

НЕКОТОРЫЕ ЗАКОНОМЕРНОСТИ ВАРИАЦИИ СРОКОВ ОСЕННЕЙ МИГРАЦИИ ПТИЦ

В.Н. Грищенко

Some patterns of variation of times of the autumn migration in birds. - V.N. Grishchenko. - Berkut. 13 (2). 2004. - Variation of times of migration (standard deviation) was studied for 51 species of birds in Ukraine. Last observation, start of passage and arrival of wintering birds were analysed. Dependence of variation on time of the autumn migration season has linear character (Figure). Relation is described by equations of linear regression: $y = 0,10x + 7,51$ (last observation), $y = 0,14x + 7,83$ (start of passage), $y = 0,14x + 6,96$ (arrival of wintering birds), $y = 0,13x + 8,45$ (joined variables for start of migration). Distance of migration influences on the level of variation (ANOVA, $F = 17,21$, $p < 0,001$). [Russian].

Key words: migration, phenology, autumn, variation.

Address: V.N. Grishchenko, Kaniv Nature Reserve, 19000 Kaniv, Ukraine; e-mail: vgrishchenko@mail.ru.

Для весенней миграции птиц хорошо известно, что сроки прилета ранних мигрантов варьируют в значительно больших пределах, чем поздних. Растяннутость сроков возвращения раннеприлетных птиц поддерживается естественным отбором, поскольку они появляются в местах гнездования до наступления устойчивых благоприятных условий (Дольник, 1975). Прилетевшие раньше особи получают преимущество в занятии гнездовой территории и в сроках размножения. Средняя успешность размножения таких птиц оказывается более высокой. Это показано, например, для белого аиста (*Ciconia ciconia*) – у прилетевших раньше птиц больше средний размер выводка (Profus, 1991; Goutner, Tsachalidis, 1995; Tryjanowski et al., 2004 и др.) – и многих других видов (de Brooke, 1979; Lozano et al., 1996; Potti, 1998; Forstmeier, 2002 и др.). Но в случае поздней весны или катастрофического возвращения холодов в лучшем положении оказываются птицы, прилетевшие позже.

Вполне логично для осенней миграции ожидать обратного – увеличения вариации сроков для птиц, которые мигрируют в более поздние сроки.

Материал и методика

Основная часть данных собрана при помощи фенологической анкеты, которая рас-

сылалась кафедрой зоологии Киевского университета с 1975 г. по всей территории Украины. Нами были обработаны данные по осенней миграции 30 видов птиц (Грищенко, 1994). В последующие годы собраны дополнительные материалы. Использованы анкетные сведения, личные наблюдения и литературные данные. Источники информации более детально описаны в предыдущих работах (Грищенко, 1994, 2003; Grishchenko, 1997, 2001, 2002).

Всего к настоящему времени собрано около 23 тыс. фенодат для 233 видов птиц. Полученная таким путем информация о сроках осенней миграции охватывает период с 1960 по 2004 гг. (основной массив данных – 1975–2004 гг.).

Собранные данные группировались по административным областям Украины, для которых вычислялись основные статистические параметры сроков миграции. Величина стандартного отклонения, рассчитанная для территориальных участков, оказывается несколько большей, чем в отдельных пунктах наблюдений, поскольку накладываются рассеяния фенодат во времени и в пространстве (Грищенко, 1994).

Для анализа зависимости размаха вариации от сроков осенней миграции нами использовались усредненные показатели для всей Украины: среднее стандартное отклонение и усредненная средняя многолетняя дата. Анализ проводился отдельно для



Вариация сроков осенней миграции птиц в Украине
Variation of timing of autumn bird migration in Ukraine

| Вид | Species | N | n | MD ± se | SD ± se |
|----------------------------|---------|-----------------------------|----|-------------------------|------------|
| 1 | | 2 | 3 | 4 | 5 |
| | | Начало пролета | | Start of passage | |
| <i>Anas platyrhynchos</i> | | 586 | 25 | 64,1 ± 1,2 | 18,5 ± 0,6 |
| <i>Anser</i> sp. | | 1115 | 25 | 62,0 ± 1,0 | 16,9 ± 0,4 |
| <i>Ciconia ciconia</i> | | 755 | 25 | 30,9 ± 1,3 | 11,8 ± 0,6 |
| <i>C. nigra</i> | | 127 | 18 | 21,5 ± 1,6 | 10,7 ± 1,0 |
| <i>Cygnus</i> sp. | | 70 | 12 | 67,3 ± 3,3 | 15,7 ± 1,3 |
| <i>Grus grus</i> | | 1468 | 25 | 50,6 ± 1,1 | 15,8 ± 0,6 |
| <i>Pandion haliaetus</i> | | 50 | 6 | 24,1 ± 1,6 | 11,5 ± 1,4 |
| | | Последнее наблюдение | | Last observation | |
| <i>Alauda arvensis</i> | | 94 | 12 | 73,4 ± 2,9 | 12,1 ± 1,4 |
| <i>Alcedo atthis</i> | | 95 | 15 | 77,7 ± 4,3 | 17,8 ± 2,0 |
| <i>Anas platyrhynchos</i> | | 665 | 24 | 95,2 ± 1,5 | 19,3 ± 0,6 |
| <i>Anser</i> sp. | | 931 | 25 | 87,5 ± 1,4 | 17,8 ± 0,5 |
| <i>Apus apus</i> | | 196 | 19 | 26,3 ± 2,2 | 9,7 ± 0,7 |
| <i>Ardea cinerea</i> | | 785 | 25 | 70,3 ± 1,3 | 17,1 ± 0,7 |
| <i>A. purpurea</i> | | 47 | 6 | 48,5 ± 5,3 | 12,4 ± 1,2 |
| <i>Buteo buteo</i> | | 50 | 7 | 84,4 ± 4,3 | 15,1 ± 2,7 |
| <i>Ciconia ciconia</i> | | 1066 | 25 | 41,7 ± 1,3 | 13,0 ± 0,4 |
| <i>C. nigra</i> | | 187 | 18 | 51,2 ± 2,1 | 13,0 ± 0,9 |
| <i>Circaetus gallicus</i> | | 31 | 6 | 57,4 ± 2,3 | 11,3 ± 1,1 |
| <i>Circus aeruginosus</i> | | 43 | 6 | 76,1 ± 6,7 | 20,5 ± 2,3 |
| <i>Columba palumbus</i> | | 88 | 10 | 71,3 ± 2,7 | 13,0 ± 1,2 |
| <i>Coracias garrulus</i> | | 255 | 25 | 41,9 ± 1,4 | 12,4 ± 0,5 |
| <i>Coturnix coturnix</i> | | 435 | 25 | 56,3 ± 2,6 | 17,3 ± 0,7 |
| <i>Cuculus canorus</i> | | 100 | 13 | 32,6 ± 2,2 | 12,8 ± 1,0 |
| <i>Cygnus</i> sp. | | 78 | 13 | 103,6 ± 2,8 | 17,1 ± 1,7 |
| <i>Delichon urbica</i> | | 623 | 25 | 47,0 ± 0,7 | 10,1 ± 0,3 |
| <i>Egretta alba</i> | | 82 | 10 | 69,3 ± 3,5 | 20,0 ± 1,9 |
| <i>Erithacus rubecula</i> | | 86 | 11 | 94,2 ± 3,7 | 14,2 ± 1,4 |
| <i>Falco subbuteo</i> | | 46 | 7 | 58,6 ± 3,1 | 10,9 ± 1,4 |
| <i>F. tinnunculus</i> | | 47 | 6 | 80,4 ± 6,0 | 12,8 ± 1,1 |
| <i>Fringilla coelebs</i> | | 109 | 11 | 90,5 ± 3,2 | 17,1 ± 1,5 |
| <i>Gallinago gallinago</i> | | 105 | 10 | 90,2 ± 4,9 | 17,7 ± 0,9 |
| <i>Grus grus</i> | | 1078 | 25 | 72,7 ± 1,4 | 15,3 ± 0,5 |
| <i>Hirundo rustica</i> | | 1380 | 25 | 54,0 ± 0,5 | 9,7 ± 0,3 |
| <i>Lanius collurio</i> | | 86 | 8 | 41,4 ± 2,8 | 12,5 ± 0,9 |
| <i>Larus ridibundus</i> | | 564 | 25 | 84,6 ± 1,6 | 19,5 ± 0,7 |
| <i>Merops apiaster</i> | | 250 | 18 | 42,8 ± 1,9 | 10,8 ± 0,8 |
| <i>Motacilla alba</i> | | 235 | 22 | 72,8 ± 1,8 | 14,7 ± 1,0 |
| <i>M. flava</i> | | 39 | 6 | 49,6 ± 3,8 | 9,3 ± 1,0 |
| <i>Oriolus oriolus</i> | | 646 | 25 | 32,7 ± 1,0 | 11,1 ± 0,4 |
| <i>Pandion haliaetus</i> | | 72 | 10 | 67,1 ± 4,6 | 16,5 ± 2,2 |

Окончание таблицы

End of the Table

| 1 | 2 | 3 | 4 | 5 |
|--------------------------------|------|-------------------------------------|-------------|------------|
| <i>Philomachus pugnax</i> | 25 | 6 | 73,8 ± 6,0 | 15,9 ± 2,2 |
| <i>Phoenicurus phoenicurus</i> | 31 | 6 | 70,0 ± 5,0 | 13,9 ± 2,6 |
| <i>Phylloscopus collybita</i> | 69 | 10 | 71,1 ± 2,9 | 11,2 ± 1,3 |
| <i>Podiceps cristatus</i> | 54 | 6 | 102,2 ± 5,1 | 17,5 ± 1,1 |
| <i>Riparia riparia</i> | 627 | 25 | 46,0 ± 0,8 | 10,9 ± 0,5 |
| <i>Scolopax rusticola</i> | 303 | 23 | 87,1 ± 1,6 | 14,7 ± 0,8 |
| <i>Sterna hirundo</i> | 43 | 6 | 43,4 ± 5,7 | 13,3 ± 1,4 |
| <i>Sturnus vulgaris</i> | 1072 | 25 | 84,4 ± 1,1 | 15,9 ± 0,4 |
| <i>Upupa epops</i> | 564 | 25 | 39,2 ± 1,2 | 12,8 ± 0,5 |
| <i>Vanellus vanellus</i> | 184 | 16 | 86,7 ± 3,2 | 16,4 ± 1,1 |
| Прилет зимующих видов | | Arrival of wintering species | | |
| <i>Acanthis flammea</i> | 254 | 23 | 105,3 ± 2,4 | 21,0 ± 1,4 |
| <i>Bombycilla garrulus</i> | 526 | 24 | 110,8 ± 2,0 | 23,1 ± 1,1 |
| <i>Buteo lagopus</i> | 193 | 18 | 86,6 ± 2,8 | 17,7 ± 1,3 |
| <i>Falco columbarius</i> | 45 | 7 | 98,1 ± 4,4 | 22,8 ± 2,0 |
| <i>Lanius excubitor</i> | 147 | 13 | 93,8 ± 3,2 | 17,3 ± 1,7 |
| <i>Pyrrhula pyrrhula</i> | 908 | 25 | 106,3 ± 2,0 | 23,2 ± 0,7 |
| <i>Regulus regulus</i> | 96 | 12 | 75,1 ± 3,8 | 15,5 ± 1,6 |
| <i>Spinus spinus</i> | 121 | 15 | 69,4 ± 3,4 | 19,8 ± 1,5 |

Примечание. N – общее количество собранных фенодат; n – количество областей, данные по которым включены в расчет средних; MD – усредненная средняя дата (дни осеннего миграционного сезона от 1.08); SD – усредненное стандартное отклонение.

Note. N – total number of dates collected; n – number of regions, for which mean values were calculated; MD – averaged mean date (days of autumn migration season since 1.08); SD – averaged standard deviation.

трех фенологических явлений: начало осеннего пролета, последнее наблюдение и прилет зимующих видов. Стандартное отклонение сроков осенней миграции вычислялось для тех областей, по которым есть не менее 3 фенодат. Усредненные показатели рассчитывались для видов, у которых была определена вариация сроков более чем для 5 областей. Всего нами использованы данные для 51 вида птиц (табл.), из них для 7 видов есть информация о сроках начала и окончания осенней миграции.

Анализ данных проводился с использованием программ MS Access 97, MS Excel 97 и SPSS 8.0. Показатели регрессии рассчитывались методом наименьших квадратов.

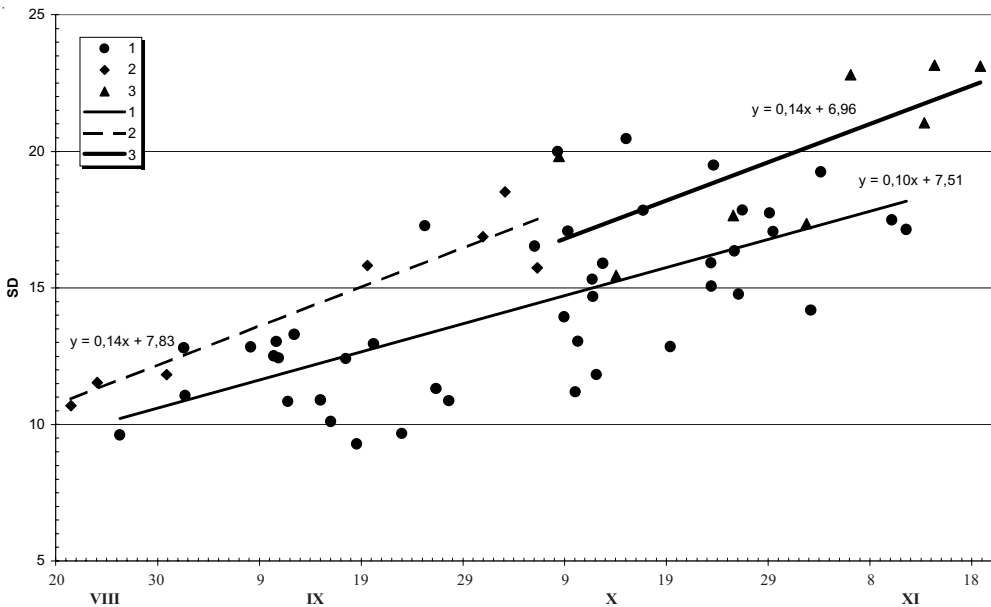
Результаты

Зависимость величины вариации от сроков осенней миграции птиц имеет выраженный линейный характер и хорошо аппроксимируется уравнениями линейной регрессии (рис.).

Наиболее надежно эта закономерность определена для последнего наблюдения птиц осенью (43 вида). Показатели линейной регрессии имеют высокую степень статистической достоверности. Связь стандартного отклонения и средних дат описывается уравнением:

$$y = 0,10x + 7,51$$

($R^2 = 0,48$; $p < 0,001$). Стандартная ошибка коэффициента регрессии составляет 0,016



Зависимость вариации от сроков осенней миграции птиц.

Dependence of variation on times of autumn bird migration.

- | | |
|---------------------------|-------------------------------|
| 1 – последнее наблюдение | last observation; |
| 2 – начало пролета | start of passage; |
| 3 – прилет зимующих видов | arrival of wintering species. |

($p < 0,001$). То есть стандартное отклонение увеличивается в среднем на единицу за каждые 10 дней миграционного сезона.

Уравнение линейной регрессии для начала пролета (7 видов) имеет вид:

$$y = 0,14x + 7,83$$

($R^2 = 0,89$; $p = 0,001$). Стандартная ошибка коэффициента регрессии – 0,023 ($p = 0,001$).

Уравнение для прилета зимующих птиц (8 видов):

$$y = 0,14x + 6,96$$

($R^2 = 0,51$; $p < 0,05$). Стандартная ошибка коэффициента регрессии – 0,056 ($p < 0,05$).

Коэффициенты регрессии очень близки для всех трех случаев, что обуславливает сходный наклон линий трендов.

Из трех рассматриваемых фенологических явлений наиболее низкий уровень вариации характерен для сроков последнего наблюдения птиц. Для сроков начала осенней миграции и прилета зимующих видов

линии регрессии лежат выше. Статистически достоверных различий в величине вариации сроков начала и окончания осенней миграции для одного и того же вида нет (табл.). Но если сравнивать данные не по видам, а по датам, то вариация сроков начала миграции оказывается больше сроков последнего наблюдения, приходящихся на эти же дни. Другими словами, при примерно равной абсолютной вариации эти два явления у одного вида различаются относительной вариацией. Коэффициенты вариации для начала миграции оказываются существенно больше.

Данные по началу пролета и прилету зимующих птиц можно объединить в одну выборку, поскольку в обоих случаях идет речь о начале осенней миграции, да и коэффициенты регрессии идентичны до второго знака после запятой. Объединенное уравнение для начала осенней миграции имеет вид (15 видов):



$y = 0,13x + 8,45$
($R^2 = 0,84$; $p < 0,001$). Стандартная ошибка коэффициента регрессии – 0,015 ($p < 0,001$).

Как видим, для начала осенней миграции не только характерен более высокий уровень вариации, но она и возрастает быстрее, чем в случае окончания миграции.

Обсуждение

Различия в уровне вариации можно объяснить действием естественного отбора. Наибольшему стабилизирующему его влиянию подвергаются сроки последнего наблюдения. Птицы, задержавшиеся дольше обычного, попадают в субоптимальные или даже пессимальные условия. Не обязательно роль лимитирующего фактора будет играть наличие пищи. Существенное значение имеет также время, необходимое для своевременного достижения мест зимовки (птицы, прилетевшие позже, когда наиболее благоприятные места зимовки заняты другими особями, окажутся в худших условиях), погодные и другие условия на путях перелета. В то же время в начале миграции такое стабилизирующее действие отбора значительно слабее. Как отмечает В.Р. Дольник (1975), у большинства видов умеренной полосы, особенно дальних мигрантов, осенняя миграция начинается до наступления неблагоприятных условий, при достаточном количестве пищи и умеренных температурах среды. Жесткие лимитирующие факторы в данном случае вообще отсутствуют.

Сроки прилета зимующих птиц в значительной степени зависят от погодных условий и запасов пищи в местах гнездования, миграция некоторых видов имеет черты инвазийности: в отдельных наблюдательных пунктах птицы могут в данный год или вовсе не появляться, или отмечаются лишь в середине зимы или на весеннем пролете, что характерно, например, для свиристеля (*Bombycilla garrulus*). Это накладывает отпечаток на вариацию сроков миграции.

Известно, что для ближних мигрантов характерны менее стабильные сроки миграции. В полной мере это относится и к осенней фенологии. Для оценки влияния дальности миграции на величину вариации сроков последнего наблюдения мы использовали однофакторный дисперсионный анализ. Все виды были разбиты на три группы по расположению основных мест зимовки: дальние мигранты (Африка южнее экватора), мигранты средней протяженности (Северная Африка и Средиземноморье) и ближние мигранты (зимующие в основном к северу от Средиземноморья).

Влияние протяженности миграций на величину вариации оказалось достоверным ($F = 17,21$, $p < 0,001$). Сила действия фактора по формуле Снедекора (см. Лакин, 1990) равна 0,555, т. е. более чем наполовину величина стандартного отклонения определяется дистанцией миграции.

Исследования последних десятилетий показали, что миграция птиц находится под постоянным генетическим контролем (Berthold, 1990, 1999). Генетически детерминированы и сроки миграции. Однако степень этой детерминированности разная – в наибольшей мере она проявляется у дальних мигрантов. Согласно новой теории миграции, отправной точкой является частичная миграция. В зависимости от условий среды соотношение между мигрантами и оседлыми особями в популяции может быстро изменяться (Berthold, 2001). Вполне логично, поэтому, что сроки миграции ближних мигрантов оказываются наиболее вариабельными.

Ранее на примере снегиря (*Pyrrhula pyrrhula*) нами было показано, что весной сроки отлета зимующих видов варьируют в большей мере, чем прилета других видов в этот же период, но меньше, чем прилета осенью (Грищенко, Серебряков, 1991). Таким образом, выстраивается ряд по увеличению степени вариации сроков миграции: прилет на места гнездования – отлет с мест зимовки – отлет с мест гнездования – прилет на места зимовки.



Литература

- Грищенко В.М. (1994): Фенологічні закономірності осінньої міграції птахів на території України. - Дис. ... канд. біол. наук. Київ. 1-230.
- Грищенко В.Н. (2003): Сроки осеннього отлета ласточек в Украине. - Беркут. 12 (1-2): 122-127.
- Грищенко В.Н., Серебряков В.В. (1991): Миграции снегирия на Украине (по данным фенологических наблюдений). - Вестн. зоол. 5: 73-76.
- Дольник В.Р. (1975): Миграционное состояние птиц. М.: Наука. 1-398.
- Лакин Г.Ф. (1990): Биометрия. М.: Высшая школа. 1-352.
- Berthold P. (1990): Vogelzug: eine Einführung und kurze aktuelle Gesamtübersicht. Darmstadt: Wiss. Buchgesellschaft. 1-252.
- Berthold P. (1999): A comprehensive theory of the evolution, control and adaptability of avian migration. - Proc. 22 Int. Orn. Congr. Durban. Ostrich. 70: 1-11.
- Berthold P. (2001): Vogelzug: eine neue Theorie zur Evolution, Steuerung und Anpassungsfähigkeit des Zugverhaltens. - J. Orn. 142 (Sonderheft 1): 148-159.
- Brooke M.L. de (1979): Differences in the quality of territories held by wheatears (*Oenanthe oenanthe*). - J. Anim. Ecology. 48 (1): 21-32.
- Forstmeier W. (2002): Benefits of early arrival at breeding grounds vary between males. - J. Anim. Ecology. 71 (1): 1-9.
- Goutner V., Tsachalidis E.P. (1995): Time of breeding and brood size of White Storks *Ciconia ciconia* in North-eastern Greece. - Vogelwarte. 38 (2): 89-95.
- Grishchenko V.N. (1997): Phenology of autumn migration of the Mallard in Ukraine. - Berkut. 6 (1-2): 67-69.
- Grishchenko V.N. (2001): Phenology of autumn migration of the Roller in Ukraine. - Berkut. 10 (1): 111-114.
- Grishchenko V. (2002): Phenology of autumn migration of the Hoopoe in Ukraine. - Berkut. 11 (2): 257-259.
- Lozano G.A., Perreault S., Lemon R.E. (1996): Age, arrival date and reproductive success of male American Redstarts *Setophaga ruticilla*. - J. Avian Biol. 27 (2): 164-170.
- Potti J. (1998): Arrival time from spring migration in male pied flycatchers: individual consistency and familial resemblance. - Condor. 100 (4): 702-708.
- Profus P. (1991): The breeding biology of White Stork *Ciconia ciconia* (L.) in the selected area of Southern Poland. - Population of White Stork *Ciconia ciconia* (L.) in Poland. Part II. Some aspects of the biology and ecology of White Stork. Kraków. 11-57.
- Tryjanowski P., Sparks T.H., Ptaszek J., Kosicki J. (2004): Do White Storks *Ciconia ciconia* always profit from an early return to their breeding grounds? - Bird Study. 51 (3): 222-227.

В.Н. Грищенко
Каневський заповідник, г. Канев,
Черкасская обл., 19000,
Украина (Ukraine).

Книжкова полиця

Вийшли з друку:

• Борейко В., Грищенко В. Экологические традиции, религиозные воззрения славянских и других народов. 3-е изд. Т. 2. Птицы. Киев, 2004. 162 с.

Книгу можна замовити в редакції журналу "Беркут".

• Архипов А.М., Фесенко Г.В. Гнездящиеся птицы Кучурганского лимана и его окрестностей (Северо-Западное Причерноморье). Киев, 2004. 51 с.

• Гудина А.Н. Птицы Русской равнины на границе степной и лесостепной зон. Т. 1. Птицы Восточной Украины. Вып. 1. История изучения. Обзор раритетов. Воронеж: ВГУ, 2003. 216 с.

• Коровин В.А. Птицы в агроландшафтах Урала. Екатеринбург: Изд-во Уральского ун-та, 2004. 504 с.

• Блинова Т.К., Самсонова М.М. Птицы томского Причудья. Нортхэмптон-Томск, 2004. 344 с.

• Жуков В.С. Хорологический анализ орнитофауны Северной Евразии: ландшафтно-экологический аспект. Аналитический обзор. Новосибирск, 2004. 182 с.

• Чтения памяти А.А. Браунера. Материалы третьей международной научной конференции. Одесса: Астропринт, 2003. 236 с.

• Сучасні проблеми зоологічної науки. Матеріали Всеукраїнської наукової конференції "Наукові читання, присвячені 170-річчю заснування кафедри зоології та 100-річчю з дня народження професора О.Б. Кістяківського" (16-18 вересня 2004 р., м. Київ - м. Канів). Київ: ВПЦ "Київський університет", 2004. 212 с.

• Андрієнко Т.Л., Клецов М.Л., Химин М.В. та ін. Біорізноманіття Цуманської пуці та питання його збереження. Київ, 2004. 136 с.

• Левченко В.Ф. Эволюция биосферы до и после появления человека. СПб: Наука, 2004. 166 с.