

УДК 581.543+591.543.4:(477.52)

КОРРЕЛЯЦИЯ СРОКОВ ПРИЛЕТА ПТИЦ И ЗАЦВЕТЕНИЯ РАСТЕНИЙ В ЛЕСНОЙ И ЛЕСОСТЕПНОЙ ЗОНАХ ВОСТОЧНОЙ ЕВРОПЫ

Сообщение 2. Сопоставление силы влияния факторов

Г. В. Фесенко

*Институт зоологии им. И. И. Шмальгаузена НАН Украины,
ул. Б. Хмельницкого, 15, Киев, 01601 Украина*

Принято 29 сентября 2006

Корреляция сроков прилета птиц и зацветания растений в лесной и лесостепной зонах Восточной Европы. Сообщение 2. Сопоставление силы влияния факторов. Фесенко Г. В. — Достоверная корреляция сроков прилета со сроками зацветания растений выявлена не только у птиц, в питании которых преобладают растительные корма, но и у некоторых видов насекомоядных птиц, что зависит от того, в каких экологических нишах они добывают корм. Во всех трофических группах птиц в основном количество значимых растений-коррелятов большее у ближних мигрантов, чем у дальних. Это свидетельствует о более значительном (по сравнению с характером питания) влиянии расположения мест зимовки птиц на частоту достоверных корреляций сроков прилета со сроками зацветания растений. Сроки прилета ближних мигрантов, зимующих к северу от полосы зимнего расположения полярного климатологического фронта, более синхронизированы со сроками зацветания растений, произрастающих в умеренных широтах Европы, чем сроки прилета дальних мигрантов, зимующих южнее этого фронта.

Ключевые слова: корреляция, фактор, зацветание, ближние и дальние мигранты, климатические условия, лесостепная и лесная зоны, Восточная Европа.

Correlation Between Spring Arrival Data of Birds and First Flowering Data of Plants in the Forest and Forest and Steppe Areas of Eastern Europe. Communication 2. Comparison of Significance of Influence. Fesenko H. V. — Significant correlations between the dates of spring arrival of birds and dates of first flowering of plants were revealed both for bird species feeding on plants and for some those preying only on invertebrates. It is caused by feeding behavior of the insectivorous birds using special ecological niches. In most cases, amounts of significant correlations are more in short-distance migrants than long-distance migrants in all the feeding groups of birds. This fact points to the prevailing influence of removing of birds wintering areas on frequency of significant correlations between the studied phenological events, in comparison with characteristics of their feed. Dates of spring arrival of short-distance migrants wintering north of winter tract of polar climate front are more synchronized with dates of first flowering of plants growing in the moderate latitudes of Europe than dates of spring arrival of long-distance migrants spending winter in south of the tract.

Key words: correlation, factor, flowering, short-distance and long-distance migrants, climate, Forest-Steppe and Forest zones, Eastern Europe.

Введение

Наличие значимой корреляции между сроками наступления тех или иных фенологических явлений позволяет предположить, что такая связь может иметь причинно-следственный характер. Сезонность исчезновения и появления в экосистемах необходимых объектов питания — одна из главных причин, вызывающих периодический отлет птиц-мигрантов и их возвращение в гнездовые биотопы. В этом контексте вполне понятна достоверная скоррелированность сроков весеннего появления птиц, в питании которых преобладают либо часто встречаются растительные корма, со сроками развития растений. Однако в большинстве случаев районы зимовки птиц значительно удалены от районов их гнездования, где произрастают растения-корреляты. Вероятно, и в первых, и

во вторых районах в целом должен действовать общий фактор, способствующий синхронизации сроков прилета птиц и развития растений.

Материал и методы

Полное описание исходного материала исследования было сделано в «Сообщении 1. Распределение значимых корреляций» (Фесенко, 2005). Вкратце повторим основные характеристики анализируемых данных.

Сроки первого появления птиц и зацветания растений зарегистрированы около г. Сумы и г. Житомир (лесостепная зона, Украина) и в г. Йыгева (лесная зона, Эстония). Первичные данные с этих пунктов ранее опубликованы (Тамм, 1953; Фесенко и др., 1996; Фесенко, 2005). Возле г. Житомир фенологические наблюдения проводили в конце XIX – начале XX ст., в г. Йыгева – в конце первой половины XX ст., около г. Сумы – во второй половине XX ст.

Максимальное количество видов птиц отслеживалось в районе г. Сумы – 66, меньше всего возле г. Житомир – 17, наибольшее количество видов растений около г. Житомир – 38, наименьшее в г. Йыгева – 11. Между сроками первого появления птиц и зацветания растений вычисляли линейный коэффициент корреляции. Анализировали распределение достоверных значений коэффициента между разными группами птиц.

Распределение видов на ближних и дальних мигрантов зависело от расположения мест их гнездования и зимовки с учетом влияния арктическо-атлантического воздуха в зимний период (Фесенко, 2002). На трех фенологических пунктах к ближним мигрантам относилось от 7 до 31 вида птиц, к дальним – от 10 до 35. Кроме того, птицы-мигранты были разделены на 4 трофические группы в зависимости от степени потребления растительных кормов и беспозвоночных либо позвоночных животных.

Распределение достоверных корреляций определяли на основе соответствующего показателя (Фесенко, 2005), после чего был проведен анализ характера этого распределения, изложенный в указанной публикации в разделе «Результаты и обсуждение». Продолжение детализированного обсуждения по выполненному исследованию предлагается в данном сообщении.

Обсуждение

Прямые трофические связи между птицами-мигрантами и растениями, данные о которых были включены в анализ, не выявлены. Однако большая частота достоверных корреляций между сроками прилета птиц, у которых в питании преобладают растительные корма, и сроками зацветания растений вполне объяснима. Сроки наступления фенофазных состояний разных видов растений в каком-либо регионе в значительной степени коррелируют между собой (Елагин, 1972). Поэтому у растительноядных птиц сроки прилета могут быть связаны как с фенофазами их кормовых растений (т. е. в результате причинно-следственных связей), так и с другими, не кормовыми для них растениями. Следует также упомянуть, что сроки прилета птиц всех трофических групп чаще значимо коррелируют с хронологически близкими сроками зацветания растений (Фесенко и др., 1996).

Как указывалось ранее (Фесенко, 2005), достоверные корреляционные связи сроков прилета со сроками зацветания растений свойственны и для насекомоядных птиц. Такие связи, видимо, обуславливаются опосредованно через сопряженность сроков появления насекомых с определенными фенофазами у растений. Например, это было выявлено для тлей в связи с распусканием листьев березы (Nystrom, 1991). Со сроками появления этих беспозвоночных могут быть связаны и сроки прилета птиц, к примеру, пеночки-веснички (*Phylloscopus trochilus*), о чем сообщал упомянутый автор. Кроме того, на силу корреляций со сроками зацветания растений может влиять и то, в каких экологических нишах кормятся насекомоядные птицы, что хорошо видно в группе птиц, добывающих насекомых в воздухе, в которую входят деревенская (*Hirundo rustica*) и городская (*Delichon urbica*) ласточки, а также черный стриж (*Apus apus*).

Согласно средним многолетним срокам первого появления как около городов Житомир и Сумы, так и в г. Йыгева из указанных трех видов птиц наиболее рано прилетает деревенская ласточка, которая добывает корм не только

на лету. При неблагоприятных погодных условиях она может собирать насекомых со стен и крыш (Колоярцев, 1989). К тому же этот вид ласточек часто кормится в приземном слое воздуха, который прежде всего заполняется летающими насекомыми после начала вегетации растений. Именно у этого вида ласточек достоверные корреляции сроков прилета со сроками зацветания растений были обнаружены на всех трех пунктах наблюдения.

Другой вид ласточек, городская, прилетает позже деревенской. Особи этого вида не собирают насекомых с поверхностей и, кроме того, в приземном слое воздуха добывают их значительно реже, чем деревенская ласточка (Колоярцев, 1989). Городская ласточка отлавливает насекомых в более высоких воздушных слоях, в которых достаточная для прокорма птиц численность летающих беспозвоночных образуется лишь спустя некоторое время после начала вегетации растений. Именно в течение этого времени под влиянием разных причин может нарушаться сопряженность сроков начала роста у растений и сроков прилета городской ласточки. Одной из таких причин, например, может быть пойкилотемность насекомых: их летающие формы массово появляются на значительных высотах лишь после того, как воздух достаточно прогреется. Только в г. Йыгева сроки прилета городской ласточки имели достоверные корреляции со сроками зацветания растений; на двух других наблюдательных пунктах таких связей не было обнаружено.

Из группы птиц, добывающих корм в воздухе и бывших под контролем на всех трех наблюдательных пунктах, последним прилетает черный стриж, который отлавливает насекомых как в воздушных слоях, где обычно охотится городская ласточка, так и в высотных слоях, в которых большая численность летающих беспозвоночных образуется гораздо позже, чем на высотах, где кормятся ласточки (Люлеева, 1993). Кроме того, для черных стрижей свойственно использовать для кормления и ночное время, когда прогретый у земли воздух увлекает массы насекомых на высоту нескольких сотен метров. У черного стрижа значимых корреляций сроков прилета со сроками зацветания растений не было обнаружено ни на одном из наблюдательных пунктов.

Если большая частота достоверных корреляционных связей сроков зацветания растений и сроков прилета птиц, питающихся главным образом растительными кормами, а также птиц, в питании которых в равных частях встречаются растения и беспозвоночные животные, вполне логична, то в отношении причин большей частоты таких связей у ближних мигрантов по сравнению с дальними необходимо дополнительное объяснение. В частности, умозрительно можно заключить, что в подавляющем большинстве виды, питающиеся главным образом растениями, являются в то же время ближними мигрантами, а насекомоядные виды относятся в основном к дальним мигрантам; т. е. в группах птиц, разделенных в зависимости от дальности миграции, может проявляться их принадлежность к разным трофическим группам.

Чтобы продемонстрировать, на сколько принадлежность к дальним либо ближним мигрантам определяет частоту достоверных корреляций сроков прилета птиц со сроками зацветания растениями, сравним средние значения этих корреляций между разными группами птиц (табл. 1). В подавляющем большинстве случаев в трофических группах среднее количество значимых растительных коррелятов заметно больше у птиц, относящихся к ближним мигрантам, чем у тех, которые принадлежат к дальним мигрантам.

Особенно наглядно это проявляется в трофических группах птиц, наблюдавшихся в районе г. Сумы, а именно в группе птиц, в питании которых почти поровну представлены беспозвоночные животные и растительные корма. В этой группе количество ближних мигрантов несколько ниже, чем дальних, но среднее

Таблица 1. Среднее число достоверных корреляций (М) у ближних и дальних мигрантов в группах птиц с разным характером питания

Table 1. Mean figures of significant correlations (M) for short-distance and long-distance migrants in four feeding groups of birds

Основной объект питания в группе	Окр. г. Сумы				Окр. г. Житомир				г. Йыгева (Эстония)			
	ближние		дальние		ближние		дальние		ближние		дальние	
	n	M	n	M	n	M	n	M	n	M	n	M
Позвоночные	4	4,3 ± 2,3	3	0,7 ± 0,7			1	—			1	—
Беспозвоночные	9	3,8 ± 0,7	14	1,5 ± 0,7	1	—	7	2,7 ± 1,3	2	—	11	2,4 ± 0,7
Беспозвоночные и растения	11	5,3 ± 1,5	14	3,6 ± 1,1	2	—	2	—	6	4,5 ± 1,6	12	4,4 ± 1,2
Растения	7	8,4 ± 1,5	4	0,8 ± 0,5	4	4,3 ± 1,5			3	6,3 ± 2,3	1	—

Примечание: n — количество видов.

количество достоверных связей со сроками зацветания растений у первых больше, чем у вторых. Почти такая же ситуация и в группе птиц, питающихся почти только беспозвоночными животными (с той лишь разницей, что при еще меньшем количестве ближних мигрантов среднее количество связей у них более чем в 2 раза больше, чем у дальних мигрантов). В группе птиц, питание которых представлено в значительной степени (либо главным образом) позвоночными животными, количество ближних и дальних мигрантов почти равно, а среднее число анализируемых связей у ближних мигрантов в 6 раз превышает соответствующее число у дальних мигрантов. Среди птиц с преобладанием в питании растительных кормов различие между средним числом связей у ближних и дальних мигрантов еще больше, хотя количество видов в миграционных группах неравное.

Степень различия во влиянии фактора удаленности мест зимовки и трофического фактора на распределении исследованных связей среди разных групп птиц определяли с применением однофакторного дисперсионного анализа. По формуле Снедекора определяли также силу влияния того и другого фактора в случае, если по F-критерию Фишера влияние фактора в каком-либо статистическом комплексе было достоверным.

Для дисперсионного анализа влияния трофического фактора были взяты данные о наличии достоверных корреляций в трофических группах птиц, отслеживавшихся около г. Сумы, так как на этом пункте наблюдений видовой состав групп был наиболее представительным (Фесенко, 2005: табл. 4). Соответственно количеству групп птиц, разделенных по характеру питания, трофический фактор в составленном однофакторном статистическом комплексе имел 4 градации. Как показали результаты анализа, влияние различий в питании птиц на распределение их связей с растениями было недостоверным. Такой результат получен, вероятно, из-за недостаточности объема выборок, т. е. количества видов в некоторых трофических группах птиц. Поэтому влияние трофического фактора на распределение исследованных связей полностью исключать нельзя. О таком влиянии свидетельствует неслучайное распределение этих связей между трофическими группами птиц (Фесенко, 2005).

Относительно влияния фактора удаленности мест зимовки на распределение изучавшихся связей в дисперсионном комплексе с градациями ближние и дальние птицы-мигранты были получены несколько иные результаты. В пункте наблюдений около г. Сумы, где видовой состав птиц был максимален и разделение мигрантов по группам почти равное (к ближним мигрантам относился 31, к дальним — 35 видов), влияние фактора удаленности мест зимовки было достоверным на уровне $P < 0,001$, а сила его влияния — 28,3%. На двух других наблю-

дательных пунктах не было значимого влияния этого фактора на распределение исследуемых связей, что может быть обусловлено недостаточностью видового состава птиц, находившихся под наблюдением, и как следствие — недостаточностью собранных фенологических данных. Отрицательную роль могла сыграть и непропорциональность разделения птиц по группам ближних и дальних мигрантов.

При узкорегionalном подходе в рассмотрении влияния сезонных погодных изменений на фенологический цикл растений, произрастающих на каких-либо небольших территориях, и одновременно на прилет весной мигрантов на эти территории (Гладков, 1937; Грищенко, Серебряков, 1993) сложно объяснить, почему почти в любой трофической группе птиц ближние мигранты значительно превосходят дальних по среднему количеству достоверных корреляций (табл. 1) и в связи с чем некоторая сила достоверного влияния на распределение этих корреляций выявлена для фактора удаленности мест зимовки. Ведь достаточно логичным выглядит объяснение, что характер изменения погоды весной в какой-либо местности, где произрастают растения, не связан с характером изменений погоды в местах зимовки птиц, находящихся за сотни и тысячи километров от фитоценозов, в которые мигранты возвращаются весной.

Если же погодные изменения в ограниченном районе рассматривать с учетом того, что они не происходят здесь совершенно автономно, а развиваются в результате циркуляции определенных воздушных масс, которые могут господствовать, например, над всей Европой и даже выходить за ее пределы, тогда большее количество значимых растений-коррелятов у птиц, являющихся ближними мигрантами, вполне объяснимо.

Все три пункта, где проводились фенонаблюдения за птицами и растениями, находились в умеренном климатическом поясе Европы, в пределах которого погодные условия складываются в результате взаимодействия воздуха, поступающего как из Атлантики, так и из Арктики. Граница между областью влияния арктическо-атлантического воздуха и областью распространения тропического воздуха из Африки определяется расположением северного полярного климатологического фронта (Алисов и др., 1954), который летом находится на линии, отделяющей южный (субтропический) пояс Европы от ее северного (умеренного) пояса. Как раз по этой линии К. Карри-Линдал (1984) проводил границу между областями зимовки ближних и дальних мигрантов.

Однако в зимний период полярный климатологический фронт смещается значительно южнее, и арктическо-атлантические воздушные массы охватывают не только всю территорию Европы, но и Северную Африку, Малую Азию, а также Ближний Восток.

Птицы европейской гнездовой орнитофауны, места зимовки которых расположены на обозначенном пространстве, относятся к ближним мигрантам (Фесенко, 2002). Выделение этих птиц в данную категорию основывается на том, что в зимний период на всем этом пространстве благодаря специфической циклональной деятельности ритм смены погодных условий в целом одинаков. Примечательно, что от погодных условий зависит и миграция птиц, но только в ранневесенний и позднесенний периоды (Lack, 1960); т. е. как раз тогда, когда летят в основном ближние мигранты и когда над территориями, над которыми они пролетают, господствуют воздушные массы умеренных широт. Сходный ритм изменений погоды в зимовочно-миграционный период способствует синхронизации сроков наступления фенофаз растений в пунктах наблюдения и сроков появления мигрирующих птиц, которые зимуют далеко от этих пунктов, но в пределах очерченного пространства. Синхронизация сроков зацветания растений и прилета птиц в результате одинакового ритма изменений погоды

проявляется, например, в том, что значимые корреляции с зацветанием растений обнаружены и у птиц, в питании которых, особенно в периоды зимовки и миграций, превалируют позвоночные животные. Так, в районе г. Сумы среди птиц этой трофической группы анализируемые связи отмечены в основном у ближних мигрантов — большой поганки (*Podiceps cristatus*), серой цапли (*Ardea cinerea*), озерной чайки (*Larus ridibundus*).

В этой связи необходимо упомянуть о недавно выдвинутой гипотезе изменения баланса влияния экзогенных и эндогенных факторов на миграционное состояние птиц в ходе их миграции (Серебряков, 2002), согласно которой у каждого конкретного вида птиц влияние экзогенных факторов постепенно снижается к концу миграционного периода и нарастает влияние эндогенных факторов.

Вероятно, при превалировании в начале миграции экзогенных факторов соотношение сил влияния экзогенных (в частности, погоды) и эндогенных факторов, а также глубина изменения баланса между этими факторами в процессе миграции у ближних и дальних мигрантов могут быть разными. На существование такого различия указывает проведенный в данной статье анализ.

В итоге можно заключить, что на фоне более частой значимой корреляции хронологически близких сроков прилета и зацветания достоверные корреляции сроков зацветания растений и прилета птиц, питающихся почти исключительно беспозвоночными животными, обуславливаются особенностями питания отдельных видов, в частности, добывающих корм в воздухе. Наибольшее количество исследованных корреляций характерно для птиц-артроподофагов, объекты питания которых после весеннего пробуждения первоначально держатся в приземном воздушном слое, т. е. на уровне произрастания растений, являющихся поверхностью обитания беспозвоночных.

Из результатов, полученных при использовании однофакторного дисперсионного анализа, следует вывод, что влияние удаленности мест зимовки на распределение достоверных корреляций сроков прилета птиц и зацветания растений преобладает над влиянием трофического фактора. Это согласуется с известным мнением, что в умеренных и высоких широтах при действии такого экзогенного фактора, как фотопериодизм, на физиологическое состояние птиц главным эндогенным побудительным стимулом в процессе весеннего перемещения мигрантов в места гнездования является инстинкт размножения, который доминирует над потребностью птиц в корме.

В лесостепной зоне и южной части лесной зоны Восточной Европы сроки прилета ближних мигрантов, места зимовки которых находятся севернее линии зимнего расположения полярного климатологического фронта, больше синхронизируются со сроками наступления фенофаз растений, произрастающих в умеренных широтах, чем сроки прилета дальних мигрантов, зимующих в области влияния тропического воздуха. Такая разница в синхронизации сроков прилета и зацветания указывает на отличия в силе влияния погодного, экзогенного фактора в двух указанных группах птиц в период их весенней миграции.

Считаем своим долгом высказать большую благодарность администрации Житомирского краеведческого музея за предоставленные материалы фенологических наблюдений, собранные Р. И. Собкевичем в конце XIX — в начале XX ст., а также В. К. Цищуре, сделавшему часть первичной обработки этих материалов.

- Алисов Б. П., Берлин И. А., Михель В. М. Курс климатологии. — Л.: Гидрометеоролог. изд-во, 1954. — Ч. 3: Климат Земного шара. — 320 с.
- Гладков Н. А. К вопросу о миграциях птиц. Весенний прилет птиц как фенологическое явление // Памяти акад. М. А. Мензбира. — М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1937. — С. 69–91.
- Грищенко В. Н., Серебряков В. В. Миграции и зимовки скворца на Украине по данным фенологических наблюдений // Вестн. зоологии. — 1993. — № 3. — С. 59–65.

- Елагин И. Н.* О пространственной устойчивости корреляционных связей между фенофазным состоянием растений // Вопросы индикационной фенологии и фенологического прогнозирования. — Л., 1972. — С. 152—156.
- Карри-Линдал К.* Птицы над сушей и морем : Глобальный обзор миграций птиц. — М. : Мысль, 1984. — 204 с.
- Колоярцев М. В.* Ласточки. — Л. : Изд-во Ленинград. ун-та, 1989. — 248 с. — (Жизнь наших птиц и зверей; Вып. 10).
- Люлева Д. С.* Стрижи // Тр. ЗИН РАН. — СПб., 1993. — Т. 254. — 178 с.
- Серебряков В. В.* Екологічні закономірності міграції птахів фауни України в часі і просторі : Автореф. дис. ... д-ра біол. наук. — К., 2002. — 47 с.
- Тамм Р. К.* Итоги 15-летних орнитофенологических наблюдений в Йыгева Эстонской ССР // Перелеты птиц в Европейской части СССР. — Рига, 1953. — С. 127—133.
- Фесенко Г. В.* Дифференциация птиц на ближних и дальних мигрантов с учетом погодного фактора // Беркут. — 2002. — **11**, вып. 1. — С. 105—111.
- Фесенко Г. В.* Корреляция сроков прилета птиц и зацветания растений в лесной и лесостепной зонах Восточной Европы. Сообщение 2. Сопоставление силы влияния факторов // Вестн. зоологии. — 2005. — **39**, № 4. — С. 49—58.
- Фесенко Г. В., Михалевич О. А., Кныш Н. П.* Соответствуют ли сроки весеннего прилета птиц сезонному развитию экосистем? Сообщение 1. Структура достоверных корреляционных связей между сроками прилета птиц и зацветания растений в Сумской лесостепи // Вестн. зоологии. — 1996. — № 4—5. — С. 36—45.
- Lack D.* The influence of weather on passerine migration: A Review // The Auk. — 1960. — **77**(2). — P. 171—209.
- Nyström K. G. K.* On sex-specific foraging behaviour in the Willow Warbler, *Phylloscopus trochilus* // Can. J. Zool. — 1991. — **69**, N 2. — P. 462—470.