982; Alatalo, Moreno 1987; Moreno et al. 1988). Tāpēc tādu smagāko sugu indivīdi kā lielās zīlītes, cekulzīlītes un pelēkās zīlītes, barojoties vainagu ārējos sektoros to dara salīdzinoši neproduktīvi, kamēr zeltgalviši un meža zīlītes vienu barības vienību iegūst "lētāk". Bet vējainās dienās un laikā, kad kokus klāj sniega kārtā smagākajiem indivīdiem barošanās vainagu ārējos sektoros enerģētiski var būt vēl neizdevīgāka.

Trešo alternatīvu barības resursiem var saistīt ar dažu zīlīšu sugu barības slēpšanas uzvedību (Smith 1991). Putnu barošanās vietu izvēli var ierobežot barības slēpšanai piemērotu vietu deficīts, jo vainaga daļas nav līdzvērtīgas

sajā ziņā. Putniem būtu nelietderīgi baroties un barību slēpt atšķirīgās vainagu zonās, jo tad slēptuves viegli varētu atrast citu sugu pārstāvji un barības slēpšanas uzvedības nozīme samazinātos (Haftorn 1956a). Tomēr ir izrādījies, ka meža zilišu barības slēpšanas uzvedība neaprobežojas ar vainagu ārējām zonām. Arī pelēkās zilītes barību bieži slēpj ārpus savām tradicionālajām barošanās vietām, jo izrādās, ka koku resnie, ar ķērpjiem apaugušie zari ir vispiemērotākās barības slēpšanas vietas. Šeit, lielo zilišu barošanās nišā, noslēptie barības krājumi tomēr ir relatīvi lielākā drošībā, jo pelēkās zilītes labi atceras savas slēptuves un atrod tās daudz biežāk nekā lielās zilītes (Brodin 1994).

SECINĀJUMI

Pētījuma rezultāti liecina, ka posmkāju izvietojuma īpatnības ietekmē zilišu gildes telpisko organizāciju. Par barības resursiem notiekošā starpsugu konkurence ir konstatēta gan lauka novērojumos (Alatalo et al. 1986; Kpamc 1988), gan laboratorijas eksperimentos (Alatalo et al. 1987). Ar papildpiebarošanu ir izdevies pat samazināt ziemojošo zilišu mirstību, kas liecina, ka ziemas laikā barība pieder pie neatjaunojamajiem resursiem, kuriem ir īpaša loma individuālās konkurētspējas saglabāšanā. Tā kā visas piecas jaukto bariņu sugas patērēja līdzīgus barības objektus, arī šī pētījuma rezultāti apstiprina atziņas, ka barības resursu krājumi ir limitēti, kas nosaka putnu blīvuma ciešu atkarību no barības biomasas variācijām.

Tomēr pētījuma rezultāti ir atklājuši arī to, ka konkurence par barības resursiem nav vienīgais faktors, kas ietekmē sugu barošanās nišu izvietojumu priežu vainagos. Uzskatot barības resursus par vienīgo nišu izvietojumu ietekmējošo faktoru bija jāparedz, ka putni vislielākās priekšrocības gūtu barojoties vainagu ārējos sektoros. Tomēr dominatās sugas visbiežāk tika konstatētas vainagu iekšējās daļās, kur to potenciālie barības krājumi bija daudz mazāki. Rezultātu analīzes gaitā noskaidrojās, ka zilišu barošanās vietu izvēli var ietekmēt arī tāds faktors kā apodziņu un zvirbulvanagu plēsonības risks. Pētījumu rajonā tika konstatēta zvirbulvanagu plēsonības ietekme, kuras lomu zilišu sugu telpiskās organizācijas procesos apliecina gan teorija (Houston, McNamara 1988; Houston et al. 1988; Mangel, Clark

1988; McNamara, Houston 1990), gan novērojumi dabā (Lima 1987; Lima, Dill 1990), gan laboratorijas eksperimenti (Alatalo et al. 1987).

Putnu barības resursu izvietojums priežu vainagos gandrīz neatšķirās no posmkāju telpiskā sadalījuma eglēs un tas liecina par šī sadalījuma kvalitatīvi universālo raksturu skijkoku vainagos. Priežu vainagos tika konstatēti mazāki zilīsu barības krājumi, ko var izskaidrot ar to, ka egļu vainagos ir vairāk dzīvo zaru.

Tomēr ir jākonstatē, ka daudzsugu sociālo agregāciju indivīdu barošanās nišu telpisko izvietojumu nosaka daudzu faktoru mijiedarbība. Tāpēc turpmākajos pētījumos būtu jāpievēršas atsevišķo faktoru komponentu izdalīšanai un faktoru mijiedarbības detalizētākai izpētei (Schneider 1984). Šāda pieeja varētu sniegt precīzāku informāciju par tiem selektīvajiem spēkiem, kas ietekmē katra indivīda barošanās vietas un konkurētspējas saglabāšanas stratēģiju izvēli.

LITERATŪRA

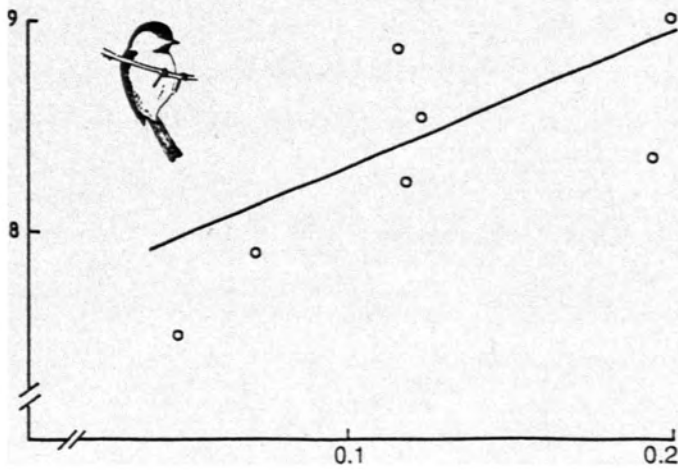
- Abrams, P. 1986. Character displacement and niche shift analyzed using consumer-resource models of competition. *Theor. Pop. Biol.* 29: 107-160.
- Alatalo R. V. 1982. Evidence for interspecific competition among European tits *Parus* spp: a review. *Ann. Zool. Fennici* 19: 309-317.
- Alatalo R. V., L. Gustafsson and A. Lundberg. 1986. Interspecific competition and niche changes in tits *Parus*: evaluation of non-experimental data. *Am. Nat.* 127: 819-834.
- Alatalo R. V., D. Eriksson, L. Gustafsson and K. Larsson. 1987. Exploitation competition influences the use of foraging sites by tits: experimental evidence. *Ecology* 68: 284-290.
- Alatalo, R. V. and J. Moreno. 1987. Body size, interspecific interactions, and use of foraging sites of tits (*Paridae*). *Ecology* 68: 284-290.
- Askenmo C. A., A. von Brommssen, J. Ekman and C. Jansson. 1977. Impact of some wintering birds on spider abundance in spruce. *Oikos* 28: 90-94.
- Betts, M. 1955. The food of titmice in oak woodland. *Ibis* 97: 282-323.
- Brodin, A. 1994. Time aspects on food hoarding in the Willow Tit. - Ph. D. dissertation, Stockholm University, Stockholm, Sweden.
- Bryant, D. M., Hails, C. J. and R. Prys-Jones. 1985. Energy expenditures by free-living Dippers (*Cinclus cinclus*) in winter. *Condor* 87: 177-186.
- Carlsson, A. 1991. Body size, prey handling efficiency, and choice of diets in three coniferous tits (*Paridae*). *Biol. J. Linn. Soc.*
- Cody, M. L. 1975. Towards a theory of continental species diversities: bird distributions over mediterranean habitat gradients. In: *Ecology and evolution of communities*, M. L. Cody, J. M. Diamond, eds. Cambridge, Harvard University Press.
- Cody M. L. and J. M. Diamond. 1975. *Ecology and evolution of communities*. Belknap Press, Cambridge.

- Connell, J. H. 1983. On the prevalence and relative importance of interspecific competition: evidence from field experiments. *Am. Nat.* 122: 661-696.
- Diamond, J. and T. Case. 1986. *Community ecology*. Harper and Row, New York.
- Ekman J. 1986. Tree use and predator vulnerability of wintering passerines. *Ornis Scand.* 17: 261-267.
- Ekman J. 1987. Exposure and time use in Willow Tit flocks: the cost of subordination. *Anim. Behav.* 35: 445-452.
- Gibb, J. 1954. Feeding ecology of tits, with notes on Treecreeper and Goldcrest. *Ibis* 96: 513-543.
- Gibb, J. 1960. Populations of tits and goldcrests and their food supply. *Ibis* 102: 163-208.
- Grant, P. R. 1986. *Ecology and evolution of Darwin's finches*. Princeton University Press, Princeton.
- Gunarsson, B. 1983. Winter mortality of spruce-living spiders: effect of spider interactions and bird predation. *Oikos* 40: 226-233.
- Gunarsson, B. 1985. Interspecific predation as a mortality factor among overwintering spiders. *Oecologia (Berl.)* 65: 498-502.
- Gunnarsson, B. 1990. Vegetation structure and the abundance and size distribution of spruce-living spiders. *J. Anim. Ecol.* 59: 743-752.
- Haftorn S. 1956a. Contribution to the food biology of tits especially about storing of surplus food. Part II: the Coal Tit (*Parus a. ater* L.). *Kgl. Norske Vidensk. Selsk. Skr.* 2: 1-52.
- Haftorn S. 1956b. Contribution to the food biology of tits especially about storing of surplus food. Part III: the Willow Tit (*Parus atricapillus* L.). *Kgl. Norske Vidensk. Selsk. Skr.* 3: 1-79.
- Haftorn S. 1956c. Contribution to the food biology of tits especially about storing of surplus food. Part IV: a comparative analysis of *Parus atricapillus* L., *P. cristatus* L. and *P. ater* L. *Kgl. Norske Vidensk. Selsk. Skr.* 4: 1-54.
- Hanski, I. 1978. Some comments on the measurement of niche metrics. *Ecology* 59: 168-174.
- Hogstad, O. 1978. Differentiation of foraging niche among tit,

- Parus* spp. in Norway during winter. *Ibis* 120: 139-146.
- Hogstad O. 1988. Rank-related resource access in winter flocks of Willow Tit *Parus montanus*. *Ornis Scand.* 19: 169-174.
- Holmes, R.T. and J.C. Schultz. 1988. Food availability for forest birds: effects of prey distribution and abundance on bird foraging. *Can. J. Zool.* 66: 720-728.
- Houston, A.I. and McNamara, J. 1988. Fighting for food: a dynamic version of the hawk-dove game. *Evol. Ecol.* 2: 51-64.
- Houston, A.I., Clark, C, McNamara, J. and Mangel, M. 1988. Dynamic models in behavioural and evolutionary ecology. *Nature* 332: 29-34.
- Jansson C. 1982. Food supply, foraging, diet and winter mortality in two coniferous forest tie species. Ph.D. thesis. University of Gothenburg, Gothenburg.
- Jansson C and A. von Bromssen. 1981. Winter decline of spiders and insects in spruce *Picea abies* and its relation to predation of birds. *Holarc. Ecol.* 4: 82-93.
- Jansson C., J. Ekman and A. von Bromssen. 1981. Winter mortality and food supply in tits *Parus* spp. *Oikos* 37: 313-322.
- Lima S.L. 1987. Distance to cover, visual obstructions, and vigilance in House Sparrows. *Behaviour* 120: 231-238.
- Lima S.L. and L.M. Dill. 1990. Behavioral decisions made under the risk of predation: a review and prospectus. *Can. J. Zool.* 68: 619- 640.
- Kendeigh, S.C., Dolnik, V.R. and V.M. Gavrilov. 1977. Granivorous birds in ecosystems. In: *Avian energetics*. J. Pinowski, S.C. Kendeigh, eds. Cambridge University Press, Cambridge.
- Korpimaki, E. and K. Norrdahl 1991. Numerical and functional responses of kestrels, short-eared owls, and long-eared owls to vole densities. *Ecology* 72: 814-826.
- Krams, I. 1996. Predation risk and shifts of foraging sites in mixed Willow and Crested Tit flocks. *J. Avian Biol.* (in press)
- Mangel, M. and C.W. Clark. 1988. Dynamic modelling in behavioural ecology. Princeton Univ. Press, Princeton, New York.

- McNamara, J. M. and A. I. Houston. 1990. The value of fat reserves in terms of avoiding starvation. *Acta Biotheor.* 38: 37-61.
- Morse, D. H. 1978. Structure and foraging patterns of flocks of tits and associated species in an English woodland during the winter. *Ibis* 120: 298-311.
- Norberg, R. A. 1977. An ecological theory of foraging time and energetics and choice of optimal food-searching method. *J. Anim. Ecol.* 46: 511-526.
- Norberg, R. A. 1978. Energy content of spiders and insects on branches of spruce (*Picea abies*) in winter; prey of certain birds. *Oikos* 31: 222-229.
- Norberg, U. 1979. Morphology of the wings, legs and tail of three coniferous forest tits, the Goldcrest, and the Treecreeper in relation to locomotor pattern and feeding station selection. *Philos. Trans. R. Soc. Lond. B, Biol. Sci.* 287: 131-165.
- Palmgren P. 1932. Zur Biologie von *Regulus regulus* L. und *Parus atricapillus borealis* L. Eine Vergleichende-Ökologische Untersuchung. *Acta Zool. Fenn.* 14: 1-113.
- Perrins, C. M. and T. Geer 1980. The effect of Sparrowhawk on tit populations. *Ardea* 68: 133-142.
- Schoener, T. W. 1983. Field experiments on interspecific competition. *Am. Nat.* 122: 240-285.
- Schneider K. J. 1984. Dominance, predation, and optimal foraging in White-throated Sparrow flocks. *Ecology* 65: 1820-1827.
- Smith, S. M. 1991. The Black-capped Chickadee: Behavioral Ecology and Natural History. Cornell University Press. London.
- Solheim R. 1984. Caching behaviour, prey choice and surplus killing by pygmy owls *Glaucidium passerinum* during winter, a functional response of a generalist predator. *Ann. Zool. Fenn.* 21: 301-308.
- Strong, D. R., Jr., Simberloff, D., Able, L. G. and A. B. Thistle. 1984. Ecological communities: conceptual issues and the evidence. Princeton University Press, Princeton.
- Suhonen, J. 1993a. Predation risk influences the use of foraging sites by tits. - *Ecology* 74: 1197-1203.
- Suhonen, J. 1993b. Risk of predation and foraging sites of

- individuals in mixed-species tit flocks. - Anim. Behav. 45: 1193-1198.
- Suhonen, J. and R. Alatalo. 1991. Hoarding sites in mixed flocks of Willow and Crested tits. *Ornis Scand.* 22: 88-93.
- Suhonen, J., Alatalo, R. V., Carlsson, A. and J. Hoglund. 1992. Food resource distribution and the organization of the *Parus* guild in a spruce forest. *Ornis Scand.* 23: 467-474.
- Terborgh, J. and J. Faarborgh. 1980. Saturation of bird communities in the West Indies. *Am. Nat.* 116: 178-195.
- Walsberg, G. E. 1983. Avian ecological energetics. In: *Avian biology*, Vol. 7. D. S. Farner, R. King, K. C. Parker, eds. Academic Press, New York.
- Werner E. E., J. F. Gilliam, D. J. Hall and G. G. Mittelbach. 1983. An experimental test of the effects of predation risk on habitat use in fish. *Ecology* 64: 1540-1548.
- Whittaker, R. H. 1977. Evolution of species diversity in land communities. *Evol. Biol.* 10: 1-67.
- Wiens, J. A. 1992. *The ecology of bird communities*. Vol. 1, 2: Cambridge University Press, Cambridge.
- Крамс И. 1988. Агрессивные взаимоотношения в зимующей синичьей стайке. Тезисы докл. XII Прибалт. орнитол. конф. Вильнюс.



PELĒKO ZĪLĪŠU UN CEKULZĪLĪŠU BAROŠANĀS NIŠU IZMAIŅAS UN PLĒSONĪBAS RISKS

Predation risk and shifts of foraging sites in mixed Willow and Crested tit flocks. 1996. J. Avian Biol. 27: 153-156.

Indriķis Krams

Daugavpils Pedagoģiskā universitāte, LV-5407 Daugavpils.

Kopsavilkums. Pelēkās zilītes (*Parus montanus* de Selys-Longchamps) un cekulzilītes (*Parus cristatus* L.), ziemojot jaukto bariņu sastāvā, izmanto atšķirīgas barošanās nišas. Dominantās cekulzilītes parasti barojas priežu vainagu augšējā daļā, kamēr pelēkās zilītes barību meklē zemāk. Šajā darbā tika pētītas ar barošanās nišām notiekošās pārmaiņas pelēko zilīšu un cekulzilīšu jauktajiem bariņiem pārmaiņus barojoties gan aptuveni 60 gadīgu priežu mežā, gan 15 gadīgu priežu jaunaudzē. Pieaugušā audzē plēsīgie putni zilītēm bija īpaši bīstami priežu vainagu apakšējās daļās, bet jaunaudzēs visbīstamākie bija vainagu augšējie sektori. Barojoties pieaugušajā audzē, cekulzilīšu barošanās vietas atradās vainagu augšējās daļās, bet, bariņiem ienākot jaunaudzē, šīs sugas indivīdi barību uzsāka meklēt jauno priedišu zemei tuvākajās daļās. Pelēkās zilītes, būdami subdominanti starpsugu attiecībās, pieaugušo priežu vainagos barojās zemāk nekā cekulzilītes, bet jaunaudzēs kokos to barošanās vietas bija izvietotas tuvāk vainagu virsotnēm. Abos gadījumos pelēko zilīšu barošanās nišas bija izvietotas pret plēsoņām viseksponētākajos priežu vainagu sektoros. Lai gan zvirbuļvanagu (*Accipiter nissus* L.) klātbūtne tika konstatēta regulāri un to plēsonības riska pakāpe bija visai augsta, tomēr tas netraucēja abu sugu zilītēm baroties optimāli. Tāpēc ziemojošo zilīšu starpsugu un starpindivīdu barošanās nišu telpiskā izvietojuma atšķirības var izskaidrot kā reakciju pret biotopiem raksturīgo plēsonības riska gradientu.

IEVADS

Cekulzīlītes (*Parus cristatus* L.) un pelēkās zīlītes (*P. montanus* de Selys-Longchamps) ziemas periodu bieži pavada nelielu jaukto bariņu sastāvā (Ekman 1979). Šajos bariņos katras atsevišķas sugas indivīdi savā starpā ar radniecības saitēm nav saistīti (Ekman 1979; Ekman, Askenmo 1984). Līdz ar to jauktajām grupām ir raksturīga lineārā tipa sociālā hierarhija, kur cekulzīlītes dominē pār pelēkajām zīlītēm, tēviņi dominē pār mātītēm, bet pieaugušās zīlītes dominē pār jaunajiem putniem (Hogstad 1987; Ekman 1979). Ziemas grupās zīlīšu mirstība ir cieši saistīta ar barošanās procesa efektivitāti un individuālo drošību (Jansson et al. 1981), tāpēc tādi resursi, kā barība un no plēsoņām drošās barošanās vietas tieši nosaka zīlīšu iespējas sekmīgi izdzīvot līdz nākošajai vairošanās sezonai. Tomēr resursu pārdale dominances strukturētajās grupās ir nevienlīdzīga, un zīlīšu grupu dominantie indivīdi nepieciešamības gadījumā var pilnīgi monopolizēt barību un drošības zonas, ierobežojot subdominantu iespējas dzīvībai svarīgos resursus izmantot (Ekman 1987; Hogstad 1988b). Pastāv uzskats, ka zīlīšu barošanās vietu izvēli vienlaicīgi nosaka plēsonības risks (Ekman 1986, 1987; Hogstad 1988b, Suhonen 1993a, b; Suhonen et al 1993) un konkurence (Alatalo et al 1985, 1987), bet tikai dominanti var brīvi izvēlēties vai nu no plēsoņām visdrošākās barošanās vietas, vai arī vietas ar augstu barības koncentrāciju.

Gatavojoties ziemai, pelēkās zīlītes un cekulzīlītes zem koku mizas, stumbru spraugās un citās slēptuvēs uzkrāj lielas sēkļu rezerves, kuras tiek izmantotas līdz pat pavasara sākumam. Tomēr uz koku zariem dzīvojošie posmkāji ir nesalīdzināmi svarīgāks ziemojošo zīlīšu enerģijas avots

(Palmgren 1932; Haftorn 1954, 1956a, b). Tomēr katra atsevišķa posmkāja enerģētiskā vērtība ir niecīga un to telpiskais izvietojums ir nevienmērīgs (Jansson, Bromssen 1981). Tāpēc ir jāšaubās, ka konkurence par barības resursiem spētu sniegt selektīvas priekšrocības kādai jaukto grupu indivīdu kategorijai.

Vairāku pētījumu rezultāti liecina, ka pieaugušajās audzēs priežu vainagu augšējās un iekšējās daļas ir drošākas attiecībā pret apodziņu (*Glaucidium passerinum* L.) plēsonību (Ekman, Askenmo 1984; Ekman 1986; Hogstad 1988b). Skandināvijas reģionā apodziņš ir visbiežāk sastopamais skujkoku mežos ziemojošo zilišu plēsējs, kurš savam upurim vienmēr uzbrūk no augšas (Mikkola 1983). Tas nozīmē, ka apodziņa bīstamība kļūst maksimāla, ja zilītes barojoties nonāk relatīvi atklātos priežu vainagu apakšējos sektoros. Jaunaudzū priedītes, kamēr to vainagu apakšējie zari nav ne nokaltuši, ne nokrituši, atšķiras no pieaugušo audžu priedēm ar to, ka tām nav raksturīgās atkailinātās stumbra daļas. Iespējams, ka šāda blīva apakšējo zaru struktūra tīri fiziski spēj zilītes pasargāt no plēsīgo putnu uzbrukumiem. Tāpēc var pieļaut, ka gan apodziņš, gan zvirbuļvanags, (*Accipiter nissus* L.), Baltijas reģiona divi nozīmīgākie dienas laika zvirbuļveidīgo putnu plēsēji (Transehe, Sināts 1936; Kontrimavičius 1990), jaunaudzēs sekmīgāk varētu medīt tos putnus, kuri barojas priežu galotņu tuvumā. Tā kā plēsonība pieder pie svarīgākajiem zilišu mirstības cēloņiem (Jansson et al. 1981), to barošanās vietām pieaugušo priežu mežā un priežu jaunaudzēs būtu jāatšķiras.

Šajā darbā tiek analizēta pelēko zilišu un cekulzilišu barošanās vietu izveles dinamika. Pētījuma mērķis bija noskaidrot zvirbuļvanagu izraisītā plēsonības riska ietekmi uz abu zilišu sugu barošanās augstumiem atšķirīgos biotopos.

MATERIĀLS UN METODES

Pētījums ir veikts Krāslavas tuvumā ($55^{\circ}47'$ N, $27^{\circ}12'$ E). Tika novēroti deviņu jaukto sugu zīlīšu bariņi, kuru sastāvā bija pelēkās zīlītes (vidējais īpatņu skaits = 5.0) un cekulzīlītes (vidējais īpatņu skaits = 2.8).

Pirms pētījumu sākuma visi putni bija iezīmēti ar individuālas kombinācijas krāsainajiem gredzeniem. Vecuma noteikšanai (*adult/juvenile*) tika izmantotas tādas pazīmes kā astes spalvu forma un to nodiluma pakāpe (Laaksonen, Lehikoinen 1976; Svensson 1992), bet dzimums tika noteikts pēc spārna un stulma garuma (Koivula, Orell 1988).

Sociālā hierarhija zīlīšu bariņos tika noteikta pēc indivīdu pāru agresīvo mijiedarbību rezultātiem, putniem barojoties ar saulespuķu sēklām apgādātās barotāvās. Pētot sociālo hierarhiju, es reģistrēju no 68 līdz 108 agresīvajām mijiedarbībām uz vienu jaukto grupu (kopā 848). Ar papildbarību zīlītes tika nodrošinātas tikai gredzenošanas un hierarhijas izpētes laikā. Individuālā hierarhijas ranga noteikšanai ir izmantota standartmetode (Koivula, Orell 1988). Novērojumu rezultātā tika konstatēts, ka dominantu un subdominantu savstarpējās attiecības visos bariņos bija stabilas un lineāras. Pastāvīgas reversās agresīvās mijiedarbības netika novērotas un tas apstiprina iepriekš veikto pētījumu secinājumus (Ekman 1979; Ekman, Askenmo 1984; Hogstad 1987a), ka cekulzīlītes dominē pār pelēkajām zīlītēm, tēviņi dominē pār mātītēm, bet pieaugušie putni gandrīz vienmēr dominē pār jaunajiem.

Jaukto grupu teritoriju vidējā platība bija 9.5 ha. Teritorijas daļēji aptvēra gan 20 gadus vecu priežu (*Pinus*

sylvestris L.) jaunaudzi ar minimālu kārpainā bērza piemistrojumu (*Betula pendula* L.), gan ap 60 gadus vecu priežu tīraudzi. Vidējais koku augstums jaunaudzē un pieaugušajā audzē bija attiecīgi 9 m un 22 m. Jaunaudze bija lielas biežības audze (1.0 - 0.9), bet pieaugušais mežs bija vidējas biežības audze (0.6). Zilišu barošanās uzvedība tika novērota 1993. g. janvārī - februārī un 1994. g. novembrī - decembra pirmajā pusē, parasti intervālā no plkst. 10.00 līdz 14.00. Novērojumu laikā pārmaiņus gan pieaugušo priežu audzē, gan jaunaudzē es reģistrēju zilišu barošanās vietu augstumus. Turpmākajai analīzei ikviena indivīda barošanās augstums priedes vainagā tika pārveidots relatīvajās mērvienībās (relatīvais barošanās augstums). Novērojamā indivīda barošanās augstums tika reģistrēts, ja putns vienā vietā barojās vismaz 15 s un šo intervālu kontrolēt palīdzēja elektroniskais metronoms. Lai samazinātu statistisko atkarību, novērojamā indivīda barošanās augstums vienā kokā tika reģistrēts tikai vienu reizi un vienas dienas laikā viena indivīda barošanās vietu augstums tika reģistrēts ne vairāk kā 10 reizes.

Novērojumu komentāri tika ierakstīti diktofonā. Vidēji viena pelēkā zilīte pieaugušo priežu audzē novērota 17.6 reizes, bet vienas cekulzilītes barošanās augstums reģistrēts 16.1 reizes. Jaunaudzē katra no pelēkajām zilītēm novērota 21.4 reizes, bet vienas cekulzilītes barošanās augstums reģistrēts 18.1 reizes. Statistiskajā analīzē atsevišķie novērojumi netika izmantoti. Kā neatkarīgie mainīgie, tos aizstāja indivīdu datu kopu mediānas (n=65). Lai konstatētu pelēko zilišu un cekulzilišu barošanās nišu nobīdes, es izmantoju divu paraugu Mann-Whitney kritēriju.

Pirmās pētījumu ziemas aukstākā mēneša (janvāra) gaisa

vidējā dienas laika temperatūra bija -3°C . Tikai vienu reizi gaiss atdzisa zemāk par -15°C . Uz zemes un kokiem sniegs gandrīz netika reģistrēts. Otrajā pētījumā ziemā gaisa vidējā temperatūra bija ap 0°C , tāpēc laika apstākļu ziņā abas ziemas var uzskatīt par līdzīgām.

REZULTĀTI

Zvirbuļvanagu plēsonība

Pētījumu rajonā zvirbuļvanagi tika redzēti vai dzirdēti caurmērā vismaz vienu reizi nedēļā. Medijot zīlītes pieaugušajā audzē zvirbuļvanagi lidoja nelielā augstumā turoties tieši zem priežu vainagiem (n=6). Turpretim jaunaudzū rajonu zvirbuļvanagi pārlidoja turoties tieši virs priedišu virsotnēm (n=11). Pētījumu vietā zvirbuļvanagu pāris bija vienīgie novērotie plēsīgo putnu pārstāvji. Pieaugušajā audzē es novēroju trīs veiksmīgus zvirbuļvanagu uzbrukumus, kuru rezultātā par plēsoņu upuriem kļuva divas jaunās pelēko zīlīšu mātītes un viens jauns tēviņš. Nesekmīgo medību laikā (n=3), kuras novērotas jaunaudzē, zvirbuļvanagi uzbruka zīlītēm priežu vainagu augšējos sektoros, bet upuri vajājot vienmēr nonāca līdz pat zemes līmenim.

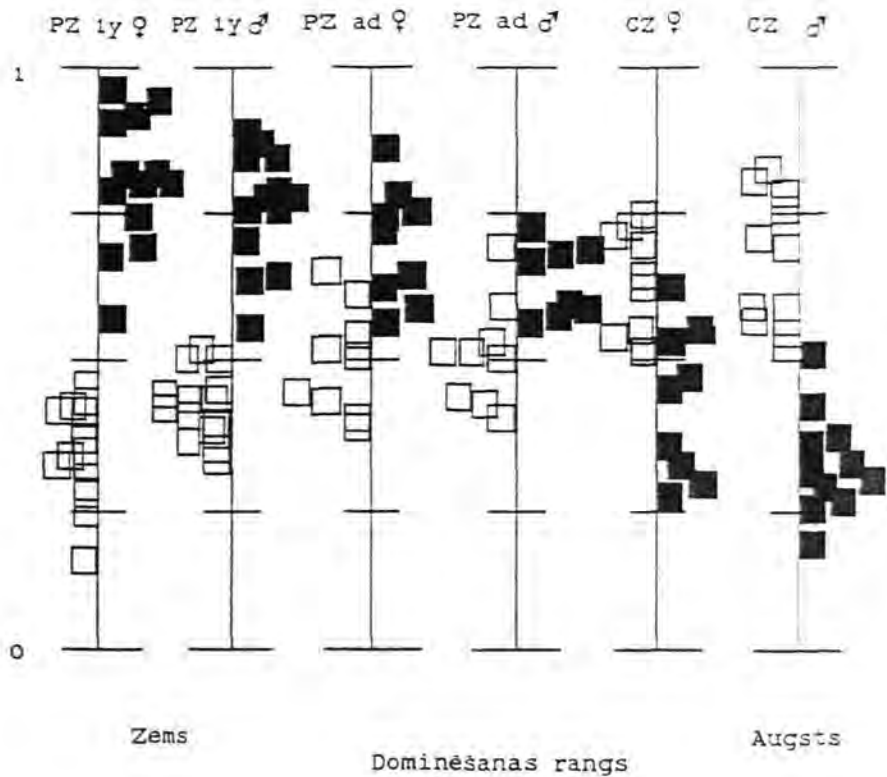
Barošanās vietas

Pieaugušo priežu audzē cekulzīlītes barojās vainaga augstākajās daļās, turpretim pelēkās zīlītes barojās zemāk un šīs atšķirības ir būtiskas (Mann-Whitney U-kritērijs, $z=-2.342$, $n_1=25$, $n_2=45$, $p<0.01$, 1.tabula, 1.zīm.). Arī jauktajām grupām ienākot jaunaudzē abas sugas turpināja baroties būtiski atšķirīgos relatīvajos vainaga augstumos (Mann-Whitney U-kritērijs, $z=-3.768$, $p<0.001$, 1.tabula, 1.zīm.). Tomēr cekulzīlītes no vainagu virsotnēm pārcēlās baroties uz jauno priedišu zemei tuvākajiem vainagu sektoriem, bet pelēkās zīlītes, pilnīgi pretēji cekulzīlītēm, barojās galvenokārt

1. tabula. Cekulzīlišu un pelēko zīlišu reaktīvie barošanās augstumi (individu (n=62) mediānu vidējie aritmētiskie un SD) pieaugušo priežu audzē un jaunaudzē.

	Pieaugušo priežu audze			Jaunaudzē			z	p
	\bar{x}	SD	n	\bar{x}	SD	n		
Cekulzīlīte	0.67	0.09	25	0.40	0.11	25	-3.48	<0.01
tēviņi	0.70	0.10	13	0.35	0.09	13	-2.97	<0.01
mātītes	0.64	0.09	12	0.46	0.12	12	-2.08	<0.01
Pelēkā zīlīte	0.45	0.11	45	0.72	0.10	45	-4.87	<0.01
vecie putni	0.51	0.09	18	0.67	0.09	18	-3.23	<0.01
tēviņi	0.52	0.09	9	0.70	0.11	9	-0.11	>0.05
mātītes	0.51	0.10	9	0.64	0.06	9	-2.17	<0.01
jaunie putni	0.39	0.08	27	0.77	0.07	27	-3.96	<0.01
tēviņi	0.44	0.05	14	0.75	0.08	14	-2.80	<0.01
mātītes	0.34	0.07	13	0.79	0.09	13	-3.02	<0.01

priedišu vainagu augšējās daļās. Jaunās pelēkās zīlītes, būdami bariņu subdominanti, abos biotopos barojās visekspontākajās priežu vainagu augšējos sektoros. Pelēko zīlišu veco tēviņu barošanās vietu augstuma izmaiņas biotopu maiņas gadījumos bija minimālas (1. tabula, 1. zīm.).



1. zīm. Cekulzīlišu un pelēko zīlišu individu relatīvie barošanās augstumi un individu kategoriju vieta bariņu sociālajā hierarhijā. Izmantoti sekojoši saīsinājumi: CZ - cekulzīlite, PZ - pelēkā zīlite, ad - putnu vecums lielāks par 1 gadu, 1y - putnu vecums mazāks par 1 gadu. Tūksie kvadrātiņi - barošanās vietas pieaugušajā audzē, aizkrāsotie kvadrātiņi - barošanās vietas jaunaudzē.

DISKUSIJA

Barošanās efektivitāte

Gaisa temperatūrai kļūstot negatīvai zīlītes ievērojami vairāk laika sāk veltīt barības meklēšanai un mazāk pievēršas pretplēsoņu aktivitātēm (Hogstad 1988a). Tas liecina par to, ka ziemas apstākļos zīlītēm var rasties ar neitrālas enerģijas bilances uzturēšanu saistītas grūtības. Turklāt ir zināms, ka, plēsonības riskam nesamazinoties, pelēko zīlīšu zemāko rangū individuāli ir spiesti baroties koku vainagu sektoros, kur potenciālo plēsoņu novērošanai ir jāvelta daudz laika (Ekman 1987). Tas savukārt liecina, ka arī ziemojošo zīlīšu laika budžets var kļūt saspringts.

Posmkāji ir svarīgākais ziemojošo zīlīšu barības avots un to izvietojums mežā nav vienmērīgs. Skandināvijā ir konstatēts, ka egļu vainagu ārējās daļās posmkāju koncentrācija ir ievērojami lielāka (Suhonen et al. 1992). Līdzīgs posmkāju telpiskais izvietojums ir atklāts arī priežu vainagos (I manuskripts), kur zīlīšu barības objektu daudzums būtiski palielinās virzienā no stumbra līdz dzīvajiem vainaga ārējās daļās.

Ja ziemas apstākļos barošanās priekšrocības pilnīgi noteikti pieaug koku vainagu ārējo daļu virzienā, kāpēc zīlīšu grupu dominanti tomēr necenšas monopolizēt šīs vietas, bet barojas tuvāk stumbram izvietotajos vainagu sektoros? Cēkulzīlītes un pelēkās zīlītes ziemo mežos un nekad tos neatstāj, kā to, piemēram, regulāri dara lielās zīlītes (*Parus major* L.). Mežs nebūt nav homogēns biotops un barojoties dažādu sugu kokos zīlītes izvēlas atšķirīgas barošanās vietas.

Meklējot barību eglēs dominanti priekšroku dod vainaga iekšējām daļām, bet priedēs un bērzos tie vairāk laika pavada vainaga augšējos sektoros. Vairāku pētījumu rezultāti liecina, ka dominanti, izvēloties minētās barošanās vietas, uz pretplēsoņu aktivitātes rēķina spēj būtiski paildzināt barošanās laiku (Caraco et al. 1980; Ekman 1987; Lima 1987). Zīlišu sociālo grupu subdominantie indivīdi, pastāvīgi izjūtot dominantu ietekmi, ir spiesti baroties koku vainagu perifērijā, kur plēsonības risks kļūst ievērojams. Mirstības atkarība no indivīdu hierarhijas ranga ir konstatēta tikai pelēko zīlišu (Ekman, Askenmo 1984; Koivula, Orell 1988) un Amerikas pelēko zīlišu (*Parus atricapillus* L.) grupās (Smith 1984). Šajos pētījumos ir atklājies, ka mirstības varbūtība pieaug līdz ar indivīdu hierarhijas ranga samazināšanos. Tas nozīmē, ka biotopu kvalitāti nosaka ne tikai tajos atrodamo barības objektu daudzums, bet arī šo biotopu patversmes īpašības (Grubb, Greenwald 1982; Schneider 1984; Ekman 1987).

Šī pētījuma rezultāti parāda, ka zīlītes ir spējīgas novērtēt koku sugu pretplēsoņu aizsardzības kvalitāti. Pieaugušajā audzē zvirbulvanagi putnus apdraudēja priežu vainagu zemākajos sektoros, kamēr jaunaudzē plēsēju uzbrukumus šajā augstumā pilnīgi ierobežoja blīva sīku zariņu josla. Tas nozīmē, ka jaunaudzē, barojoties priedišu galotņu tuvumā, zīlītes bija pakļautas lielākam plēsonības riskam. Cekulzīlišu barošanās nišu nobīde no vainagu augšējām daļām pieaugušajā audzē uz vainagu apakšējiem sektoriem jaunaudzē, liecina par atbildes reakciju uz biotopu pretplēsoņu aizsardzības īpašībām. Savukārt pelēko zīlišu barošanās nišas bija izvietotas plēsonības faktora ietekmei vairāk pakļautajos priežu vainagu sektoros gan pieaugušajā audzē, gan jaunaudzē. Acimredzot

pelēko zilišu zemais sociālais rangs liedza tām brīvi izvēlēties barošanās vietas. Tomēr pelēko zilišu pieaugušie indivīdi salīdzinājumā ar jaunajām pelēkajām zilītēm barojās drošākās vietās kā pieaugušajā audzē, tā arī jaunaudzē. Tas nozīmē, ka tikai augstāko rangu indivīdiem ir priekšrocības barošanās vietu izvēlē, kas rezultātā acīmredzot noved pie sociālo grupu locekļu diferencētas mirstības.

Pētījumu laikā nav reģistrēts neviens pieaugušā putna pazušanas vai nāves gadījums. Trīs jaunās pelēkās zilītes kļuva par zvirbulvanagu upuriem, un tā ir tieša liecība par jauno un veco putnu mirstības atšķirībām. Arī viena pelēko zilišu jaunā tēviņa un triju jauno mātišu pazušana var kalpot par netiešu pierādījumu idejai, ka jauno putnu mirstības pakāpe ir ārkārtīgi augsta (Ekman 1984). Tomēr pastāv arī cits jauno putnu pazušanas izskaidrojums, proti, minētie indivīdi varēja aizpildīt vakantās vietas kaimiņu grupās (Ekman et al. 1981).

Saskaņā ar teoriju, sociālā dominēšana ir indivīda prioritārais stāvoklis attiecībā uz dzīvībai svarīgu resursu izmantošanas priekšrocībām. Šajā pētījumā tika konstatēts, ka zilišu grupu dominantie indivīdi savu priekšrocību ietvaros konsekventi izvēlējās noteiktas barošanās vietas, kuru izvēle nebija tieši atkarīga no tajās potenciāli iegūstamā barības daudzuma. Dominantās cekulzilītes pieaugušajā audzē izvēlējās drošākos priežu vainagu augšējos sektorus, bet jauktajām grupām ienākot jaunaudzē, tās turpināja baroties pret plēsoņu uzbrukumiem drošajās barošanās vietās, kas šoreiz atradās priežu vainagu zemākajās daļās. Pelēko zilišu barošanās vietu izvēles modelis bija pretējs aprakstītajam. Salīdzinot ar citiem savas sugas indivīdiem, pelēko zilišu dominanti barojās mazāk riskantās vietās abās priežu audzēs. Dominanto putnu

barošanās vietu izvēles stratēģija samazina mirstības varbūtību. Tāpēc dominantiem ir lielākas iespējas izdzīvot līdz nākošajai vairošanās sezonai, bet dzīvības saglabāšana ir galvenā ziemojošo zīlīšu individuālās konkurētspējas sastāvdaļa.

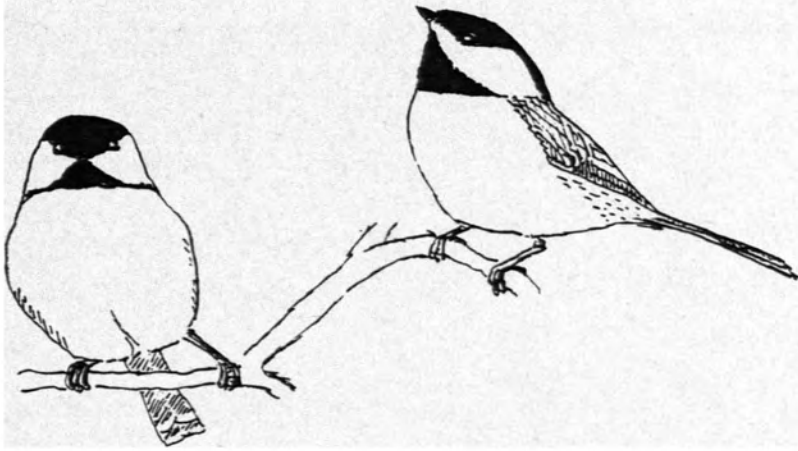
Pateicības. Esmu pateicīgs Janam Ekmanam, Olavam Hogstadam, Jukam Suhonenam un diviem anonīmajiem recenzentiem par vērtīgajiem komentāriem. Esmu pateicīgs arī Ilvai Evertei un Zaigai Ikerei par raksta oriģinālvalodas (angļu) uzlabošanu kā arī Arturam Škuteim par palīdzību darbā ar datoriem.

LITERATŪRA

- Alatalo, R.V., Gustafsson, L. and Lundberg, A. 1986. Interspecific competition and niche changes in tits (*Parus* spp.): evaluation of nonexperimental data. *Am.Nat.* 127: 819-834.
- Alatalo, R.V., Eriksson, D., Gustafsson, L. and Larsson, K. 1987. Exploitation competition influences the use of foraging sites of tits: experimental evidence. *Ecology* 68: 284-290.
- Caraco, T., Martindale, S. and Pulliam, H.R. 1980. Avian flocking in presence of a predator. *Nature* 285: 400-401.
- Ekman, J. 1979. Coherence, composition and territories of winter social groups of the Willow Tit *Parus montanus* and the Crested Tit *P.cristatus*. *Ornis Scand.* 10: 56-68.
- Ekman, J. 1984. Density-dependent seasonal mortality and population fluctuations of the temperate-zone Willow Tit (*Parus montanus*). *J. Anim. Ecol.* 53: 119-134.
- Ekman, J. 1986. Tree use and predator vulnerability of wintering passerines. *Ornis Scand.* 17: 261-267.
- Ekman, J. 1987. Exposure and time use in Willow Tit flocks: the cost of subordination. *Anim. Behav.* 35: 445-452.
- Ekman, J. and Askenmo, C. E. H. 1984. Social rank and habitat use in Willow Tit groups. *Anim. Behav.* 32: 508-514.
- Ekman, J., Cederholm, G. and Askenmo, C. 1981. Spacing and survival in winter groups of Willow Tit *Parus montanus* and Crested Tit *P.cristatus* - a removal study. *J. Anim. Ecol.* 50: 1-9.
- Haftorn, S. 1954. Contribution to the food biology of tits especially about storing of surplus food. Part I: the Crested Tit (*Parus cristatus* L.). *Kgl. Norske Vidensk. Selsk. Skr.* 1953 Nr 4: 1-123.
- Haftorn, S. 1956a. Contribution to the food biology of tits especially about storing of surplus food. Part II: the Coal Tit (*Parus ater* L.). *Kgl. Norske Vidensk. Selsk. Skr.* 1956 Nr 2: 1-52.
- Haftorn, S. 1956b. Contribution to the food biology of tits especially about storing of surplus food. Part III: the Willow Tit (*Parus atricapillus* L.). *Kgl. Norske Vidensk. Selsk. Skr.* 1956 Nr 3: 1-79.

- Hogstad, O. 1978. Differentiation of foraging niche among tit, *Parus* spp. in Norway during winter. *Ibis* 120: 139-146.
- Hogstad, O. 1987a. Social rank in winter flocks of Willow Tits *Parus montanus*. *Ibis* 129: 1-9.
- Hogstad, O. 1987b. It is expensive to dominant. *Auk* 104: 333-336.
- Hogstad, O. 1988a. Advantages of social foraging of Willow Tits *Parus montanus*. *Ibis* 130: 275-283.
- Hogstad, O. 1988b. Rank-related resource access in winter flocks of Willow Tits *Parus montanus*. *Ornis Scand.* 19: 169-174.
- Hogstad, O. 1988c. Social rank and antipredator behaviour of Willow Tits *Parus montanus* in winter flocks. *Ibis* 130: 45-56.
- Hogstad, O. 1989. Subordination in mixed-age bird flocks - a removal study. *Ibis* 131: 128-134.
- Grubb, T.C. and Greenwald, L. 1982. Sparrows and a brushpile: foraging response to different combinations of predation risk and energy cost. *Anim. Behav.* 30: 637-640
- Jansson, C. and Bromssen, A. von. 1981. Winter decline of spiders in spruce *Picea abies* and its relation to predation by birds. *Holarct. Ecol.* 4:82-93.
- Jansson, C., Ekman, J. and Bromssen, A. von. 1981. Winter mortality and food supply in tits *Parus* spp. *Oikos* 37: 313-322.
- Koivula, K. and Orell, M. 1988. Social rank and winter survival in the Willow Tit *Parus montanus*. *Ornis Fenn.* 65: 114-120.
- Kontrimavicius, V. 1990. Lithuanian Fauna. Mosklas, Vilnius.
- Laaksonen, M. and Lehikoinen, E. 1976. Age determination of Willow and Crested Tit *Parus montanus* and *P. cristatus*. *Ornis Fenn.* 53: 9-14.
- Lima, S.L. 1987. Distance to cover, visual obstructions, and vigilance in house sparrows. *Behaviour* 102: 231-238.
- Mikkola, H. 1983. Owls of Europe. T & AD Poyser, Calton.
- Palmgren, P. 1932. Zur Biologie von *Regulus r. regulus* (L.) und *Parus atricapillus* (Selys.). Eine vergleichend - ökologische Untersuchung. *Acta Zool. Fenn.* 14: 1-113.
- Schneider, K.J. 1984. Dominance, predation, and optimal foraging in White-throated Sparrow flocks. *Ecology* 65: 1820-1827.

- Smith, S. 1984. Flock switching in chickadees: why be a winter floater? *Am. Nat.* 123: 81-98.
- Suhonen, J. 1993a. Predation risk influences the use of foraging sites by tits. *Ecology* 74: 1197-1203.
- Suhonen, J. 1993b. Risk of predation and foraging sites of individuals in mixed-species tit flocks. *Anim. Behav.* 45: 1193-1198.
- Suhonen, J., Alatalo, R. V., Carlsson, A. and Hoglund, J. 1992. Food resource distribution and the organization of the *Parus* guild in a spruce forest. *Ornis Scand.* 23: 467-474.
- Suhonen, J., Halonen, M. and Mappes, T. 1993. Predation risk and the organization of the *Parus* guild. *Oikos* 66: 94-100.
- Transehe N., Sināts R. 1936. *Latvijas putni*. R., Mezu Departamenta Izdevums.



JAUKTAJOS BARIŅOS ZIEMOJOŠO PELĒKO ZĪLĪŠU UN CEKULZĪLĪŠU ENERĢIJAS REZERVES

Indriķis Krams

Daugavpils Pedagoģiskā universitāte, LV-5407 Daugavpils.

Kopsavilkums. Zīlīšu ģildes sugas visbiežāk ziemo jaukto bariņu sastāvā. Sociālais dzīvesveids sekmē gan jauktajos, gan vienas sugas veidotajos bariņos iesaistīto zīlīšu individuālās konkurētspējas saglabāšanos līdz nākošajai vairošanās sezonai. Vienas sugas veidoto grupu locekļu skaitu nosaka biotopā atrodamie barības resursi un iekšsugas konkurence. Dominantie indivīdi līdz dienas beigām uzkrāj mazākas zemādas tauku rezerves, kas liecina par plēsonības ietekmi uz barošanās procesu. Subdominanti, uzkrājot lielākas tauku rezerves, sevi vairāk pakļauj plēsonības riskam. Tas norāda, ka subdominanti, būdami atkarīgi no dominanto indivīdu ietekmes, nespēj paredzēt barošanās un ar to saistītās izdzīvošanas iespējas nākošajā dienā, bet lielākās enerģijas rezerves zināmā mērā var kompensēt šo nenoteiktību. Izpētot jauktajās grupās ziemojošo pelēko zīlīšu (*Parus montanus* de Selys-Longchamps) un cekulzīlīšu (*Parus cristatus* L.) individuālās tauku rezervju uzkrāšanas stratēģijas un agresīvos konfliktus, tika noskaidrota zīlīšu jaukto grupu adaptīvā loma tās locekļu individuālās konkurētspējas saglabāšanā. Pelēko zīlīšu tauku uzkrāšanas stratēģijas kopumā bija neatkarīgas no cekulzīlīšu ietekmes. Tomēr agresīvo attiecību analīze parādīja, ka pelēko zīlīšu un cekulzīlīšu intensīvā iekšsugas interference būtiski samazinājās abām sugām apvienojoties jauktajās grupās. Turklāt starpsugu interference atšķirībā no iekšsugas konfliktiem izraisīja salīdzinoši mazākus laika zudumus indivīdu laika budžetos. Tas nozīmē, ka zīlītes, neatkarīgi no sociālā stāvokļa, jaukto grupu sastāvā barojas lielākā drošībā, jo iekšsugas interferences samazināšanās rezultātā sociālie indivīdi vairāk laika spēj veltīt aizsardzībai pret plēsoņām.

IEVADS

Vairošanās sezonas beigās pieaugušās zīlītes turpina apdzīvot savas ligzdošanas teritorijas (Hogstad 1989), kamēr jaunie putni kādu laiku klejo un tikai pēc dispersijas pievienojas veco putnu pārišiem (Dhondt 1978; Nilsson, Smith 1988). Šādās grupās zīlītes pavada ziemu un sagaida nākošo vairošanās sezonu. Zīlītes ar radniecības saitēm nav saistītas (Ekman 1979; Ekman, Askenmo 1984), un individu starpā valda stingra sociālā kārtība. Bariņu hierarhijā vecie putni dominē pār jaunajiem, un tēviņi gandrīz vienmēr dominē pār mātītēm (Smith 1976; Ekman 1979; Hogstad 1987). Dominantiem ir neierobežotas tiesības monopolizēt tādus resursus kā barība un pret plēsoņām drošākas barošanās vietas (Ekman 1987; Hogstad 1988b). Tāpēc subdominantajiem indivīdiem, pieņemot tiem atvēlētās submisīvās lomas, parasti ir jārēķinās ar neprognozējamiem barošanās apstākļiem (Clark, Ekman 1995).

Lai gan zemais hierarhijas rangas ierobežo jauno putnu sociālā dzīvesveida priekšrocību loku, tomēr to individuālā konkurētspēja sasniedz visaugstāko vērtību tieši tad, kad jaunās zīlītes ziemo kopā savas sugas vecākas paaudzes pārstāvjiem (Ekman et al. 1981; Hogstad 1988a). Ja grupās apvienojas tikai jaunie putni, tad to individuālā konkurētspēja samazinās, bet vientuļniekiem nav gandrīz nekādu iespēju nodzīvot līdz nākošajai vairošanās sezonai (Hogstad 1987, 1988). Turklāt pievienošanās teritoriālajiem savas sugas pārstāvjiem jaunajām zīlītēm paver iespēju ziemot optimālas kvalitātes biotopos (Pulliam, Caraco 1984). Palielinās arī konkurētspējas paaugstināšanas izredzes, jo dominanta nāves gadījumā tā vietu grupas hierarhijā automātiski aizņem zemāka

pozīcijā esošais sociālais jaunais putns (West Eberhard 1975; Nilsson, Smith 1988; Ekman 1989).

Zīlītes ziemo ne tikai vienas sugas veidotajos bariņos. Jauktās grupas, kuras pārstāv zīlīšu visbiežāk sastopamo socialitātes formu (Alerstam et al. 1974; Ulfstrand 1975; Ulfstrand, Nilsson 1976; Cieślak 1983; Krams 1993), apvienojas vairāku sugu zīlītes, kā arī zeltgalviši (*Regulus regulus* L.), dzilniši (*Sitta europaea* L.) un mizložņas (*Certhia familiaris* L.). Svarīgākā no līdz šim atklātajām jaukto grupu funkcijām ir pretplēsoņu aizsardzība (Geer 1980; Ekman 1987; Suhonen 1993a, b). Pastāv empīriski nepārbaudīts uzskats, ka jauktajos bariņos, nepalielinoties plēsonības riskam, samazinās intensīvā iekšsugas konkurence (Alerstam et al 1974; Ekman 1989). Parasti jauktajās grupās ikvienas pārstāvētās sugas indivīdu skaits ir mazāks par tās pašas sugas indivīdu skaitu vienas sugas grupā, tāpēc citas sugas putni, pildot pretplēsoņu aizsardzības funkciju, it kā aizstāj attiecīgās sugas iztrūkstošos pārstāvjus (Buskirk 1976; Hogstad 1988b). Tomēr samazinātās iekšsugas konkurences un drošības garantiju priekšrocības, var reducēt zaudējumi, kuri rodas pieaugot starpsugu konkurencei. Līdz šim jaukto grupu un vienas sugas grupu sociālās vērtības salīdzināšana kvantitatīvajā aspektā nav atklājusi nekādas jaukto bariņu priekšrocības (Hogstad 1988a; Ekman 1989). Tas nozīmē, ka socialitāti determinējošo faktoru mijiedarbība pilnībā vēl nav izprasta.

Zīlīšu ģildes sugas, tikai ar dažiem izņēmumiem, patērē identiskus barības resursus (Palmgren 1932; Haftorn 1954, 1956a, 1956b). Labi izpētītās zīlīšu barošanās nišu nobīdes liecina gan par starpsugu konkurences darbību, gan arī par sugu

savstarpējo sociālo atkarību jauktajās grupās (Ekman, Askenmo 1984; Alatalo et al. 1985; Alatalo et al. 1987). Tomēr tikai ar nišu izmaiņu izpēti palīdzību nav iespējams skaitliski izvērtēt ne starpsugu interferenci, ne sugu savstarpējo sociālo atkarību, jo barošanās vietu izmaiņas var norisināties arī nesociāla rakstura faktoru ietekmē. No tiem vispirms būtu jāmin klimata ietekme un iespējamās lokāla rakstura izmaiņas barības resursu izvietojumā (McNamara, Houston 1990).

Darbs ir veikts ar nolūku noskaidrot sugu savstarpējo ietekmi un atkarību zīlīšu jauktajos bariņos. Tika pētītas individuālās tauku uzkrāšanas stratēģijas zīlīšu bariņos, kuru sastāvā bija cekulzīlītes (*Parus cristatus* L.) un pelēkās zīlītes (*Parus montanus* de Selys-Longchamps). Darba galvenā hipotēze: jaukto bariņu pastāvēšanai ir jēga tajā gadījumā, ja kopīgi dzīvojošo zīlīšu sugu indivīdu sociālā un ekoloģiskā ietekme starpsugu līmenī ir mazāka par ietekmi starp vienas sugas indivīdiem. Par sociālās un ekoloģiskās ietekmes rezultātu šajā darbā tika uzskatītas indivīdu svara izmaiņas. Hipotēzes pārbaudes nolūkā ir veikti arī kontroleksperimenti, kuru laikā pārmaiņus gan vienas, gan otras sugas putni tika uz laiku "izņemti" no bariņiem.

Paralēli tauku uzkrāšanas stratēģiju pētījumiem ir novērotas jaukto bariņu indivīdu agresīvās attiecības, lai noskaidrotu iespējamās atšķirības starpsugu un iekšsugas agresīvo konfliktu intensitātē un norises ilgumā.

Augstāk minētās hipotēzes pārbaude, vienlaicīgi ar jau noteiktajiem uzdevumiem, spēj papildināt priekšstatus par biotopos pieejamo barības resursu pārdali un plēsonības lomu zīlīšu socialitātes formu evolūcijā.

MATERIĀLS UN METODIKA

Pētījums ir veikts Krāslavas tuvumā ($55^{\circ}53'$ N, $27^{\circ}11'$ E) 1995./1996. g. janvāra - marta pirmās dekādes periodā. Zilišu bariņi apdzīvoja aptuveni 70 gadus vecu damakšņa tipa mežu, kurā parastās priedes (*Pinus sylvestris* L.) un parastās egles (*Picea abies* L.) bija pārstāvētas aptuveni vienādās proporcijās. Konstatēts bija arī kārpainā bērza (*Betula pendula* L.) grupveida piemistrojums.

Es regulāri novēroju desmit jaukto sugu zilišu bariņus, kuru sastāvā bija cekulzilītes (vidējais īpatņu skaits = 3.1) un pelēkās zilītes (vidējais īpatņu skaits = 4.9). Visi šo bariņu locekļi bija iezīmēti ar individuālām krāsaino gredzenu kombinācijām. Putnu ķeršanas laikā es noteicu arī zilišu vecumu (*adult/juvenile*) un dzimumu. Vecuma noteikšanai tika izmantotas tādas pazīmes kā astes spalvu forma un to nodiluma pakāpe (Laaksonen, Lehikoinen 1976; Svensson 1992), bet dzimuma dimorfisms tika konstatēts pēc spārna un stulma garuma (Koivula, Orell 1988).

Sociālā hierarhija zilišu bariņos tika konstatēta pēc indivīdu pāru agresīvo mijiedarbību rezultātiem (kopā 770 agresīvie konflikti; 77 konflikti vidēji uz vienu bariņu), putniem barojoties ar saulespuķu sēklām apgādātās barotāvās. Ar papildbarību zilītes tika nodrošinātas tikai putnu gredzenošanas laikā kā arī apmēram divas nedēļas pēc ķeršanas, jo bariņu sociālā struktūra tika pētīta galvenokārt pie barotāvām. Individuālā hierarhijas ranga noteikšanai ir izmantota standarta metodika (Koivula, Orell 1988). Bija konstatēts, ka dominantu un subdominantu savstarpējās

attiecības visos bariņos ir stabilas un lineāras. Pastāvīgas reversās agresīvās mijiedarbības nebija konstatētas, bet īslaicīga rakstura reversās attiecības novērotas tikai pie barotavām (5% no kopējā agresīvo attiecību skaita). Iegūtie dati apstiprina iepriekš veikto pētījumu secinājumus (Ekman 1979; Ekman, Askenmo 1984; Hogstad 1987), ka cekulzīlītes dominē pār pelēkajām zīlītēm, tēviņi dominē pār mātītēm, bet pieaugušie putni kopumā dominē pār jaunajiem.

Nosakot jaukto grupu indivīdu barošanās efektivitāti tika izmantota atkārtotās putnu svērsana metode. Šim nolūkam tika lietoti elektroniskie svāri (BLTK-500) ar precizitāti 0.05 g. Tomēr, ievērojot barotavas efekta iespējamo ietekmi, putnu svārs tika reģistrēts ar precizitāti 0.1 g. Viens putns vienā dienā tika svērts tikai vienu reizi. Svērsana notika zīlīšu dienas aktivitātes pēdējās stundas laikā. Zīlītes bija pieradinātas apmeklēt barotavas tieši dienas pēdējās stundas laikā. Tikai šajā laikā, pēc zīlīšu gredzenošanas darbiem un grupu sociālās struktūras izpēti, putni varēja barotavās atrast papildbarību. Caurmērā viena cekulzīlīte (n=31) ir nosvērta 11 reizes (kopā n=341) un viena pelēkā zīlīte (n=49) ir svērta 7 reizes (kopā n=343).

Lai konstatētu ķermeņa masas kā arī dienas laikā uzkrāto tauku rezervju variācijas gan starpsugu, gan iekšsugas līmeni, turpmākajā analizē ir izmantots ķermeņa relatīvais svārs, jo abu sugu ķermeņa masām ir atšķirīgs vidējais aritmētiskais (Виноградова и др. 1976; Haftorn 1989). Dienas beigās iegūtās ķermeņa svāru vērtības ir pārveidotas par ķermeņa masas indeksu jeb tauku rezervju indeksu (TRI) (Ekman, Lilliendahl 1992), kas ir ķermeņa svāra attiecība pret spārna garuma kubu, kas ļauj

noteikt ķermeņa rezervju mērogu. Ziemujošo putnu ķermeņa svārs mainās gandrīz tikai uz tauku masas pieauguma un to patēriņa rēķina (Дольник 1975), bet pat vienīgi eksistēšanas enerģijai domātie ķermeņa tauki var kļūt par nopietnu papildus slodzi, kas samazina putnu manevrēšanas spējas un to ātrumu starta brīdī. Abos gadījumos organisma enerģijas papildrezerves realizējas ar spārna noslogotības starpniecību. Tiesi tāpēc spārna garumam ir nozīmīga bioloģiska loma attiecībā pret ķermeņa rezervju lielumu.

Sakarā ar to, ka katras atsevišķas zilītes paraugu apjoms nav liels, turpmākajā analizē tiks izmantotas abu sugu četru līmeņu hierarhijas rangs (tēviņi: dominanti, subdominanti; mātītes: dominanti, subdominanti) datu kopas.

Pētot jaukto bariņu individu agresīvās attiecības, es tās iedalīju sekojošās standartkategorijās: aizvietošana, vajāšana, kautiņš (Dixon 1965). Aizvietošanas laikā, agresijas iniciatoram tuvojoties, zaudētājs atstāja savu barošanās vietu bez acīmredzamām agresijas demonstrācijām no iniciatora puses. Padzinis konflikta zaudētāju, agresors bieži vien centās izpētīt zaudētāja barošanās vietu, bet varēja arī aizlidot, neizrādot par to nekādu interesi. Vajāšanas laikā agresijas iniciators savu upuri tikai dzenāja, kamēr kautiņā iesaistītie putni nonāca tiešā fiziskā kontaktā. Visu novēroto agresijas veidu (n=398) norises laiks tika hronometrēts ar precizitāti 0.2 s, un arī šis pētījums ir veikts neatkarīgi no bariņu hierarhiskās struktūras izpētes.

Pētījums paveikts aukstas ziemas laikā. Dienas laika temperatūras svārstījās no -11°C (max) līdz -23°C (min). Lai arī naktis gaiss regulāri atdzisa zem -25°C , kopumā temperatūru

svārstības bija minimālas un ziema - stabila. Uz zemes sniega sega sasniedza 0.45 m biezumu. Uz kokiem sniega bija maz, bet zaru un stumbra apledoījums vispār netika novērots.

REZULTĀTI

Saskaņā ar teoriju tikai sociālo grupu dominanti var brīvi piekļūt tādiem limitētiem resursiem kā barība. Tomēr jauktajos bariņos tieši subdominantās pelēkās zilītes bija putni ar vislielākajiem ķermeņa rezervju uzkrājumiem dienas beigās. Šis fakts atklājās salīdzinot pelēko zilīšu un cekulzilīšu tauku uzkrājumu indeksus (1., 2. tabulas). Subdominantajām pelēkajām zilītēm bija ne tikai vislielākās ķermeņa rezerves. Dienas aktivitātes pēdējās stundas laikā arī to svars varēja ievērojami mazāk par cekulzilīšu svaru. To parāda individuālās ķermeņa masas variācijas koeficientu salīdzinājums (1., 2. tabulas).

1. tabula. Pelēko zilīšu ķermeņa rezerves. D - dominanti, S - subdominanti. Salīdzināšanai izmantots Vilkoksonā U-kritērijs (abpusējs).

	Tēviņi		U	p	Mātītes		U	p
	D	S			D	S		
Ķermeņa masa (g) (SE)	11.54 0.057	11.80 0.094	30	*	11.05 0.11	11.01 0.15	35	ns
Tauku indekss (kg/m ³) (SE)	41.2 0.51	42.9 0.48	24	**	43.1 0.44	45.9 0.49	17	***
Individuālie ķermeņa masas variācijas koeficienti (CV%) (SE)	1.74 0.099	1.17 0.061	21	***	1.52 0.066	1.27 0.074	24	**
Individu skaits	10	16			10	13		

ns - $p > 0.05$, * $p < 0.05$, ** $p < 0.01$, *** $p < 0.001$

Novērotajās jauktajās grupās indivīdi bija ranžējami 8 rangos, un, kā jau minēts, cekulzīlītes dominēja pār pelēkajām zīlītēm. Tieši tādēļ dominanto cekulzīlīšu ķermeņa masas lielāka variācija bija visai negaidīta.

2. tabula. Cekulzīlīšu ķermeņa rezerves. D - dominanti, S - subdominanti. Salīdzināšanai izmantots Vilksoksona U-kritērijs (abpusējs).

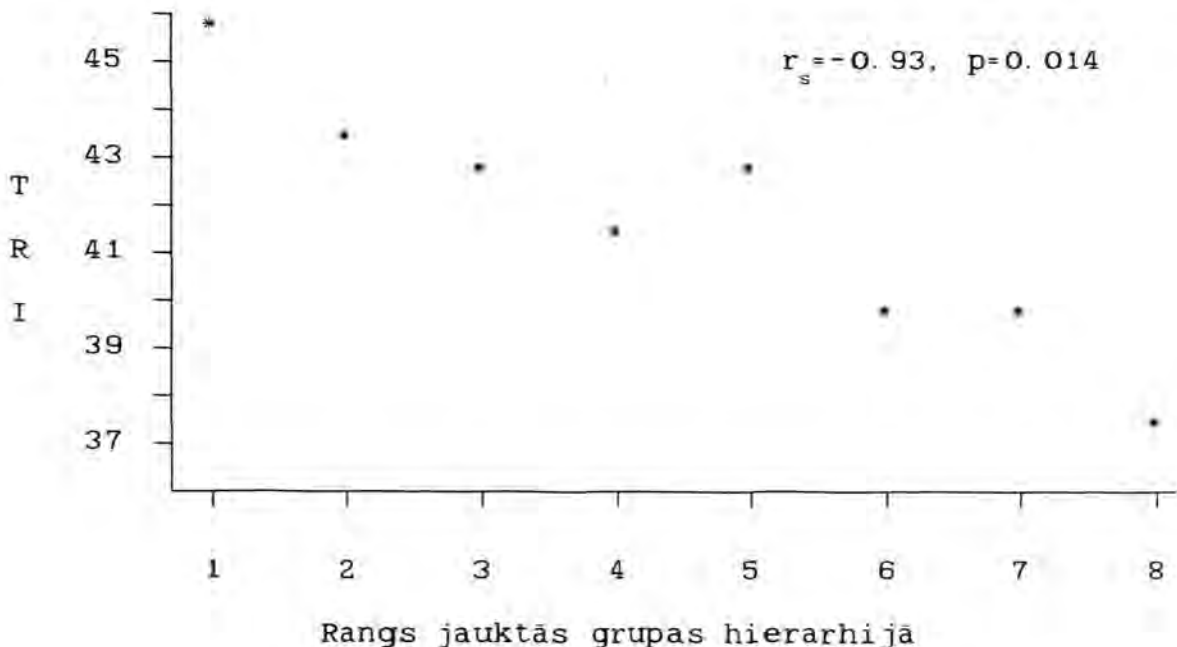
	Tēviņi				Mātītes			
	D	S	U	p	D	S	U	p
Ķermeņa masa (g) (SE)	12.54 0.067	12.81 0.098	7	*	12.18 0.11	12.15 0.13	11	ns
Tauku indekss (kg/m ³) (SE)	37.4 0.54	40.2 0.52	3	***	40.1 0.49	42.9 0.59	4	**
Individuālie ķermeņa masas variācijas koeficienti (CV%) (SE)	1.68 0.125	1.11 0.072	6	**	1.44 0.095	1.47 0.079	10	ns
Number of individuals	10	6			10	5		

ns - $p > 0.05$, * $p < 0.05$, ** $p < 0.01$, *** $p < 0.001$,

Arī salīdzinot indivīdus vienas sugas ietvaros, tika novērota ķermeņa rezervju palielināšanās sociālā ranga samazināšanās virzienā. Konstatēts ir tikai viens izņēmums, proti, cekulzīlīšu dominanto mātišu ķermeņa rezerves bija mazākas par subdominanto tēviņu rezervēm (1., 2. tabulas). Arī abu sugu subdominanto tēviņu ķermeņa masas bija konsekventi

lielākas par dominantu masu. Tas norāda, ka dienas laikā uzkrāto tauku rezervju apjoma pieaugums raksturīgs gan dominantās, gan subdominantās sugas sociāli zemāk situētajiem indivīdiem.

Zilišu tauku rezerves gandrīz vienmērīgi palielinājās virzienā no cekulzilišu dominantiem līdz pelēko zilišu subdominantiem (1.zīm.). Vienīgi pelēko zilišu dominanto tēviņu ķermeņa rezerves bija mazākas par cekulzilišu subdominanto mātišu rezervēm (abpusējais Vilkoksona U-kritērijs, $U=3$, $n_1=10$, $n_2=5$, $p<0.05$). Tāpat arī pelēko zilišu subdominanto tēviņu rezervju lielums nebija atšķirams no cekulzilišu subdominanto mātišu tauku rezervēm (abpusējais Vilkoksona U-kritērijs, $U=6$, $n_1=10$, $n_2=5$, $p>0.05$).



1. zīm. Cekulzilišu un pelēko zilišu tauku rezervju atkarība no vietas jaukto bariņu sociālajā hierarhijā. 8 atbilst augstākajam rangam un 1 - zemākajam. Izmantots Spirmena rangu korelācijas koeficients.

Visām cekulzīlītēm "pazūdot" no bariņu teritorijām, pelēko zīlīšu dominanti vairāk kā uz diennakti kļuva par savu grupu visaugstākā ranga indivīdiem. Šajā laikā tika novērota būtiska pelēko zīlīšu pieaugušo tēviņu tauku rezervju indeksa samazināšanās līdz 39.4 kg/m^3 . Tauku indeksa būtiska samazināšanās bija attiecināma uz visiem eksperimentālajiem pelēko zīlīšu dominantajiem indivīdiem, kamēr kontroldominantu ķermeņa rezerves tajā pašā laikā palika nemainīgas (1.zīm.). Arī pārējo pelēko zīlīšu tauku rezervju indekss nebija mainījies ($p > 0.05$).

3. tabula. Dominantās sugas indivīdu klātbūtnes efekts uz subdominatās sugas indivīdu ķermeņa masu un tauku rezervju indeksu. Eksperimentālie indivīdi - rangā paaugstinātie pelēko zīlīšu dominantie indivīdi, cekulzīlītes uz laiku "izņemot" no bariņu teritorijām. Eksperimentālās un kontroles grupu reakcijas virzienu izkliede un izvērtēšana veikta ar binominālo kritēriju (vienpusējs).

	Izmaiņu virziens					
	Ķermeņa masa (g)	TRI	+	0	-	p
Eksperimentālie indivīdi	-0.25	-0.94	0	0	5	*
SE	0.034	0.14				
n	5	5				
Kontroles indivīdi	-0.058	-0.22	0	5	0	ns
SE	0.035	0.13				
n	5	5				

* $p < 0.05$

Pelēko zilišu rezervju pieauguma ātrums, cekulzilitēm atgriežoties grupās, netika pētīts. Tomēr eksperimentālo individu datu kopu variēšana neliecināja par šo putnu atšķirībām no kontroles grupu pelēkajām zilitēm ne pirms eksperimenta, ne apmēram nedēļu pēc tā beigām ($t=4.56$).

Aizvietošanas, vajāšanas un kautiņu norises ilgums bija atšķirīgs gan starp pelēko zilišu, gan starp cekulzilišu indivīdiem (4. tabula). Kautiņi caurmērā norisinājās visilgāk,

4. tabula. Pelēko zilišu un cekulzilišu iekšsugas un starpsugu agresīvie konflikti un norises laiks.

	Iekšsugas agresija		Starpsugu agresija
	Pelēkās zilītes	Cekulzilītes	
Aizvietošana	0.23	0.24	0.23
(SE)	0.009	0.008	0.08
(n)	131	140	81
Vajāšana	3.28	3.24	-
(SE)	1.223	0.954	
(n)	12	13	
Kautiņš	3.39	3.33	-
(SE)	0.302	0.282	
(n)	10	11	

Atšķirības starp pelēko zilišu un cekulzilišu visu veidu konfliktu norises ilgumu nav būtiskas (abpusējais Vilkoksona U-kritērijs, $p > 0.05$).

bet to relatīvais daudzums bija vismazākais - tikai 7% no kopējā abu sugu agresīvo konfliktu skaita. Zīmīgi, ka kautiņi tika novēroti tikai pie barotavām vai arī tiešā to tuvumā.

Vajāšanas tipa agresija bija novērota salīdzinoši reti (8%), un caurmērā vajāšanas beidzās ātrāk par zīlišu iekšsugas kautiņiem. Aizvietošanas tipa agresija bija novērojama visbiežāk (85%), un tajā iesaistītie putni savstarpējo attiecību kārtošanai patērēja minimālu laika daudzumu. Starpsugu salīdzinājumi neuzrādīja būtiskas atšķirības starp cekulzīlišu un pelēko zīlišu iekšsugas aizvietošanas, vajāšanas un kautiņu norises biežumu un ilgumu. Starp abu sugu individiem agresijas izpausmes tika novērotas regulāri, tomēr starpsugu konfliktiem bija maigāks raksturs, jo starp cekulzīlītēm un pelēkajām zīlītēm netika konstatēti ne kautiņi, ne vajāšanas.

DISKUSIJA

Dzīvnieku enerģijas resursu izpēte sniedz iespēju labāk izprast saikni starp sociālo putnu barošanās īpatnībām un to izdzīvošanas iespējām apstākļos, kad izdzīvošana gandrīz pilnīgi atspoguļo individuālo konkurētspēju (Lehikoinen 1986; Lima 1986; Lima, Dill 1990; McNamara, Houston 1990; Lima 1994). Putnu zemādas tauku rezerves ir adaptīvi saistītas ar pieaugošo enerģijas patēriņu, un šis process ir pazīstams kā ziemas perioda aptaukošanās (Kendeigh 1969; Newton 1969; Nolan, Ketterson 1983; Lehikoinen 1987; Haftorn 1992; Blem 1990).

Sekojošā sugas aptaukošanās vispārīgajai tendencei, grupās, kur pastāv sociālā hierarhija, putni var izvēlēties arī individuālās aptaukošanās stratēģijas, kuras nosaka barības pieejamības prognozēšanas grūtības. Ir zināms, ka barības deficīta apstākļos vienīgi grupu dominantajiem indivīdiem ir iespējas pie tās piekļūt bez ierobežojumiem (De Laet 1985; Hegner 1985; Enoksson 1988; Poysa 1988; Ficken et al. 1990). Tomēr vairāki pētījumi ir parādījuši, ka vienas sugas grupās starp sociālo rangū un ķermeņa tauku rezervēm var pastāvēt arī neitrāla (Nolan, Ketterson 1983) vai pat negatīva saikne (Gosler 1987; Ekman, Lilliendahl 1992). Šie novērojumi liecina arī par to, ka indivīdu ķermeņa rezerves ar biotopā pieejamajiem barības resursiem nav saistītas tieši un sai-
saistībai ir sarežģīts daudzpakāpju procesa raksturs (Houston, McNamara 1988; Houston et al. 1988; Mangel, Clark 1988; McNamara, Houston 1990; Clark 1994; Clark, Ekman 1995).

Mana pētījuma rezultāti liecina, ka cekulzīlišu un pelēko zīlišu subdomināti deponē būtiski lielākas zemādas enerģētiskās

rezerves nekā to dara šo pašu sugu dominantie indivīdi. Turklāt subdominanti uzkrāj lielākas tauku rezerves neskatoties uz to, ka savās barošanās vietās tie ir vairāk pakļauti plēsonības riskam. Cenšoties nodrošināt individuālo drošību, subdominanti, kuriem ir jābarojas pret plēsonību eksponētākajos koku vainagu sektoros, ir spiesti relatīvi vairāk laika veltīt preventīvajiem aizsardzības pasākumiem. Tomēr barošanās vainagu eksponētākajās daļās sniedz arī zināmas priekšrocības, jo šeit ir konstatēta vislielākā ziliņu barības resursu koncentrācija (Suhonen et al. 1992; I manuskripts). Lai arī vienas barības vienības atrašana vainaga ārējos sektoros enerģētiski var būt "lētāka", dominanti izvēlas drošākās barošanās vietas. Atšķirības barošanās vietu izvēlē var novest pie selektivas mirstības, un vismaz par pelēkajām zilitēm ir zināms, ka plēsoņu izraisītā mirstība hierarhijas strukturētās grupās ir apgriezti proporcionāla sociālajam rangam (Ekman 1984; Ekman, Askenmo 1984; Koivula, Orell 1988). Neskatoties uz šo faktu, ir pilnīgi skaidrs, ka subdominanti savos laika budžetos spēj atvēlēt laiku gan tauku rezervju atjaunošanai, kuras garantē dzīvības saglabāšanu līdz jaunas dienas sākumam, gan kopumā efektīvai pretplēsoņu aizsardzībai. Kādi faktori tad nosaka subdominantu laika budžeta saspringto raksturu un dominanto indivīdu tauku uzkrāšanas atšķirīgās stratēģijas izvēli?

Dominantie indivīdi var brīvi izvēlēties vai nu maksimāli intensīvu barošanos, vai arī maksimāli iespējamo individuālo drošību (Enoksson 1988; Ficken et al. 1990). Pētījumi liecina, ka dominanti savā uzvedībā vienmēr vadās no drošības apsvērumiem, jo izvēloties barošanās nišas, tie nekad nebarojas vietās ar augstu barības resursu koncentrāciju, kuras

vienlaicīgi būtu riskantas (Ekman 1987; Clark 1994; Krams 1996a). Protams, šī stratēģija ir reāla vienīgi tad, ja, tai pieturoties, dominanti spēj iegūt tiem minimāli nepieciešamos enerģijas izdevumus. Ja vien dabā nenotiek ekstremālas klimatiskas parādības (koku apledošana, vētra utt), vienīgi Ziemeļeiropas boreālajos mežos barība laiku pa laiku var kļūt par deficītu resursu pat dominantajām zīlītēm (Koivula, Orell 1988). Tāpēc dominantiem minimālie nakšņošanai nepieciešamie enerģijas resursi ir vērsti tikai uz dzīvības saglabāšanu laikā, kad barošanās nav iespējama (naktī), un uz pirmās barības iegūšanu nākošajā rītā, protams, rēķinoties ar to, ka nākošās dienas barošanās apstākļi ir neparedzami (McNamara, Houston 1990; Grubb, Pravosudov 1994; Clark, Ekman 1995). Tas savukārt nozīmē, ka subdominantu lielākās ķermeņa rezerves ir saistītas ne tikai ar nākošās dienas neparedzamajiem barošanās apstākļiem, bet arī ar to, ka iespējamo nelabvēlīgo apstākļu gadījumā tiem būs iespējas atjaunot tauku krājumus tikai tad, kad to būs izdarījuši dominanti - rindas kārtībā (Ekman, Hake 1990; Ekman, Lilliendahl 1992).

Jaunie putni būtiski var palielināt savu individuālo konkurētspēju tikai pievienojoties savas sugas pārstāvjiem hierarhijas strukturētajos bariņos (Ekman, et al. 1981; Ekman 1987). Jaunajiem putniem šajās grupās ir jāieņem atlikušās vakantās vietas un jāpilda submisīvās lomas, kuras piespiež subdominantus dienas laikā uzkrāt lielākas tauku rezerves. Radot šos uzkrājumus, subdominantu uzvedība kļūst uzkrītoša un palielina individuālo risku. Arī subdominantu lielākās tauku rezerves pašas par sevi palielina plēsonības faktora ietekmes varbūtību, jo papildmasa paildzina lidojuma

starta fāzi un samazina manevrēšanas spējas (McNamara, Houston 1990; Witter, Cuthill 1993, Witter et al. 1994).

Būtiski ir piezīmēt, ka ne starp pelēko zilīšu, ne starp cekulzilīšu dominanto un subdominanto tēviņu, ne arī starp mātišu ķermeņa masām netika konstatētas būtiskas atšķirības. Kā jau tika minēts, atšķirības pastāvēja tikai starp šo putnu kategoriju ķermeņa rezervēm. Šis rezultāts vēlreiz liek apšaubīt līdz šim aktuālos mēģinājumus sociālās dominēšanas spējas dzīvnieku valstī saistīt ar kādu vienu morfoloģisku vai fizioloģisku pazīmi vai šādu pazīmju kompleksu (Jarvi, Bakken 1984; Nilsson, Smith 1985; Hogstad 1987, 1989; Nilsson 1988).

Ja apvienošanās vienas sugas grupās indivīdiem ir vitāli svarīgs priekšnoteikums, lai tie izdzīvotu līdz nākošajai vairošanās sezonai, paliekot optimālas kvalitātes biotopos, tad jaukto sugu bariņos apvienotie indivīdi var vienīgi efektīvāk aizsargāties pret plēsoņām, kas vienas sugas izveidotajās grupās ir ne sliktāk iespējams. Jaukto grupu adaptīvās funkcijas izpratni sarežģītāku padara arī starp sugām valdoša hierarhija, kurā šoreiz realizējas ķermeņa masas un ranga tiešās proporcionalitātes princips. Tas nozīmē, ka subdominantās sugas var ciest tādus pašus ekoloģiskos zaudējumus kā subdominantie indivīdi vienas sugas veidotajās grupās. Taču jauktajās grupās ir jāpastāv zināmām priekšrocībām, kuras šīs grupas padarītu pievilcīgākas par vienas sugas grupām, jo tieši jauktie bariņi ir zilīšu gildes visbiežāk novērojamā sociālās organizācijas forma.

Pētījuma rezultāti parāda, ka subdominanto pelēko zilīšu dzīvībai svarīgās tauku rezervju atjaunošanas stratēģijas ir atkarīgas no dominanto cekulzilīšu ietekmes. Tomēr jauktajos

bariņos dominantu ietekme nav tik asa, kā to var novērot katras atsevišķas sugas grupās. Jebkurš jauktais bariņš jebkurā mirklī var izjukt. Šajā gadījumā gan pelēko zīlišu, gan cekulzīlišu atsevišķajiem bariņiem nekavējoties būtu jāpievienojas vismaz pa vienam šo sugu individam, lai atsevišķās grupas nezaudētu pretplēsoņu aizsardzības efektivitāti. Dabā vienmēr pastāv zināma šādu brīvo putnu rezerve (Smith 1976; Ekman 1979; Samson, Lewis 1979; Weise, Meyer 1979; Drent 1983; Smith 1984, 1991), jo nebūt ne visi jaunie putni spēj kļūt par grupu locekļiem tāpēc, ka gandrīz visu zīlišu sugu grupas ir slēgtā tipa agregācijas (Samson, Lewis 1979; Ekman et al. 1981)). Vakanto vietu skaitu grupās ierobežo iekšsugas interference, kas var pastiprināties individu skaita pieaugšanas rezultātā (Holleback 1974; Nilsson 1988).

Starp zīlišu grupu indivīdiem novērojamā interference ir labi pazīstama parādība (Hinde 1952). Ar tās starpniecību dominantie indivīdi realizē savas tiesības uz vitāli svarīgajiem resursiem (Glase 1973; De Laet 1985; Hogstad 1988c), uztur grupu telpisko struktūru (Holleback 1974; Pulliam et al. 1974) kā arī soda subdominantus (Clutton-Brock, Parker 1995). Interferences tipa konkurence zīlišu bariņos ir novērojama bieži un to sekmē individu telpiskie kontakti (Keddy 1989), kurus veicina barošanās blīvi augošās vegetācijas un plēsonības riska ietekme.

Lai gan abu sugu barošanās nišas pārklājas, tomēr tās izvietotas dažādās koku vainagu daļās (Hogstad 1978). Pelēko zīlišu un cekulzīlišu atšķirīgo barošanās nišu izvietojumu nosaka ne tikai sociālās attiecības (Ekman 1986), to sekas un zvirbulvanagu (*Accipiter nisus* L.) un apodziņu (*Glaucidium*

passerinum L.), bet arī katrai sugai piemitošās specifiskās morfofizioloģiskās īpatnības un adaptācijas (Norberg 1979; Alatalo 1982). Tāpēc loģiski bija konstatēt, ka vidēji viens cekulzilišu vai pelēko zilišu indivīds iekšsugas agresīvajās attiecībās iesaistījās divas reizes biežāk nekā starpsugu konfliktos.

Summējot visu veidu agresiju norises ilgumu attiecībā uz vienu indivīdu, tika iegūts uzskatāms priekšstats par iekšsugas un starpsugu agresīvo konfliktu vietu individuālajā laika budžetā. Starpsugu konflikti caurmērā aizņēma sešas reizes mazāk laika nekā iekšsugas agresijas. Kā jau tika minēts, putni starpsugu konfliktos iesaistījās aptuveni divas reizes retāk, taču jāievēro, ka vienā iekšsugas konfliktā tika iesaistīti divi vienas un tās pašas sugas indivīdi. Ja katram no vienā starpsugu konfliktā iesaistītajiem putniem piešķir vienu punktu, tad šis viens punkts analīzes laikā tiek attiecināts arī uz visiem pārējiem šo sugu pārstāvjiem. Iekšsugu konfliktos iesaistās divi vienas un tās pašas sugas indivīdi, tāpēc suga kopumā iegūst divus punktus. Tāpēc iekšsugas konfliktu norises laiks, pirms tiek rēķināti individuālie laika zaudējumi, ir jādubulto, un jāievēro, ka kopumā starpsugu konflikti beidzas vismaz četras reizes ātrāk nekā iekšsugas agresīvās sadursmes. Veicot aprēķinus tika iegūtas šādas iekšsugas un starpsugu konfliktos patērētā individuālā laika zaudējumu attiecības: 5 : 1 pelēkajām zilītēm un 12 : 1 cekulzilītēm. Tas nozīmē, ka zilītes iekšsugas agresīvajās attiecībās zaudēja caurmērā 8 reizes vairāk laika nekā starpsugu konfliktu laikā. Tomēr laika zudumu attiecības nav universālas, jo tās ir atkarīgas no putnu skaita konkrētajās sugu apakšgrupās. Piemēram, ja jauktajā

bariņā ir tikai viena pelēkā zīlīte, tad iekšsugas agresivitātes līmenis automātiski ir pielīdzināms nullei. Neskatoties uz šāda vienkāršota modeļa precīzas prognozes ierobežojumiem, ir iespējams paredzēt, ka vēl viena individa klātbūtne jebkurā no sugu apakšgrupām palielinātu iekšsugas interferences izraisītos laika zudumus attiecībā pret jebkuru individu vēl vismaz par 15 - 20%. Acīmredzot cekulzīlīšu apakšgrupā šis rādītājs varētu būt vēl augstāks, jo cekulzīlīšu lielā iekšsugas agresivitāte ir jau atzīmēta (Ekman 1979).

Konfliktos patērēto laiku var pielīdzināt ar agresijā iesaistīto individu konkurētspējas zaudējumu, jo konfliktu laikā putni sevi maksimāli eksponē pret plēsoņām (Houston, McNamara 1988). Tomēr zīlīšu jauktajās grupās plēsonības risks attiecībā uz agresijas laiku sevi piesaka daudz mazākā mērā, jo 1) starpsugu interferences intensitāte automātiski samazinās līdz ar individu skaita samazināšanos, 2) kopējam konfliktu skaitam nepieaugot, daļa no potenciālajiem iekšsugas konfliktiem pāriet starpsugu konfliktu formā, kuri neprasa tik lielus individuālā laika zudumus kā iekšsugas konflikti. Tāpēc, neskatoties uz starpsugu hierarhijas pastāvēšanu, zīlītēm, pat tad, ja tās pieder pie subdominantās sugas, ir izdevīgi ziemeļi jauktajās grupās, kur vairāk laika var atvēlēt pretplēsoņu aizsardzībai un barošanās procesam un kur kopumā valda optimālāki apstākļi individuālās konkurētspējas saglabāšanai (Krams 1996b).

LITERATŪRA

- Alatalo, R. V. 1982. Multidimensional foraging niche organization among European tits *Parus* spp. *Ann. Zool. Fenn.* 19: 309-317.
- Alatalo, R. V., Gustafsson, L. and Lundberg, A. 1985. Interspecific competition and niche changes in tits (*Parus* spp.): evaluation of nonexperimental data. - *Am. Nat.* 127: 819-834.
- Alatalo, R. V., Eriksson, D., Gustafsson, L. and Larsson, K. 1987. Exploitation competition influences the use of foraging sites by tits: experimental evidence. - *Ecology* 68: 284-290.
- Alerstam, T., S. G. Nilsson and S. Ulfstrand. 1974. Niche differentiation during winter in woodland birds in southern Sweden and the island of Gotland. *Oikos* 25: 321-330.
- Blem, C. R. 1990. Avian energy storage. In: *Current ornithology*. Vol. 7. Power, D. E. (ed). Plenum, New York.
- Buskirk, R. E. 1975. Coloniality, activity patterns and feeding in tropical orb-weaving spider. *Ecology* 56: 1314-1328.
- Cieślak, M. 1983. Heterospecific winter flocks of birds in a pine forest. *Ekol. pol.* 31: 219-234.
- Clark, C. W. 1994. Antipredator behavior and the asset-protection principle. *Behav. Ecol.* 5: 159-170.
- Clark, C. W. and J. Ekman. 1995. Dominant and subordinate fattening strategies: a dynamic game. *Oikos* 72: 205-212.
- Clutton-Brock, T. H. and G. A. Parker. 1995. Punishment in animal societies. *Nature* 373: 209-216.
- De Laet, J. 1985. Dominance and anti-predator behaviour in great tits *Parus major*: a field study. *Ibis* 127: 372-377.
- Dhondt, A. 1978. Summer dispersal and survival of juvenile great tits in southern Sweden. *Oecologia* 42: 139-157.
- Dixon, K. L. 1965. Dominance-subordination relationships in mountain chickadees. *Condor* 67: 291-299.
- Drent, P. J. 1983. The functional ethology of territoriality in the Great Tit *Parus major* L. Ph.D. diss. University of Groningem, The Netherlands.
- Ekman, J. 1979. Coherence, composition and territories of winter social groups of the Willow Tit *Parus montanus* and

- the Crested Tit *P. cristatus* - *Ornis Scand.* 10: 56-68.
- Ekman, J. 1984. Density-dependent seasonal mortality and population fluctuations of the temperate-zone Willow Tit (*Parus montanus*). - *J. Anim. Ecol.* 53: 119-134.
- Ekman, J. 1986. Tree use and predator vulnerability of wintering passerines. - *Ornis Scand.* 17: 261-267.
- Ekman, J. 1987. Exposure and time use in Willow Tit flocks: the cost of subordination. - *Anim. Behav.* 35: 445-452.
- Ekman J. 1989. Ecology of non-breeding social systems of *Parus*. *Wilson Bull.* 101: 263-288.
- Ekman, J. and Askenmo, C. E. H. 1984. Social rank and habitat use in Willow Tit groups. - *Anim. Behav.* 32: 508-514.
- Ekman, J., Cederholm, G. and Askenmo, C. 1981. Spacing and survival in winter groups of Willow Tit *Parus montanus* and Crested Tit *P. cristatus* - a removal study. - *J. Anim. Ecol.* 50: 1-9.
- Ekman, J. B. and M. K. Hake. 1990. Monitoring starvation risk: adjustments of body reserves in Greenfinches *Carduelis chloris* during periods of unpredictable foraging success. *Behav. Ecol.* 1: 62-67.
- Ekman, J. B. and Lilliendahl, K. 1993. Using priority to food access: fattening strategies in dominance-structured Willow Tit (*Parus montanus*) flocks. - *Behav. Ecol.* 4: 232-238.
- Enoksson, B. 1988. Prospective resource defence and its consequences in the Nuthatch *Sitta europaea* L. Ph. D. diss., University of Uppsala, Uppsala, Sweden.
- Enoksson, B. Age and sex differences in dominance and foraging behaviour of nuthatches (*Sitta europaea*). *Anim. Behav.* 36: 231-238.
- Ficken, M. S., C. M. Weise and J. W. Popp. 1990. Dominance rank and resource access in winter flocks of black-capped chickadees. *Wilson Bull.* 102: 623-633.
- Geer, T. A. 1982. The selection of tits *Parus* spp. by sparrowhawks. *Ibis* 124: 159-167.
- Glase, J. 1973. Ecology of social organization in the Black-capped Chickadee. *Living Bird* 12: 235-267.
- Gosler, A. 1987. Some aspects of bill morphology in relation to ecology in the Great Tit *Parus major*. Unpubl. D. Phil. thesis, Univ. of Oxford.

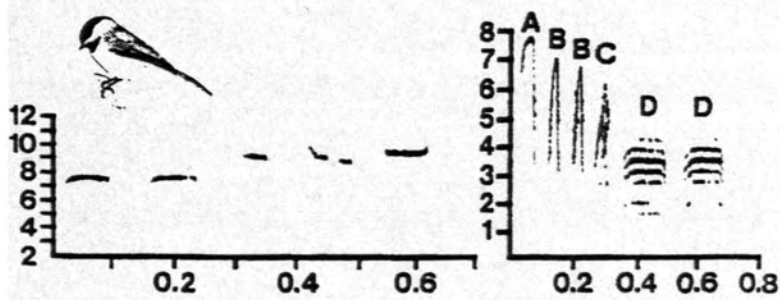
- Grubb, T. C, Jr. and V. V. Pravosudov. 1994. Towrd a general theory of energy management in wintering birds. *J. Avian Biol.* 25: 255-260.
- Haftorn, S. 1954. Contribution to the food biology of tits especially about storing of surplus food. Part I: the Crested Tit (*Parus cristatus* L.). - *Kgl. Norske Vidensk. Selsk. Skr.* 1953 Nr 4: 1-123.
- Haftorn, S. 1956a. Contribution to the food biology of tits especially about storing of surplus food. Part II: the Coal Tit (*Parus ater* L.). - *Kgl. Norske Vidensk. Selsk. Skr.* 1956 Nr 2: 1-52.
- Haftorn, S. 1956b. Contribution to the food biology of tits especially about storing of surplus food. Part III: the Willow Tit (*Parus atricapillus* L.). - *Kgl. Norske Vidensk. Selsk. Skr.* 1956 Nr 3: 1-79.
- Haftorn, S. 1989. Seasonal and diurnal body weight variations in titmice, based on analyses of individual birds. *Wilson Bull.*, 101, 217-235.
- Haftorn, S. 1992. The diurnal body weight in titmice *Parus* spp. *Ornis Scand.* 23: 435-443.
- Hegner, R. E. 1985. Dominance and anti-predator behaviour in blue tits (*Parus caeruleus*). *Anim. Behav.* 33: 762-768.
- Hinde, R. A. 1952. The behaviour of the Great Tit (*Parus major*) and some related species. *Behav. Suppl.* 2: 1-201.
- Hogstad, O. 1978. Differentiation of foraging niche among tits, *Parus* spp., in Norway during winter. - *Ibis* 120: 139-146.
- Hogstad, O. 1987. Social rank in winter flocks of willow tits *Parus montanus*. - *Ibis* 129: 1-9.
- Hogstad, O. 1988a. Advantages of social foraging of willow tits *Parus montanus*. - *Ibis* 130: 275-283.
- Hogstad, O. 1988b. Rank-related resource access in winter flocks of willow tits *Parus montanus*. - *Ornis Scand.* 19: 169-174.
- Hogstad, O. 1988c. Social rank and antipredator behaviour of willow tits *Parus montanus* in winter flocks. - *Ibis* 130: 45-56.
- Hogstad, O. 1989. Subordination in mixed-age bird flocks - a removal study. - *Ibis* 131: 128-134.
- Holleback, M. 1974. Behavioral interaction and the dispersal of

- the family of the Black-capped Chickadee. *Wilson Bull.* 86: 466-468.
- Houston, A. I. and McNamara, J. 1988. Fighting for food: a dynamic version of the hawk-dove game. *Evol. Ecol.* 2: 51-64.
- Houston, A. I., Clark, C, McNamara, J. and Mangel, M. 1988. Dynamic models in behavioural and evolutionary ecology. *Nature* 332: 29-34.
- Jarvi, T. and M. Bakken. 1984. The function of the variation in the breast stripe of the Great Tit (*Parus major*). *Anim. Behav.* 32: 590-596.
- Keddy, P. A. Competition. London, New York, Chapman and Hall.
- Kendeigh, S. C. 1969. Energy responses of birds to their thermal environments. *Wilson Bull.* 81: 441-449.
- Koivula, K. and Orell, M. 1988. Social rank and winter survival in the Willow Tit *Parus montanus*. - *Ornis Fenn.* 65: 114-120.
- Krams, I. 1993. Factors determining group size in tits (*Parus*). Abstracts of the International Conference: Ecology, Culture, Pedagogical Process, 11. Daugavpils, Daugavpils Pedagogical University.
- Krams, I. 1996a. Predation risk and shifts of foraging sites in mixed Willow and Crested tit flocks. *J. Avian Biol.* (in press).
- Krams, I. 1996b. Individual fattening strategies in mixed-species tit (*Parus*) flocks. Individual-Based Approach in Ecology: Assumptions, Achievements, Prospects. Mikolajki, Poland.
- Laaksonen, M. and Lehtikoinen, E. 1976. Age determination of Willow and Crested Tit *Parus montanus* and *P. cristatus*. - *Ornis Fenn.* 53: 9-14.
- Lehtikoinen, E. 1986. Winter ecology of passerines: significance of weight and size. *Rep. Dept. Biol. Univ. Turku* 14.
- Lehtikoinen, E. 1987. Seasonality of daily weight cycle in wintering passerines and its consequences. *Ornis Scand.* 18: 216-226.
- Lima, S. L. 1986. Predation risk and unpredictable feeding conditions: determinants of body mass in birds. *Ecology* 67: 377-385.

- Lima, S. L. 1994. On the personal benefits of anti-predatory vigilance. *Anim. Behav.* 48: 734-736.
- Lima S. L. and L. M. Dill. 1990. Behavioral decisions made under the risk of predation: a review and prospectus. *Can. J. Zool.* 68: 619- 640.
- Mangel, M. and C. W. Clark. 1988. *Dynamic modelling in behavioural ecology.* Princeton Univ. Press, Princeton, New York.
- McNamara, J. M. and A. I. Houston. 1990. The value of fat reserves in terms of avoiding starvation. *Acta Biotheor.* 38: 37-61.
- Newton, I. 1969. Winter fattening in the Bullfinch. *Physiol. Zool.* 42: 96-107.
- Nilsson, J. -A. 1988. Causes and consequences of dispersal in marsh tits: time as a fitness factor in establishment. Ph. D. diss., University of Lund, Lund, Sweden.
- Nilsson, J. -A. and H. G. Smith. 1988. Effects of dispersal date on winter flock establishment and social dominance in marsh tits *Parus palustris*. *J. Anim. Ecol.* 57: 917-928.
- Nolan, V., Jr. and E. D. Ketterson. 1983. An analysis of body mass, wing length and visible fat deposits of dark-eyed juncos wintering at different latitudes. *Wilson Bull.* 95: 603-620.
- Norberg, U. 1979. Morphology of the wings, legs and tail of three coniferous forest tits, the Goldcrest, and the Treecreeper in relation to locomotor pattern and feeding station selection. *Philos. Trans. R. Soc. Lond. B, Biol. Sci.* 287: 131-165.
- Palmgren, P. 1932. Zur Biologie von *Regulus r. regulus* (L.) und *Parus atricapillus* Selys. Eine vergleichend - ökologische Untersuchung. - *Acta Zool. Fenn.* 14: 1-113.
- Poysa, H. 1988. Feeding consequences of social dominance status in Great Tit *Parus major* groups. *Ornis Fennica* 65: 69-75.
- Pulliam, H. R., Anderson, K. A., Mizstal, A. and N. Moore. 1974. Temperature dependent social behavior in Junco. *Ibis* 116: 360-364.
- Pulliam, H. R. and T. Caraco. 1984. Living in groups: is there an optimal group size? In: *Behavioural Ecology*, J. R. Krebs and N. B. Davies, eds. Blackwell, Oxford, England.
- Samson, F. B. and S. J. Lewis. 1979. Experiments on population regulation in two North American parids. *Wilson Bull.* 91: 222-233.

- Smith, S.M. 1976. Ecological aspects of dominance hierarchies in black-capped chickadees. *Auk* 93: 95-107.
- Smith, S. 1984. Flock switching in chickadees: why be a winter floater? - *Am. Nat.* 123: 81-98.
- Smith, S.M. 1991. *The Black-capped Chickadee: Behavioral Ecology and Natural History.* Cornell University Press. London.
- Suhonen, J. 1993a. Predation risk influences the use of foraging sites by tits. - *Ecology* 74: 1197-1203.
- Suhonen, J. 1993b. Risk of predation and foraging sites of individuals in mixed-species tit flocks. - *Anim. Behav.* 45: 1193-1198.
- Suhonen, J., Alatalo, R.V., Carlson, A. and Hoglund, J. 1992. Food resource distribution and the organization of the *Parus* guild in a spruce forest. - *Ornis Scand.* 23: 467-474.
- Svensson, L. 1992. Identification guide to European passerines. Naturhistoriska Riksmuseet, Stockholm.
- Ulfstrand, S. 1975. Bird flocks in relation to vegetation diversification in a south Swedish coniferous plantation during winter. *Oikos* 26: 65-73.
- Ulfstrand, S. and S.G. Nilsson. 1976. Quantitative composition and foraging niches of passerine birds guild in pine plantations in Denmark during winter. *Ornis Scand.* 7: 171-178.
- Weise, C.M. and J.R. Meyer. 1979. Juvenile dispersal and development of site-fidelity in the Black-capped Chickadee. *Auk* 96: 40-55.
- West-Eberhard, M.J. 1975. The evolution of social behavior by kin selection. *Q. Rev. Biol.* 50: 1-33.
- Witter, M.S. and Cuthill, I.C. 1993. The ecological costs of avian fat storage. - *Phil. Trans. R. Soc. Lond. B.* 340: 73-92.
- Witter, M.S., Cuthill, I.S. and Bonser, R.H.C. 1994. Experimental investigations of mass-dependent predation risk in the European Starling, *Sturnus vulgaris*. - *Anim. Behav.* 48: 201-222.
- Виноградова Н.В., Дольник В.Р., Ефремов В.Д., Паевский В.А. 1976. Определение пола и возраста воробьиных птиц фауны СССР. М., Наука.
- Дольник В.Р. 1975. Миграционное состояние птиц. М., Наука.

IV



VOKĀLĀ KOMUNIKĀCIJA ZĪLĪŠU SOCIĀLAJĀS GRUPĀS: PLĒSONĪBAS IETEKME

Indriķis Krams

Daugavpils Pedagoģiskā universitāte, LV-5407 Daugavpils.

Kopsavilkums. Zīlītes un tām ekoloģiski radniecīgās sugas ziemas periodu pavada sociālajās grupās. Plēsonības risks ir šo grupu galvenais izveidošanās iemesls. Putni, apvienojoties grupās, ātrāk pamana plēsoņu tuvošanos, tāpēc sociālo individu konkurētspēja vienmēr ir augstāka par vientuļo putnu konkurētspēju. Lai sociālais dzīvesveids sniegtu priekšrocības, starp grupu locekļiem ir jānorisinās pastāvīgai informācijas apmaiņai. Vizuālā informācijas kanāla izmantošanas iespējas mežā ir ierobežotas, tāpēc zīlītes informācijas apmaiņai galvenokārt izmanto skaņas. Zīlīšu ģildes sugas gan iekšsugas, gan starpsugu komunikācijai izmanto divas savā starpā morfoloģiski atšķirīgas signālu sistēmas. Distantos saucienus (pamatfrekvence 5.2 kHz), kuri nodrošina informācijas pārraidi lielā attālumā, garantējot tās nemainību, putni izmanto vismaz 80 reizes retāk nekā kontaktsaucienus (pamatfrekvence 9.2 kHz), kuri nodrošina informācijas apmaiņu bez pārraides izkropļojumiem tikai ierobežotos attālumos. Kontaktsignālu skanējuma tālums ir ierobežots, tomēr tie sniedz iespējas koordinēt sociālās attiecības, nepaaugstinot plēsonības risku. Arī ģildes sugu kontaktsignālu konverģence liecina par to funkcionālo nozīmi. Distantie signāli ir specifiski katrai sugai un tie acīmredzot kalpo informācijas apmaiņai starp vienas sugas indivīdiem. Distanto signālu lietošana var palielināt plēsonības risku, jo tie ir skaļi, kas padara grupas viegli ievērojamas, un zīlītes šī veida signālus izmanto tikai īpašās situācijās.

IEVADS

Ziemas sezonu zīlītes un dažas citas tām ekoloģiski radniecīgās sugas parasti pavada nelielu jaukto sugu bariņu sastāvā (Ekman 1979). Pretplēsoņu aizsardzība ir galvenā līdz šim atklātā šādu sociālo grupu funkcija (Ekman 1987; Perrins, Geer 1980; Ekman et al. 1981; Ekman 1986; Suhonen 1993; Suhonen et al. 1993; De Laet 1984, 1985; Hegner 1985). Tiek uzskatīts, ka jauktajās grupās samazinās iekšsugas konkurence, bet individuālais plēsonības risks nepalielinās (Alerstam et al 1974; Ekman 1989).

Teorētiski pretplēsoņu aizsardzībai ir jābūt atkarīgai no sociālās grupas indivīdu informācijas apmaiņas iespējām par potenciālajām briesmām, kas paredz vienotas brīdinājuma signālu sistēmas pastāvēšanu (Hogstad 1987; Barnard, Thompson 1985). Šāda sistēma universiāli var darboties vienīgi tad, ja tā ir vienlīdz saprotama visiem jauktās sociālās grupas locekļiem. Vairāku zvirbuļveidīgo putnu sugu brīdinājuma un briesmu saucienu izpēte liecina, ka šiem saucieniem ir nozīme arī starpsugu sazināšanās līmenī (Marler 1956, 1957). Turklāt ir izteikti argumenti, ka plēsonības risks veicina dažādu sugu brīdinājuma saucienu akustisko parametru konvergenci (Barnard 1982).

Jaukto zīlīšu bariņu indivīdiem ir svarīgi organizēt savu uzvedību savstarpēji koordinētā veidā ne tikai plēsoņu klātbūtnes laikā, bet arī bariņu kustības, apstāšanās un citu aktivitāšu laikā. Plēsēju parādīšanās ir neprognozējama (Clark, Ekman 1995), bet bariņa telpisko dimensiju uzturēšana vairāk vai mazāk konstantās robežās ir būtisks pamatnosacījums tam,

lai socialitāte garantētu sociālo indivīdu konkurētspējas salīdzinoši veiksmīgu saglabāšanos.

Zīlītes nosaka savas grupas locekļu atrašanās vietas un spēj saglabāt bariņa diskrētos izmērus ar plaša akustisko signālu spektra palīdzību (Thielcke 1968; Latimer 1977; Hailman 1989; Hailman et al. 1985). Tomēr skaņu bieža lietošana padara bariņus viegli ievērojamus plēsējiem (Odum 1942).

Lai gan zīlīšu vokālais repertuārs ziemas periodā ir bagāts, tomēr to viegli var iedalīt divās kategorijās, proti, distantās un kontaktkomunikācijas saucienos (Wiley, Richards 1982). Zīlīšu distantā sazināšanās sistēma ietver kompleksas, frekvences modulētas akustisko signālu vienības, kuras sastāv no vienas vai vairākām signālu elementārvienībām (Hailman 1989; Smith 1972). Tās, savukārt, ir savienotas vienā signālā vai nu fiksētā, vai arī variablā secībā. Distantās komunikāciju sistēmas saucieni ir sugai specifiski un relatīvi skaļi signāli, bet to avoti ir viegli lokalizējami pat mežu biotopos (Chessell 1977; Lima 1987). Kā kontaktkomunikācijas sistēmas signāli šajā darbā tiek definēti saucieni, kuru raksturīgākās pazīmes ir to relatīvais īsums un minimālais skaļums (Hailman 1989; Smith 1972; Ficken et al. 1978). Tās ir augstu toņu skaņas, kurām piemīt amplitūdas modulācijas, bet frekvences modulācijas nav izteiktas gandrīz nemaz. Viļņa īsums nosaka šo signālu lielo atstarošanās pakāpi no biotopa priekšmetiem (Chessell 1977; Marten, Marler 1977), kas sekmē signālu ātru izdzišanu (Morton 1970; Chappuis 1971), un tāpēc kontaktsazināšanās sistēmas signālu avoti ir lokalizējami tikai ar grūtībām (Konishi 1977).

Šajā rakstā es analizēju plēsonības riska ietekmi uz

vairāku zīlīšu ģildes sugu sociālās komunikācijas sistēmām rudens - ziemas sezonā. Darbā tiek pārbaudītas sekojošas hipotēzes: (1) vai astoņu tipiskāko jaukto zīlīšu bariņu sugu indivīdi distantās un kontaktkomunikācijas sistēmu saucienus ikdienas aktivitāšu laikā lieto vienlīdz bieži un (2) vai kādā no divām sazināšanās sistēmām ir konstatējama signālu konverģence starpsugu līmenī. Ja zīlītes pārsvarā lieto kontaktsignālus, tad ir pamats apgalvot, ka šo sazināšanās sistēmu, samazinot plēsonības risku, pastiprināti kontrolē dabiskā izlase. Lai zīlīšu ģildes biežāk lietojamie sazināšanās signāli labāk realizētu savu pretplēsoņu aizsardzības funkciju var paredzēt, ka starpsugu līmenī to parametri varētu būt ievērojami līdzīgāki nekā retāk lietojamās sazināšanās signālu pazīmes. Biežāk lietojamo signālu konverģence kalpo kā viens no svarīgākajiem mehānismiem ar kura palīdzību ikviens sociālās grupas dalībnieks saglabā savu konkurētspēju. Tomēr, lai biežāk lietojamā sazināšanās sistēma sekmētu individuālās konkurētspējas saglabāšanu, tās signāliem vienlaicīgi ir jānodrošina divu gandrīz pretēji vērstu procesu norisi. No vienas puses signāliem ir jānodrošina stabilas informācijas apmaiņas iespējas starp sociālajiem indivīdiem. Tajā pašā laikā biežāk lietojamo sazināšanās saucienu maksimālajam izplatīšanās attālumam ir jābūt salīdzinoši mazam, jo pretējā gadījumā var palielināties plēsonības risks. Lai noskaidrotu akustiskā informācijas apmaiņas kanāla iespējas pārraidīt informāciju, šajā darbā tika pētīti arī abu komunikācijas sistēmu signālu izplatīšanās attālumi un meža biotopu akustiskās īpašības.

MATERIĀLS UN METODES

Vispārīgā informācija

Pētījums ir veikts Latvijas dienvidaustrumu daļā Krāslavas pilsētas ($55^{\circ} 47' N$, $27^{\circ} 12' E$) tuvumā 1991-1993. g. Lauka materiāls galvenokārt iegūts oktobrī - novembrī no plkst. 9.00 līdz 14.00.

Ik rudeni es novēroju piecus jaukto sugu zīlišu bariņus, kuri ap 60 gadus veca parasto priežu (*Pinus sylvestris* L.) meža (biezība - 0.6) un ap 20 gadus vecu priežu un kārpaino bērzu (*Betula pendula* L.) jaunaudžu (biezība - 0.9) rajonā gadu no gada apdzīvoja vienas un tās pašas teritorijas, kuras veidojās uz cekulzīlišu (*Parus cristatus* L.) vasaras teritoriju bāzes. Šajās teritorijās cekulzīlītēm vienmēr pievienojās pelēkās zīlītes (*Parus montanus* de Selys-Longchamps), meža zīlītes (*Parus ater* L.) un lielās zīlītes (*Parus major* L.). Bariņiem laiku pa laikam pievienojās arī purva zīlītes (*Parus palustris* L.), zilzīlītes (*Parus caeruleus* L.) kā arī zīlītēm ekoloģiski radniecīgie zeltgalviši (*Regulus regulus* L.) un mizložņas (*Certhia familiaris* L.).

Pētījumu sākumposmā visi putni pie barotavām ar tiklu palīdzību tika noķerti un apgredzenoti ar individuālas kombinācijas krāsu gredzeniem. Tika noteikts gandrīz visu putnu vecums un dzimums. Tas darīts ar noteicēju palīdzību (Svensson 1992), kā arī izmantojot iepriekšējās vairošanās sezonu datus.

Putnu balsis tika ierakstītas jaunaudžu rajonā un šajā nolūkā tika izmantoti Uher-4400, Reporter-6, Sony TC-800 B un Sony Walkman Professional WM-D6C magnetofoni un Uher M-517

mikrofons. Putni ieraksta brīdī atradās 2 - 4 m attālumā no mikroфона. Ieraksti tika analizēti ar Kay Electric Company 7029-A sonogrāfu (platie filtri) un Spectr-1 spektrogrāfu.

Pētījums veikts bezvēja apstākļos. Gaisa temperatūra parasti bija augstāka par 0°C, un nokrišņi sniega veidā netika konstatēti.

Signālu izmantošanas biežuma pētījums

Lai izpētītu kurai no sazināšanās sistēmām ikdienas aktivitāšu laikā zīlītes dod priekšroku, 3 min intervālu laikā, es koncentrēju uzmanību tikai uz vienu putnu, reģistrējot visus tā saucienus. Novērojumu komentāri tika ierunāti diktofonā un vēlāk tie tika ieregistrēti putnu individuālajās anketās. Putnu saucieni tika iedalīti distantās komunikāciju sistēmas saucienos un kontaktsaucienos. Kā distantā sauciena piemēru var minēt cekulzīlīšu "trilleri", bet kontaktsaucienu galvenie piemēri ir "tsit" un lidojuma saucieni (Smith 1972). Ja novērojuma ilgums bija mazāks par 3 min, tad analizē šāds intervāls netika ņemts vērā. Tāpat es neņēmu vērā tos intervālus, kuros putni lietoja saucienus tiem patiesi bīstamās situācijās un arī situācijās, kad pats biju putnus nejauši satraucis. Reģistrēto datu kopas apjoms ir 2239 novērojumi, kuri iegūti novērojot 54 pelēko zīlīšu, 27 cekulzīlīšu, 22 lielo zīlīšu, 18 zilzīlīšu, 12 purva zīlīšu, 18 meža zīlīšu, 10 mizložņu un 22 zeltgalvišu individu barošanās uzvedību. Vidēji katras augstāk minētās sugas vienam individam tika veltīti 11.7, 12.2, 13.5, 11.3, 11.0, 14.2, 14.8, 11.0 novērojumu intervāli.

Signālu līdzības pētījums

Lai konstatētu akustisko signālu konvergenci cekulzīlišu, pelēko zīlišu, lielo zīlišu, purva zīlišu, zilzīlišu, meža zīlišu, mizložņu un zeltgalvišu komunikācijas sistēmās, es izmantoju principiālo komponentu analīzi. Šim nolūkam no visu minēto sugu abu komunikāciju sistēmu signālu sonogrammām un spektrogrammām bija nolasīti sekojoši dati: (1) signāla elementu skaits, (2) signāla garums, (3) minimālā frekvence, (4) maksimālā frekvence, (5) pamatfrekvence, (6) virstoņu skaits vienā signālā, (7) signālu skaits s^{-1} , (8) starpsignālu pauzes garums.

Nolasot akustiskā materiāla parametrus, es izpētīju 35 ± 5 katras sugu gan distanto, gan kontaktsignālu sonogrammas un spektrogrammas.

Principālo komponentu analīze ir multivariācijas metode, kuru lietojot datu komplektā samazinās mainīgo skaits un tiek atrastas to mainīgo lineārās kombinācijas, kuri nosaka visas datu kopas variācijas lielāko daļu (Sokal, Rohlf 1981). Lai raksturotu zīlišu ģildes sugu sazināšanās sistēmas, ir jāizmanto pēc iespējas lielāks mainīgo skaits, bet izmantojot tiešās salīdzināšanas metodes šāda tieksšanās pēc precizitātes var novest arī otrā galējībā - datu ir pārāk daudz, lai ar tiem varētu ērti strādāt. Turklāt daži mainīgie var būt savā starpā cieši saistīti, kas var traucēt izprast parādību kopumā. Tomēr principālo komponentu analīze ir lietderīga arī šādos gadījumos, jo spēj atklāt tās nedaudzās mainīgo lineārās kombinācijas, kuras datu masas variēšanu spēj reprezentēt

tikpat labi kā visi iegūtie dati kopumā (Clarke 1980).

Arī salīdzinot abu sazināšanās sistēmu parametru kopuma atšķirības vienas sugas ietvaros, labākai uzskatāmībai tika izmantota principiālo komponentu analīze. Vilksoksona kritērijs tika izmantots, lai salīdzinātu katru no 8 minētajiem signālu parametriem atsevišķi.

Vides akustiskās īpašības

Lai novērtētu abu komunikācijas veidu signālu spējas izplatīties zīlītēm raksturīgākajos biotopos, es veicu vairāku frekvenču tiro toņu skaļuma samazināšanās salīdzinošo izpēti.

Skaņas skaļuma samazināšanās 100 m standartattālumā tika izpētīta 11 tiro toņu frekvencēm (kHz): 0.5, 1.0, 2.0, 3.0, 4.0, 5.0, 6.0, 7.0, 8.0, 9.0, 10.0. 100 m distance tika izvēlēta kā attālums, kura ietvaros putni vēl spēj sazināties ar skaņu palīdzību un kurš turklāt ir salīdzināms ar zīlīšu grupu izmēriem (Wiley, Richards 1982).

Tīrie toņi tika atskaņoti ar magnetofonu Uher-4400 Stereo, bet skaņa bija pastiprināta ar pastiprinātāju S-610. Skaņas spiediens tika mērīts ar 2 trokšņu mērītājiem ISV-1, kuriem bija pieslēgti "tuvais" mikrofons 2.5 m attālumā no skaļruņa un "tālais" mikrofons 100 m attālumā no tuvā mikrofona. Tādējādi tālais mikrofons atradās 102.5 m attālumā no skaļruņa. Tiro toņu skaļums pie tuvākā mikrofona vienmēr tika nostādīts 100 dB līmenī.

Visi 11 tīrie toņi tika atskaņoti sērijās pa 30 s katrs tieši virs zemes līmeņa (0.15 m), 1m un 3 m augstumā. Tā kā skaņas intensitāte mazliet variēja tiro toņu atskaņošanas

laikā, lai novērstu neprecizitātes, tika izmantota laika sēriju procedūra, saskaņā ar kuru skaņas spiediena mērījumi veikti ik pēc 3 s (Marten, Marler 1977). Vienas visu toņu sērijas atskaņošana aizņēma aptuveni 7 min, tāpēc atmosfēras apstākļi šajā laika intervālā tika uzskatīti par konstantiem. Turklāt spēcīgā tiro toņu skaņa vēl nevarēja paspēt radīt stāvviļņus. Pēc katras sērijas tika mērīta arī fona intensitāte. Fona intensitātes vērtība vēlāk tika atņemta katrai no tiro toņu 10 iegūto mērījumu vidējās vērtības. Skaņas intensitātes samazināšanās dB/100 m ir izskaitļota kā skaņas spiediena līmenis pie tuvā mikroфона minus skaņas spiediens pie tālā mikroфона.

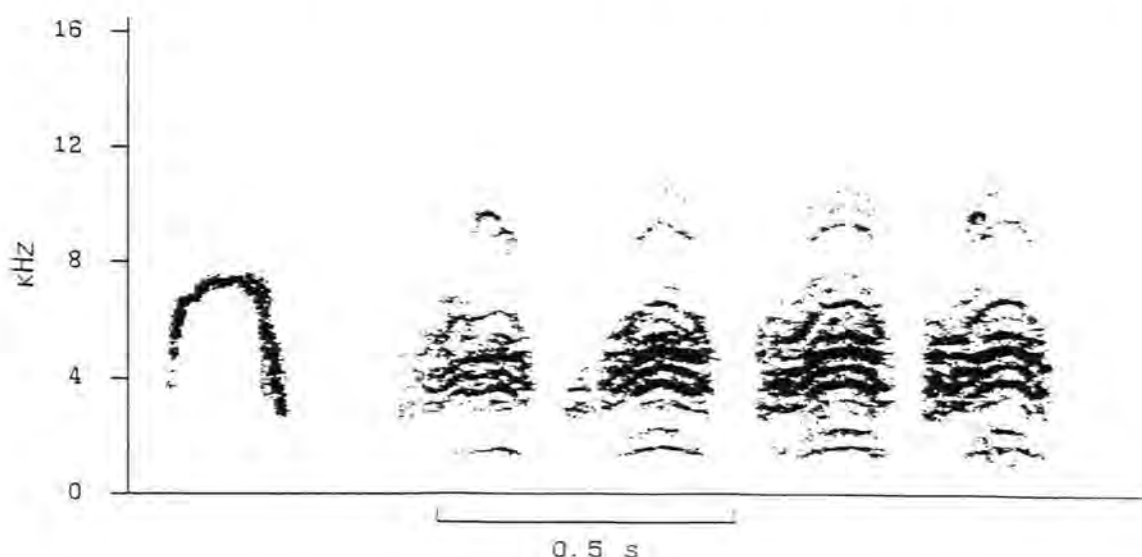
"Ekscesa" pavājināšanās jeb papildpavājināšanās ir skaņas zudumu vērtība tai sfēriski izplatoties no skaņas avota reālā vidē, kas norisinās saskaņā ar inverso kvadrāta likumu (Marten, Marler 1977). Var ievērot, ka skaņas ekscesa zudumiem pieaugot, tās izplatīšanās attālumam ir strauji jāsarūk. Ekscesa pavājināšanās šajā eksperimentā, saskaņā ar inverso kvadrāta likumu, bija $20 \log_{10} \frac{102.5 \text{ m}}{2.5 \text{ m}} = 32 \text{ dB}$, bet papildpavājināšanās vērtība bija attiecīgi dB/100 m-32.

REZULTĀTI

Signālu raksturojums un salīdzinājums

Vokālā signalizācija turpmāk tiks izskatīta kārtībā, kuru piedāvā jaunākie *Parus* ģints taksonomiskie pētījumi, kas veikti ar elektroforētiskajām Rodžera, Kavalli-Sforzas un Edvarda distances metodēm (Gill et al. 1989). Saskaņā ar olbaltumvielu radniecības pakāpi, rezultātu sistemātiskais izklāsts sākas ar evolucionāri vecākajām sugām.

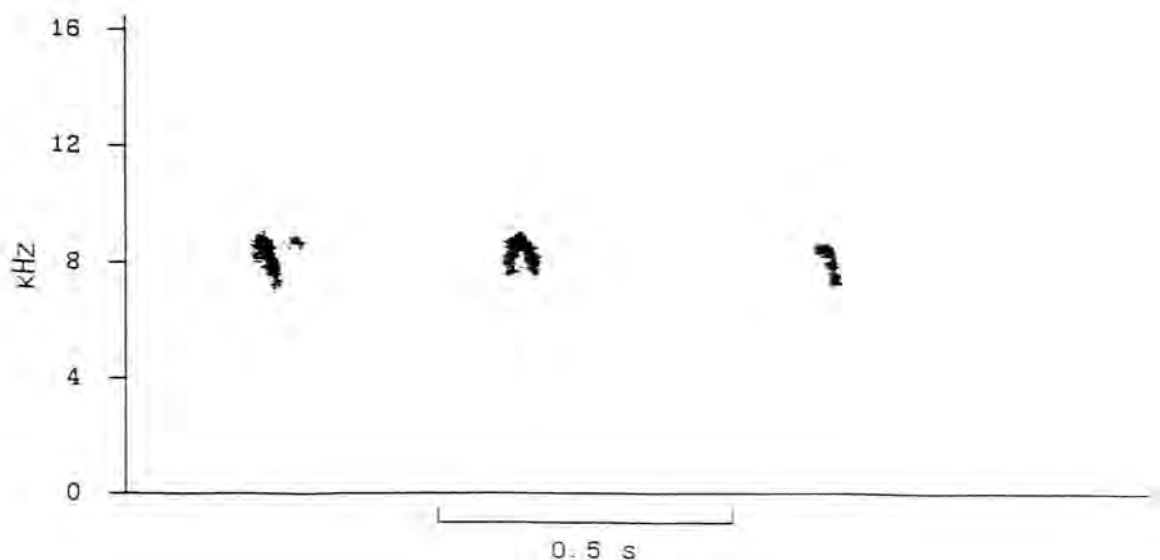
Purva zīlīte. Raksturīgākais no distantās komunikācijas saucieniem ir "ci-dē-dē-dē", kā to parasti atveido putnu noteicējos (piem. Baumanis, Blūms 1974). Literatūrā to dēvē arī par purva zīlītes "zīlišu" saucienu (Thielcke 1968; Ludescher 1973; Jellis 1977; Latimer 1977; Romanowski 1978). Šajā saucienā var izšķirt trīs vai pat četrus skaņu tipus (1. zīm., 1., 2., 3. tabula). Sauciens sākas ar plašu augstas frekvences



1. zīm. Purva zīlišu raksturīgākā distantā sauciena "ci-dē-dē-dē" sonogramma.

ševronu, kuram reizēm seko asi uz leju noliekta īsa skaņa ("pistjē" pēc Bergmann, Helb 1982). Tā sākas ševrona maksimuma līmenī. Vidējo frekvenču skaņa ir vienkāršs, bet uzsvērts uz leju ejošs zigzags. Zemo frekvenču skaņa "dē" ir īsa (50-100 ms) un tās frekvenču josla sastāv no sagubotiem ševroniem, kuru skaits var svārstīties no 1 līdz 10.

Purva zīlīšu kontaktsignāli ir šīs sugas visbiežāk dzirdamās skaņas (2. zīm. 1., 2., 3., tabula). Putni tās lieto visu dienas aktivitāšu laikā, izņemot vienīgi plēsoņu klātbūtnes brīžus. Signālu enerģija atrodas augsto frekvenču zonā. Signāli ir diskrēti gan toņa, gan skanējuma ilguma ziņā. Šīs pazīmes liecina, ka dabā purva zīlīšu kontaktsignālu avotus nav viegli lokalizēt pat nelielā attālumā.



2. zīm. Purva zīlīšu kontaktsaucienu sonogramma.

1. tabula. Zīlīšu, mizložņu un zeltgalvišu distanto (DS) un kontaktsaucienu (KS) strukturālo pazīmju vidējās vērtības, standartnovirzes (SD) un starpsugu atšķirības.

Suga	Signāla garums (s^{-1})		Elementu skaits (n)		Virstoņu skaits (n)	
	DS	KS	DS	KS	DS	KS
Purva zīlite	1.8 (0.16)	0.12 ^{***} (0.008)	6 (1.1)	1 ^{***} (0)	9.5 (0.5)	1 ^{***} (0)
Cekulzīlite	0.65 (0.09)	0.16 ^{***} (0.02)	6 (1.71)	1 ^{***} (0)	3.6 (0.51)	1 ^{***} (0)
Pelēkā zīlite	0.86 (0.02)	0.17 ^{***} (0.02)	1 (0)	1 (0)	4.4 (0.4)	1 ^{***} (0)
Meža zīlite	0.4 (0.02)	0.1 ^{***} (0.008)	1 (0)	1 (0)	1 (0)	1 (0)
Liela zīlite	2.1 (0.2)	0.09 ^{***} (0.02)	6.2 (2.6)	1 ^{***} (0)	3.1 (0.7)	1 ^{***} (0)
Zilzīlite	0.9 (0.2)	0.06 ^{***} (0.003)	6 (1.2)	1 ^{***} (0)	9.9 (0.55)	1 ^{***} (0)
Mizložņa	0.72 (0.01)	0.15 ^{***} (0.007)	1 (0)	1 (0)	1 (0)	1 (0)
Zeltgalvītis	0.34 (0.01)	0.05 ^{***} (0.1)	1 (0)	1 (0)	1 (0)	1 (0)

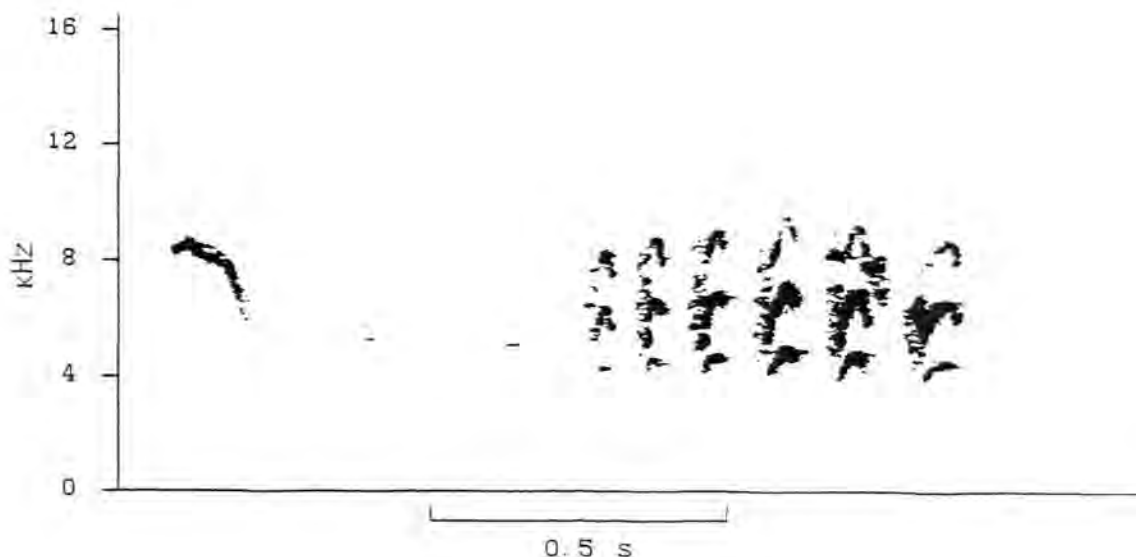
* - $p < 0.05$

** - $p < 0.01$

*** - $p < 0.001$, Vilkoksona kritērijs

Cekulzīlite. Tiek atzīmēts, ka cekulzīlīšu vokalizācija ir minimāli diferencēta (Bergmann, Helb 1982, Hailman 1989). Trilleris, ko putni lieto ziemas periodā, traucējumos pie ligzdām un reaģējot uz plēsīgo putnu izbāzņiem ļoti atgādina

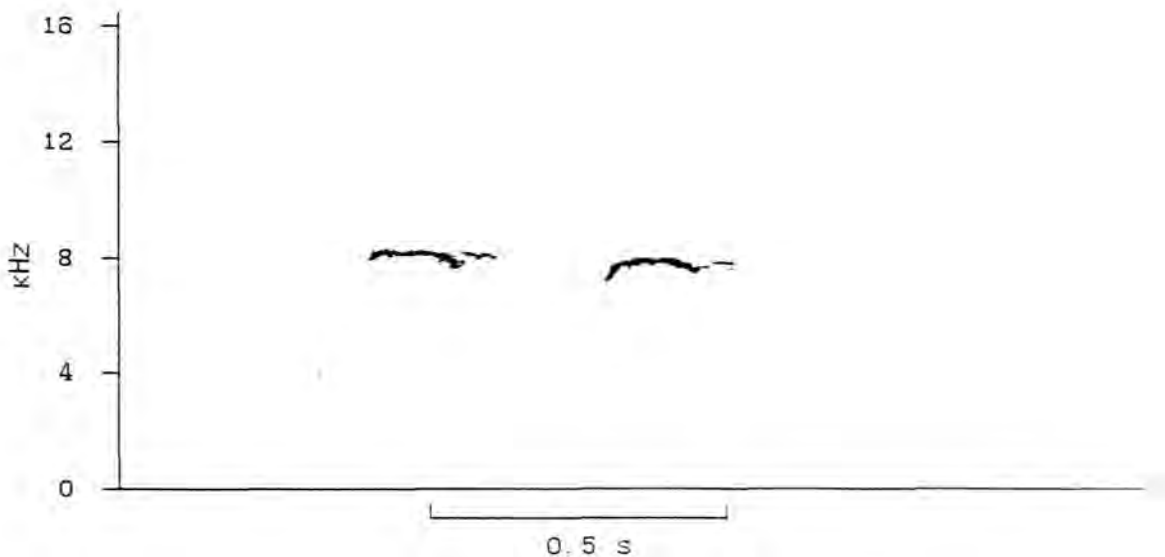
cekulzīlišu dziesmu (Smith 1991). Trilleri parasti ievada dažas samērā tīra un augsta toņa zilbes, kurām seko vairāki plasa frekvenču diapazona ševroni (3. zīm., 1., 2., 3. tabula). Cekulzīlišu distantsais signāls parasti ir dzirdamas trilleru sērijās un daudz retāk - kā viens atsevišķs sauciens (Fišera kritērijs, $p < 0.001$).



3. zīm. Cekulzīlišu raksturīgākā distants sazināšanās sauciena - trillera sonogramma.

Cekulzīlītēm ir vieni no garākajiem aplūkojamās ekoloģiski radniecīgo putnu sugu kopas kontaktsignāliem, bet pēc citiem parametriem šie saucieni gandrīz nav atšķirami no citu gildes sugu kontaktsaucieniem (4. zīm., 1., 2., 3. tabula).

Esmu ievērojis, ka cekulzīlītes, barojoties savas sugas indivīdu bariņos, daudz retāk lieto distantos signālus, kamēr kontaktsignālu izmantošana nav atkarīga no sociālās situācijas. Arī daudzsugu bariņos cekulzīlītes, acīmredzot



4. zīm. Čekulzīlīšu kontaktsaucienu sonogramma.

kā teritoriju īpašnieki un dominanti (Ekman 1979), distantos signālus lieto biežāk, kā arī visbiežāk uzsāk šo saucienu sērijas.

Pelēkā zilīte. Vēl nesen Eiropas pelēkā zilīte un Amerikas pelēkā zilīte (*Parus atricapillus* L.) tika uzskatītas par vienu sugu. Par vienu no šo kļūdaino uzskatu iemesliem ir kalpojusi arī abu sugu gandrīz identiskie distants signalizācijas "zilīšu" saucieni. Pelēko zilīšu saucienā "čē", kas ir redzams sonogrammā (5. zīm.) var izšķirt divas daļas: augstfrekvencu sevrans ("ci" pēc Bergmann, Helb 1982) un zemfrekvencu skaņa "čē", kas rada pelēko un Amerikas pelēko zilīšu "čē" saucienu līdzības efektu (Smith 1991). Pelēko zilīšu "čē"

2. tabula. Zīlīšu, mizložņu un zeltgalvīšu distanto un kontakt-saucienu enerģētisko parametru vidējās vērtības, standartnovirzes (SD) un starpsugu atšķirības.

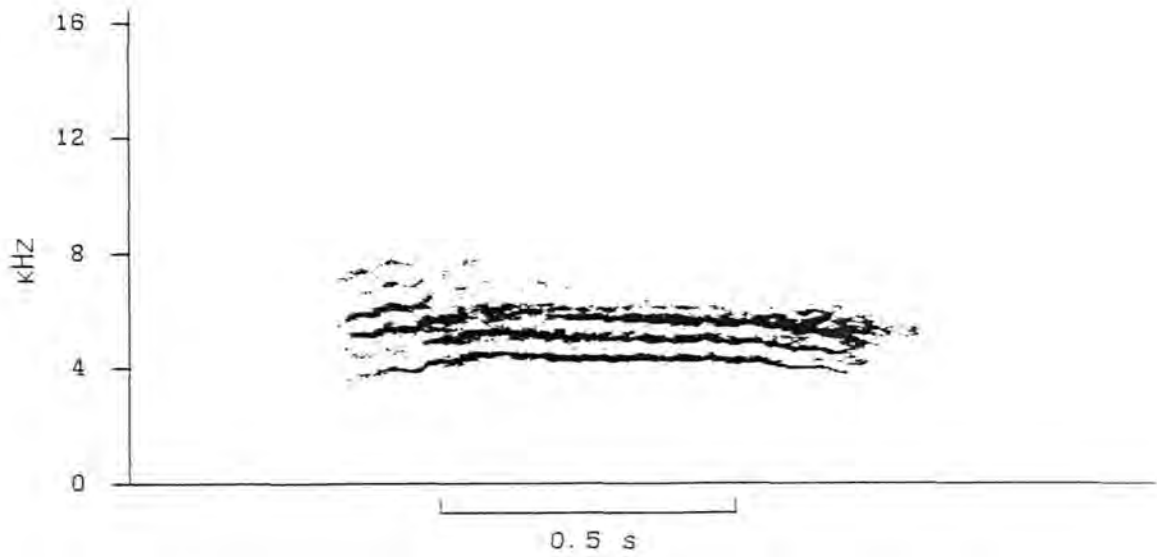
Suga	Maksimālā fr. (kHz)		Minimālā fr. (kHz)		Pamatfrekvence (kHz)	
	DS	KS	DS	KS	DS	KS
Purva zīlite	8.0 (0.2)	10.1 ^{***} (0.1)	1.9 (0.08)	8.4 ^{***} (0.04)	5.2 (0.15)	9.5 ^{***} (0.08)
Cekulzīlite	8.0 (0.03)	9.2 ^{***} (0.03)	4.1 (0.06)	7.6 ^{***} (0.04)	4.8 (0.1)	7.9 ^{***} (0.02)
Pelēkā zīlite	7.4 (0.1)	9.6 ^{***} (0.1)	3.9 (0.1)	8.4 ^{***} (0.06)	5.2 (0.08)	9.0 ^{***} (0.1)
Meža zīlite	5.1 (0.1)	9.6 ^{***} (0.08)	3.2 (0.1)	7.6 ^{***} (0.09)	4.4 (0.07)	8.4 ^{***} (0.1)
Liēlā zīlite	5.4 (0.08)	7.8 ^{***} (0.06)	3.2 (0.1)	6.8 ^{***} (0.08)	4.8 (0.1)	7.3 ^{***} (0.07)
Zilzīlite	8.2 (0.22)	9.8 ^{***} (0.05)	2.1 (0.09)	8.6 ^{***} (0.06)	5.4 (0.08)	9.4 ^{***} (0.07)
Mizložņa	9.6 (0.07)	10.6 ^{***} (0.05)	8.2 (0.05)	8.4 ^{***} (0.06)	9.2 (0.07)	8.8 ^{***} (0.06)
Zeltgalvītis	8.4 (0.05)	11.6 ^{***} (0.07)	6.6 (0.06)	11.1 ^{***} (0.06)	7.6 (0.04)	11.4 ^{***} (0.05)

* - $p < 0.05$

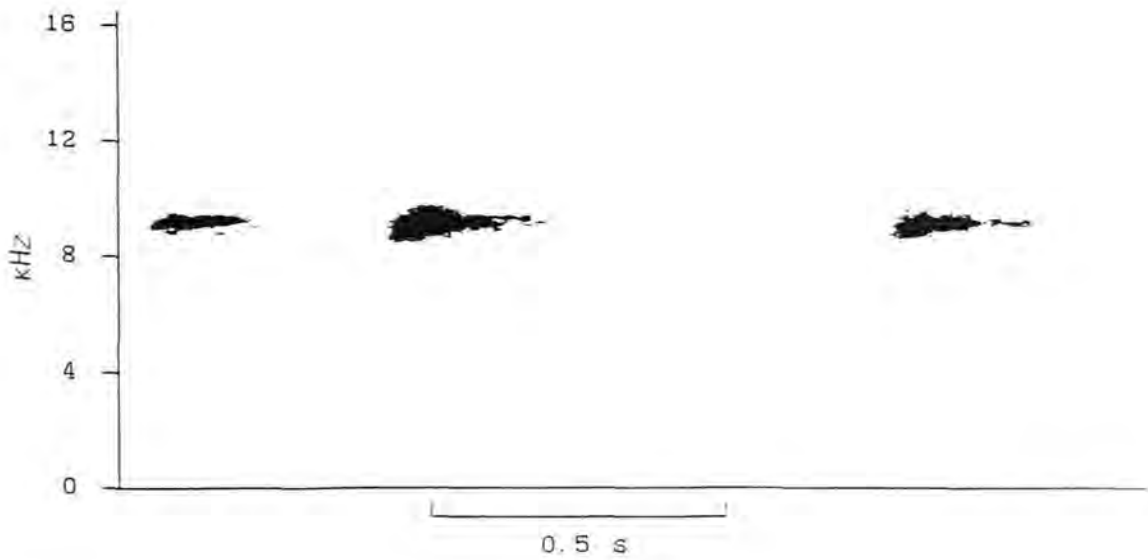
** - $p < 0.01$

*** - $p < 0.001$, Vilkoksona kritērijs

nots ir īsāka (apmēram 400 ms), bet tipisks šo zīlīšu distants sauciens sastāv no trijām augstfrekvencu "ci" un divām trijām "cē" skaņām (1., 2., 3. tabula).



5. zīm. Pelēko zīlīšu distantās sazināšanās sauciena sonogramma.



6. zīm. Pelēko zīlīšu kontaktsaucienu sonogramma.

Pelēko zilīšu smalkie kontaktsignāli tikai nedaudz atšķiras no citu gildes sugu kontaktsazināšanās grupas saucieniem un šīs atšķirības galvenokārt ir saistāmas ar saucieniem morfoloģiju, frekvenču mainīgumu un lielāku skanēšanas biežumu (6. zīm., 1., 2., 3. tabula).

3. tabula. Zilīšu, mizložņu un zeltgalvišu distanto un kontaktsaucieniem funkcionālo parametru vidējās vērtības, standartnovirzes (SD) un starpsugu atšķirības.

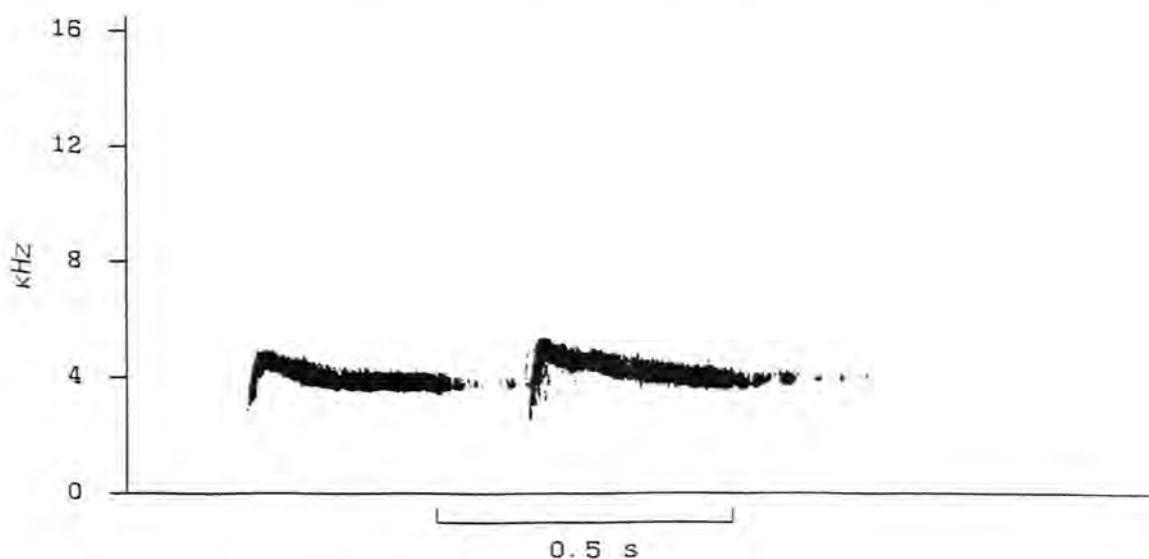
Suga	Signalizācijas biežums (n/s ⁻¹)		Starpsignālu pauze (s ⁻¹)	
	DS	KS	DS	KS
Purva zilīte	0.002 (0.001)	0.2 ^{***} (0.02)	0.3 (0.02)	0.25 ^{***} (0.01)
Cekulzilīte	0.003 (0.0001)	0.4 ^{***} (0.002)	0.37 (0.005)	0.26 ^{***} (0.002)
Pelēkā zilīte	0.002 (0.0002)	0.3 ^{***} (0.1)	0.35 (0.01)	0.24 ^{***} (0.008)
Meža zilīte	0.005 (0.003)	0.4 ^{***} (0.08)	0.13 (0.01)	0.12 [*] (0.009)
Lielā zilīte	0.004 (0.001)	0.3 ^{***} (0.01)	0.11 (0.01)	0.12 [*] (0.008)
Zilzilīte	0.004 (0.0008)	0.4 ^{***} (0.0008)	0.3 (0.01)	0.37 ^{***} (0.006)
Mizložņa	0.007 (0.0008)	0.10 ^{***} (0.0007)	0.12 (0.005)	0.16 ^{***} (0.004)
Zeltgalvītis	0.01 (0.002)	0.5 ^{***} (0.00002)	0.12 (0.006)	0.13 ^{**} (0.006)

* - p < 0.05

** - p < 0.01

*** - p < 0.001, Vilkoksona kritērijs

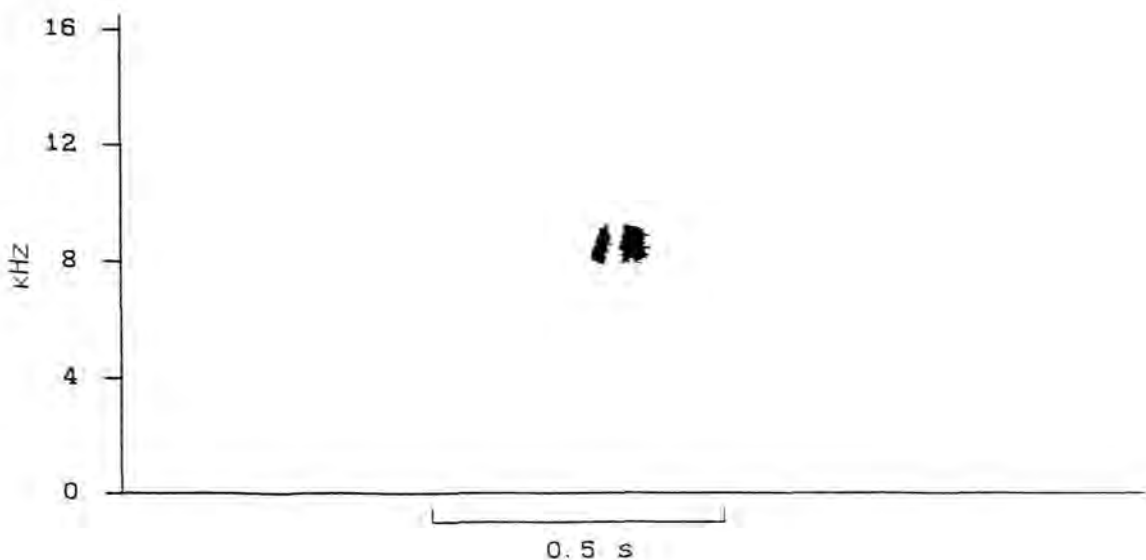
Meža zīlīte. Meža zīlīšu vokalizācijas struktūra atšķiras no visu citu Eiropas un Ziemeļamerikas zīlīšu ģints sugu akustiskās sazināšanās sistēmām. Zemfrekvenču saucienų ipatsvars meža zīlīšu vokālajā repertuārā ir minimāls (Bergmann, Helb 1982). Augstfrekvenču saucieni turpretim ir ārkārtīgi daudzveidīgi (Hailman 1989). Raksturīga meža zīlīšu uzvedības īpatnība ir saistīta ar ekstremāli variablu augstfrekvenču signālu izmantošanu arī tajās socialajās situācijās, kur pārējās zīlīšu sugas parasti dod priekšroku "zīlīšu" saucienų un citu distantās komunikācijas signālu un to kombināciju lietošanai. Literatūrā ir atzīmēti divi saucieni (Thielcke 1968; Lohrl, Thielcke 1973; Jellis 1977; Bergmann, Helb 1982), bet tikai viens no tiem neabšaubāmi pieder pie distantās komunikācijas saucieniem. Signāls ir neparasti gars un tam ir minimāla frekvences modulācija. Salīdzinoši ar citu zīlīšu distantās komunikācijas signāliem, meža zīlīšu saucienų, kuru vārdos var izteikt kā "tjū", pārsvarā veido starpfrekvences (7. zīm., 1., 2., 3., tabula). Šī iemesla dēļ



7. zīm. Meža zīlīšu distantā sauciena sonogramma.

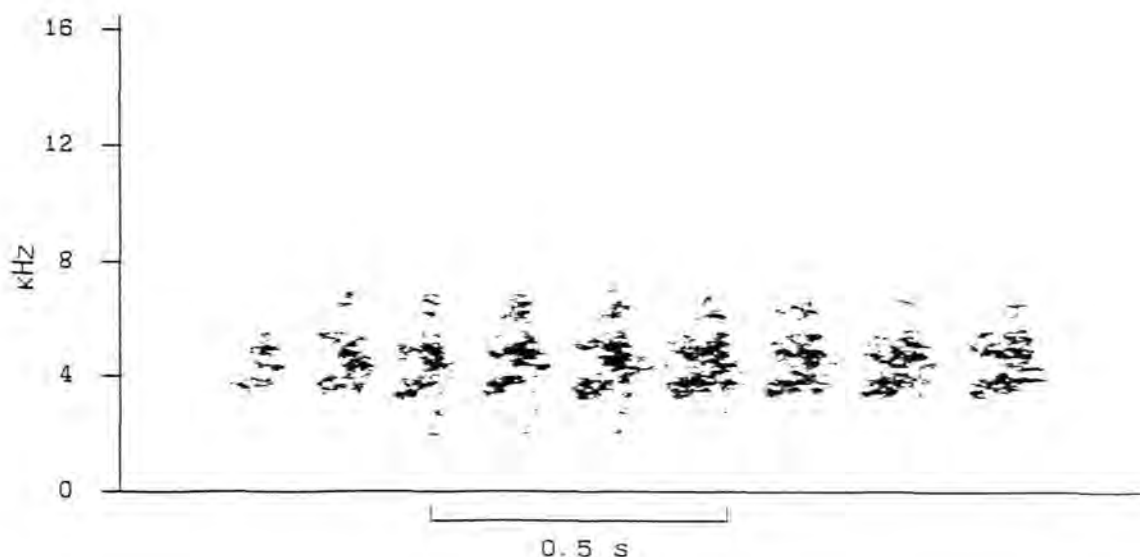
"tjū", būdams meža zilīšu distantās sazināšanās sistēmas svarīgākā skaņa, ar savu tīro toni, vienu virstoni un augstākajām frekvencēm tomēr it kā neiederas kopējā zilīšu ģildes distantās komunikācijas saucienu grupā.

Kontaktsignāli atšķiras ne tikai pēc to frekvenču daudzveidības (8. zīm., 1., 2., 3. tabula). Arī meža zilīšu kontaktsignālu intervālu garuma vērtība ir ārkārtīgi mainīga, kas bieži vien rada grūtības izšķirt starpsignāla un iekšsignāla atsevišķu zilbju intervālus. Tomēr gan abu veidu intervāli, gan saucienu garumi, gan aptuveni 20 kontaktsaucienu veidu frekvences caurmērā svārstās zināmās robežās, un daži tipiskākie meža zilīšu kontaktsaucieni ir parādīti 8. zīm.



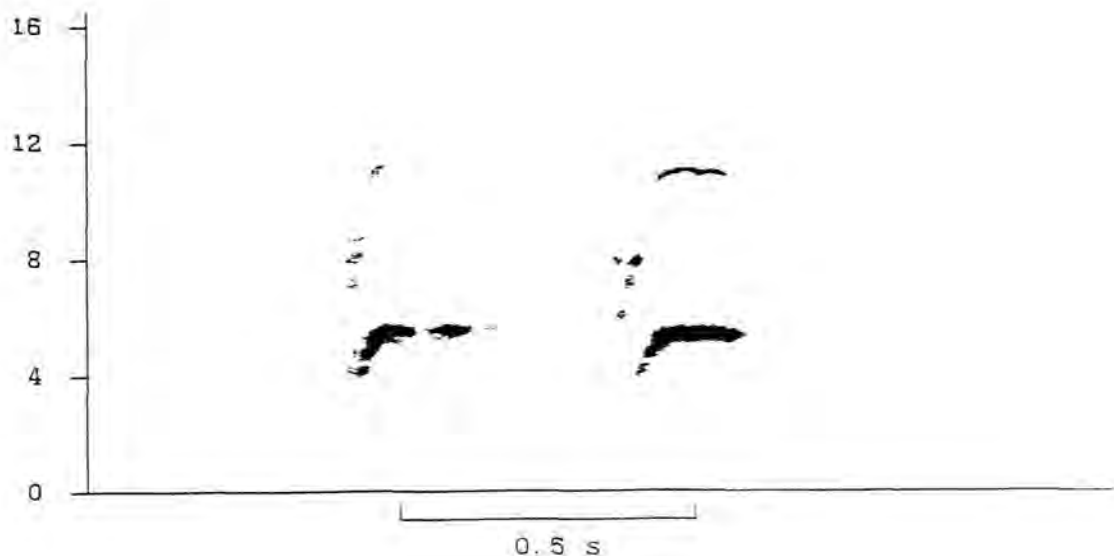
8. zīm. Meža zilīšu kontaktsaucienu sonogramma.

Lielā zilīte. Pretēji meža zilītēm, lielās zilītes savā evolucionārajā attīstībā ir vairāk specializējušās zemo toņu signālu lietošanā. Tam par iemeslu acīmredzot ir kalpojušas principiālās atšķirības indivīdu sociālajās attiecībās sugu ietvaros (Saitou 1978, 1979; De Laet 1984, 1985). Viens no visbiežāk lietojamajiem lielo zīlīšu distantajiem signāliem ir vārdos izsakāms kā "čžžžž" (9.zīm., 1.,2.,3. tabula). Putni šo signālu izmanto dažādos kontekstos: teritoriālās sadursmes, kontaktu uzturēšana ar citiem grupas indivīdiem, neparastās situācijas utt. (Lohrl 1963; Sasvari 1980; Klump, Shalter 1984). Šis lielo zīlīšu distantais sauciens ir veidots atbilstoši ģints "zīlīšu" signāla modelim, jo parasti sastāv no dažām augstfrekvenču ievadzīlībēm, kurām seko vairākas zemo toņu zīlbes. Ikvienu no zemo toņu zīlībēm veido vairāku virstoņu zemfrekvences ševroni, kuru starpā sonogrammās var saskatīt trokšņu zonas.



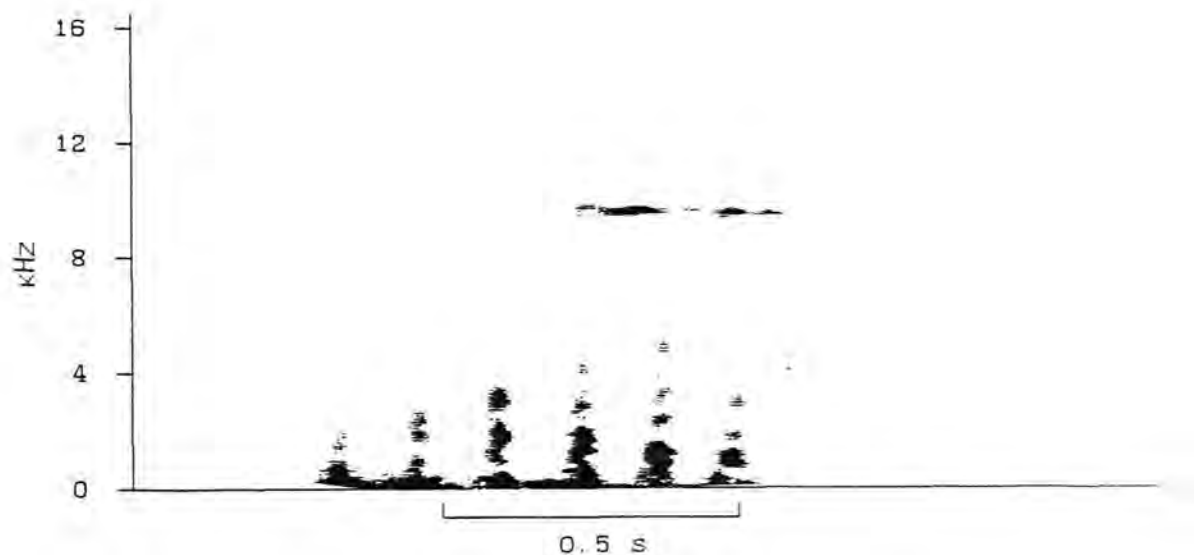
9.zīm. Lielo zīlīšu distantās sazināšanās sauciens "czzzz" sonogramma.

Vēl viens lielajām zīlītēm raksturīgs signāls, kura akustiskie parametri un izmantošanas biežums tiek analizēti šajā darbā, ir vārdos izsakāms kā "piņ" (10.zīm.). Tas acīmredzot ir visskaļākais no lielo zīlīšu distantās sazināšanās saucieniem (Gompertz 1961; Jellis 1977). Signāls ir īss un samērā izteikti tonēts (1., 2., 3. tabula). Lielās zīlītes bieži izdod šī signāla sērijas, kurās "piņ" nereti mijas ar "čžžž".



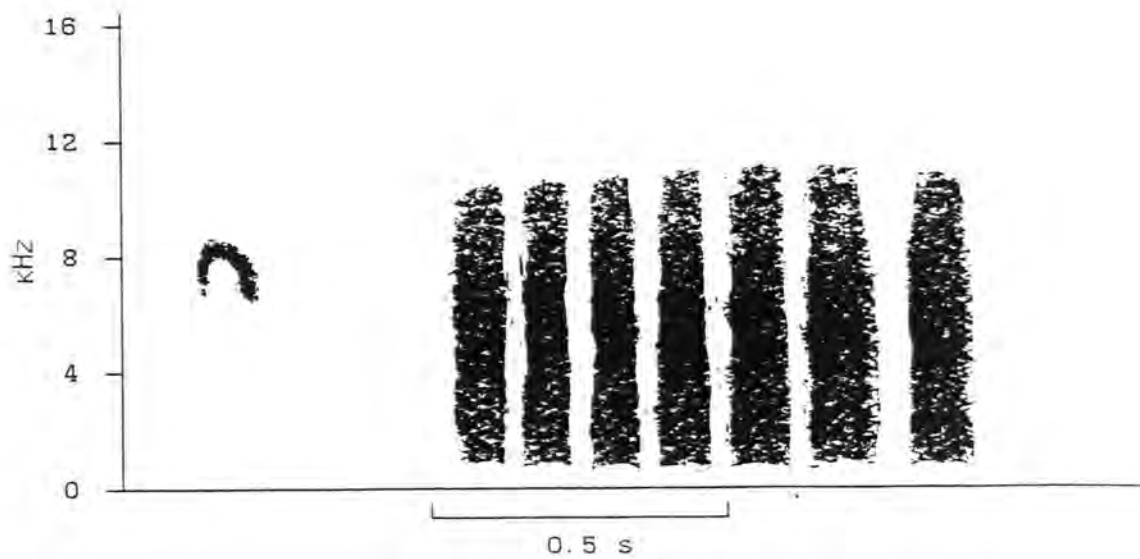
10.zīm. Lielo zīlīšu distantā sauciena "piņ" sonogramma.

Lielo zīlīšu kontaktsignāli morfoloģiski tikpat kā nav atšķirami no citu ģildes sugu saucieniem (11.zīm., 1., 2., 3. tabula). Vienīgi signālu frekvences ir izvietotas salīdzināsi zemāku toņu zonā.

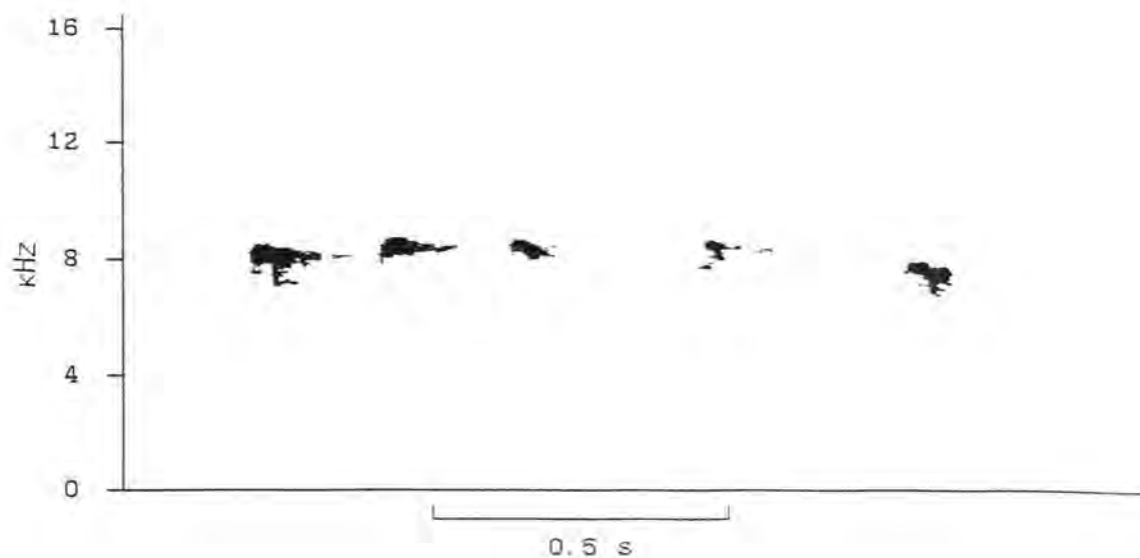


11. zīm. Lielo zīlišu kontaktsaucienu sonogramma.

Zilzilīte. Zilzilīšu distantās signalizācijas saucieni ir vieni no visvairāk diferencētajiem *Parus* ģinti. Tomēr visbiežāk ir dzirdams tikai viens no signāliem, kuram ir liela nozīme bariņu telpiskajā organizācijā (Klump, Curio 1983; Bijmens, Dhondt 1984) (12. zīm.). Zilzilītes ar dažādu intensitāti šo saucienu izmanto plēsoņu klātbūtnē un citos vairāk vai mazāk motivētu uztraukumu brīžos. Sauciens atgādina dziesmu, tomēr tam ir sarežģītāka struktūra, ko veido augstfrekvenču, zemfrekvenču un starptoņu zilbju sērijas (1., 2., 3. tabula). Saucienā dominē zemie toņi, no kuriem parsvarā ir izveidoti virstoņu ševroni.



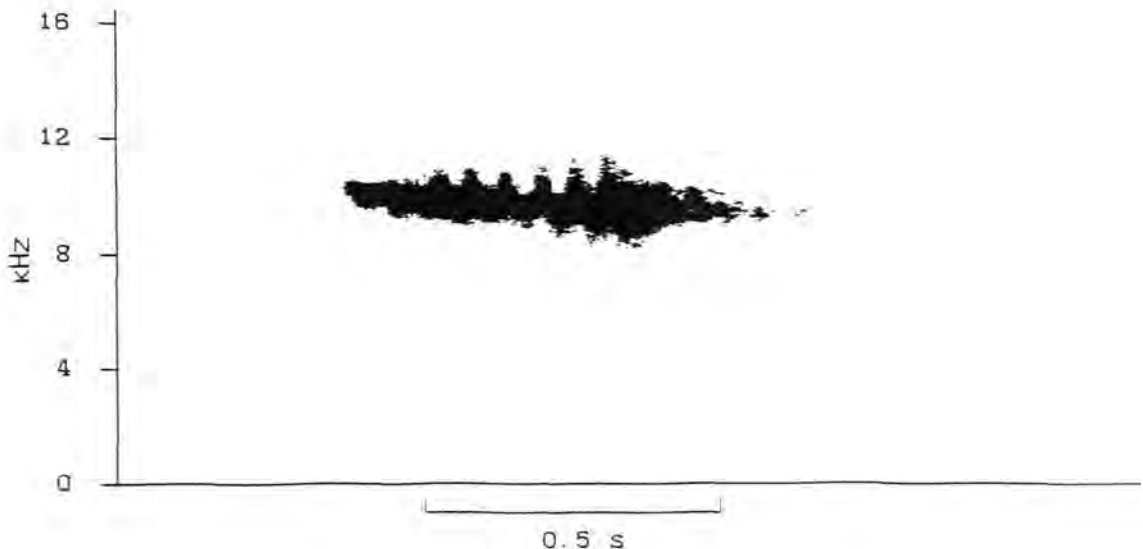
12. zīm. Raksturīgākā zilzīlīšu distantā sauciena sonogramma.



13. zīm. Zilzīlīšu kontaktsaucienu sonogramma.

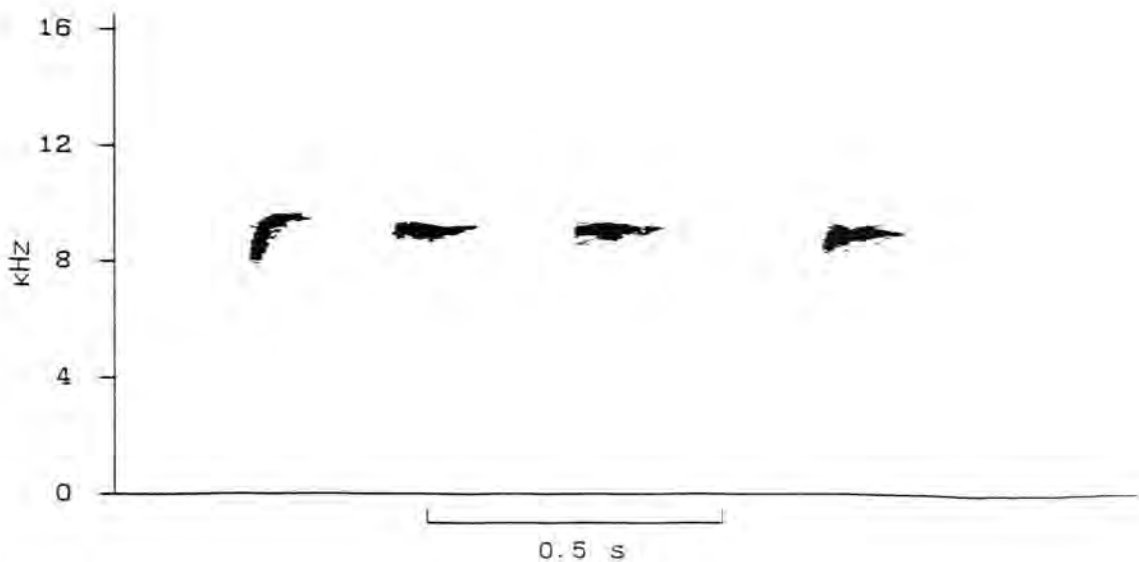
Zilzīlīšu pastāvīgi dzirdamie tonālie kontaktsignāli sonogrammās tikpat kā nav atšķirami no citu zīlīšu sugu saucienu grafiskajiem attēlojumiem (13.zīm., 1.,2.,3. tabula). Vienīgā zilzīlīšu kontaktsignālu atšķirība ir to garākā starpsignālu pauze.

Mizložņa. Distantās signalizācijas saucieni atšķirībā no zīlīšu distantajiem signāliem ir veidoti no augsfrekvencu skaņām un maksimālās frekvences pat pārsniedz kontaktsignālu maksimālo frekvenci (1.,2.,3. tabula) (Thielcke 1965). Saucienus vārdos var izteikt kā "tsrī" (14.zīm.). To raksturīga īpatnība ir skaņas ātrā frekvences modulācija. Tāpat kā meza zīlīšu saucieni, mizložņu "tsrī" sastāv tikai no viena virstoņa, un šī pazīme tos vieno ar zeltgalvišu distantajiem saucieniem.



14. zīm. Mizložņu distantā sauciena "tsrī" sonogramma.

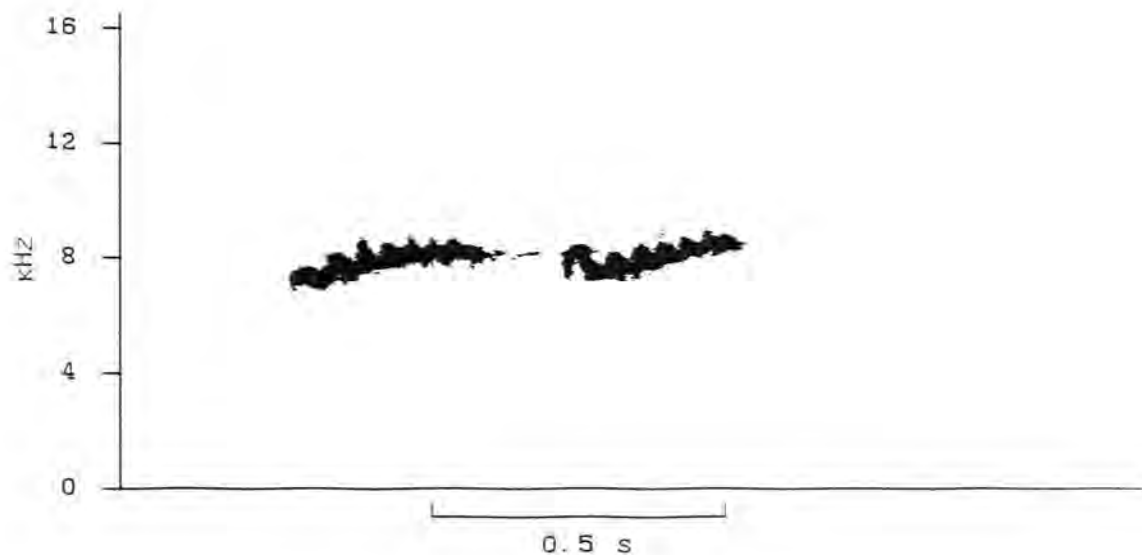
Mizložņu kontaktsignāli morfoloģiski gandrīz neatšķiras no zīlīšu kontaktsaucieniem (15. zīm., 1., 2. tabula). Kontaktsignāli bieži ir dzirdami kā saucienu sērijas gan barošanās un atpūtas laikā, gan bariņu pārlidojumu laikā. Tomēr mizložņas kontaktsaucienus lieto salīdzinoši retāk par citām zīlīšu ģildes sugām (3. tabula), iespējams, tāpēc, ka mizložņas gandrīz vienmēr barojas jaukto bariņu centrā. Šāda telpiskā stratēģija mizložņām varētu palīdzēt uzvesties mazāk uzkrītoši.



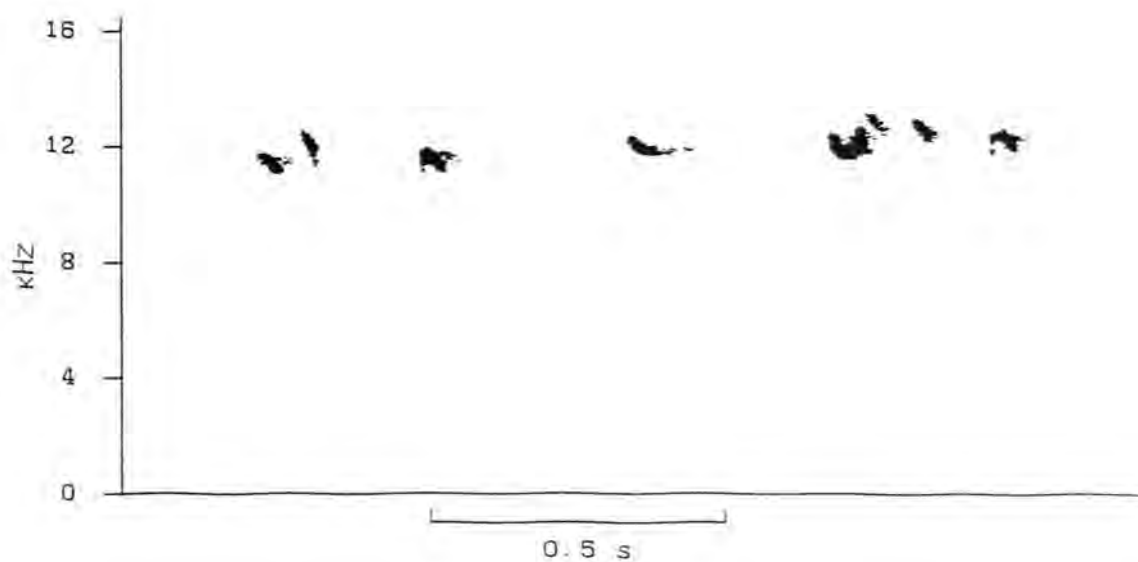
15. zīm. Mizložņu kontaktsignālu sonogramma.

Zeltgalvītis. Zeltgalvišu distanto saucienu akustiskie parametri ir gandrīz identiski mizložņu skaļajiem "tsri" saucieniem (16. zīm., 1., 2., 3. tabula). Galvenās atšķirības ir attiecināmas uz saucienu garumu un frekvences modulācijām. Abu parametru vērtības zeltgalvišu signālos ir mazākas.

Minimālā frekvences modulācija un niecīgā visu kategoriju frekfrenču dispersija zeltgalvišu distantos signālus padara par vistonālākajiem ģildes sugu distantās sazināšanās signāliem (Thorpe 1983).



16. zīm. Zeltgalvišu distantā sauciena sonogramma.



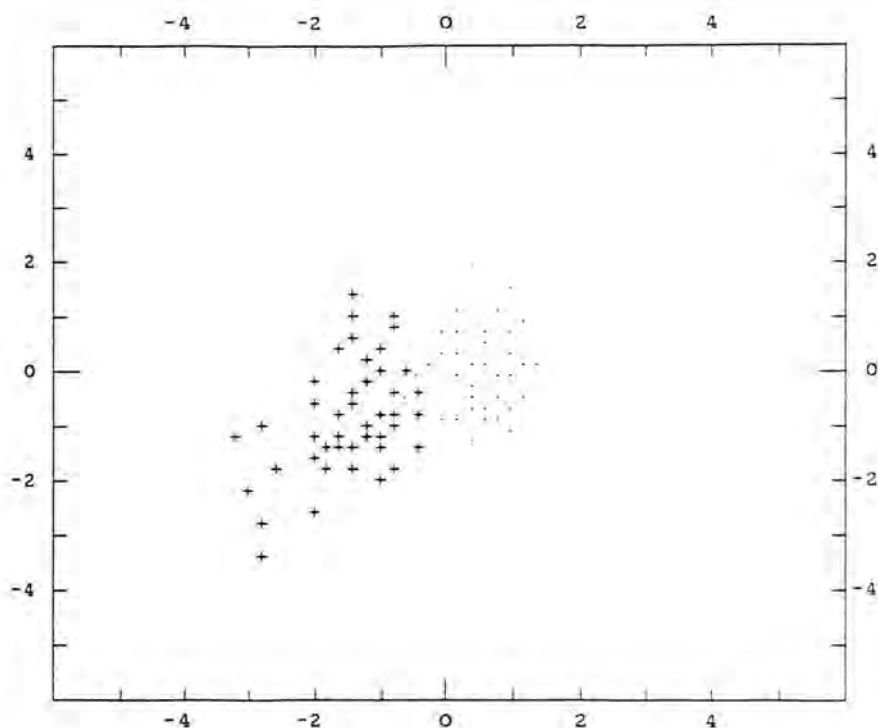
17. zīm. Zeltgalvišu kontaktsignālu sonogramma.

Zeltgalvišu kontaktsignāli toņa ziņā ir visaugstākie un atgādina pikstienus (17. zīm., 1., 2., 3. tabula). Saucienų salīdzinoši biežā lietošana acīmredzot ir ar skaņas kropļošanas saistīta kompensācija.

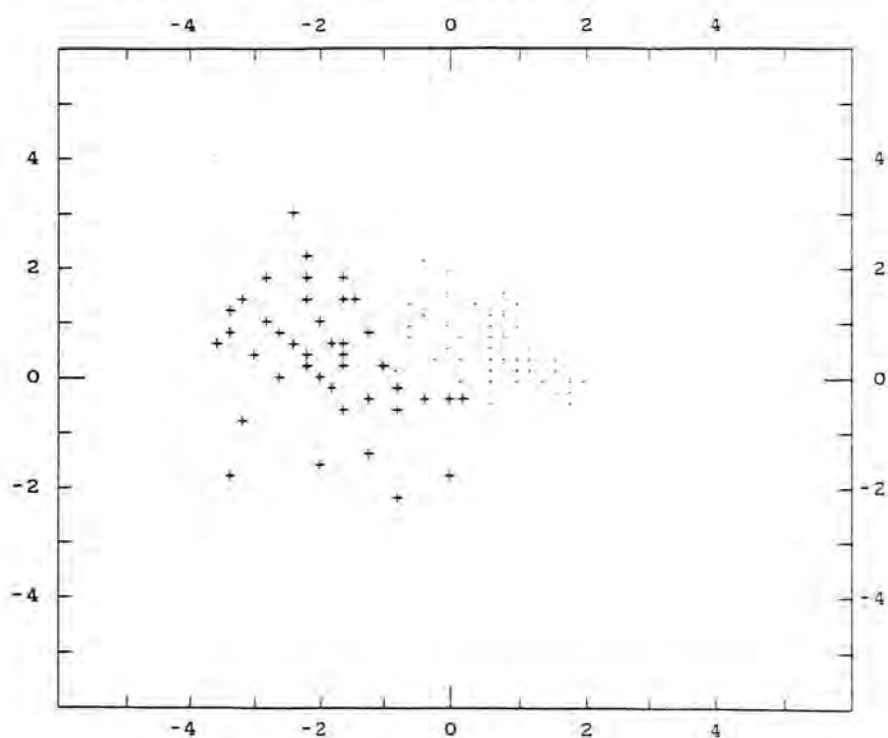
Saucienų salīdzinošā analīze

Zeltgalvišu distantie un kontaktsaucieni satur tikai vienu elementu (1. tab.), kas tos padara līdzīgus pelēko zīlīšu, meža zīlīšu un mizložņu abu sazināšanās sistēmu saucieniem. Tomēr minimālais virstoņu skaits ir raksturīgs tikai zeltgalvišu, meža zīlīšu un mizložņu skaļajiem un klusajiem saucieniem. Meža zīlīšu, pelēko zīlīšu, mizložņu un zeltgalvišu kontaktsignālu un distanto saucienų parametru augstā sakritības pakāpe ir vienīgais šāda rakstura piemērs, ko zīlīšu ģildē izdevies konstatēt.

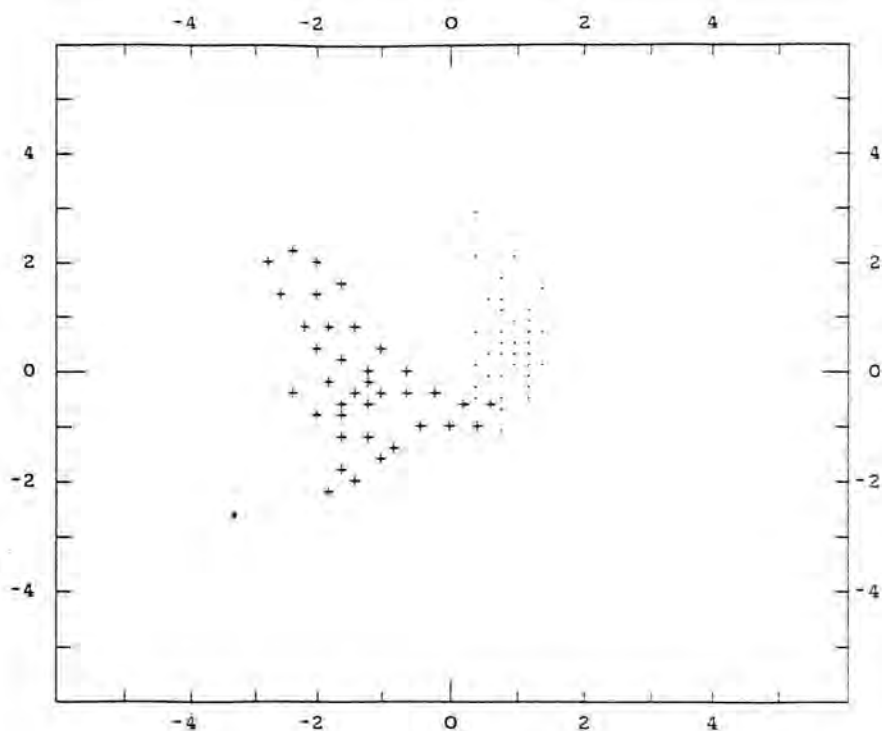
Visu astoņu sugu kontaktsaucienų un distanto saucienų atšķirības atklājas vēl labāk, ja signālu salīdzināšanu veic ar principālo komponentu metodes palīdzību. Pirmo divu principālo komponentu analīze parāda, ka visu zīlīšu ģildes sugu kontaktsignāli un distantās sazināšanās sistēmas signālu kopas ievērojami atšķiras un šīm atšķirībām ir ne tikai kvantitatīvs raksturs (18., 19., 20., 21., 22., 23., 24., un 25. zīm.). Atšķirības tika konstatētas gan attiecībā uz I komponentes, gan arī uz II komponentes asi un tas liecina, ka abas sistēmas atšķiras pēc visiem to struktūrelementiem. Šo pieņēmumu apstiprina arī jau iepriekš veiktās analīzes rezultāti (1., 2. un 3. tab.).



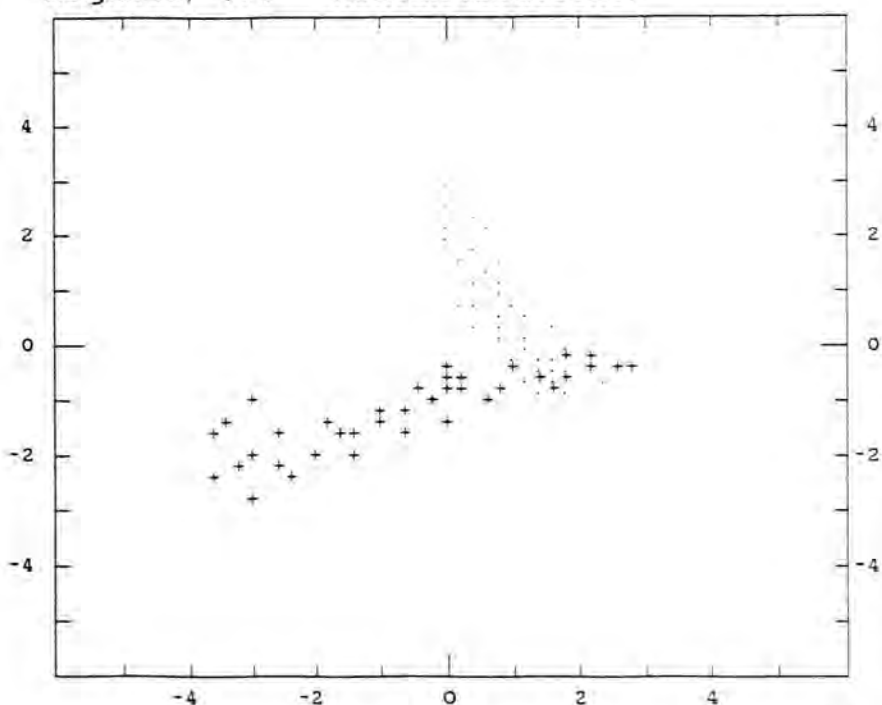
18. zīm. Purva zilīšu kontaktsaucienu un distantās sazināšanās saucienu atšķirības pēc I un II principālajām komponentēm, kas izveidotas analizējot astoņus saucienu strukturālos mainīgos. (+) - distantie signāli, (.) - kontaktsaucieni.



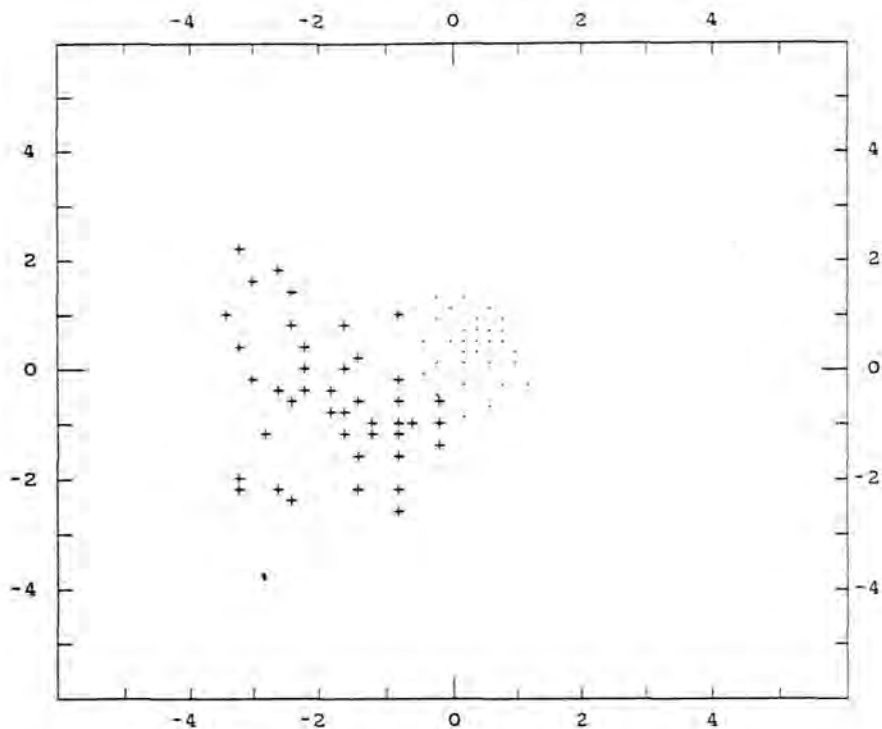
19. zīm. Cekulzilīšu kontaktsaucienu un distantās sazināšanās saucienu atšķirības pēc I un II principālajām komponentēm, kas izveidotas analizējot astoņus saucienu strukturālos mainīgos. (+) - distantie signāli, (.) - kontaktsaucieni.



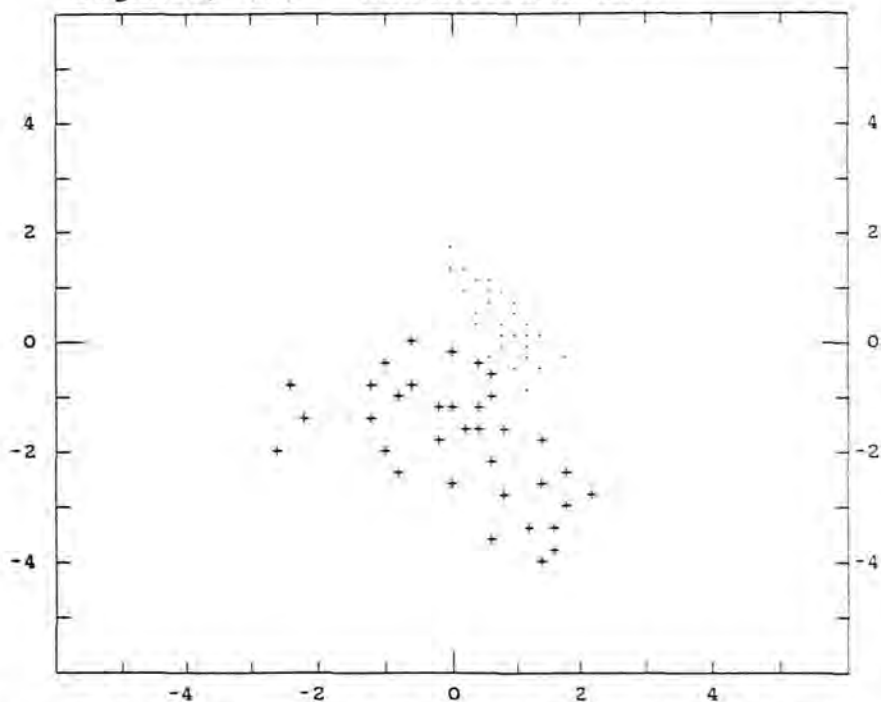
20. zīm. Pelēko zilišu kontaktsaucienu un distantās sazināšanās saucienu atšķirības pēc I un II principālajām komponentēm, kas izveidotas analizējot astoņus saucienu strukturālos mainīgos. (+) - distantie signāli, (.) - kontaktsaucieni.



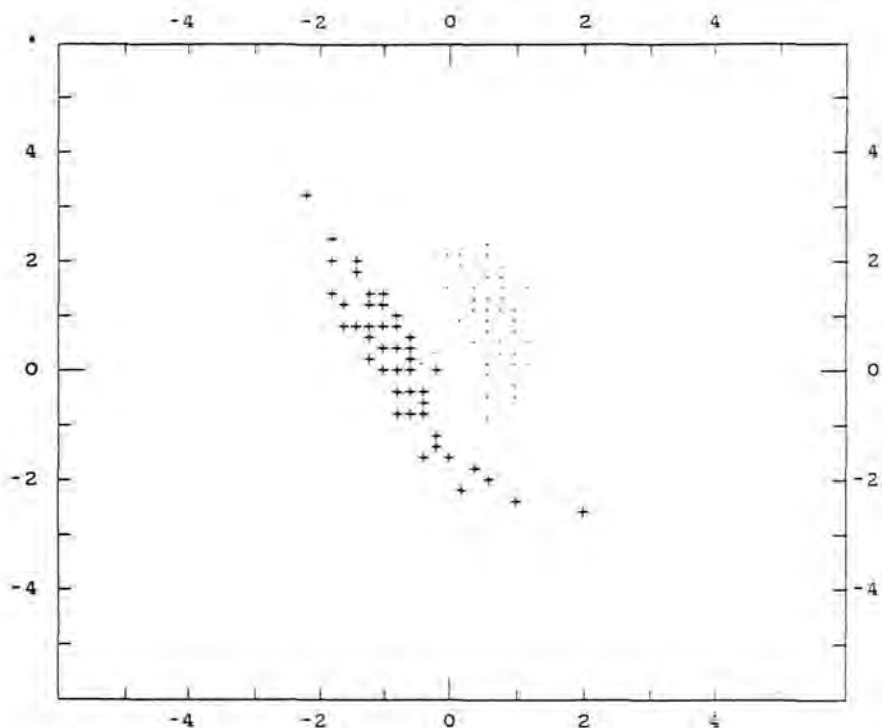
21. zīm. Meža zilišu kontaktsaucienu un distantās sazināšanās saucienu atšķirības pēc I un II principālajām komponentēm, kas izveidotas analizējot astoņus saucienu strukturālos mainīgos. (+) - distantie signāli, (.) - kontaktsaucieni.



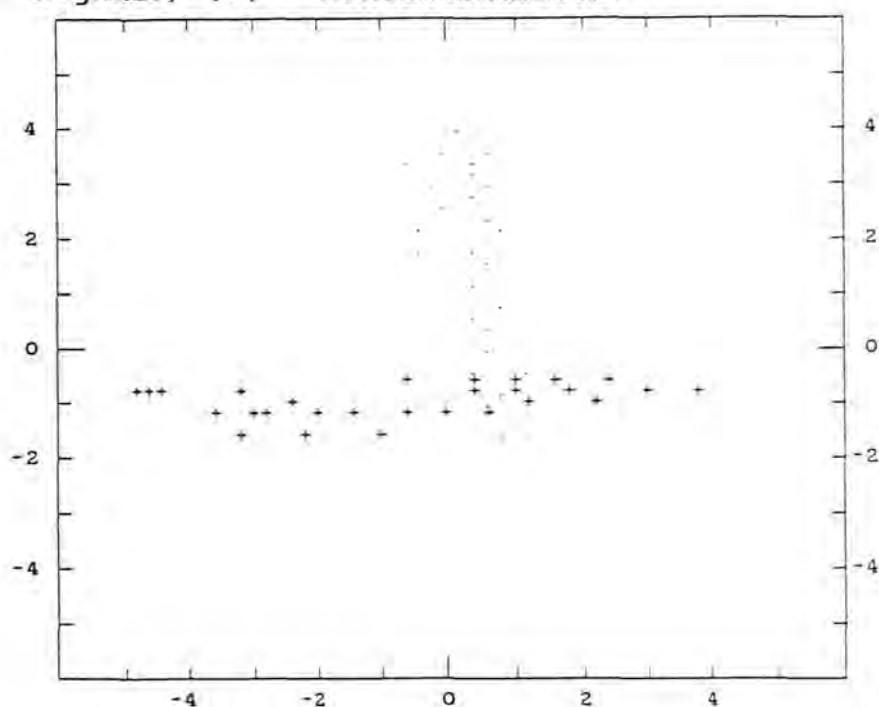
22. zīm. Lielo zīlīšu kontaktsaucienu un distantās sazināšanās saucienu atšķirības pēc I un II principālajām komponentēm, kas izveidotas analizējot astoņus saucienu strukturālos mainīgos. (+) - distantie signāli, (.) - kontaktsaucieni.



23. zīm. Zilzīlīšu kontaktsaucienu un distantās sazināšanās saucienu atšķirības pēc I un II principālajām komponentēm, kas izveidotas analizējot astoņus saucienu strukturālos mainīgos. (+) - distantie signāli, (.) - kontaktsaucieni.

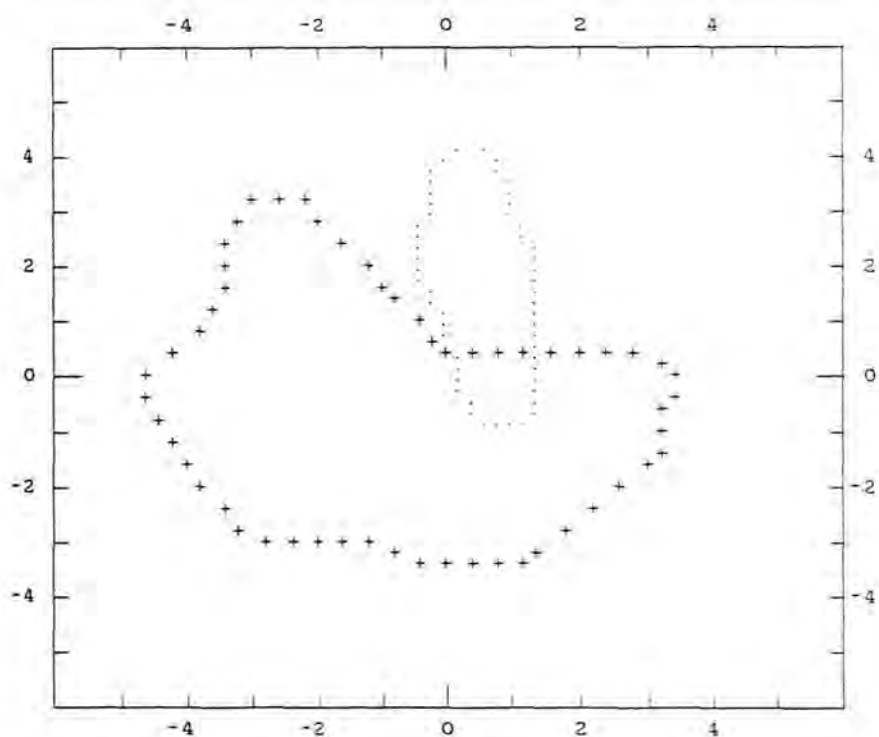


24. zīm. Mizložņu kontaktsaucienu un distantās sazināšanās saucienų atšķirības pēc I un II principālajām komponentēm, kas izveidotas analizējot astoņus saucienų strukturālos mainīgos. (+) - distantie signāli, (.) - kontaktsaucieni.



25. zīm. Zeltgalvišu kontaktsaucienu un distantās sazināšanās saucienų atšķirības pēc I un II principālajām komponentēm, kas izveidotas analizējot astoņus saucienų strukturālos mainīgos. (+) - distantie signāli, (.) - kontaktsaucieni.

Kontaktsaucienu pazīmes ir salīdzinoši konservatīvas, jo to vērtību izkliede ir minimāla attiecībā pret I un II principālo komponentu asīm ne tikai katrai sugai atsevišķi, bet arī visām ģildes sugām kopumā (26.zīm). Atšķirības starp atsevišķo sugu distantajiem saucieniem ir daudz lielākas, bet visu ģildes sugu distantās sazināšanās saucienų vērtību hipertelpa aizņem ievērojami vairāk vietas (26.zīm) nekā visu astoņu sugu kontaktsaucienu parametri.



26.zīm. Zeltgalvišu, purva zīlišu, pelēko zīlišu, cekulzīlišu, meža zīlišu, zilzīlišu, lielo zīlišu un mizložņu kontaktsaucienu un distantās sazināšanās saucienų atšķirības pēc I un II principālajām komponentēm, kas izveidotas analizējot astoņus saucienų strukturālos mainīgos. (+) - distantie signāli, (.) - kontaktsaucieni.

4. un 5. tabulas dati liecina, ka pirmās divas komponentes atspoguļo ap 90% no abu sazināšanās sistēmu parametru variācijām. Līdz ar to augstākas pakāpes principālo komponentu izpēte nav nepieciešama.

4. tabula. Zilišu ģildes sugu distanto sazināšanās saucienų principālo komponentu analīze.

Komponentes	Komponentes aptvertā variācija (%)	Kumulatīvā variācija (%)
I	70.44395	70.44395
II	19.00113	89.44508
III	7.10691	96.55199
IV	2.74220	99.29419
V	0.70581	100.00000

5. tabula. Zilišu ģildes sugų distanto sazināšanās saucienų principālo komponentu analīze.

Komponentes	Komponentes aptvertā variācija (%)	Kumulatīvā variācija (%)
I	73.38891	73.38891
II	22.71724	96.10615
III	3.02373	99.12988
IV	0.60023	99.73011
V	0.26989	100.00000

Korelācijas ar oriģinālajiem mainīgajiem liecina, ka ģildes distantās sazināšanās saucienu kopas I principālā komponente ir visciešāk saistīta ar pamatfrekvenci, minimālo frekvenci, kā arī ar elementu skaitu (6. tabula).

6. tabula. Zilišu ģildes sugu distanto saucienu 8 parametru radīto I un II principālo komponentu korelācijas.

Saucienu parametri	Principālās komponentes	
	I	II
Elementu skaits	0.354	0.273
Signāla garums	-0.265	-0.384
Minimālā frekvence	0.444	0.256
Maksimālā frekvence	0.233	-0.549
Pamatfrekvence	0.477	0.180
Virstoņu skaits	-0.020	-0.244
Signāla biežums	-0.288	0.493
Starpsignālu pauze	-0.493	0.273

I komponenti var attēlot ar sekojošu vienādojumu:

$$I = 0.354(en) - 0.265(sg) + 0.444(mi) + 0.233(ma) + 0.477(pf) - 0.020(hn) - 0.288(ns) - 0.493(ps),$$

kur en - elementu skaits, sg - signāla garums, mi - minimālā frekvence, ma - maksimālā frekvence, pf - pamatfrekvence, hn - virstoņu skaits, ns - signāla biežums, ps - starpsignālu pauze.

II komponente visvairāk ir saistīta ar signālu biežumu, kura pretstats ir signālu garums (6. tabula). II komponentes vienādojums:

$$II = 0.273(en) - 0.384(sg) + 0.256(mi) - 0.549(ma) + 0.180(pf) \\ - 0.244(hn) + 0.493(ns) + 0.273(ps).$$

Korelācijas ar oriģinālajiem mainīgajiem liecina, ka ģildes kontaktsazināšanās saucienu kopas I principālā komponente visciešāk ir saistīta ar virstoņu skaitu un signālu elementu skaitu, bet elementu skaits ir signālu elementu skaitam pilnīgi pretstatīts mainīgais. (7.tabula). Komponente ir attēlojama ar vienādojuma palīdzību:

$$I = 0.573(en) - 0.482(sg) + 0.043(mi) - 0.221(ma) + 0.158(pf) \\ + 0.573(hn) - 0.187(ns) - 0.012(ps).$$

7.tabula. Zilišu ģildes sugu kontaktsaucienu 8 parametru radīto I un II principālo komponentu korelācijas.

Saucienu parametri	Principālās komponentes	
	I	II
Elementu skaits	0.573	0.287
Signāla garums	-0.482	0.075
Minimālā frekvence	0.043	-0.336
Maksimālā frekvence	-0.221	0.522
Pamatfrekvence	0.158	-0.460
Virstoņu skaits	0.573	0.287
Signāla biežums	-0.187	0.482
Starpsignālu pauze	-0.012	-0.022

II komponente visvairāk ir saistīta ar maksimālo frekvenci un

signālu skanēšanas biežumu. Komponente ir uzskatāmi attēlojama ar sekojoša vienādojuma palīdzību:

$$\text{II} = 0.287(\text{en}) + 0.075(\text{sg}) - 0.336(\text{mi}) + 0.522(\text{ma}) - 0.460(\text{pf}) \\ + 0.287(\text{hn}) + 0.482(\text{ns}) - 0.022(\text{ps})$$

Kontaktsignālus visas ģildes sugas lietoja pastāvīgi un regulāri ($p > 0.05$, X^2 kritērijs), bet distantie signāli bija dzirdami neregulāri ($p < 0.001$, X^2 kritērijs). Var apgalvot, ka distantie signāli tika lietoti selektīvi un tikai īpašās situācijās, kamēr kontaktsignāli skanēja vairāk vai mazāk spontāni.

Akustiskā vide

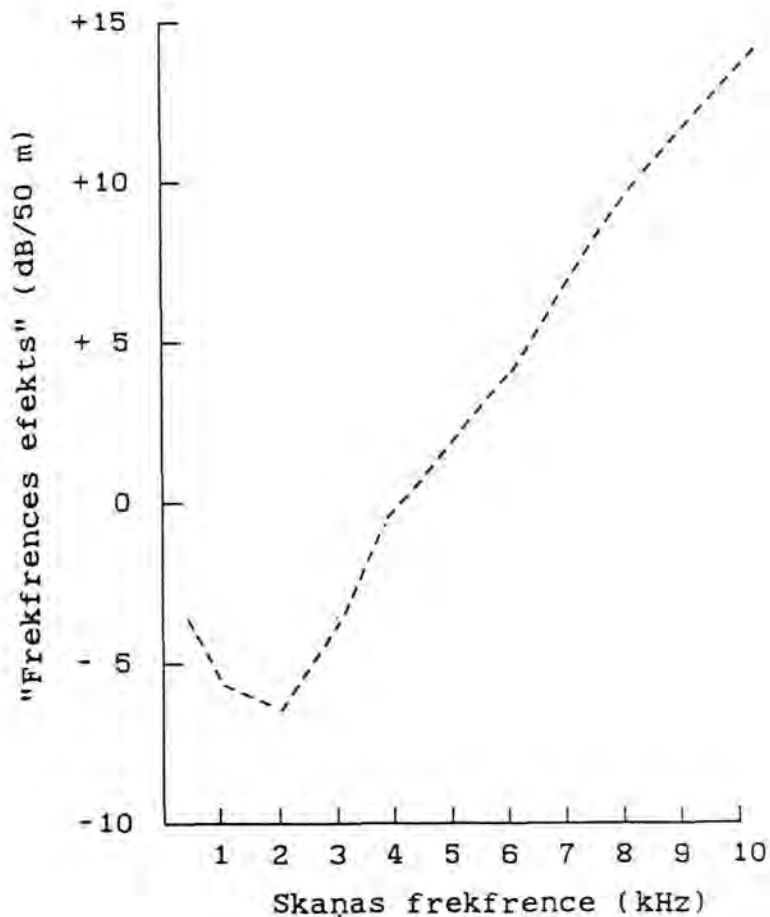
Zilišu ģildes skujkoku biotopa skaņas caurlaidības spējas variēja gan attiecībā uz tiro toņu dažādām frekvencēm, gan to izplatīšanās augstumiem (8. tabula). Eksperimenti ar baltajiem trokšņiem nav uzrādīti šajā darbā, tomēr jāatzīmē, ka balto trokšņu izdzišana pētītajā biotopā norisinājās līdzīgā veidā.

8. tabulā ir redzams, ka skaņu frekvences sākot ar 1 kHz un beidzot ar 4 kHz biotopa visos pētītajos augstumos izplatās salīdzinoši vieglāk par citu frekvenču skaņām. Lai arī šī parādība var būt tikai šķietama, tomēr arī frekvenču ekscesa pavājināšanās dati pierāda (27 zīm.), ka tieši skaņas frekvences no 1 līdz 3 kHz izplatās ar vismazāko intensitātes pavājināšanos un tātad arī vistālāk. Turpretim 6 kHz varētu būt tā robeža aiz kuras augstāka toņa skaņu izdzišanas tendence sāk pieaugt īpaši strauji. Tāpēc skaņas ar frekvencēm virs 6.0 kHz

turpmāk tiks sauktas par augstāko frekvenču skaņām, bet 0.5 līdz 6.0 kHz joslas skaņas tiks dēvētas par zemāko frekvenču skaņām. Šāds iedalījums ir sastopams arī literatūrā (Wiley, Richards 1982).

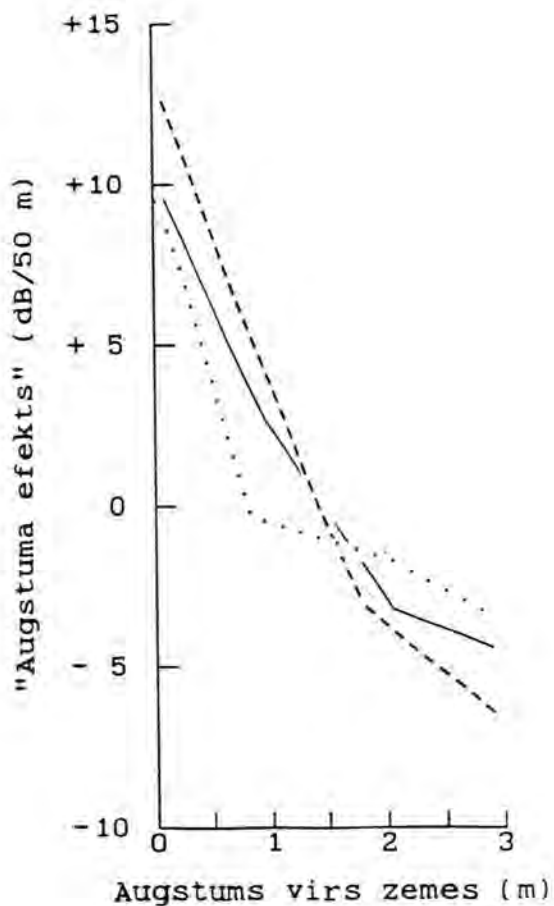
8. tabula. Skaņas frekvenču tīro toņu intensitātes pavājināšanās (dB/100 m) skujkoku biotopā.

Frekvences (kHz)	Augstums virs zemes (m)		
	0.15	1	3
0.5	22.1	15.7	13.5
1.0	20.6	11.1	4.5
2.0	19.9	10.4	6.5
3.0	19.7	14.2	6.9
4.0	18.7	12.9	10.8
5.0	24.9	14.0	13.9
6.0	27.8	15.0	22.9
7.0	26.0	7.7	16.7
8.0	34.8	15.9	25.5
9.0	32.1	23.1	29.4
10.0	32.3	24.6	28.1



27. zīm. Tīro toņu izplatīšanās "frekvences efekts" (dB/100 m). Dati par skaņas izplatīšanos dažādos augstumos ir apvienoti katrai frekvencei.

Dažu frekvenču labāka izplatība jeb "skaņu logs" ir novērojams arī tad, ja salīdzina tīro toņu skaņu izdzišanas atkarību no skaņas izplatīšanās augstuma (28 zīm.). "Logs" šajā gadījumā gan ir mazāk izteikts, jo skaņas izplatīšanos nopietni ietekmē zemes virsma, mikroklimatiskie procesi un veģetācijas blīvuma augstuma neviendabīgums. Tomēr šeit var konstatēt kādu citu parādību, proti, augstuma ietekmi uz skaņas izplatīšanos.



28. zīm. Tiro toņu izplatīšanās "augstuma efekts" (dB/100 m).

Visu veidu toņi visstiprāk izdziest zemes līmeņa tuvumā. Skaņas pavājināšanās strauji samazinās augstumam pieaugot līdz 2 m, kur skaņas izzišanas procesi kļūst relatīvi neatkarīgi no augstuma un frekvences veida. Var vienīgi piebilst, ka toņi līdz 1 kHz sākot ar 2 m augstumu izplatās tālāk par jeburām citām augstāka toņa skaņām.

DISKUSIJA

Zīlišu ģildes sugas apvienojas sociālās grupās vienas vairošanās sezonas beigās un šis dzīvesveids nemainās līdz nākošās vairošanās sezonas sākumam (Colquhoun 1942, Hinde 1952, Ekman 1979, Tarbell 1983). Putni spēj paaugstināt individuālo drošību un konkurētspēju, kā arī saglabāt grupas telpiskās dimensijas vienīgi tad, ja tās locekļi regulāri apmainās ar informāciju (Dawkins, Krebs 1978). Ir iespējami tikai divi informācijas saņemšanas un noraidīšanas kanāli: vizuālais un akustiskais. Tā kā zīlišu grupas ir klasificējamas kā brīvprātīgas un gandrīz slēgtas agregācijas, kurās visi to dalībnieki individuāli cits citu pazīst (Saitou 1978, 1979; Ekman 1979, Панов 1983), vizuālās informācijas kanālam ir liela nozīme zīlišu sabiedrību dzīvē. Uz tā darbības pamata veidojas dominantās - submisīvās attiecības, norisinās resursu pārdalīšana un vēl daudzi citi ar individu izdzīvošanu saistītie procesi ir atkarīgi no vizuālās informācijas apmaiņas (Wilson 1975, Begon et al. 1990). Tomēr zīlišu biotopu veģetācija bieži vien var traucēt un laiku pa laikam pat pilnīgi izslēgt vizuālā informācijas kanāla izmantošanas iespējas (Wiens 1992). Tā kā putni lielāko laiku daļu pavada kustībā (Gaddis 1983), sociālie indivīdi nedrīkst zaudēt saikni ar grupu, kura kalpo par individuālās konkurētspējas saglabāšanas garantiju. Tāpēc putniem vienlaicīgi ir gan jāorientējas apkārtējā vidē, gan jāuztur sakari ar pārējiem savas grupas biedriem. Līdzās biotopa veģetācijas īpatnību izraisītajām vizuālā informācijas kanāla izmantošanas grūtībām kustība, kā viena no sociālo grupu raksturīgākajām īpašībām,

nosaka skaņu izmantošanas biežumu un putnu vokalizācijas funkcionālo nozīmi. Tomēr, lai pamatotu akustiskā informācijas apmaiņas un pārraides veida īpašo nozīmi zilišu ģildes sociālo indivīdu dzīvē, ir jānoskaidro ar dotā pētījuma rezultātiem saistīto saucienu pārraides un uztveres specifiku.

Termins "komunikācija" bioloģijā ir ienācis no informācijas teorijas, kura to formulējusi šādi: komunikācija - saikne starp diviem mainīgajiem, kuru var realizēt ar jebkādu paņēmieni palīdzību (apzinātu vai neapzinātu) un kura samazina mainīgo starpā pastāvošo nenoteiktību (Hazlett, Bossert 1965; Dingle 1972). Daži autori nenoteiktības vietā lieto entropijas jēdzienu (Shannon, Weaver 1949; Cherry 1966). Bioloģijā ar mainīgajiem saprot dzīvniekus, bet ar nenoteiktības samazināšanu - dzīvnieku uzvedības prognozes iespēju pieaugumu (Wilson 1975). Aplūkojot komunikāciju šādā kontekstā, var konstatēt, ka informācijas apmaiņas process kļūs adaptīvs tikai tad, ja informācijas noraidītājs un tās saņēmējs tiks gan uzskatīti, gan arī reāli kļūs par komunikācijas procesa līdzvērtīgiem dalībniekiem (Wilson 1975; Green, Marler 1979). Lai tas tā būtu, informācijas noraidītāja "ziņojuma" saturam, vai vismaz tā informatīvajai jēgai, ir jāsasniedz saņēmējs ar iespējami minimālām izmaiņām (Shannon, Weaver 1949; Quastler 1958). Informācijas teorijā dzīvnieku vide tiek uzskatīta par akustisko sazināšanās kanālu un šī kanāla funkcionēšanu nosaka ne tikai vides īpašības, bet arī vides skaņu fons - aditīvie (Waser, Waser 1977) un multiplikatīvie traucējumi (Morse, Ingard 1968; Stringer 1972; Johnson 1977).

Skaņas, kuras ikdienā lieto cilvēki un dziedošie putni, no reālā avota izstarojas uz visām iespējamām pusēm, tāpēc parasti

tādus skaņu avotus nav jāmeklē ar kādas īpašas locējošas uzvedības palīdzību. Tomēr sfēriskās izplatīšanās rezultātā skaņas intensitāte strauji samazinās (Gaunaurd, Uberall 1978). Skaņa, izplatīdamās viendabīgā vidē līdz ar attāluma dubultošanos, zaudē sava spiediena spēku divas reizes, bet intensitāte samazinās četras reizes (Kinsley, Frey 1962). Šī parādība īpaši raksturīga zemo frekvenču skaņām.

Ultraskaņu diapazona (sākot ar 20 kHz) skaņas ar minimālu izkliedi spēj izplatīties lielos attālumos, jo veidojas skaņu viļņu paralēlie kūlīši. Tas dod iespēju ultraskaņas enerģiju ne tikai koncentrēt nepieciešamajā virzienā, bet arī fokusēt to uz noteiktu objektu (Schalter, Schleidt 1977). Skaņām, kuru diapazons ir tuvs ultraskaņu joslai, šīs īpašības piemīt mazāk izteiktā veidā (Knudsen, Konishi 1979).

Skaņas izplatīšanās attālums ir atkarīgs no skaņas enerģijas izkliedes. Ideāli homogēnā vidē skaņas izplatīšanās attālums ir atkarīgs arī no vides absorbēšanas spējām, kuras lielā mērā nosaka šīs skaņas frekvences un, jo frekvence ir augstāka, jo skaņa tiek vairāk absorbēta (Wiley, Cruz 1980). Var secināt, ka frekvenču diapazons frekvences modulētās skaņās līdz ar svārstību izplatību mainīsies nevienmērīgi. Kompleksās skaņas spektrālā aina, dažādo frekvenču amplitūdu samazināšanās rezultātā, mainās neproporcionālā veidā un to sauc par skaņas filtrāciju (Morton 1970; 1975). Turpretim tonālo skaņu spektrs, samazinoties amplitūdai, var palikt nemainīgs (Marler 1969, 1973).

Vides izraisīto enerģijas zudumu dēļ straujāk izzūd augstākas frekvences skaņas. Tā kā absorbēšanas koeficients ir proporcionāls frekvences kvadrātam (Marten, Marler 1977), tad

zīlīšu ģildes sugu distanto saucienu pamatfrekvenci ($x = 5.15$ kHz) absorbcijas koeficients ir apmēram četras reizes mazāks nekā kontaktsaucienu ($\bar{x} = 9.42$ kHz) absorbcijas koeficients. Tas nozīmē, ka kontaktsaucienu enerģija izsiks daudz mazākā attālumā no to avota nekā distanto saucienu enerģija. Piemēram, ja ar vienādu sākotnējo intensitāti izplatās 5 kHz un 10 kHz skaņas, tad pirmā no tām dzirdamības sliekšni visdrīzāk sasniegs 200 m attālumā, bet otrā pārvarēs ne vairāk kā 50 m.

Visi augstāk minētie fakti ir attiecināmi uz ideāli homogēnu akustisko vidi. Reālā akustiskā vide zīlīšu biotopos nav ideāla un tās neviendabīgums sekmē skaņas pavājināšanās procesus (Morton 1970; Chapuis 1971). Starpību starp skaņas zudumiem, tai vienā gadījumā izplatoties ideālā vidē un otrā gadījumā reālā akustiskajā vidē sauc par skaņas ekscesa zudumiem jeb papildzudumiem (Wiley, Richards 1982b), kuri tika iegūti šī pētījuma rezultātā. Lai iegūtos rezultātus turpmāk būtu vieglāk izprast, ir jānoskaidro ar skaņas intensitāti saistītās sakarības. Skaņa kļūst dzirdama tāpēc, ka skaņas vilnis nodod skaņas saņēmēja dzirdes analizatoram daļu no skaņas svārstību avota radītās enerģijas (Green, Marler 1979). No sākotnējā enerģijas daudzuma ir atkarīga skaņas intensitāte jeb stiprums. Lai atvieglotu skaņas mērījumus un ar tiem saistītos aprēķinus, par skaņas intensitātes logaritmisku vienību tika pieņemts decibels. Tā ir relatīva vienība, kas raksturo starpību starp divu skaņu intensitātēm (I_1, I_2). Šī decibelos izteiktā starpība ir nosakāma ar sekojošas formulas palīdzību: $x = 10 \lg (I_1/I_2)$ Tātad, ja 0.5 līdz 6.0 kHz joslā skaņu zudumi zīlīšu biotopā ir par 10 - 20 dB mazāki nekā 8.0 - 10.0 kHz diapazona skaņu zudumi, tas nozīmē, ka 100 m attālumā

no svārstību avota zemāko frekvenču skaņu intensitāte ir no 10 līdz 100 reizēm lielāka nekā augsto frekvenču skaņu intensitāte.

Būtiskas atšķirības zemāko un augstāko frekvenču skaņu izplatīšanās iespējās ir parādītas 27., 28.zīm., kur redzams, ka skaņas ar frekvencēm no 1.0 līdz 3.0 kHz savu intensitāti zaudē vismazāk. Šī parādība ir pazīstama ar nosaukumu "Mortona logs" (Morton 1970; 1975). Pētījumi liecina, ka "logs" ir vairāk vai mazāk raksturīgs tieši mežu biotopiem un vislabāk novērojams zemes virsmas tuvumā (Aylor 1971; Embleton et al. 1976), kaut gan 30. zīm. to var konstatēt kā no augstuma maz atkarīgu parādību, pat neskatoties uz visu pētāmo augstumu apvienošanu. Attiecībā uz augstāko frekvenču skaņām ir novērojami tikai aizvien straujāk pieaugošie intensitātes papildzudumi.

Jau pieminētā skaņas difrakcija ir raksturīga vienīgi zemāko frekvenču skaņām, jo to viļņu garums ir lielāks par mežā iespējamo šķēršļu izmēriem (stumbri, zari u.c.) (Daigle 1979). To gan nevar apgalvot par augstfrekvences skaņām. Starp skaņas ātrumu (C), tās frekvenci (f) un viļņa garumu pastāv saistība, kuru apraksta elementārs vienādojums: $\lambda = C/f$. Tā kā skaņas ātrums attiecīgajā vidē ir gandrīz konstants lielums, var teikt, ka viļņa garums ir apgriezti proporcionāls frekvencei. Var viegli aprēķināt, ka ziliņu skaņām, kuru frekvences ir robežās no 3.0 līdz 5.0 kHz, viļņu garuma vērtība svārstās no 0.065 līdz 0.11 m. Šāda garuma viļņi bez grūtībām aplieksies gandrīz ap visiem koku vainagu zonā esošajiem šķēršļiem un izplatīsies tālāk neveidojot akustiskās ēnas. Par 8.0 - 11.5 kHz skaņām to gan apgalvot nevar, jo šo skaņu viļņu garumi ir

izvietoti 0.03 - 0.04 m joslā. Nepieredzējis novērotājs, paļaujoties tikai uz dzirdi, šādu skaņu avotu atrašanās vietas īsā laikā vispār nebūs spējīgs noteikt. Augstfrekvences skaņas, atstarojoties no koku vainagu sastāvdaļām, sasniedz 15 - 20 m atstatus stāvošu novērotāju it kā no visām pusēm. Ja skaņas avots atrodas tieši virs skaņas uztvērēja, bieži vien šīs intensīvās skaņas šķiet nākam no pretējās puses - no zemes virsmas.

Kaut arī zilišu grupu kustība un biotopa īpatnības nosaka, ka sociālajiem individiem bieži un regulāri jālieto skaņu signāli visas grupas darbības saskaņošanai, tomēr iegūtie rezultāti liecina, ka tālu skanošie distantās komunikācijas signāli tiek izmantoti ārkārtīgi reti. Biežāk tie skan sērijās, bet intervāli starp sērijām nereti var sasniegt pat 40 min.

Mežā vienmēr pastāv akustiskais fons, kas īpaši izteikts kļūst vējainā laikā. Galvenie fona trokšņu 0.3 - 0.5 kHz un 3.0 - 6.0 kHz diapazonā ir izvietoti galvenie fona trokšņu maksimumi (Morton 1970; Waser, Waser 1977). Meža fons var būtiski ietekmēt zilišu distanto signālu skanējumu, jo tie gandrīz pilnīgi iekļaujas fona otrajā joslā. Vairāki autori pat putnu rīta dziedāšanas maksimumu izskaidro ar fona ietekmi, kas ir minimāla dienas sākumā (Cody, Brown 1969; Wasserman 1977). Tomēr šajā pētījumā distanto skaņu rīta maksimums netika konstatēts, kas liek apšaubīt distanto skaņu diapazona neatkarību no 3.0 - 6.0 kHz joslas fona ietekmes (Smith 1972; Smith 1991). Turklāt ir noskaidrots, ka putni spēj izšķirt fonā maksimāli "apslēptas" skaņas (Kroodsma 1977; Swets, Birdsall 1978).

Distanto skaņu priekšrocības akustiskās informācijas

pārraides laikā apstiprina "Mortona loga" fenomēns, distanto skaņu ievērojami mazākā intensitātes samazināšanās un skaņu viļņu difrakcija, kas novērs skaņas vakuuma rašanos aiz biotopa objektiem. Tomēr līdzās minētajām priekšrocībām reālajā ekoloģiskajā situācijā distantajiem signāliem piemīt arī vairāki trūkumi.

Rudens - pavasara periodā dzīvnieku mirstību galvenokārt nosaka divi faktori - enerģētiskais stress un plēsonība (Kendeigh 1969; Gibb 1960; Ekman 1984; Smith 1974). Vairāku pētījumu rezultāti liecina, ka mērenā klimata zonā zīlīšu biotopos barība nav ierindojama deficīto resursu sarakstā (Gunarsson 1990; Suhonen et al. 1992; I manuskripts). Tas gan nenozīmē, ka zīlītes un citas tām ekoloģiski radniecīgās sugas automātiski ir pasargātas no badošanās, jo arī barības meklēšanai ir nepieciešama enerģija, bet tās daudzums savukārt var būt atkarīgs no apkārtējās vides temperatūras, citiem meteoroloģiskajiem apstākļiem (Ulfstrand 1962; Hogstad 1988), kā arī no sociālajiem faktoriem (Alatalo 1982; Alatalo et al. 1985; Alatalo et al. 1986; Alatalo et al. 1987; Ficken et al. 1990). Ir noskaidrots, ka zīlītes, ja vien nenotiek putniem bīstamā koku stumbru un zaru apledošana, cieš no pārmērīgiem nakts laika enerģijas zudumiem vienīgi tad, ja gaisa temperatūra ir zemāka par -30°C (Hilden 1977; Krams 1990). Lai gan enerģētiskais stress pastāvīgi apdraud ziemojošos putnus, tomēr zīlītes par barības resursiem tiešā veidā konkurē reti, jo to barība sastāv no pārāk sīkiem un biotopā izkliedētiem objektiem (Palmgren 1932; Haftorn 1954, 1956a, b, Jansson, Bromssen 1981). Tāpēc akustiskā informācija, saistībā ar barības resursiem, varētu būt nenozīmīga. Informācijas apmaiņu,

kas varētu atvieglot barības avotu meklēšanu, apstiprina tikai dažu pētījumu rezultāti. Piemēram, dižskābaržu mežos lielo zīlišu barība daļēji sastāv no dižskābaržu riekstiņiem, bet tā tas notiek vienīgi labas riekstiņu ražas gados. Riekstiņu atrašanas varbūtība nav līdzvērtīga visos mežu rajonos un lielās zīlītes ar signālu palīdzību patiešām palīdz citiem grupas locekļiem barības meklējumos (Krebs et al. 1972). Baltijas reģionā zīlišu ģildes sugu barības avoti nav koncentrēti, izņemot cilvēku uzstādītās barotavas un kritusos dzīvniekus, tāpēc akustiskie signāli nevarētu ietekmēt barošanās intensitāti.

Zīlišu ģildes sugu sociālās grupas ir bijušas intensīvu pētījumu objekts pēdējo 40 gadu laikā (skat. apskatus Ekman 1989; Matthysen 1989; Wiens 1992). Aizsardzība pret plēsoņām ir galvenais līdz šim atklātais ģildes bariņu veidošanās iemesls (Morse 1977, 1980; Krebs, Davies 1981; Moore 1993; Lima 1987, 1994; Lima, Dill 1990). Putnu akustiskajā repertuārā pastāv pat labi diferencēti saucieni attiecībā uz dažādiem plēsoņu veidiem un tāpēc zīlītes ar akustisko signālu palīdzību spēj brīdināt citus bariņa individuus ne tikai par reālajām briesmām kā tādām, kā arī precizē vai tas ir plēsīgs putns, vai zīdītājs (Wilson 1975). Briesmu saucieni ir tonālas skaņas, kuru frekvences ir identiskas zīlišu kontaktsaucienu frekvencēm (Marler 1956, 1957). Ir izpētīts, ka briesmu saucieni veiksmīgi pildot brīdināšanas funkciju, vienlaicīgi maskē skaņas avotu (Lima 1987).

Lai cik svarīga arī nebūtu aizsardzība briesmu brīžos, zīlītēm vēl svarīgāk ir organizēt barošanās procesu un bariņu kustību. Tas ir jāveic minimāli izpaužot savu klātbūtni, jo

potenciālo briesmu novēršana vairākkārt atsver jebkādas aizsardzības pasākumus plēsēju uzbrukuma brīžos.

Tā kā distanto saucienu lietošana bariņus padara viegli ievērojamus (Odum 1942), to izmantošana nav lietderīga, lai blīvi augošas veģetācijas apstākļos koordinētu sociālo individu uzvedību un vienlaicīgi realizētu preventīvu pretplēsoņu aizsardzību. Ar kontaktsaucienu palīdzību abu minēto uzdevumu risinājums ir visai reāls un iespējams tieši tāpēc zīlītes šos signālus izmanto caurmērā 80 (14 - 150) reizes biežāk nekā distantos saucienus. Šajā aprēķinā turklāt netiek ņemts vērā tas fakts, ka distantie saucieni skan galvenokārt sērijās. Bez tam kontaktsignāli ir vienīgās zīlīšu sazināšanās skaņas pēc plēsēju tuvošanās mēģinājumiem vai uzbrukumiem.

Kontaktsaucieni ir tonālas skaņas par ko liecina virstoņu skaits. Atšķirībā no distantajiem saucieniem, kuri satur no 1 līdz 10 virstoņiem, to skaits kontaktsignālos ir nemainīgi vienāds ar 1. Kontaktsaucienu intensitāte samazinās salīdzinoši straujāk un, kā rāda novērojumi, aptuveni 40 m attālumā no bariņa noklīdušais indivīds jau vismaz uz brīdi ir zaudējis saikni ar grupu, un tā uzvedība parasti tiek virzīta vienīgi uz pārējo grupas biedru atrašanu. Zīlīšu bariņus var saklausīt arī mazliet lielākā attālumā, bet dzirdamās skaņas nespēj sniegt precīzu informāciju par grupas atrašanās vietu, jo atstarojoties, tās skaņas uztvērēju sasniedz it kā no dažādām pusēm vienlaicīgi. Var pieļaut, ka arī plēsēji pēc zīlīšu kontaktsaucieniem spēj tikai aptuveni noteikt grupu barošanās vietas. Tomēr šādus vēl uz labu laimi medījošus plēsējus sociālie indivīdi spēj pamanīt savlaicīgi.

Kontaktsaucieniem, kuriem paaugstināta plēsonības riska

apstākļos ir jākalpo par galveno un ilgstoši arī par vienīgo savstarpējās koordinācijas līdzekli, ir jābūt pasargātiem no biotopu fona ietekmes jebkurā dienas stundā. Un patiesām šīs skaņas ne pirmais (0.3 - 0.5 kHz), ne arī otrais fona maksimums (3.0 - 6.0 kHz) tieši ietekmēt nevar.

Var pieļaut, ka arī distanto signālu pamatfrekvenču evolūcija norisinājusies vienlaicīgi gan fona, gan signalizāciju sekmējošo biotopa struktūru ietekmē. Pamatfrekvences ir izvietotas joslā, kura jau mazāk cieš no fona ietekmes, bet vēl nav zaudējusi izplatīšanās efektivitāti. Distanto signālu pamatfrekvences varētu būt izvietotas arī 2.0-3.0 kHz zonā, kura ietilpst "Mortona logā". Tomēr ir zināms arī tas, ka tik maziem organismiem fiziski nav viegli radīt zemāku frekvenču skaņas, jo saucienu minimālajām frekvencēm tad būtu jāatrodas vēl zemākās robežās, kuras daļēji "Mortona logā" tomēr iekļaujas.

To, ka zīlīšu gildes sugas salīdzinoši retāk lieto distantās skaņas tieši plēsonības draudu ietekmē, pierāda arī zeltgalvīšu un mizložņu distanto saucienu un kontaktsaucienu līdzība. Abu sugu distantie saucieni ir telpā grūti lokalizējami, jo sastāv tikai no viena virsstoņa. Tas, varētu liecināt par to, ka šo sugu saucienu lietošana visai nenozīmīgi palielina plēsonības draudus. Iespējams tieši tāpēc zeltgalvīši un mizložņas var atļauties uzturēt attiecību starp distantajiem un kontaktsaucieniem 1:14 un 1:28, kamēr pārējo sugu saucienu attiecība caurmērā ir tikai 1:104.

Katras ģildes sugas distantie saucieni gan to parametru, gan kopējā skanējuma ziņā ir visai specifiski. Šie saucieni acīmredzot kalpo kā iekšsugas saziņas līdzeklis, kas tajā pašā

laikā (iespējams limitētās robežās un visdrīzāk kā orientācijas nolūkos) ir saprotams arī citu ģildes sugu indivīdiem (Becker 1982). Ja plēsonības riska loma ir tik liela, kāpēc distantie signāli vispār tiek lietoti? Novērojumi liecina, ka šos signālus putni lieto tikai dažās visai specifiskās situācijās. Distantos signālus var dzirdēt galvenokārt tad, kad bariņi maina kustības virzienu, šķērso atklātas vietas vai pārvar robežas starp dažāda tipa mezaudzēm. Reizēm šķiet, ka putni izmanto distantos signālus spontāni, tomēr iepazīstoties ar situāciju visbiežāk ir nācies konstatēt, ka grupa kustības laikā ir pārāk izklīdusi un bariņa telpiskās dimensijas, piemēram, garenvirzienā ir pārsniegušas 50 m. Tika konstatēts, ka tieši cekulzīlītes galvenokārt uzsāka skaļo vokalizāciju sērijas. Tas notiek tā, ka sāk saukt viens putns, tad tam atbild pārējie tās pašas sugas indivīdi citās bariņa malās. Bieži arī citas sugas pievienojas "korim" un šķiet, ka pārējās sugas vienkārši izmanto situāciju, lai noorientētos telpā, jo grupa atiecīgajā brīdī tā kā tā ir pakļauta plēsonības riskam. Tomēr minētā ideja ir pārbaudīta tikai daļēji.

Turpretim zīlīšu ģildes sugu kontaktsaucieniem netika konstatētas kādas īpaši specifiskas un sugām raksturīgas pazīmes (Becker 1982; Wiley, Richards 1982). Var pat apgalvot, ka visas sugas lieto kontaktsaucienus, kuri ir raksturīgi arī ģildei kopumā. Acīmredzot šāda komunikācijas struktūra ir izveidojusies ģildes sugu ilgstošas koevolūcijas rezultātā. Tomēr nav izslēgts, ka zīlīšu ģildē kontaktsaucienu konverģence ir noritējusi viegli un ātri, jo visi ģildes locekļi tām radniecīgo sugu distantos saucienus imitē labprāt (Пукинский и Мальчевский 1983; Krams, iespiešanās).

Ziemas periodas ir daudz garāks par vairošanās sezonu un, lai individu konkurētspēja sekmīgi saglabātos līdz nākošajai vairošanās sezonai, putniem jauktajās grupās ir jāakceptē citu sugu izdzīvošanas stratēģijas. Konverģento kontaktsignālu izmantošanu par galveno saziņas līdzekli visas zīlīšu gildes ietvaros var uzskatīt par vienu no svarīgākajām izdzīvošanas stratēģijām, jo kontaktsignāli to lietotājiem kalpo ne tikai kā saziņas līdzeklis, bet arī kā garantija pret potenciālajām plēsonības briesmām. Kā zināms, tieši plēsonība, būdama nozīmīgs ekoloģisks faktors, kas nosaka ziemojošo zīlīšu mirstību un to sociālo attiecību formas, ir gan vienas sugas, gan jaukto bariņu izveidošanās galvenais cēlonis.

LITERATŪRA

- Alatalo R. V. 1982. Evidence for interspecific competition among European tits *Parus* spp: a review. *Ann. Zool. Fennici* 19: 309-317.
- Alatalo, R. V., Gustafsson, L., Linden, M. and Lundberg, A. 1985. Interspecific competition and niche shifts in tits and the Goldcrest: an experiment. *J. Anim. Ecol.* 54: 977-984.
- Alatalo R. V., L. Gustafsson and A. Lundberg. 1986. Interspecific competition and niche changes in tits *Parus*: evaluation of non-experimental data. *Am. Nat.* 127: 819-834.
- Alatalo R. V., D. Eriksson, L. Gustafsson and K. Larsson. 1987. Exploitation competition influences the use of foraging sites by tits: experimental evidence. *Ecology* 68: 284-290.
- Alerstam, T., S. G. Nilsson and S. Ulfstrand. 1974. Niche differentiation during winter in woodland birds in southern Sweden and the island of Gotland. *Oikos* 25: 321-330.
- Aylor, D. 1971. Noise reduction by vegetation and ground. *J. Acoust. Soc. Amer.* 51: 197-205.
- Baumanis J. un P. Blūms. 1974. *Latvijas putni*. Zinātne, Rīga.
- Barnard, C. J. 1982. Social mimicry and interspecific exploitation. *Am. Nat.* 120: 411-413.
- Barnard and Thompson 1985. *Gulls and plovers: the ecology and behaviour of mixed-species feeding groups*. Croom Helm, London & Sydney.
- Becker 1982. The coding of species-specific characteristics in bird sounds. In: *Acoustic communication in birds*. Vol. 2. D. E. Kroodsma, E. H. Miller and H. Quillet, eds., pp. 214-252.
- Begon, M., Harper, J. L. and Townsend C. R. 1990. *Ecology: Individuals, Populations and Communities*. Blackwell Scientific Publications.
- Bergmann, H. -H. and H. -W. Helb. 1982. *Stimmen der Vogel Europas*. BLV Verlagsgesellschaft, Munich, Wien und Zurich.
- Bijnens, L. and A. A. Dhondt. 1984. Vocalizations in a Belgian Blue Tit, *Parus c. caeruleus*, population. *Le Gerfaut* 74: 243-269.

- Chappuis, C. 1971. Un exemple de l'influence du milieu sur les émissions vocales des oiseaux: l'évolution des chants en forêt équatoriale. *Terre et Vie*. 25: 183-202.
- Cherry, C. 1966. *On Human Communication*. 2nd ed. MIT Press, Cambridge, Massachusetts.
- Chessell, C. I. 1977. The propagation of noise along a finite impedance boundary. *J. Acoust. Soc. Am.* 62: 825-834.
- Clark, C. W. and J. Ekman. 1995. Dominant and subordinate fattening strategies: a dynamic game. *Oikos* 72: 205-212.
- Clarke, G. M. 1980. *Statistics and experimental design*. Camelot Press, Southampton.
- Cody, M. L. and J. H. Brown. 1969. Song asynchrony in neighboring bird species. *Nature* 222: 778-780.
- Colquhoun, M. K. 1942. Notes on the social behaviour of blue tits. *Brit. Birds* 35: 234-240.
- Daigle, G. A. 1979. Effects of atmospheric turbulence on the interference of sound waves above a finite impedance boundary. *J. Acoust. Soc. Amer.* 65: 45-49.
- Davies, N. B. Behaviour and competition for scarce resources. In: *Current problems in sociobiology*. King's College Group, eds., pp. 363-380. Cambridge Univ. Press, Cambridge.
- Dawkins, R. and J. R. Krebs. 1978. Animal signals: information or manipulation. In: *Behavioral Ecology*. J. R. Krebs and N. B. Davies eds., pp. 282-309. Blackwell, Oxford.
- De Laet, J. 1984. Site-related dominance in the Great Tit *Parus major major*. *Ornis Scand.* 15: 73-78.
- De Laet, J. 1985. Dominance and anti-predator behaviour in great tits *Parus major*: a field study. *Ibis*: 127: 372-377.
- Dingle, H. 1972. Aggressive behavior in stomatopods and the use of information theory in the analysis of animal communication. In: *Behavior of marine animals: current perspectives in research*. Vol. I: Invertebrates. H. E. Winn and B. L. Olla eds., pp. 126-156. Plenum, New York.
- Ekman, J. 1979. Coherence, composition and territories of winter social groups of the Willow Tit *Parus montanus* and the Crested Tit *P. cristatus*. *Ornis Scand.* 10: 56-68.
- Ekman, J. 1984. Density-dependent seasonal mortality and population fluctuations of the temperate-zone Willow Tit (*Parus montanus*). *J. Anim. Ecol.* 53: 119-134.

- Ekman J. 1986. Tree use and predator vulnerability of wintering passerines. *Ornis Scand.* 17: 261-267.
- Ekman J. 1987. Exposure and time use in willow tit flocks: the cost of subordination. *Anim. Behav.* 35: 445-452.
- Ekman J. 1989. Ecology of non-breeding social systems of *Parus*. *Wilson Bull.* 101: 263-288.
- Ekman J., G. Cederholm and C. Askenmo. 1981. Spacing and survival in winter groups of Willow Tit *Parus montanus* and Crested Tit *P. cristatus* - a removal study. *J. Anim. Ecol.* 50: 1-9.
- Embleton, T. F. W., Thiessen, G. J., and Piercy, J. E. 1976. Outdoor sound propagation over ground of finite impedance. *J. Acoust. Soc. Amer.* 59: 267-277.
- Ficken, M. S., R. W. Ficken and S. R. Witkin. 1978. Vocal repertoire of the Black-capped Chickadee. *Auk* 102: 145-151.
- Ficken, M. S., C. M. Weise and J. W. Popp. 1990. Dominance rank and resource access in winter flocks of black-capped chickadees. *Wilson Bull.* 102: 623-633.
- Gaddis, P. K. 1983. Composition and behavior of mixed-species flocks of forest birds in north-central Florida. *Florida Field Nat.* 11: 25-44.
- Gaunaurd, G. C. and H. Uberall. 1978. Acoustics of finite beams. *J. Acoust. Soc. Amer.* 63: 5-16.
- Gibb, J. 1960. Population of tits and Goldcrest and their food supply in pine plantations. *Ibis* 102: 163-208.
- Gill, F. B., Funk, D. H. and B. Silverin. 1989. Protein relationships among titmice (*Parus*). *Wilson Bull.* 101: 182-197.
- Gompertz, T. 1961. The vocabulary of the Great Tit. *Brit. Birds* 54: 369-418.
- Green, S. and P. Marler. 1979. The analysis of animal communication. In: *Handbook of Behavioral Neurobiology. Vol. 3: Social Behavior and Communication.* P. Marler and J. G. Vandenbergh, eds., pp. 73-158. Plenum, New York.
- Gunnarsson B. 1990. Vegetation structure and the abundance and size distribution of spruce-living spiders. *J. Anim. Ecol.* 59: 743-752.
- Haftorn, S. 1954. Contribution to the food biology of tits especially about storing of surplus food. Part I: the Crested Tit (*Parus cristatus* L.). *Kgl. Norske Vidensk. Selsk. Skr.* 1953 Nr 4: 1-123.

- Haftorn S. 1956a. Contribution to the food biology of tits especially about storing of surplus food. Part II: the Coal Tit (*Parus a. ater* L.). Kgl. Norske Vidensk. Selsk. Skr. 2: 1-52.
- Haftorn S. 1956b. Contribution to the food biology of tits especially about storing of surplus food. Part IV: a comparative analysis of *Parus atricapillus* L., *P. cristatus* L. and *P. ater* L. Kgl. Norske Vidensk. Selsk. Skr. 4: 1-54.
- Hailman, J. P., Ficken, M. S. and R. W. Ficken. 1985. The 'ckick-a-dee' calls of *Parus atricapillus*: a recombinant system of animal communication compared with written English. *Semiotica* 56: 191-224.
- Hailman, J. P. 1989. The organization of major vocalizations in the *Paridae*. *Wilson Bull.* 101: 305-343.
- Hazlett, B. A. and W. H. Bossert. 1965. A statistical analysis of the aggressive communication systems of some hermit crabs. *Anim. Behav.* 13: 357-373.
- Hegner, R. E. 1985. Dominance and anti-predator behaviour in blue tits (*Parus caeruleus*). *Anim. Behav.* 33: 762-768.
- Hilden O. 1977. Weight loss of roosting great tits. *Ornis Fennica.* 54: 135-137.
- Hinde, R. A. 1952. The behaviour of the Great Tit (*Parus major*) and some related species. *Behav. Suppl.* 2: 1-201.
- Hogstad, O. 1987. Social rank in winter flocks of willow tits *Parus montanus*. *Ibis* 129: 1-9.
- Hogstad O. 1988. Rank-related resource access in winter flocks of Willow Tit *Parus montanus*. *Ornis Scand.* 19: 169-174.
- Jansson C and A. von Bromssen. 1981. Winter decline of spiders and insects in spruce *Picea abies* and its relation to predation of birds. *Holarc. Ecol.* 4: 82-93.
- Jellis, R. 1977. Bird sounds and their meaning. British Broadcasting Corporation, London, England.
- Johnson, R. K. 1977. Sound scattering from a fluid sphere revisited. *J. Acoust. Soc. Amer.* 61: 375-377.
- Kendeigh, S. C. 1969. Energy responses of birds to their thermal environments. *Wilson Bull.* 81: 441-449.
- Kinsley, L. E. and A. R. Frey. 1962. *Fundamentals of Acoustics.* 2nd ed. Wiley, New York.

- Klump, G.M. and E. Curio. 1983. Reactions of blue tits *Parus caeruleus* to hawk models of different sizes. *Bird Behav.* 4: 78-81.
- Klump, G.M. and M.D. Shalter. 1984. Acoustic behavior of birds and mammals in the predator context. I. Factors affecting the structure of alarm signals. II. The functional significance and evolution of alarm calls. *Z. Tierpsychol.* 66: 189-226.
- Knudsen, E. I. and M. Konishi. 1979. Mechanisms of sound localization in the Barn Owl (*Tyto alba*). *J. Comp. Physiol.* 133: 12-21.
- Konishi, M. 1977. Spatial localization of sound. In: Dahlem Workshop on Recognition of Complex Acoustic Signals. T. Bullock, ed., pp. 127-143. Dahlem Konf. Berlin.
- Krams, I. 1990. Overnight weight loss of roosting great tits (*Parus major*) during severe winters. *Acta Ornithol. Lituonica* 2: 122-130.
- Krams I. 1996. Lielās zilītes atdarina citu putnu balsis. *Putni dabā, iespēšanās.*
- Krebs, J.R., MacRobert, M.H. and J.M. Cullen. 1972. Flocking and feeding in the Great Tit *Parus major*: an experimental study. *Ibis* 114: 507-530.
- Kroodsma, D.E. 1977. Correlates of song organization among American wrens. *Am. Nat.* 111: 995-1008.
- Lack, D. 1971. Ecological isolation in birds. Blackwell, Oxford.
- Latimer, W.A. 1977. A comparative study of the songs and alarm calls of some *Parus* species. *Z. Tierpsychol.* 45: 414-433.
- Lima S. L. 1987. Distance to cover, visual obstructions, and vigilance in house sparrows. *Behaviour* 120: 231-238.
- Lima, S.L. 1994. On the personal benefits of anti-predatory vigilance. *Anim. Behav.* 48: 734-736.
- Lima S. L. and L. M. Dill. 1990. Behavioral decisions made under the risk of predation: a review and prospectus. *Can. J. Zool.* 68: 619- 640.
- Lohrl, H. 1963. The use of bird calls to clarify taxonomic relationships. *Proc. XIIIth Inter. Ornithol. Congr.*, pp. 544-552.
- Lohrl, H. and G. Thielcke. 1973. Alarmlaute europäischer und nordafrikanischer Tannenmeisen (*Parus ater ater*, *P. ater*

- atlas, *P. ater ledouci*) und der Schwarzschofmeise (*P. melanolophus*). J. Ornithol. 114: 250-252.
- Ludescher, F. B. 1973. Sumpfmeise (*Parus p. palustris*) und Weidenmeise (*P. montanus salicarius* Br.) als sympatrische Zwillingsarten. J. Ornithol. 114: 3-56.
- Marler, P. 1956. The voice of the Chaffinch and its function as a language. Ibis 98: 23-40.
- Marler, P. 1957. Specific distinctiveness in the communication signals of birds. Behavior 11: 43-56.
- Marler, P. 1969. *Colobus guereza*. Territoriality and group composition. Science 163: 93-95.
- Marler, P. 1973. A comparizon of vocalizations of red-tailed monkeys and blue monkeys, *Cercopithecus ascanius* and *C. mitis* in Uganda. Z. Tierpsychol. 33: 223-247.
- Marten, K. and Marler, P. 1977. Sound transmission and its significance for animal vocalization. Behav. Ecol. Sociobiol. 2: 271-290.
- Matthysen, E. 1990. Nonbreeding social organization in *Parus*. In: Current Ornithology. Vol. 7. D. M. Power, ed., pp209-249. Plenum Press, New York.
- Moore, A. J. 1993. Towards an evolutionary view of dominance. Anim. Behav., 46: 594-596.
- Morse, D. H. 1977. Feeding behaviour and predator avoidance in heterospecific groups. BioScience 27: 332-339.
- Morse, D. H. 1980. Behavioral mechanisms in ecology. Harvard Univ. Press, Cambridge.
- Morse, P. M. and K. U. Ingard. 1968. Theoretical Acoustics. McGraw-Hill, New York.
- Morton, E. S. 1970. Ecological sources of selection of avian sounds. Ph. D. diss. Yale University.
- Morton, E. E. 1975. Ecological sources of selection of avian sounds. Am. Nat. 108: 17-34.
- Odum, E. P. 1942. Annual cycle of the Black-capped Chickadee. 3. Auk 59: 499-531.
- Palmgren P. 1932. Zur Biologie von *Regulus regulus* L. und *Parus atricapillus borealis* L. Eine Vergleichende-Okologische Untersuchung. Acta Zool. Fenn. 14: 1-113.
- Perrins, C. M. and Geer, T. 1980. The effect of sparrowhawks on tit populations Ardea 68: 133-142.

- Quastler, H. 1958. A primer of information theory. In: Symposium on Information Theory in Biology. H. P. Yockey, R. L. Platzman and H. Quastler, eds., pp. 3-49. Pergamon, New York.
- Romanowski, E. 1978. Der Gesang von Sumpf- und Weidenmeise (*Parus palustris* und *Parus montanus*) - variation und funktion. Die Vogelwarte 29: 235-253.
- Saitou, T. 1978. Ecological study of social organization in the Great Tit, *Parus major* L. I. Basic structure of the winter flocks. Jpn. J. Ecol. 28: 199-214.
- Saitou, T. 1979. Ecological study of social organization in the Great Tit, *Parus major* L. III. Home range of the basic flocks and dominance relationship of the members in the basic flocks. J. Yamashina Inst. Ornithol. 9: 149-171.
- Sasvári, L. 1980. Different responsiveness of Indian and European Great Tit (*Parus major mahrattarum*, *Parus m. major*) to acoustic stimuli. J. Ornithol. 121: 391-396.
- Shalter, M. D. and W. M. Schleidt. 1977. The ability of barn owls *Tyto alba* to discriminate and localize avian alarm calls. Ibis 119: 22-27.
- Shannon, C. E. and W. Weaver. 1949. The Mathematical Theory of Communication. Univ. of Illinois Press. Urbana.
- Smith, S. T. 1972. Communication and other social behavior in *Parus carolinensis*. Publ. Nuttall Ornithol. Club. No. 11: 1-125.
- Smith, S. M. 1991. The Black-capped Chickadee: behavioral ecology and natural history. Cornell University Press. New York.
- Smith, S. M. 1974. Factors directing prey-attack by the young of three passerine species. Living Bird 12: 55-67.
- Sokal, R. F. and Rohlf, F. J. 1981. Biometry: the principles and practice of statistics in biological research. San Francisco: W. H. Freeman.
- Stringer, E. T. 1972. Foundations of climatology. Freeman, San Francisco, California.
- Suhonen, J. 1993a. Predation risk influences the use of foraging sites by tits. Ecology 74: 1197-1203.
- Suhonen, J. 1993b. Risk of predation and foraging sites of individuals in mixed-species tit flocks. Anim. Behav. 45: 1193-1198.

- Suhonen, J., Alatalo, R.V., Carlson, A. and Høglund, J. 1992. Food resource distribution and the organization of the *Parus* guild in a spruce forest. *Ornis Scand.* 23: 467-474.
- Suhonen, J., Halonen, M. and Mappes, T. 1993. Predation risk and the organization of the *Parus* guild. *Oikos* 66: 94-100.
- Svensson, L. 1992. Identification guide to European passerines. Naturhistoriska Riksmuseet, Stockholm.
- Swets, J.A. and T.G. Birdsall. 1978. Repeated observation of uncertain signal Percept. *Psychophys.* 23: 269-274.
- Tarbell, A.T. 1983. A yearling helper with a Tufted Titmouse brood. *J. Field Ornithol.* 54: 89.
- Thielcke, G. 1965. Ontogenese der Bettelaute von Garten- und Waldbaumlaufer (*Certhia brachydactyla* Brehm und *C. familiaris* L.). *Zool. Anz.* 174: 34-58.
- Thorpe 1983. Apparent hybridization between Goldcrest and Firecrest. *Brit. Birds* 76: 233-234.
- Ulfstrand, S. 1962. On the nonbreeding ecology and migratory movements of the Great Tit *Parus major* and the Blue Tit *Parus caeruleus* in southern Sweden. *Var Fagelvarld suppl.* 3: 1-145.
- Ulfstrand, S. 1977. Foraging niche dynamics and overlap in a guild of passerine birds in a south Swedish coniferous woodland. *Oecologia* 27: 23-45.
- Waser, P.M. and Waser, M.S. 1977. Experimental studies of primate vocalization: specializations for long distance propagation. *Z. Tierpsychol.* 43: 239-263.
- Wasserman, F.E. 1977. Intraspecific acoustical interference in the White-crowned Sparrow (*Zonotrichia albicollis*). *Anim. Behav.* 25: 949-952.
- Wiens, J.A. 1992. The ecology of bird communities. Vol. 1, 2. Cambridge: Cambridge University Press.
- Wiley, R.H. and A. Crutz. 1980. The Jamaican blackbird: a "natural experiment" for hypothesis in socioecology. In: *Evolutionary Biology*, M.K. Hecht, W.C. Steere and B. Wallace, eds., Vol. 13, pp. 261-293.
- Wiley, R.H. and D.G. Richards. 1982a. Adaptations for acoustic communication in birds: sound transmission and signal detection. In: *Acoustic communication in birds*. Vol. 2, D.E. Kroodsma, E.H. Miller and H. Quillet, eds., pp. 132-182.

Wilson E. O. 1975. Sociobiology: the New Synthesis. The Belknap Press of Harvard University Press.

Панов Е. Н. Поведение животных и этологическая структура популяций. Наука, Москва.

Мальчевский А. С., Пукинский Ю. Б. 1983. Птицы Ленинградской области и сопредельных территорий. Том 2. Изд-во Ленинградского университета, Ленинград.