

О. Л. Пономаренко✉, О. А. Рева

Дніпровський національний університет імені Олеся Гончара,
просп. Гагаріна, 72, м. Дніпро, Україна, 49010

ВПЛИВ СЕЗОННИХ КЛІМАТИЧНИХ ФАКТОРІВ НА ДИНАМІКУ КОНСОРТИВНИХ ЗВ'ЯЗКІВ ПТАХІВ З КЛЕНОМ ПОЛЬОВИМ

Стаття присвячена угрупованням птахів в індивідуальних консорціях клена польового (*Acer campestre* L.). Матеріал даної роботи збирався у різні пори року 2004–2010 років у липово-ясеневій діброві із зірочником на пробній площі № 209 екологічного профілю ННЦ «Присамарський міжнародний біосферний стаціонар ім. О. Л. Бельгарда», Новомосковський район, Дніпропетровська область. Дослідженням було піддано індивідуальні консорції 214 екземплярів клена польового трьох вікових станів (віргінільні особини – вірг, молоді генеративні – g1, зрілі та старі генеративні особини – g2–g3). Як базовий параметр оцінювання участі птахів у функціонування консорцій був обраний денний бюджет часу активності певного виду в середньому на один екземпляр автотрофа. У результаті досліджень було виявлено, що консортивні угруповання клена є базовими для корінного населення діброви і не беруть участі в міжбіогеоценотичних зв'язках, на відміну від едифікаторів дібров, таких як дуб звичайний. Клен польовий завдяки особливостям своєї будови та онтогенезу є ядром консорції, яке приваблює птахів перш за все у скрутні сезони. Вони активно використовують його як топічний субстрат і як джерело трофічних ресурсів. Сезонна динаміка консортивних зв'язків птахів з кленом відчуває вплив загальноєкологічних факторів та особливостей фенології самого клена як деревної породи. На відміну від дуба звичайного, насіння клена польового залишається на дереві всю зиму і, відповідно, деяким чином підтримує життєдіяльність птахів в осінньо-зимовий період. Восени найбільш потужним та активним є угруповання птахів клена польового у віці g2–g3. На всіх вікових стадіях консорція клену польового підтримує лише аборигенних птахів дібров. Взимку, на відміну від інших деревних порід, птахи мають досить значні бюджети часу трофічних зв'язків на генеративних стадіях клену. Особливо слід відзначити наявність консорцій другого порядку омели, які додатково приваблюють птахів. На відміну від інших деревних порід, бюджети часу птахів на генеративних кленах більші, ніж восени. Крім того, бюджет часу птахів на старих генеративних кленах взимку більший, ніж у дуба. Весною консорція віргінільного клена має високі показники бюджету часу за рахунок утворення густих заростей, які приваблюють птахів. Угруповання птахів в консорції клена у віці g2–g3 весною дуже різноманітне і поступається лише такому у старого генеративного дуба.

Ключові слова: птахи, клен польовий, консорція, консортивні взаємодії, динаміка протягом року.

✉ Tel.: +38066-439-05-72. E-mail: aponomar@ua.fm

O. L. Ponomarenko✉, O. A. Reva

Oles Honchar Dnipro National University, Dnipro, Ukraine

INFLUENCE OF SEASONAL CLIMATIC FACTORS ON THE DYNAMICS OF BIRDS INTERACTIONS WITH MAPLES CONSORTIA

The article is devoted to the bird communities in individual maple consortia (*Acer campestre*). This work material has been collected during different seasons of 2004–2010 years in the linden-ash oak grove on the test plot No. 209 of NSC «Bel'gard Prissamar'e International Biospheric stationary» ecological profile, Novomoskovsk district, Dnepropetrovsk region. The individual consortia of 214 examples of three age conditions maple trees (virgins – virg, young generative – g1, mature and old generative individuals– g2–g3) has been investigated. Some bird species daily time budget (DTB) per autotroph exampl on average has been the basic parameter for the birds' participation in the consortia functioning assessment. The maple consortia communities have been revealed in the result of investigation to be the basic for the oak birds. Non-forest birds species almost have not appeared in them, which differs them from the consortia of the oak forests edificators, for instance, oak. Field maple attracts birds in the cold seasons because of its participation in the forest stand formation and of its ontogenesis course. Field maple seeds remain on the tree during the autumn and winter and support the birds vital activity in this period, unlike oak. The total birds' activity in the trees decreases significantly in the fall. But such situation is observed in autumn only on virg maple. Maples g1, g2–g3, on the contrary, attract birds in autumn more than in summer. There are more DTB birds on these maples in autumn than in summer, because of the late leaf falling and numerous fruits availability. Birds eat actively phytophages on maple fruits. The autumn community of wild maple birds aged g2–g3 is the most active on DTB index. On the other hand, the species composition on generative maples decreases two to three times in comparison with summer. In winter the birds DTB activity on maple decreases by 15–20 times, because of the wintering birds migration to the settlements. Very few birds remain in the oak forest in winter. But the birds wintering in the oak forest species composition is quite diverse, which affects the birds' species composition of the maple consortiums in winter. It is more diverse than in the fall. Mistletoe infects maple quite often and its fruits also attract birds to the maple consort in winter. As a result, the birds DTB index on old generative maples is higher than on oak this time of year. The birds' species composition in g2–g3 maple consortiums is represented by 14 species in winter. This figure is 2.5 times more than in autumn. The virgin maple consortium has a high birds DTB index in spring. The main reasons are – this tree vegetation early start and the dense thickets formation of this tree young growth. As a result, the virgin maple has a diverse trophic base for birds in the spring. This consortium is comparable with the consortium of g1maple in the birds' species composition and exceeds it in the DTB index. The time budget of birds' trophic interactions is 75% of the total DTB in the maple consort at the age of virg. The time budget of the bird topical interactions is 80% of the total DTB in the g1 maple consortium. The birds almost do not hunt on this age maples, but show a variety of behavioral activity. The birds' community in the g2–g3 age maple consort is very diverse in spring and yield in to that only in old generative oak. The time budget of the birds' topical interactions is 75% of the total DTB in the g2–g3 maple consortium.

Thus, birds use g2–g3 maple in spring mainly for singing, resting, cleaning feathers, mating games, etc., rather than feeding.

Key words: birds, maple, consortia, consortia interactions, dynamics during the year.

Вступ

Індивідуальні консорції деревних порід є одним з перспективних об'єктів біогеоценологічних досліджень. З одного боку, вже давно відомі угруповання видів, які взаємодіють з тими чи іншими деревними породами на рівні видових консорцій, але, з іншого боку, реальними функціональними одиницями БГЦ є саме індивідуальні консорції, які іноді виявляють дуже помітні відмінності від усередненого видового варіанта. Враховуючи загальне різноманіття лісових біогеоценозів в умовах степового Придніпров'я, можна стверджувати, що на даний час ми не можемо достеменно свідчити про масштаб відмінності індивідуальних консорцій у різних типах БГЦ. Тому можна вважати, що рівень дослідженості індивідуальних консорцій ще явно недостатній. Також актуальним питанням залишається і динаміка консортивних зв'язків, яка на рівні індивідуальних консорцій також залишається недослідженою. Загалом наукові праці щодо участі птахів у системі консортивних зв'язків досить численні [6, 7, 8, 13, 15, 16, 17]. З іншого боку, у цих наукових працях висвітлюються питання розвитку системи консортивних зв'язків птахів протягом онтогенезу ядра консорції, функціональний склад птахів-консортів, їх чисельність та просторовий розподіл, але питання міжсезонної динаміки консортивних зв'язків птахів в індивідуальних консорціях практично не розглядалися. Ця стаття присвячена аналізу динаміки участі птахів в індивідуальних консорціях клена польового трьох вікових груп протягом року.

Матеріали та методи досліджень

В основу методологічного підходу досліджень покладено учення В. М. Сукачова [11] про біогеоценоз, типологію штучних і природних лісів степової зони О. Л. Бельгарда [2], вчення В. І. Беклемішева [1], Л. Г. Раменського [9], В. В. Мазинга [5] про консорції.

Матеріал даної роботи збирався в різні пори року 2004–2010 років у липово-ясеневій діброві із зірочником (пробна площа № 209 екологічного профілю ННЦ «Присамарський міжнародний біосферний стаціонар ім. О. Л. Бельгарда»). Для дослідження консортивних зв'язків птахів за об'єкти було обрано індивідуальні консорції клена польового (*Acer campestre*). Дослідженням було піддано індивідуальні консорції 214 екземплярів клена польового трьох вікових станів (віргінільні особини – *virg*, молоді генеративні – *g1*, зрілі та старі генеративні особини – *g2–g3*). Віковий стан детермінантів консорції визначався за Смирноюю із співавторами [10]. Як основний методичний прийом для вивчення консортивних зв'язків птахів було використане хронометрування бюджету часу птахів [4] в модифікації, запропонованій О. Л. Пономаренко [6]. Матеріал збирався по чотирьох сезонах: весною, влітку, восени та взимку.

Клен польовий – щільнокронна порода, яка має крону густішу, ніж дуб, але рідшу, ніж липа. Його розвиток має невисокі темпи, але вищі, ніж у дуба [12]. Клен польовий – порода другого ярусу. Поміж інших кленів цей вид

вирізняється досить частим утворенням кривих, двійчастих стовбурів. За даними дослідників, ця порода дуже тіншовитривала [12], тому в степових лісах клен польовий є самою масовою породою підліску [2] і представлений у дібровах Присамар'я деревними й чагарниковими формами [3]. Крім того, він бере участь у формуванні другого ярусу. Завдяки своїй великій кількості у нижньому ярусі липово-ясеневої діброви клен польовий утворює цілі чагарникові зарості, які займають значну площу і утворюють досить специфічну мікростацію перебування птахів. Клен польовий також є породою, яка досить часто уражується омелою (*Viscum alba*), що теж впливає на функціонування консорції.

Висота досліджуваних кленів коливалася в межах 16–19 м у зрілому та старому генеративному стані (g_2 – g_3), 8–12 м – у молодому генеративному стані (g_1) та 1,5–5 м – у віргінільному стані. Розмах крони коливався у межах 6–8 м, 3–4 м, 1–3,5 м відповідно. Усього дослідженням було охоплено 214 екземплярів цієї породи різного вікового стану протягом усього терміну досліджень.

Результати та їх обговорення

Сезонна динаміка консортивних зв'язків птахів із кленом відчуває вплив загальноекологічних факторів та особливостей фенології самого клена як деревної породи. На відміну від дуба звичайного, насіння клена польового залишається на дереві всю зиму і, відповідно, деяким чином підтримує життєдіяльність птахів в осінньо-зимовий період.

В осінній період, як і на інших породах, у клена спостерігається зменшення загального обсягу консортивних зв'язків з птахами. Консортивне угруповання птахів віргінільного клена восени складається з 2 видів: вільшанки та великої синиці. Загальний бюджет часу значно менший, ніж влітку (див. табл. 1). Основу складають трофічні зв'язки. Загальна тенденція зменшення обсягу зв'язків приводить до того, що деякі екземпляри віргінільного клена взагалі не відвідувалися птахами.

Трофічна складова консорції клена у віці v представлена активністю одного виду – великої синиці (рис. 1, $A1$, $A2$). Цей вид є типовим консортом для липово-ясеневої діброви в літньо-осінній період. Його участь у консортивних зв'язках є закономірною. Наявність одного лише виду разом з досить низьким бюджетом часу свідчить про низький потенціал клена як ядра консорції восени.

Топічна складова має 2 види птахів: вільшанку та велику синицю. Домінантом є другий вид (рис. 1, $A3$). Зафіксовано 2 види топічної активності. Основним є спостереження, також було виявлено акти прямої агресії у сімейних зграях великої синиці, що свідчить про початок їх розпаду.

Таким чином, консорція віргінільного клена значно поступається такій у віргінільного дуба і підтримує значним чином життєдіяльність тільки одного виду – великої синиці.

Консортивне угруповання молодого генеративного клена також має нестабільний характер і має у своєму складі всього лише 3 види птахів. Загальний бюджет часу збільшується в 3 рази порівняно з віргінільним кленом. Головну частину його складають топічні зв'язки (див. табл. 1). Таким чином, молодий генеративний клен і восени виконує роль середовищеутворювача. У процесі досліджень було зафіксовано екземпляри клена, на яких птахи не жилилися.

Трофічна складова консорції молодого генеративного клена нараховує зв'язки всього лиш 2 видів: великої синиці та вівчарика-ковалика (рис. 1, *Б1*, *Б2*). Домінантом за бюджетом часу є вівчарик, за бюджетом маси – велика синиця. Співвідношення по концентрах: I – 0,00 %, II – 96,25 %, III – 3,75 % від ДТВ трофічних зв'язків. Система трофічних зв'язків має у своєму складі птахів, типових для липово-ясеневі дїброви, і за рахунок кардинального зменшення їхньої чисельності восени не має стабільності.

Таблиця 1

**Характеристика консортивних зв'язків птахів
у консорціях клена польового**

Сезон	Параметри системи зв'язків	Віковий стан		
		<i>v</i>	<i>g1</i>	<i>g2-g3</i>
Літо	Бюджет часу, сек	152,0±10,25	10,86±3,12	624,5±35,8
	Бюджет маси, г	10,86±3,12	43,82±4,16	79,71±4,31
	Кількість видів консортів	3	10	9
	Доля трофічних зв'язків, %	63,3	48,8	51,9
	Доля топічних зв'язків, %	36,7	51,2	48,1
Осінь	Бюджет часу, сек	34,33±3,11	132,17±12,34	634,0±35,82
	Бюджет маси, г	6,17±0,89	4,50±1,12	105,97±38,99
	Кількість видів консортів	2	3	4
	Доля трофічних зв'язків, %	62,1	19,4	53,8
	Доля топічних зв'язків, %	37,9	80,6	46,2
Зима	Бюджет часу, сек	5,27±1,88	8,2±3,56	21,84±8,15
	Бюджет маси, г	5,79±1,72	3,49±1,01	2,31±0,82
	Кількість видів консортів	4	8	14
	Доля трофічних зв'язків, %	95,1	78,1	61,1
	Доля топічних зв'язків, %	4,9	21,9	38,9
Весна	Бюджет часу, сек	229,42±18,11	174,46±10,15	809,00±55,28
	Бюджет маси, г	15,94±5,75	21,27±5,43	137,71±20,21
	Кількість видів консортів	9	9	18
	Доля трофічних зв'язків, %	74,8	20	25,8
	Доля топічних зв'язків, %	25,2	80	74,2

Топічна складова має також усього лише 2 види консортів: велику синицю та вільшанку (рис. 1, *Б3*). Домінантом і єдиним облігатним топоконсортом є велика синиця. Активність вільшанки сягає рівня субдомінанта. У системі топічних зв'язків зафіксовано 4 види зв'язків. На відміну від вільшанки, велика синиця виявила всі 4 види зв'язку. Таким чином, клен у віці *g1* восени також забезпечує життєдіяльність головним чином одного виду – великої синиці.

Консортивне угруповання зрілого та старого генеративного клена восени має найбільш високі загальні показники серед усіх вікових категорій цієї деревної породи (див. табл. 1). З іншого боку, клен значно поступається дубу за видовим складом птахів-консортів. У складі консорції зафіксовано 4 види консортів. Більшу частину загального бюджету часу складають трофічні зв'язки (див. табл. 1). На відміну від клена *g1*, зрілий та старий генеративний клен має досить потужні трофічні ресурси для птахів.

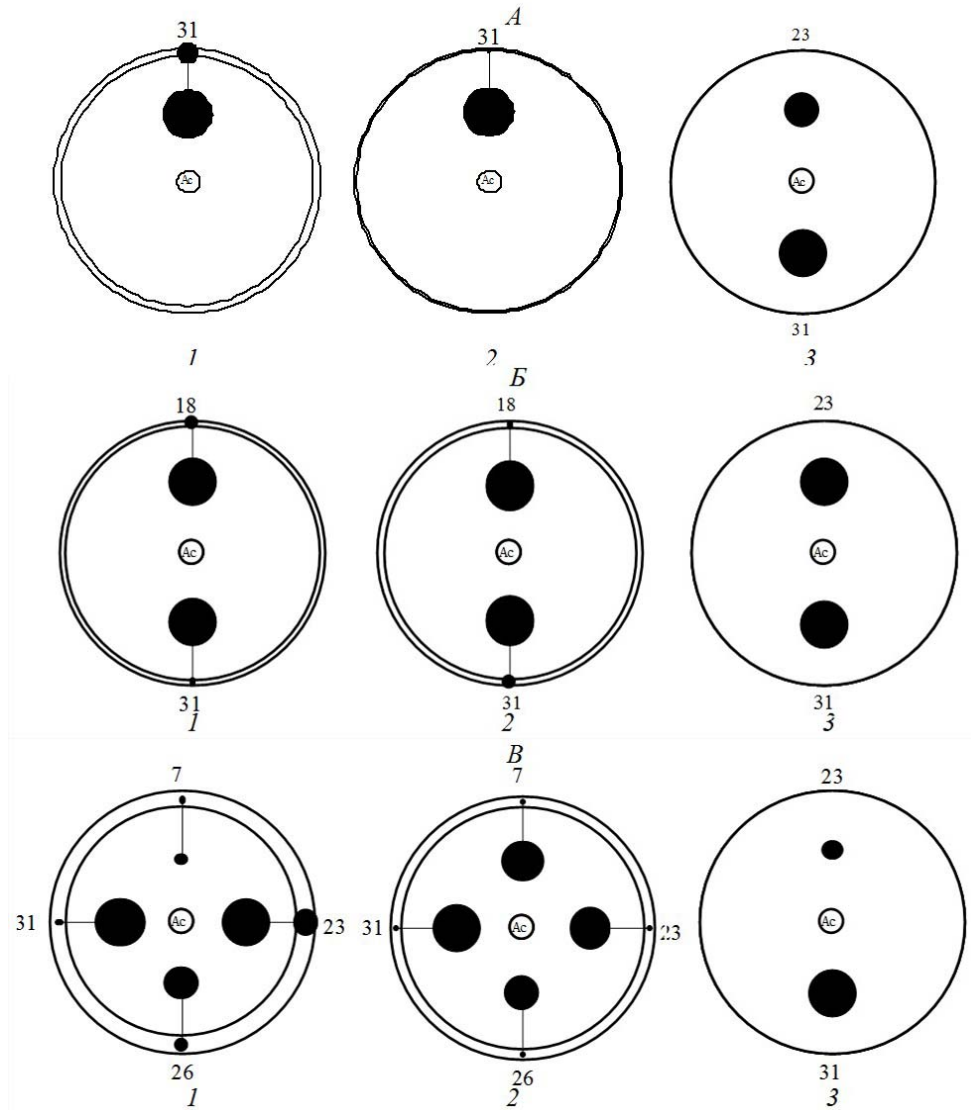


Рис. 1. Схеми консортивних зв'язків птахів з кленом польовим за бюджетами часу та маси на один екземпляр автотрофа в осінній період:

A – віргінільним – v; Б – молодим генеративним – g1; В – зрілим та старим генеративним – g2–g3; 1 – трофічних зв'язків за бюджетом часу; 2 – трофічних зв'язків за бюджетом маси; 3 – топічних зв'язків за бюджетом часу. Номерами на схемах позначені консортивні зв'язки видів: 1 – *Accipiter gentilis*; 2 – *Buteo buteo*; 3 – *Cuculus canorus*; 4 – *Strix aluco*; 5 – *Jynx torquilla*; 6 – *Picus canus*; 7 – *Dendrocopos major*; 8 – *Dendrocopos medius*; 9 – *Dendrocopos minor*; 10 – *Anthus trivialis*; 11 – *Oriolus oriolus*; 12 – *Garrulus glandarius*; 13 – *Corvus cornix*; 14 – *Bombycilla garrulus*; 15 – *Sylvia atricapilla*; 16 – *Sylvia curruca*; 17 – *Sylvia communis*; 18 – *Phylloscopus collybita*; 19 – *Phylloscopus sibilatrix*; 20 – *Muscicapa striata*; 21 – *Ficedula hypoleuca*; 22 – *Ficedula albicollis*; 23 – *Erithacus rubecula*; 24 – *Luscinia luscinia*; 25 – *Turdus merula*; 26 – *Turdus philomelos*; 27 – *Turdus viscivorus*; 28 – *Aegithalos caudatus*; 29 – *Parus caeruleus*; 30 – *Parus palustris*; 31 – *Parus major*; 32 – *Sitta europaea*; 33 – *Certhia familiaris*; 34 – *Passer montanus*; 35 – *Fringilla coelebs*; 36 – *Chloris chloris*; 37 – *Carduelis carduelis*; 38 – *Pyrrhula pyrrhula*; 39 – *Coccothraustes coccothraustes*; 40 – *Emberiza citrinella*.

Трофічна складова нараховує 4 види птахів-консортів (рис. 1, B1, B2). Домінантом є вільшанка, субдомінантами – велика синиця та співочий дрізд. Співвідношення по концентрах дорівнює: I – 0,00 %, II – 85,16 %, III – 14,84 % від ДТВ трофічних зв'язків. Активність у третьому концентрі забезпечується головним чином трофічною діяльністю вільшанки та дрозда. У складі консорції повністю відсутні елементи з сусідніх амфіценозів. Таким чином, трофічно клен g2–g3 також підтримує головним чином корінне орнітонаселення діброви.

Топічна складова бідна на види – усього 2: вільшанка та велика синиця (рис. 1, B3). Домінантом і єдиним облігатним топоконсортом є велика синиця. У консорції зафіксовано 2 види топічних зв'язків. Основним є відпочинок. Таким чином, велика синиця восени є консортом, тісно пов'язаним з кленом як деревною породою.

Зимовий період є досить специфічним у функціонуванні консорцій клена польового, оскільки взимку трофічні ресурси на клені є одними з найдоступніших для птахів. Крім того, створюються своєрідні консорції паразитичних рослин (омели) у складі консорцій клена. Завдяки цим обставинам спостерігається деяка інтенсифікація зв'язків клена із тільки-но сформованими зимовими угрупованнями птахів.

Консорція віргінільного клена функціонує взимку інтенсивніше, ніж восени, і нараховує 4 види птахів-консортів. Основну частину загального ДТВ складають трофічні зв'язки (див. табл. 1). Це є наслідком загальної тенденції скорочення обсягу топічних зв'язків в осінньо-зимовий період. Взимку клен польовий має значний бюджет маси консортів. За цим показником він перевищує навіть зрілий та старий генеративний дуб, що є свідченням стабільності трофічної складової консорції віргінільного клена (див. табл. 1).

Трофічна складова віргінільного клена має трофічні зв'язки трьох видів птахів (рис. 2, A1, A2). Усі види є корінними для липово-ясеневі діброви. Велика інтенсивність трофічних зв'язків пояснюється тим, що частина засохлого листя зостається на гілках клена. У свою чергу це листя є схованкою для зимуючих стадій фітофагів, якими живляться три види синиць. Унікальним є те, що зменшення щільності популяцій фітофагів завдяки птахам на клені відбувається взимку на відміну від інших порід. Домінантом у цій складовій консортивних зв'язків є велика синиця, субдомінантами – блакитна синиця та болотяна гаїчка. Співвідношення по концентрах дорівнює I – 1,01 %, II – 95,32 %, III – 3,67 % від ДТВ трофічних зв'язків. Активність у першому концентрі має випадковий характер (шматочки листя та кори попадають під час поїдання комах). Активність птахів у третьому концентрі незначна і забезпечується діяльністю великої синиці. Два види із трьох характерні для нижнього ярусу досліджуваної діброви (велика синиця та гаїчка). Таким чином, віргінільний клен взимку є одним із важливих ядер консорцій, які підтримують корінне орнітонаселення дібров.

Топічна складова, незважаючи на наявність 3 видів птахів-консортів (рис. 2, A3), має доволі випадковий характер, оскільки об'єм крони, яку надає віргінільний клен, занадто малий для використання його птахами з їхніми різноманітними топічними зв'язками. Домінантом у цій складовій консортивних зв'язків є костогриз, субдомінантами – велика та блакитна синиці. Усього було зафіксовано 2 види топічних зв'язків: спостереження та подача акустичних сигналів. Перший вид зв'язку є пріоритетним. В основному птахи

використовують віргінільний клен як пункт спостереження. За даними досліджень виявлено екземпляри клена, на яких не було зафіксовано топічної активності птахів взагалі. Це ще раз свідчить про нестабільність топічної складової віргінільного клена.

Консортивне угруповання птахів молодого генеративного клена нараховує 8 видів і переважає за цим показником таке ж угруповання дуба звичайного. Показник загального бюджету часу на один екземпляр вдвічі менший, ніж у дуба (див. табл. 1). Основну частину його складають трофічні зв'язки. Бюджет маси трофічних зв'язків незначним чином переважає такий у віргінільного клена (див. табл. 1).

Трофічна складова консорції молодого генеративного клена нараховує 8 видів консортів (рис. 2, *Б1, Б2*). Домінантом є велика синиця, рівня субдомінантів сягає активність звичайного дятла, костогриза, довгохвостой синиці. Дольова участь інших видів коливається в межах від 1,12 до 8,56 % від ДТВ трофічних зв'язків. Співвідношення по концентрах дорівнює I – 19,03 %, II – 56,53 %, III – 24,44 % від ДТВ трофічних зв'язків. Це консортивне угруповання відрізняється від інших досить великою долею участі птахів у роботі першого та третього концентрів. Активність у першому концентрі забезпечується головним чином трофічною активністю костогриза, який дуже активно споживає насіння клена польового. Активність у третьому концентрі забезпечується трофікою звичайного та середнього дятлів, які взимку розбивають сухі гілки, знаходячи місця зимівлі деревних видів мурах. Таким чином, провідну роль у системі трофічних зв'язків відіграють спеціалізовані консорти, для яких клен є одним із провідних ядер консорцій узимку.

Топічна складова характеризується участю 3 видів птахів. Домінантом є костогриз (рис. 2, *Б3*). Субдомінантом – звичайний дятел. У цьому випадку спостерігається прямий вплив трофічної діяльності птахів на топічну, оскільки спеціалізовані консорти перш за все зацікавлені взимку трофічними ресурсами, а потім – топічними [14]. Одним із підтверджень цього є переважання в топічних зв'язках такого типу активності, як відпочинок.

Консортивне угруповання зрілого та старого генеративного клена за інтенсивністю своїх зв'язків взимку переважає таке в дуба звичайного (див. табл. 1). Більшу його частину складають трофічні. Бюджет маси трофічних зв'язків у клена *g2–g3* зменшується порівняно з молодим генеративним (див. табл. 1). Це свідчить про те, що на цій віковій категорії клена птахи кожен раз затримуються довше, ніж на інших, цілеспрямовано витрачаючи час на життєдіяльність саме на кленах у віці *g2–g3*. Бюджет часу топічних зв'язків нарешті набуває більш-менш стабільного показника. Загальна кількість видів птахів-консортів – 14. Це є найвищим показником серед усіх деревних порід узимку.

Трофічна складова є найбагатшою на види серед усіх деревних порід узимку – 12 видів (рис. 2, *В1, В2*). Домінантом є блакитна синиця, субдомінантами – довгохвоста синиця, омелюх, звичайний дятел. Дольова участь інших видів коливається в межах від 1,14 до 9,42 % від бюджетів часу та маси трофічних зв'язків. Висока інтенсивність системи трофічних зв'язків пояснюється наявністю декількох великих складових: активності птахів на гілках та сухому листі клена, активності на стовбурі спеціалізованих консортів (дятли, повзик), що пояснюється механічними якостями деревини та її високим рівнем ураження стовбуровими шкідниками та мурахами, мероконсортивними

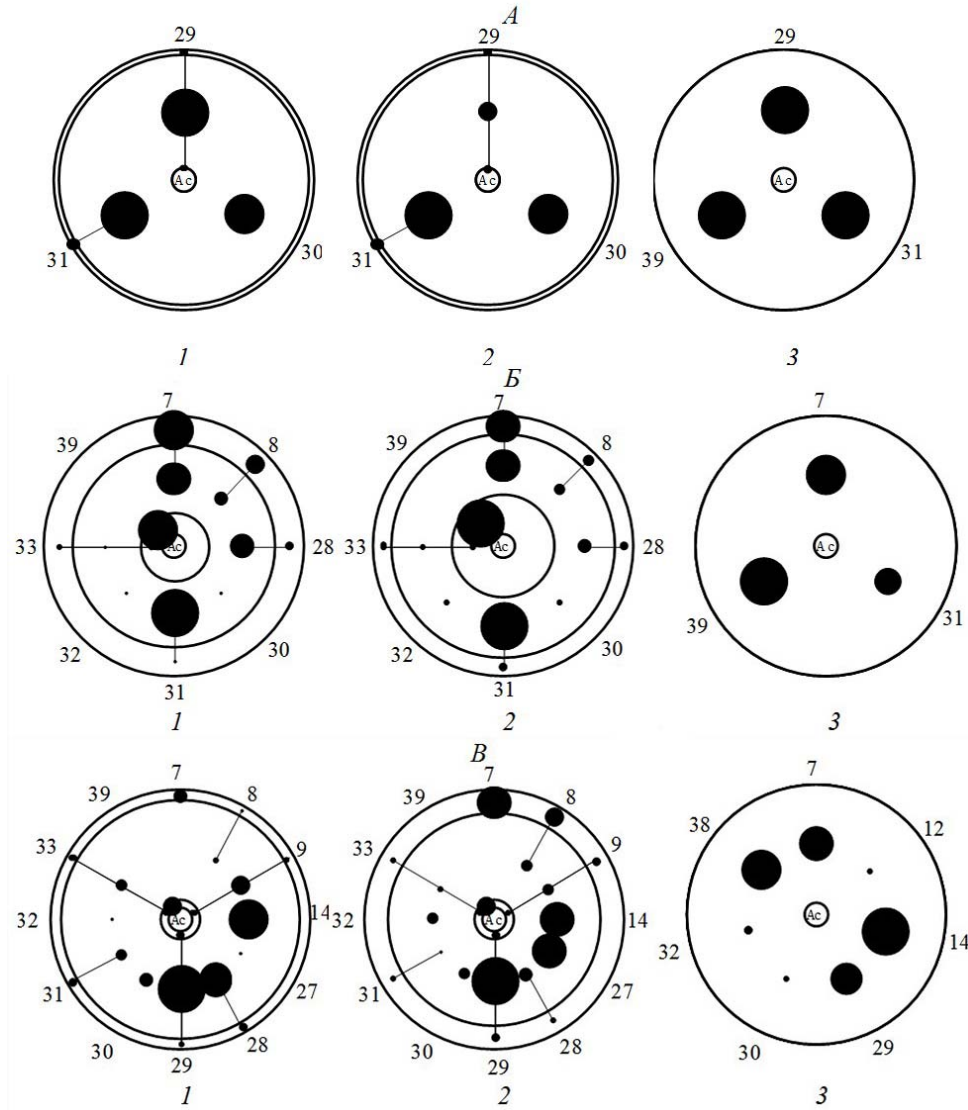


Рис. 2. Схеми консортивних зв'язків птахів з кленом польовим за бюджетами часу та маси на один екземпляр автотрофа у зимовий період:

A – віргінійським – v; Б – молодим генеративним – g1; В – зрілим та старим генеративним – g2–g3; 1 – трофічних зв'язків за бюджетом часу; 2 – трофічних зв'язків за бюджетом маси; 3 – топічних зв'язків за бюджетом часу. Номерами на схемах позначені консортивні зв'язки видів: 1 – *Accipiter gentilis*; 2 – *Buteo buteo*; 3 – *Cuculus canorus*; 4 – *Strix aluco*; 5 – *Jynx torquilla*; 6 – *Picus canus*; 7 – *Dendrocopos major*; 8 – *Dendrocopos medius*; 9 – *Dendrocopos minor*; 10 – *Anthus trivialis*; 11 – *Oriolus oriolus*; 12 – *Garrulus glandarius*; 13 – *Corvus cornix*; 14 – *Bombycilla garrulus*; 15 – *Sylvia atricapilla*; 16 – *Sylvia curruca*; 17 – *Sylvia communis*; 18 – *Phylloscopus collybita*; 19 – *Phylloscopus sibilatrix*; 20 – *Muscicapa striata*; 21 – *Ficedula hypoleuca*; 22 – *Ficedula albicollis*; 23 – *Erithacus rubecula*; 24 – *Luscinia luscinia*; 25 – *Turdus merula*; 26 – *Turdus philomelos*; 27 – *Turdus viscivorus*; 28 – *Aegithalos caudatus*; 29 – *Parus caeruleus*; 30 – *Parus palustris*; 31 – *Parus major*; 32 – *Sitta europaea*; 33 – *Certhia familiaris*; 34 – *Passer montanus*; 35 – *Fringilla coelebs*; 36 – *Chloris chloris*; 37 – *Carduelis carduelis*; 38 – *Pyrrhula pyrrhula*; 39 – *Coccothraustes coccothraustes*; 40 – *Emberiza citrinella*.

зв'язками насіннеїдів, мероконсортивними зв'язками птахів з омелою. У той же час співвідношення по концентрах дещо вирівнюється і складає: I – 6,28 %, II – 84,60 %, III – 9,12 % від ДТВ трофічних зв'язків. Активність у першому концентрі забезпечується костогризом, який споживає насіння клена польового, активність у другому концентрі крім живлення інсектофагів деякою мірою забезпечується споживанням омелюхом та дроздом-омелюхом ягід паразитичної омели. Активність у третьому концентрі забезпечується перш за все поїданням дятлами мурах. Таким чином, консорція клена польового має дуже велику частку спеціалізованих зв'язків. У зв'язку з цим на клені було зафіксовано випадки прямої конкуренції аж до актів прямої агресії (бійки) між омелюхами та дроздом-омелюхом. Також було зафіксовано дуже чіткий розподіл у дроздів-омелюхів по групах кленів з омелою за принципом «1 птах – 1 група кленів (5–6 дерев)». Даний трофічний зв'язок є також і форичним, тому що вищевказані види не перетравлюють насіння омели і воно, проходячи по кишковому тракту птахів, виходить у зовнішнє середовище. Насіння має клейкий слиз, за допомогою якого прилипає до кори дерев. Слід зауважити, що ефективність цього зв'язку як форичного дуже мала. За даними спостережень приблизно 1–2 % насіння омели прилипає до кори дерев, усе інше падає на землю, де з часом гине.

Топічна складова також досить багата на види – 7. Домінантом у цій частині консортивних зв'язків є омелюх, субдомінантами – дятел звичайний, снігур, блакитна синиця. Дольова участь інших видів коливається в межах від 0,18 до 2,52 % від ДТВ топічних зв'язків (рис. 2, B3). У цьому варіанті консорції також помітний вплив трофічної складової, тому що доміанти виявляють себе також і як активні трофоконсорти. Усього було зафіксовано 3 види топічних зв'язків птахів з кленом у віці g_2 – g_3 . Переважаючим для птахів у цьому випадку є відпочинок, що також свідчить про первинність системи трофічних зв'язків.

Весняний період характеризується активізацією топічних зв'язків птахів у консорціях клена польового. Схожа ситуація спостерігається на дубі звичайному. Ці дві породи по відношенню до топічних зв'язків протистоять ясену звичайному та липі серцелистій.

Консорція віргінільного клена має весною високі загальні показники і поступається такій лише в дуба звичайного (див. табл. 1). Більшу його частину складають топічні зв'язки (див. табл. 1). Бюджет маси трофічних зв'язків є доволі низьким, у 4 рази меншим, ніж у дуба звичайного. Усього у складі консорції зафіксовано 9 видів птахів-консортів.

Трофічна складова характеризується участю 7 видів птахів (рис. 3, A1, A2). Це є найвищим показником серед деревних порід у віргінільному стані весною. Це пояснюється тим, що віргінільні особини клена польового першими весною випускають листя, на якому швидко з'являються фітофаги – основна трофічна база для птахів весною. Таким чином, саме віргінільний клен є одним з основних місць живлення перед початком гніздування і, відповідно, консортивні угруповання клена значним чином впливають на формування гніздових угруповань птахів. Домінантами у трофічних зв'язках в консорції віргінільного клена є за бюджетом часу – вівчарик-ковалик, за бюджетом маси – велика синиця. Субдомінантами – зяблик та жовтобровий вівчарик. Дольова участь інших видів коливається в межах від 2,37 до 9,65 % від бюджетів часу та маси трофічних зв'язків. Співвідношення по концентрах складає: I – 0,09 %, II – 85,42 %, III – 14,49 %.

III – 14,49 % від ДТВ трофічних зв'язків. Активність у першому концентрі має випадковий характер, у третьому забезпечується головним чином трофікою жовтобрового вівчарика та великої синиці. Як і в інші сезони, характерною рисою є відсутність серед трофоконсортів видів, які проникають весною у дїброву із сусідніх екотонів та біогеоценозів. Характерним є також досить значний видовий склад цієї консорції, що є наслідком великої чисельності віргінільного клена у нижньому ярусі з утворенням мікростації з раннім початком масової вегетації.

Топічна складова не поступається трофічній за видовим складом – 7 видів (рис. 3, А3). Це також є найвищим показником серед подібних у інших деревних порід весною. Така особливість є наслідком впливу трофічної складової. У системі топічних зв'язків з'являються всього лише 2 нових види – костогриз та звичайна вівсянка. Поява останнього, який є узлісником, пояснюється підвищенням загальної рухливості птахів весною. Домінантом у цій частині консортивних зв'язків є зяблик, субдомінантом – вівчарик-ковалик. Дане консортивне угруповання виявляє велике різноманіття топічних зв'язків – 6 видів. Домінуючим типом активності є спів. Таким чином, розташування груп віргінільного клена є важливим чинником під час формування гніздових ділянок птахів, і ця вікова категорія клена є важливим середовищеутворювачем в життєдіяльності птахів.

Консортивне угруповання молодого генеративного клена поступається за показниками попередньому варіанту консорції. Це є наслідком конкуренції з боку консортивних угруповань інших порід другого ярусу, в якому розташовані особини молодого генеративного клена. Дане угруповання також програє подібним угрупованням дуба та липи, і переважає тільки угруповання ясена (див. табл. 1). Як і у віргінільного клена, більшу частину складають топічні зв'язки. Більшість показників істотним чином не відрізняється від попереднього варіанту консорції. За характером перебування птахи довго на клені у віці *g1* не затримуються, на відміну від молодшої вікової стадії. Таким чином, дане угруповання не є джерелом потужної трофічної бази для птахів. Усього в складі консорції зафіксовано 9 видів птахів, більшість з яких є топоконсортами.

Трофічна складова нараховує всього лише 4 види птахів (рис. 3, Б1, Б2). Домінантом серед трофоконсортів є зяблик, субдомінантами – усі інші види. Співвідношення по концентрах складає: I – 0,10 %, II – 93,37 %, III – 6,53 % від ДТВ трофічних зв'язків. Активність у першому концентрі має випадковий характер. У третьому – забезпечується активністю великої синиці. Особливостями угруповання є мала кількість видів, представлених тільки корінними видами дїброви нижнього та середнього ярусу.

Топічна складова молодого генеративного клена характеризується участю 9 видів птахів (рис. 3, Б3). Таким чином, клен використовується весною птахами в середньому ярусі перш за все як топічний субстрат. Домінантом серед топоконсортів є зяблик, субдомінантом – вівсянка звичайна. Дольова участь інших видів коливається в межах від 0,55 до 5,84 % від ДТВ топічних зв'язків. Як топічні, у даній консорції було зафіксовано 5 видів зв'язків, що менше, ніж у віргінільного клена. З іншого боку, з'явилися види, які виявляють відразу 3 види зв'язків на клені (зяблик, вівсянка). На відміну від інших консорцій клена з'явився вид, не характерний для моноценозу липово-ясеневої дїброви – вівсянка звичайна. На нашу думку, це наслідок загальновисокого рівня

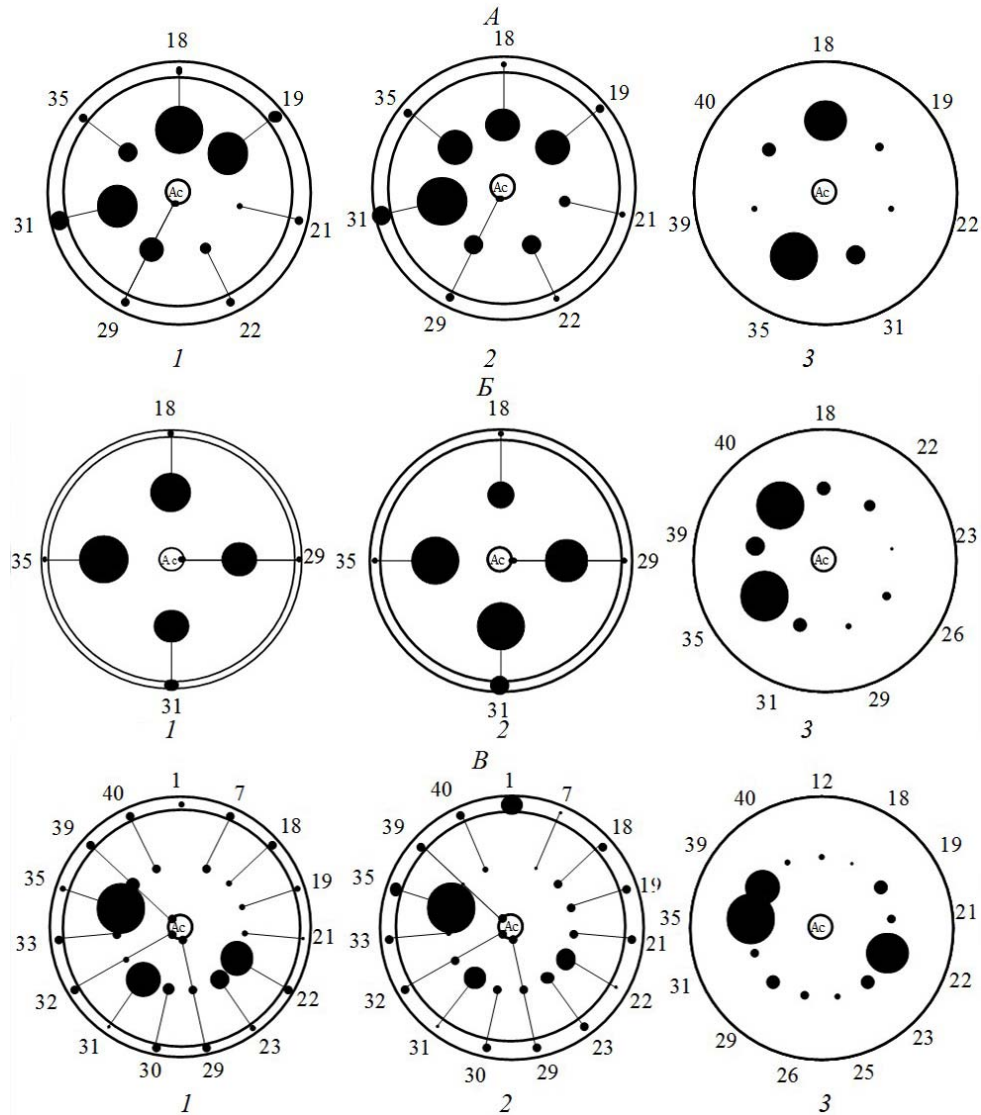


Рис. 3. Схеми консортивних зв'язків птахів з кленом польовим за бюджетами часу та маси на один екземпляр автотрофа у весняний період:

А – віргінільним – *v*; Б – молодим генеративним – *gl*; В – зрілим та старим генеративним – *g2-g3*; 1 – трофічних зв'язків за бюджетом часу; 2 – трофічних зв'язків за бюджетом маси; 3 – топічних зв'язків за бюджетом часу. Номерами на схемах позначені консортивні зв'язки видів: 1 – *Accipiter gentilis*; 2 – *Buteo buteo*; 3 – *Cuculus canorus*; 4 – *Strix aluco*; 5 – *Jynx torquilla*; 6 – *Picus canus*; 7 – *Dendrocopos major*; 8 – *Dendrocopos medius*; 9 – *Dendrocopos minor*; 10 – *Anthus trivialis*; 11 – *Oriolus oriolus*; 12 – *Garrulus glandarius*; 13 – *Corvus cornix*; 14 – *Bombycilla garrulus*; 15 – *Sylvia atricapilla*; 16 – *Sylvia curruca*; 17 – *Sylvia communis*; 18 – *Phylloscopus collybita*; 19 – *Phylloscopus sibilatrix*; 20 – *Muscicapa striata*; 21 – *Ficedula hypoleuca*; 22 – *Ficedula albicollis*; 23 – *Erithacus rubecula*; 24 – *Luscinia luscinia*; 25 – *Turdus merula*; 26 – *Turdus philomelos*; 27 – *Turdus viscivorus*; 28 – *Aegithalos caudatus*; 29 – *Parus caeruleus*; 30 – *Parus palustris*; 31 – *Parus major*; 32 – *Sitta europaea*; 33 – *Certhia familiaris*; 34 – *Passer montanus*; 35 – *Fringilla coelebs*; 36 – *Chloris chloris*; 37 – *Carduelis carduelis*; 38 – *Pyrrhula pyrrhula*; 39 – *Coccothraustes coccothraustes*; 40 – *Emberiza citrinella*.

рухливості птахів весною. У цілому клен виконує роль досить потужного середовищеутворювача для корінного орнітонаселення діброви.

Консортивне угруповання зрілого та старого генеративного клена, на відміну від попереднього, весною є дуже потужним, поступається за загальними показниками тільки угрупованню зрілого та старого дуба звичайного і нараховує 18 видів птахів. Більшу частину загального ДТВ складають топічні зв'язки (див. табл. 1). Бюджет маси трофічних зв'язків збільшується порівняно з молодим генеративним кленом у 6 разів (див. табл. 1). Таким чином, дане угруповання, на відміну від літнього сезону, виявляє значну стабільність та різноманіття зв'язків.

Трофічна складова консортивного угруповання птахів представлена 15 видами (рис. 3, *B1, B2*). Домінантом у цій частині зв'язків є зяблик, субдомінантами – білошия мухоловка та велика синиця. Дольова участь інших видів коливається в межах від 0,34 до 7,90 % від бюджетів часу та маси трофічних зв'язків. Співвідношення по концентрах складає: I – 0,30 %, II – 88,20 %, III – 11,5 % від ДТВ трофічних зв'язків. Активність у першому концентрі має випадковий характер, у третьому – забезпечується в основному активністю майже всіх видів, які вживають комах-ентомофагів.

Основними рисами є: мала кількість співдомінантів, що свідчить про більш рівномірне використання трофічного ресурсу різними птахами і, відповідно, більш складну систему трофічних зв'язків у консорції, наявність у складі практично тільки корінних видів для діброви (виключення – вівсянка, яка не має великої ролі в роботі консорції), поява у третьому концентрі типового хижака – великого яструба, який повністю виключно на інших птахів. Усе це свідчить про повнокровність та стабільність угруповання.

Топічна складова мало поступається трофічній – 13 видів птахів (рис. 3, *B1*). Домінантом у цій складовій консорції є зяблик, субдомінантами – білошия мухоловка та костогриз. У системі топічних зв'язків було зафіксовано 8 їх різновидів. За цим показником дане угруповання переважає таке саме навіть у дуба звичайного. Найбільшу кількість зв'язків виявив зяблик – 7, мухоловка білошия – 6, костогриз та чорний дрізд – 4, інші види – від 1 до 3 видів зв'язку. Угруповання за загальними рисами організації схоже на трофічне.

Висновки

Виходячи з усього вищенаведеного, можна відзначити, що консортивні угруповання клена:

1) є базовими для корінного населення діброви і не беруть участі у міжбіогеоценологічних зв'язках, на відміну від едіфікаторів дібров, таких як дуб звичайний;

2) клен польовий, завдяки особливостям своєї будови та онтогенезу, є ядром консорції, яке приваблює птахів у скрутні сезони, вони активно використовують його як топічний субстрат і як джерело трофічних ресурсів.

Бібліографічні посилання

1. *Беклемишев В.Н.* О классификации биогеоценологических (симфизиологических) связей. Бюллетень МОИП. 1951. Т. 55, вып. 5. С. 3-30.
2. *Бельгард А.Л.* Степное лесоведение. М.: Лесн. пром-сть, 1971. 336 с.

3. **Григоренко О.С., Лындя А.Г.** К экологии дуба черешчатого, ясеня обыкновенного, кленов остролистного, полевого и липы мелколистной, произрастающих в дубравах Присамарья. Вопросы степного лесоведения и охраны природы. 1977. Вып. 8. С. 75-81.
4. **Дольник В.В.** Методы изучения бюджетов времени и энергии у птиц. Труды Зоологического института. 1982. Т. 113. С. 3-37.
5. **Мазинг В.В.** Консорции как элементы функциональной структуры биогеоценозов. Труды МОИП. 1966. Т. 27. С. 117-126.
6. **Пономаренко О.Л.** Динаміка функціонального складу угруповань птахів в індивідуальних консорціях липи серцелистої (*Tilia cordata*). Вісник Дніпропетровського університету. Біологія. Екологія. Вип. 13. Т. 1. 2005. С. 226-231.
7. **Пономаренко О.Л.** Розвиток консортивних зв'язків птахів в індивідуальних консорціях дуба звичайного (*Quercus robur* L.) протягом його онтогенезу. Питання степового лісознавства та лісової рекультивациі земель. 2006. Вип. 10 (35). С. 134-143.
8. **Пономаренко О.Л.** Формування консортивних зв'язків птахів у індивідуальних консорціях клена польового (*Acer campestre*) протягом його онтогенезу. Питання степового лісознавства та лісової рекультивациі земель. Вип. 11 (36). 2007. С. 127-132.
9. **Раменский Л.Г.** О некоторых принципиальных положениях современной геоботаники. Ботанический журнал. 1952. Т. 37, № 2. С. 181-201.
10. **Смирнова О.В., Заугольнова Л.Б., Таронова Н.А., Фаликов Л.Д.** Критерии выделения возрастных состояний и особенности хода онтогенеза у растений различных биоморф. Ценопопуляции растений (основные понятия и структура). Ч. 1. М.: Наука, 1976. С. 14-43.
11. **Сукачев В.Н.** Определение понятия «лесной биогеоценоз», его компоненты и основные свойства. Избранные труды. Т. 1. М.: Наука, 1972. С. 329-356.
12. **Ткаченко М.Е.** Общее лесоводство. М.-Л.: Гослесбумиздат, 1955. 599 с.
13. **Трифанова М.В., Кунах О.М., Жуков О.В.** Дослідження консортивних зв'язків у біогеоценозах та охорона природи. Д.: ДНУ, 2015. 111 с.
14. **Формозов А.Н., Осмоловская В.И., Благосклонов К.Н.** Птицы и вредители леса. М.: МОИП, 1950. 182 с.
15. **Юзык Д.І., Чаплигіна А.Б.** Консортивні зв'язки польового горобця (*Passer montanus*) в умовах лісових ценозів Північно-Східної України. Беркут. 24 (2). 2015. С. 142-147.
16. **Chaplygina A.B., Yuzyk D.I., Savynska N.O.** The robin, *Erithacus rubecula* (Passeriformes, Turdidae), as a component of autotrophic consortia of forest cenoses, Northeast Ukraine. Vestnik zoologii, 50(4): 369-378, 2016a.
17. **Chaplygina A.B., Yuzyk D.I., Savynska N.O.** The robin, *Erithacus rubecula* (Passeriformes, Turdidae), as a component of heterotrophic consortia of forest cenoses, Northeast Ukraine. Part 2. Vestnik zoologii, 50(6): 493-502, 2016b.

Надійшла до редколегії 09.11.2019 р.