

ГРИДНЕВА ВЕРА ВАЛЕРЬЕВНА

**ТРАНСФОРМАЦИИ ПОДТАЁЖНЫХ
ОРНИТОЦЕНОЗОВ В УСЛОВИЯХ СОВРЕМЕННОЙ
ЛЕСОЭКСПЛУАТАЦИИ**

03.02.08 – экология (биологические науки)

АВТОРЕФЕРАТ

диссертации на соискание ученой степени

кандидата биологических наук

Нижний Новгород
2019

Работа выполнена на базе кафедры ботаники и зоологии Федерального государственного бюджетного образовательного учреждения высшего образования «Ивановский государственный университет»

Научный руководитель: кандидат биологических наук, доцент кафедры ботаники и зоологии ФГБОУ ВО «Ивановский государственный университет»

Мельников Владимир Николаевич

Официальные оппоненты: доктор биологических наук, профессор, заведующий кафедрой биоэкологии, гигиены и общественного здоровья Института фундаментальной медицины и биологии ФГАОУ ВО «Казанский (Приволжский) федеральный университет»

Рахимов Ильгизар Ильясович

кандидат биологических наук, доцент кафедры ботаники и зоологии Института биологии и биомедицины ФГБОУ ВО «Национальный исследовательский Нижегородский государственный университет им. Н.И. Лобачевского»

Носкова Ольга Сергеевна

Ведущая организация: ФГБУН «Институт проблем экологии и эволюции им. А. Н. Северцова Российской академии наук» (г. Москва)

Защита диссертации состоится « 4 » декабря 2019 г. в ___ часов на заседании диссертационного совета Д 212.166.12 при Национальном исследовательском Нижегородском государственном университете им. Н.И. Лобачевского по адресу: 603950, Н. Новгород, пр. Гагарина, 23, корп.1, ауд. 321, Институт биологии и биомедицины

E-mail: dis212.166.12@gmail.com

Факс: (831) 462-30-85

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке Национального исследовательского Нижегородского государственного университета им. Н.И. Лобачевского по адресу: <https://diss.unn.ru/files/2019/967/diss-Gridneva-967.pdf>, с авторефератом – в сети Интернет на сайте ВАК России по адресу: <http://vak.minobrnauki.gov.ru>

Автореферат разослан « __ » _____ 2019 г.

Ученый секретарь диссертационного совета, кандидат биологических наук

Н.И. Зазнобина

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Актуальность исследования. В нашей стране, где леса занимают почти половину всей огромной территории, назрел целый ряд серьезных экологических проблем, связанных с лесозаготовкой. Основные из них – экстенсивный характер современных лесозаготовок, затрагивающих немногочисленные оставшиеся ненарушенные территории и последствия предыдущей переэксплуатации. Последствиями переэксплуатации уже стали смена породного состава большей части смешанных и таёжных лесных экосистем, перестройки сообществ, снижение численности узкоспециализированных лесных видов. Эти изменения, хотя и очевидны, до сих пор остаются изученными лишь поверхностно, в основном в прикладном к лесному и охотничьему хозяйству аспекте. Правила заготовки древесины в России направлены на разовое получение наибольших объемов древесины с минимальным соблюдением экологических требований по сохранению биологического и ландшафтного разнообразия лесных пространств, которые предусмотрены обязательствами по лесной сертификации и Конвенциями по биоразнообразию. Эти пробелы современного лесного законодательства можно решить принятием очередного Лесного кодекса, в работе над которым необходимо экспертное мнение экологов, специализирующихся на различных аспектах биоразнообразия, в т. ч. и орнитологов.

В последние десятилетия специализированных орнитологических работ, посвященных оценке воздействия лесозаготовки на сообщества птиц, в нашей стране крайне мало – данные о влиянии рубок на орнитоценозы наиболее полно собраны для северо-западных регионов (Естафьев, 1997; Сазонов, 2004; Бубличенко, Бубличенко, 2008), есть отдельные работы, касающиеся Среднего Поволжья (Мартыненко, 1997), Урала (Семенов, 1999). Единственный обобщающий обзор о влиянии лесопользования на птиц европейского центра России написан около 40 лет назад (Бутьев, 1981), хотя воздействие на птиц современной структуры, объёма и технологий лесозаготовок давно требует специальных исследований (Галушин, Белик, Зубакин, 2001).

Мало изученной остается тема оценки воздействия на птиц щадящих форм лесозаготовок (Мартынов, 1983; Коровин, 1986; Weakland, Wood, Ford, 2002; Назаров, 2005) и рубок ухода во вторичных лесах (Башта, 1998; DeGraaf, Yamasaki, 2003; Porneluzi et al., 2014). Влияние на орнитоценоз применяемых сейчас лесохозяйственных методов – сплошных, постепенных и выборочных рубок, санитарных рубок, а также лесовосстановления и рубок ухода требует качественной комплексной оценки для понимания роли лесохозяйственных факторов в существующих сукцессионных сменах.

Целью исследования было изучение влияния рубок различной типологии и опосредованных ими сукцессионных процессов на орнитоценозы эксплуатируемых подтаёжных лесов.

В ходе работы решались следующие **задачи**:

1. Сравнительный анализ видового состава и структуры измененных характерными способами рубки и последующими сукцессионными процессами орнитоценозов в разных типах эксплуатируемых лесов.
2. Оценка взаимосвязей основных структурных характеристик трансформированных рубками лесных территорий с показателями разнообразия населения птиц.
3. Описание тенденций динамики орнитоценозов в ходе сукцессионных изменений, опосредованных лесохозяйственной деятельностью.
4. Выявление ключевых факторов, определяющих видовой состав и структуру орнитоценозов в эксплуатируемых лесах.

Научная новизна. Впервые прослежена, детально описана и схематически проиллюстрирована динамика орнитоценозов в разных типах подтаёжных лесов центра Европейской части России в ходе сукцессионных процессов, вызванных лесоэксплуатацией. Впервые в изучаемом и сопредельных регионах проведена комплексная оценка и сравнение воздействия на сообщества птиц рубок различного целевого назначения. При обследовании использована методика, при которой достигается максимальная точность выявления плотности населения птиц и их распределения (абсолютный картографический учет гнездовых территорий на пробных площадках) которая ранее в подобных исследованиях не находила широкого распространения из-за трудоемкости.

Практическое и теоретическое значение. Результаты работы вносят вклад в создание научных основ устойчивого лесопользования, прогнозирование состояния лесных экосистем в условиях интенсивного лесного хозяйства и исследование лесохозяйственного управления сукцессионными процессами с целью сохранения биоразнообразия, в т.ч. в лесах ООПТ и в местах гнездования редких видов птиц. Материалы диссертации использованы в работах по паспортизации ряда региональных ООПТ, ведении Красной книги Ивановской области. Результаты имеют теоретическое значение в рамках комплексного исследования динамики орнитоценозов в ходе демулационных посттехногенных сукцессий.

Соответствие паспорту научной специальности. Результаты проведенного исследования соответствуют шифру специальности 03.02.08 – экология, конкретно области исследования – экологии сообществ.

Основные положения, выносимые на защиту:

- Трансформации неморальных орнитоценозов лесозэксплуатацией заключаются в изменениях видового состава и структуры сообществ – исчезновении требовательных лесных видов при преимущественном распространении пионерных и экотонных, за счет которых и повышается локальное разнообразие на пройденных рубками территориях. Разнообразие населения птиц эксплуатируемых лесов выше при малых площадях затрагиваемых рубкой территорий и сохранении в ходе проведения рубки максимальной мозаичности.
- Ключевыми динамическими факторами, определяющими изменения видового состава и структуры сообществ птиц в пройденных рубками лесах, являются факторы естественных демулационных сукцессий – смена породного состава, сомкнутость крон и заболачивание. На их фоне влияние на сукцессионные смены орнитоценозов эксплуатируемых лесов антроподинамических лесохозяйственных факторов (посадки и ухода) сейчас не значимо.
- Смены орнитоценозов в подтаежных эксплуатируемых лесах после рубок идут по двум путям – к субклимаксным сообществам птиц хвойно-мелколиственных лесов или (намного реже) пирогенных сосняков. Имеющаяся тенденция формирования бореальных орнитоценозов на эксплуатируемых территориях прерывается последующей эксплуатацией.

Апробация и публикации. Положения диссертации обсуждались на Российском научном совещании «Динамика численности птиц в наземных ландшафтах», М., 2007 г.; Международной школе молодых ученых «Популяционные и эволюционные исследования в орнитологии», Ростов-на-Дону, 2008 г.; 3-й Международной научно-практической конференции «Сохранение разнообразия животных и охотничье хозяйство России», М., 2009 г.; Всероссийской конференции «Проблемы эволюции птиц: морфология, экология, поведение, систематика», Звенигород, 2013 г.; Первом Всероссийском орнитологическом конгрессе, Тверь, 2018 г. По материалам диссертации опубликовано 17 работ, из которых 4 в изданиях, рекомендованных ВАК РФ по отрасли 03.00.00 (биологические науки).

Личный вклад автора и благодарности. Автором лично проведены площадочные учеты, осуществлена часть статистической обработки, проанализированы полученные результаты и сформулированы выводы и положения. Автор выражает благодарность д. б. н. В. Н. Якимову за предложенный метод анализа данных и проведение расчетов для него.

Структура и объем диссертации. Диссертация состоит из введения, 5 глав, заключения, выводов, списка литературы. Работа изложена на 124 страницах машинописного текста, содержит 13 рисунков, 10 таблиц. Список литературы включает 223 источника, из них 73 иностранных.

СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

Глава 1. Воздействие лесозексплуатации на неморальные экосистемы и сопутствующие изменения орнитоценозов

На основе анализа литературных источников рассмотрена изученность проблемы изменения населения птиц под влиянием рубок леса и в ходе опосредованных лесозексплуатацией сукцессионных процессов.

Глава 2. Материалы и методы исследования

Материалы. Диссертация основана на данных учетов птиц, проведенных в весенне-летние сезоны 2006–2010 гг. на территории трех стационаров, охватывающих основные типы эксплуатируемых лесов. Обследовано 38 пробных площадок, пройденных разными типами рубок с 1990 по 2009 г., общей площадью 324 гектара, выявлен 461 гнездовой участок 46 видов птиц.

Учет птиц проводился путем абсолютного картирования всех гнездовых территорий на пробных площадках (Гудина, 1999).

Статистическая обработка данных. Для характеристики уровней разнообразия и выравненности в сообществах птиц использовались индексы Шеннона и Симпсона (Бигон, Харпер, Таундсен, 1989). Иерархическая кластеризация населения птиц в измененных разными типами рубок сообществах по показателям разнообразия проводилась методом одиночной связи на основе евклидовых расстояний, значимость различий выделенных групп оценивалась на основе метода К-средних. Статистическая значимость различий средних показателей разнообразия между выделенными сукцессионными типами (нормальность распределения данных в группах оценивалась тестом Колмогорова-Смирнова с поправкой Лилиенфорса) определялась t-критерием Стьюдента. Зависимость показателей разнообразия населения от структурных характеристик биотопов, выраженных в баллах по принятой в ходе работы системе ранжирования, оценивалась при помощи коэффициента корреляции Спирмена с поправкой Бонферони для множественных сравнений. Для определения сходства сообществ использовался индекс Жаккара, расширенный по доминированию (Песенко, 1982), на основе которого проведено неметрическое многомерное шкалирование. По его результатам построена ординационная диаграмма, где орнитоценозы отображены в виде точек, расстояния между которыми соответствуют сходству. При анализе зависимостей структуры населения птиц от структурных параметров гнездовых биотопов был использован метод анализа избыточности. В графической форме его результаты представлены в ви-

де триплота, на котором в двумерном пространстве отложены *точки видов*, находящиеся в центрах тяжести распределения их гнездовой плотности, *координаты местообитаний*, определяющиеся взвешенной комбинацией обилия характерных для них видов, и *факторы среды*, чьи векторы воздействия обозначены ориентированными относительно осей ординации стрелками. Длина стрелок соответствует значимости фактора в определении изменчивости структуры сообщества. Проекция точки вида на стрелки показывает его экологический оптимум относительно анализируемых факторов. Однонаправленность стрелок свидетельствует о положительной корреляции; противоположное направление указывает на отрицательную корреляцию; корреляция стрелок, пересекающихся под прямым углом, близка к нулю (Шитиков, Розенберг, 2013). Расчеты проводились в среде R (R Core Team, 2015), и программных пакетах Excel (Microsoft, 2007) Statistica 10.0 (StatSoft, 2010).

Глава 3. Характеристика места исследования

Дана краткая характеристика природных особенностей региона исследования – Восточного Верхневолжья и его лесохозяйственное районирование. Особое внимание уделено переходному положению лесов региона на стыке природных зон, их вторичному характеру, спаду интенсивности их хозяйственного использования из-за предыдущей переэксплуатации. Приведено описание стационаров и обследованных площадок, а также сводная таблица с ранговой оценкой структурных характеристик биотопов.

Глава 4. Население птиц

трансформированных рубками лесных территорий

Видовой состав. Измененные рубками лесные территории в гнездовой период используют 84 вида птиц, из них 73 вида – на гнездовании (65% от общего количества видов, гнездящихся в лесах региона исследования). Все они толерантны к антропогенным факторам и широко распространены (за исключением лесного жаворонка и ястребиной славки, чья редкость обусловлена популяционными факторами, а не топическими). Спектр доминантов насчитывает 9 фоновых видов птиц, каждый из которых доминирует или содоминирует в группе биотопов определенного этапа сукцессии. Это лесной конек, крапивник, садовая камышевка, садовая славка, пеночка-весничка, луговой чекан, зарянка, зяблик и чечевица. Происхождение большинства видов авифауны преобразованных рубками территорий европейское, реже – транспалеарктическое. В основном это типичные виды лесных фаунистических комплексов. Птицы сибирского типа фауны приурочены к территориям,

измененным рубками ухода или пожарами, используя их, по-видимому, для расселения в европейские леса. Лесостепные виды птиц, расселяясь по лесной зоне, используют в том числе и вырубленные территории на ранних этапах сукцессии. Начальные этапы сукцессии после рубок характеризуются доминированием видов открытых пространств, нетипичных для лесных территорий, при избыточном увлажнении к ним добавляются околородные виды.

Показатели разнообразия, часто используемые в качестве характеристики экологической ценности сообществ, в орнитоценозах нарушенных рубками лесов не информативны. Несмотря на высокие показатели разнообразия, орнитоценозы начальных этапов сукцессии после рубок несопоставимы с орнитоценозами старовозрастных лесных массивов даже очень небольшой площади. Как уже упоминалось выше, основной вклад в разнообразии орнитоценозов пройденных рубками территорий вносят распространенные в большом спектре антропогенно трансформированных местообитаний пионерные и толерантные виды, редкие и требовательные виды там отсутствуют. Следует отметить обратную зависимость характеристик разнообразия населения птиц от площади вырубленной территории (табл. 1), тогда как разнообразие населения птиц участков старовозрастных лесов с увеличением площади возрастает.

Таблица 1.

Зависимость характеристик разнообразия орнитоценоза от структуры вырубок

Структурные характеристики биотопа \ Характеристики разнообразия населения птиц	Суммарная плотность (пар/га)	Количество гнездящихся видов	Количество видов / количество пар	Hs (Разнообразие Шеннона)	Es (Выравненность по Шеннону)	Ds (Разнообразие Симпсона)	Ed (Выравненность по Симпсону)
Выраженность опушки	0.13	0.1	0.12	0.17	0.05	0.17	-0.2
Целостность лесной подстилки	0.15	0.12	-0.2	0.08	-0.1	0.05	-0.1
Степень сомкнутости крон	0.05	0.05	-0.3	-0.1	0.23	-0.1	-0.2
Открытость	-0.1	-0.01	0	0	-0.2	-0.1	-0.3
Ярусность	0.17	0.17	-0.2	0.09	-0.1	0.01	-0.2
Мозаичность	0.11	0.31	0.26	0.43*	0.27	0.26	0
Площадь вырубленной территории	-0.6 *	0.14	-0.5 *	0.15	-0.5 *	-0.4	-0.7 *

Коэффициенты со знаком «*» значимы на уровне $P \leq 0.05$ (с учетом поправки Бонферони)

Хотя видовое богатство и площадь проведения рубки не коррелированы, показатель отношения числа гнездящихся видов к числу гнездящихся пар имеющих значимую отрицательную корреляцию с площадью рубки. Это позволяет считать, что чем меньше площадь рубки, тем большее число видов будет представлено одной гнездящейся парой. В таких условиях разнообразие связано еще и с мозаичностью сформированных рубками местообитаний. Остальные структурные характеристики мало влияют на разнообразие.

Иерархическая классификация орнитокомплексов трансформированных рубками территорий на основе характеристик разнообразия (рис. 1) позволяет разделить их на 2 крупных кластера, и определяющим близость орнитоценозов по уровню разнообразия яв-

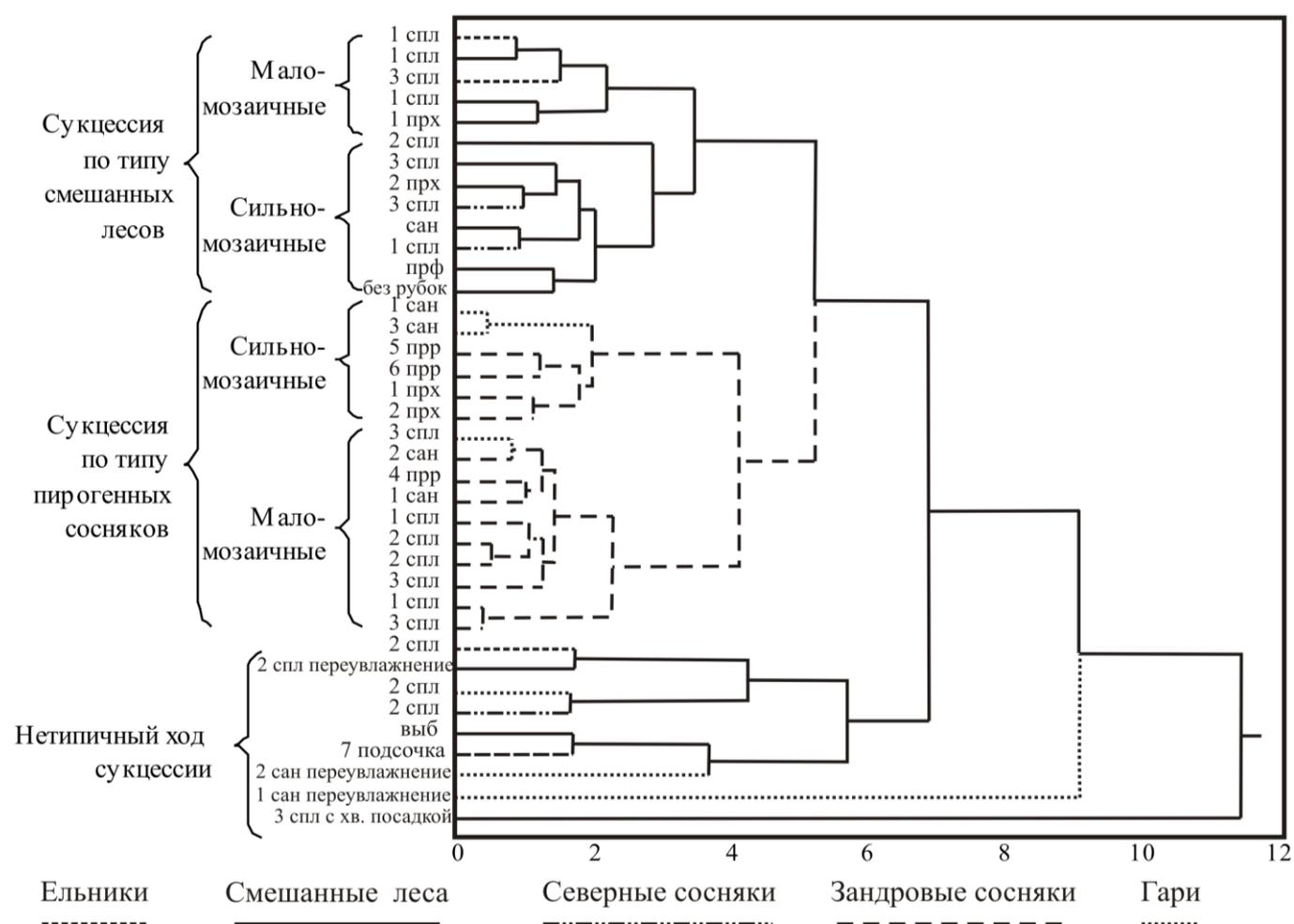


Рис. 1. Дендрограмма сходства пройденных рубками территорий на основе евклидовых дистанций между видовым богатством, суммарной плотностью, а также индексами разнообразия и выравненности населения птиц с поправочными коэффициентами. Различия между кластерами значимы на уровне $p < 0.05$. По оси отложены дистанции объединения. 1, 2, 3... - условные этапы сукцессии после рубки, спл - сплошнолесосечные рубки; сан - санитарные рубки поврежденных пожаром или стволовыми вредителями насаждений; прх - проходные рубки; прр - прореживания в посадках разного возраста; прф - рубки перестройки с изъятием лиственных пород; выб - выборочные рубки.

ляется ход сукцессионных смен в сторону определенного типа вторичных лесов. Так, измененные рубками орнитоценозы с сукцессией населения птиц по пути смешанных лесов (куда относятся и сообщества птиц вырубленных сосняков без искусственного лесовозобновления), характеризуются относительно высокими показателями разнообразия населения; а сообщества с сукцессией населения по пути пирогенных сосняков – сниженными показателями разнообразия. Каждый кластер, в свою очередь, делится на подкластеры орнитокомплексов мозаичных и маломозаичных биотопов, разнообразие которых также отличается. Отстоят от основных кластеров орнитоценозы, сформированные нетипичным ходом сукцессии после рубок – за счет большего видового богатства.

Динамика показателей разнообразия населения птиц (рис. 2), опосредованная лесозэксплуатацией, отражает закономерности трансформации орнитоценозов в ходе посттехногенных сукцессий (Мельников и др., 2013). Так, видовой состав полностью обновляется в ходе сукцессии, общая плотность возрастает с увеличением количества ярусов. Разнообразие и видовое богатство максимальны на промежуточных, более мозаичных этапах и при приближении к субклимаксу. Выравненность в орнитоценозах эксплуатируемых лесов на всех стадиях сукцессии высока, она снижается к субклимаксным стадиям или после рубок ухода.

Динамика населения птиц в ходе сукцессионных изменений эксплуатируемых лесов с учетом лесохозяйственных мероприятий анализировалась по 2 выявленным кластеризацией типам. Кроме значимо ($p < 0.05$) более низких средних показателей разнообразия (видовое богатство, индексы Шеннона и Симпсона и соответствующие индексы выравненности), пирогенные сосняки характеризуются также сглаженностью волнообразной динамики показателей разнообразия населения птиц в сравнении с ходом сукцессии по типу смешанных лесов.

Ход естественной динамики усложняется уходом за лесными культурами и выборочными рубками. Орнитоценозы участков смешанных лесов, пройденных рубками с изъятием части деревьев (спелых, фаутных, лиственных), близки по уровню разнообразия к сообществам восстанавливающихся открытых вырубок. Аналогичная ситуация с сообществами птиц, формирующимися на месте проходных рубок в сосняках и смешанных лесах, но высокое разнообразие населения там складывается за счет большой протяженности опушечного экотона. Поэтапные прореживания не вызывают скачков разнообразия населения птиц в сосняках, поскольку ярусная структура в ходе рубки в целом сохраняется.

Минимальными показателями разнообразия характеризуются сообщества птиц сплошных санитарных рубок с полным изъятием вырубленных стволов и веточного мусора.

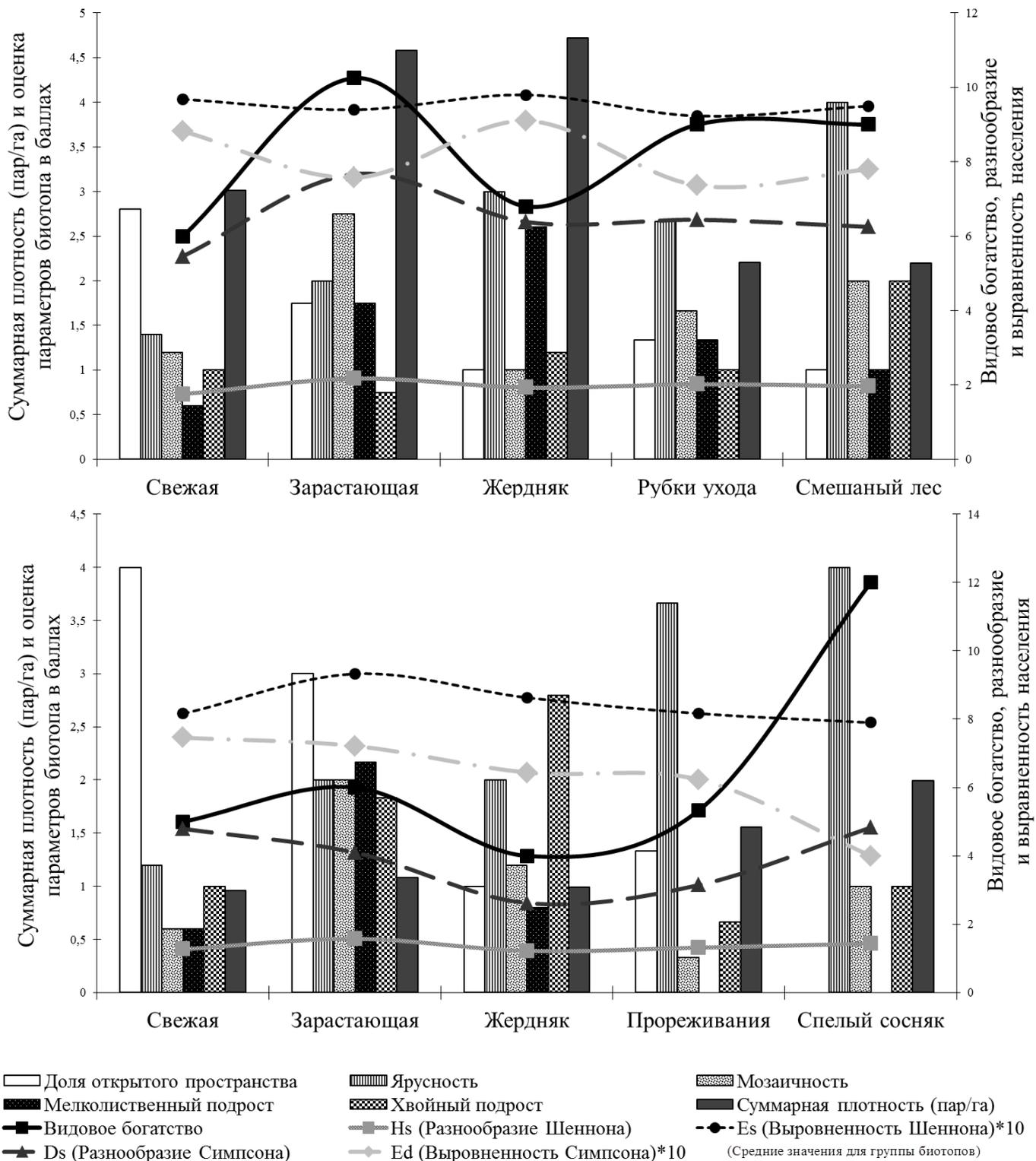


Рис. 2. Смены характеристик (средних арифметических для каждой группы биотопов) разнообразия населения птиц и структурных характеристик биотопа в ходе двух типов антроподинамической сукцессии в подтаёжных эксплуатируемых лесах.

Глава 5. Факторы, влияющие на орнитоценозы эксплуатируемых лесов

Воздействие факторов на трансформированные лесоэксплуатацией орнитоценозы проследили с использованием методов экологической ординации.

Многомерное шкалирование, отражающее дистанции между показателями сходства обследованных орнитоценозов по обилию гнездящихся видов (индекс Жаккара, расширенный по доминированию) позволяет проследить общую направленность антроподинамических сукцессионных изменений в населении птиц подтаежных лесных экосистем в сторону сообществ разновозрастных хвойных лесов, близких по видовому составу и структуре сообщества к бореальным (рис. 3).

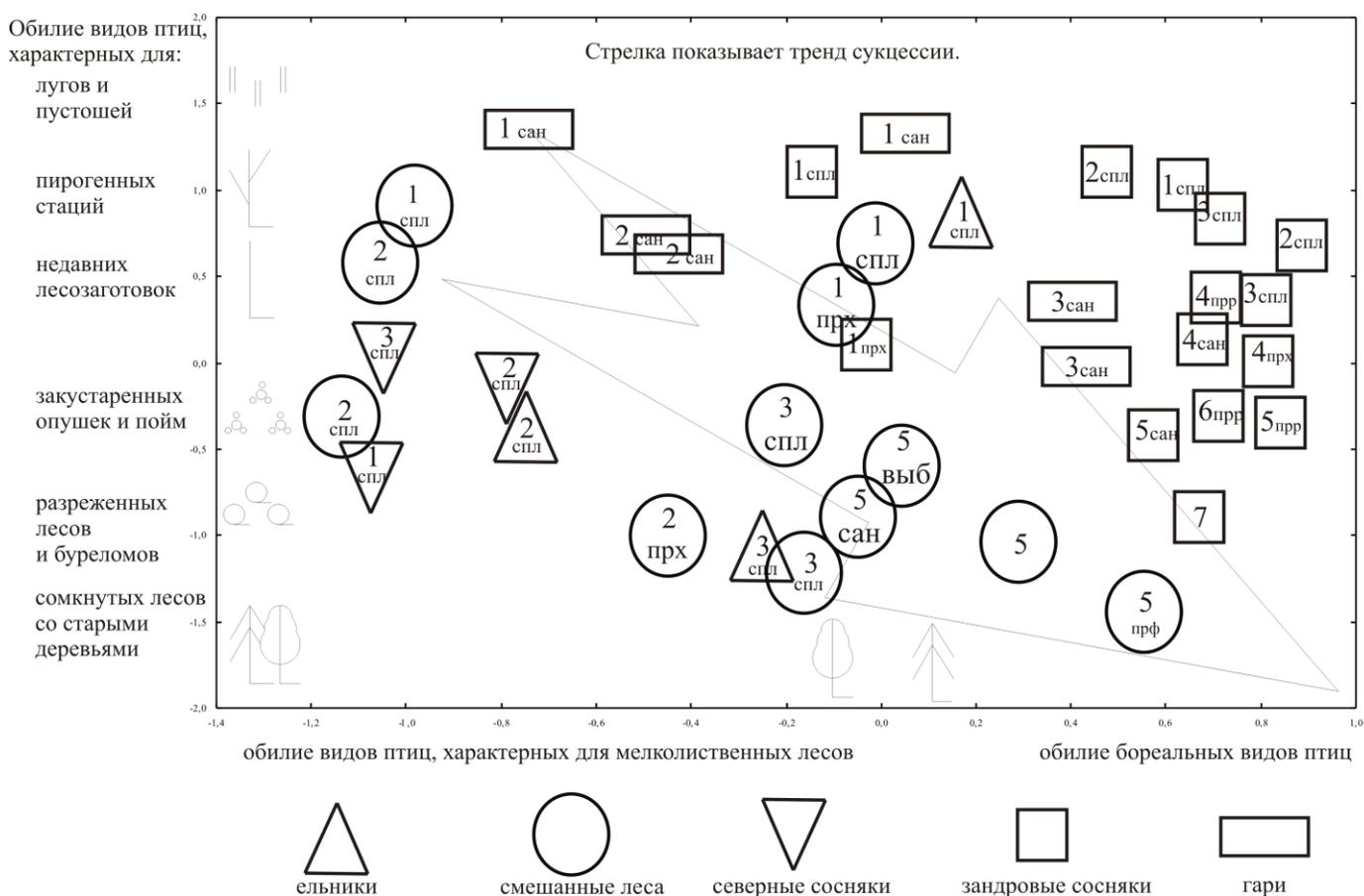


Рис. 3. Ординация трансформированных рубками орнитоценозов многомерным шкалированием на основе индекса сходства Жаккара, расширенного по доминированию ($I_i(P_i)\%$). Обозначения площадок как в рис. 1

Сходство орнитоценозов, сформированных различными типами рубок и последующей сукцессией, обусловлено обилием массовых видов птиц, приуроченных преимущественно к начальным этапам сукцессии лесов после различных способов рубки, а также обилием видов, характерных для финальных стадий сукцессионного восстановления леса (лиственного или хвойного).

Результаты ординации позволяют выделить в качестве исходных точек начала антроподинамических сукцессий орнитокомплексы недавно пройденных сплошной рубкой лесов различных типов (смешанные леса и ельники, сосняки различного происхождения и гари соснового леса). На имеющейся выборке прослеживается общая направленность сукцессионных смен от далеко отстоящих друг от друга сообществ птиц открытых вырубок в разных типах лесов к большой группе сходных сообществ птиц молодых вторичных лесов на разной степени спелости с небольшими отличиями, приносимыми рубками ухода. Разнообразная по технологии рубок и исходному типу леса выборка трансформированных территорий характеризуется высокими показателями сходства населения птиц на промежуточных этапах сукцессии.

Анализ избыточности позволяет не только провести экологическую ординацию изучаемых орнитоценозов в пространстве ключевых факторов, но и проследить взаимосвязи между факторами среды и составляющими орнитоценозы видами, а также корреляции как между факторами, так и между видами. На рис. 4 представлен итоговый триплет полной модели анализа избыточности. Его горизонтальная ось отражает естественный сукцессионный градиент от сообществ открытых пространств с пионерными видами к климаксовым сообществам (бореальным либо смешанным хвойно-широколиственным лесам); вертикальная ось противопоставляет сукцессионные изменения на вырубленных территориях в отсутствие посадки и ухода, приводящие к вторичным хвойно-мелколиственным лесам, и сукцессионные изменения на вырубленных территориях с посадкой и поэтапным уходом, приводящие к вторичным монотонным одновозрастным хвойным лесонасаждениям.

Следует особо отметить тот факт, что на триплоте стрелки факторов распространения мелколиственного подроста и распространения хвойного подроста практически совпадают с одной из главных компонент (вертикальная ось).

Из 15 выделенных и проанализированных факторов, воздействующих на население птиц в эксплуатируемых лесах, 4 наиболее значимы и попали в ходе последовательного отбора переменных в экономную модель. Причем два из них (закустаренность и мелколиственный подрост) однонаправлены и, следовательно, сильно положительно коррелированы, и их совместное воздействие объясняет большую долю дисперсии плотности гнездования, чем закустаренность отдельно, хотя значимость для первого показателя существенно выше, чем для второго (табл. 2). Остальные ключевые факторы – заболоченность и сомкнутость крон – разнонаправлены и равноудалены друг от друга и от первой пары факторов. Вся экономная модель соответствует векторам естественных изменений после рубки

(без участия деятельности человека – посадки, прореживаний и формирующих рубок): это облесение, смена пород и заболачивание. Из перечисленных выше наиболее распространенным является мелколиственно-кустарниковый вектор развития сообществ птиц, а виды экотонов и мелколиственных лесов – наиболее массовые и распространенные в современных эксплуатируемых лесах.

В моделях факторы, опосредованные уходом за лесными культурами (хвойная посадка, нарушение лесной подстилки, порубочные остатки), не значимы, хотя вектор ключевого из них (посадки хвойных) и совпал с одной из осей, но воздействие этих факторов на современные лесные орнитоценозы можно игнорировать (табл. 2). Их влияние может быть заметным при повсеместной рационализации способов ведения лесного хозяйства.

Корреляции плотности доминирующих видов с факторами отражаются на результирующем триплоте анализа избыточности, четко характеризую их биотопическую приуроченность.

Сравнение орнитоценозов, сформированных различными рубками ухода с этапами естественной сукцессионной трансформации населения птиц после сплошных рубок, при рассмотрении корреляций, отраженных на ординационном триплоте, довольно показательно. Наиболее четко прослеживается возврат населения птиц в сторону предыдущего сукцессионного этапа на примере постепенных прореживаний сосновых культур. Проходные и санитарные (лишь по названию) рубки сосняков своей ориентированностью на лесозаготовку, а не уход, за счет удаления старовозрастных деревьев существенно изменяют орнитоценозы сосняков. Особенно это касается «санитарных» рубок. Ход сукцессии в сосняках при отсутствии искусственного лесовосстановления нетипичен вследствие отсутствия фактора распространения хвойного подростка на начальных этапах. В смешанных лесах среди рубок ухода заметно выделяется воздействие на сообщества птиц рубок перестройки, остальные рубки ухода не существенно трансформируют орнитоценозы вторичных хвойно-мелколиственных лесов.

Подытоживая и систематизируя результаты анализа совместного воздействия на орнитоценозы различных способов эксплуатации и сукцессионных факторов была разработана схема (рис. 5), иллюстрирующая систему взаимопереходов сообществ птиц в эксплуатируемых подтаёжных лесах, отражающая возможные варианты трансформации лесоэксплуатацией доминантного ядра орнитоценоза. В схеме отражен ход как естественных демулационных, так и антроподинамических сукцессионных смен, с учетом фактора заболачивания и пирогенного фактора.

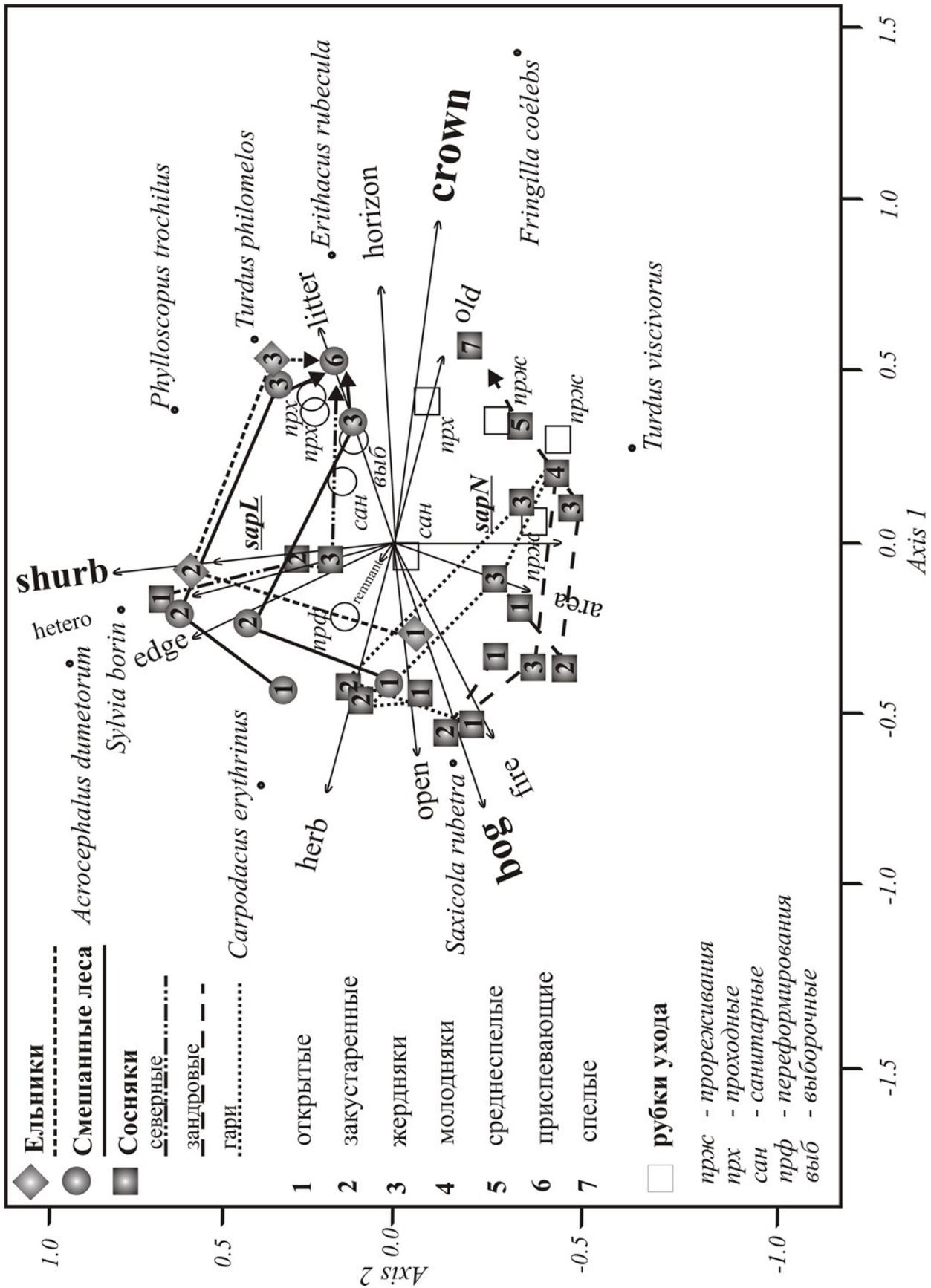
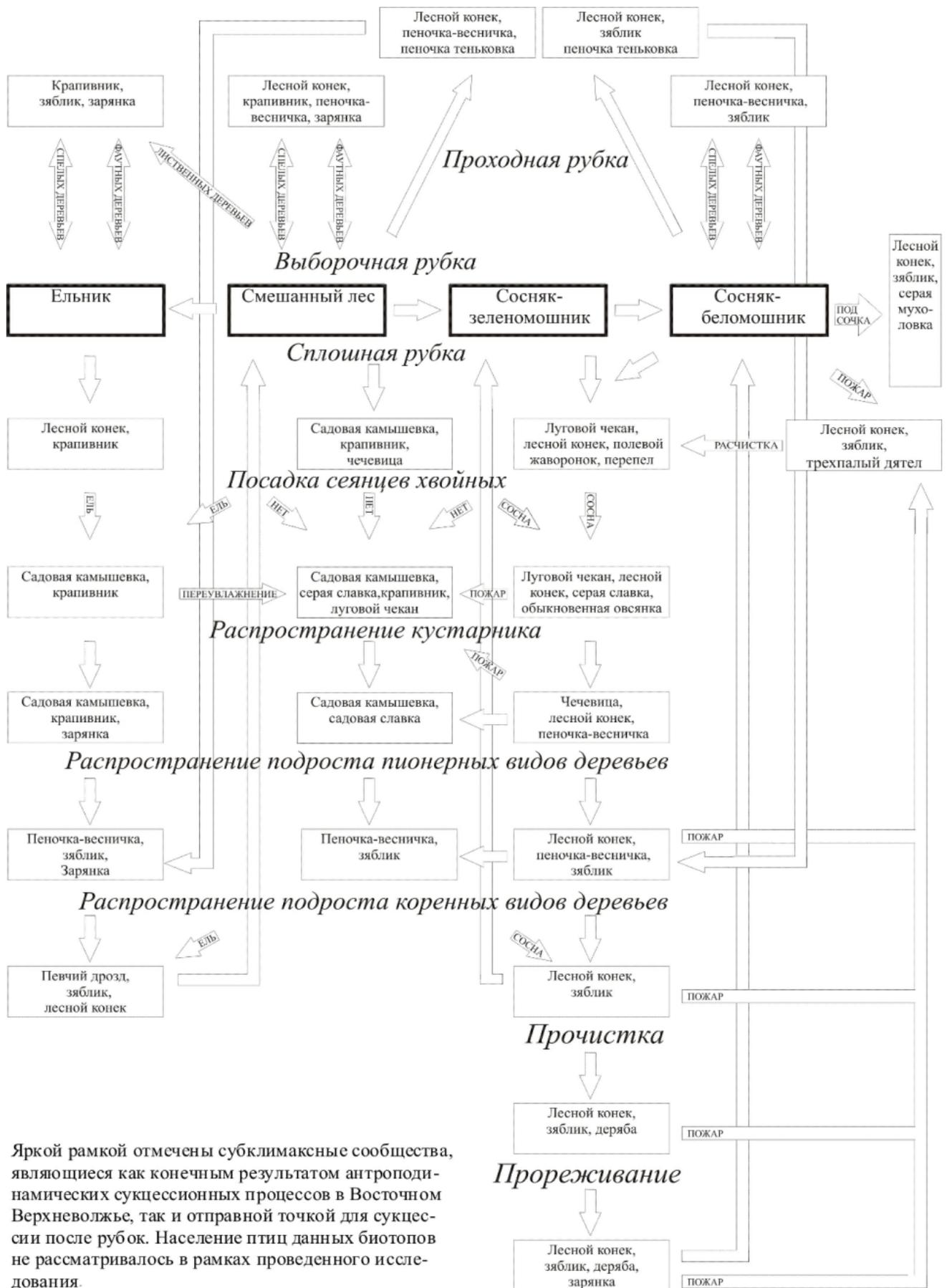


Рис. 4. Ординация трансформированных рубками орнитоценозов в пространстве главных осей на основе анализа избыточности. Обозначения факторов (тонкие стрелки) приведены в табл. 2. Толстыми стрелками обозначены смены орнитоценозов в ходе сукцессии после сплошнолесосечных рубок



Яркой рамкой отмечены субклимаксные сообщества, являющиеся как конечным результатом антроподинамических сукцессионных процессов в Восточном Верхневолжье, так и отправной точкой для сукцессии после рубок. Население птиц данных биотопов не рассматривалось в рамках проведенного исследования.

Рис. 5. Схема антроподинамических сукцессионных трансформаций авифауны в эксплуатируемых подтаёжных лесах Восточного Верхневолжья

Таблица 2.

Статистический анализ полной и экономной моделей избыточности

		Скорректированная доля объясняемой дисперсии	Значение критерия Фишера	р- значение *** $p < 0.001$ ** $p < 0.01$ * $p < 0.05$
		%	<i>F</i>	<i>P</i>
Полная модель		22	1.7	0.001***
Ось I	Демутационная сукцессия	9	6.6	0.001***
Ось II	Антроподинамическая сукцессия	8	5.5	0.016*
Ось III	-	4	3.1	0.025
Сомкнутость крон	crown	7	4.42	0.001***
Закустаренность	shrub	6	3.47	0.001***
Заболоченность	bog	6	3.88	0.001***
Ярусность	horizon	6	3.39	0.003**
Травянистая растительность	herb	5	3.21	0.001**
Пройденные огнем участки	fire	4	2.60	0.001***
Открытость	open	4	2,57	0.006**
Протяженность экотонов	edge	4	2,53	0.005**
Мелколиственный подрост	sapL	4	2.45	0.012*
Старовозрастные деревья	old	4	2.08	0.02*
Мозаичность	hetero	3	2,01	0.018*
Площадь	area	3	1.67	0.49*
Целостность лесной подстилки	litter	3	1.69	0.064
Хвойный подрост	sapN	3	1.54	0.098
Порубочные остатки	remnant	0.01	0.94	0.52
Экономная модель		19	3.56	0,001***
Ось I	Демутационная сукцессия	8	6.03	0,001***
Ось II	Антроподинамическая сукцессия	6	4.26	0,001***
Сомкнутость крон	crown	8	4.4	0.002**
Закустаренность	shrub	6	3.8	0.002**
Заболоченность	bog	3	2.4	0.01*
Мелколиственный подрост	sapL	2	1.8	0.02*

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Наиболее близки по фауне и населению к южнотаежным сообществам птиц спелых, многократно прореженных сосняков-беломошников и пройденных рубками перестроения (удалением лиственных пород) смешанных лесов. Это позволяет говорить о теоретической способности завершения антроподинамических смен орнитоценозов в эксплуа-

тируемых подтаёжных лесах субклимаксным сообществом, близким к естественным бореальным. Применение рубок ухода, таких как поэтапные прореживания и рубки перестройки, создает в сложной мозаике современных разновозрастных вторичных лесов небольшие выделы многоярусных хвойных насаждений, которые способны поддерживать сообщества с типично таежными видами птиц, редкими для остальных участков эксплуатируемых лесных массивов. Развивающиеся естественным путем, при отсутствии искусственного лесовозобновления и ухода за лесонасаждениями территории, являясь малопривлекательными для эксплуатации, по достижении сообществом зрелости поддерживают сообщества птиц хвойно-мелколиственных лесов, а при отсутствии катастрофических нарушений длительное время (в труднодоступных для транспорта районах или заповедниках) – и хвойно-широколиственных старовозрастных лесов.

Выводы

1. Трансформация лесных экосистем в ходе лесозаготовки и последующих сукцессионных изменений приводит к обогащению лесных орнитоценозов единичными пионерными видами, при преимущественном распространении массовых и толерантных видов, характерных для экотонов и молодых вторичных лесов.
2. Орнитоценозы нарушенных рубками участков леса характеризуются высокими показателями разнообразия, которое складывается за счет характерных для ранних этапов сукцессии видов, широко распространенных в большом спектре трансформированных местообитаний, а не за счет требовательных к возрасту, ярусной структуре и породному составу леса редких видов.
3. Различия трансформированных лесозаготовкой орнитоценозов по уровню разнообразия определяются площадью вырубленной территории, а также степенью мозаичности, формируемой в ходе рубки и последующих сукцессионных процессов.
4. Наиболее значимыми, определяющими видовой состав и структуру орнитоценозов в эксплуатируемых лесах, являются факторы, опосредованные ходом естественных вторичных демулационных сукцессий: смена породного состава, сомкнутость крон и заболачивание.
5. Искусственное лесовосстановление и уход за лесными культурами почти не отражаются на населении птиц современных вторичных лесов, влияние этих факторов на данный момент не значимо и теряется на фоне естественных сукцессионных трансформаций.

6. Динамика населения птиц в ходе естественных сукцессионных процессов, опосредованных лесозаготовкой, имеет общие закономерности с другими типами посттехногенных демулационных смен орнитоценозов.
7. Динамика орнитоценозов в ходе антроподинамических сукцессионных процессов после рубок переменна вследствие разнообразия сценариев лесохозяйственных мероприятий и имеет общую направленность к формированию бореальных сообществ.
8. Антроподинамические смены орнитокомплексов в эксплуатируемых подтаёжных восточноевропейских лесах делятся на два типа – смены с субклимаксным сообществом птиц хвойно-мелколиственных лесов (с отсутствием систематического ухода), характеризующиеся высоким разнообразием населения, и смены населения птиц по типу пирогенных сосняков с систематическим уходом, частой угрозой выгорания и упрощенной структурой населения птиц.

Список статей, отражающих содержание диссертации

опубликованных в журналах из перечня рецензируемых научных изданий рекомендованных ВАК РФ по отрасли 03.00.00 (биологические науки):

1. Мельников, В. Н. Динамика орнитокомплексов в ходе сукцессионных процессов на выведенных из хозяйственного использования территориях / В. Н. Мельников, **В. В. Гриднева**, Д. Е. Чудненко, М. А. Тихомирова // Зоологический журнал. – 2015. – Т. 94. – № 2. – С. 213-220.
2. **Гриднева, В. В.** Динамика населения птиц в ходе сукцессионных изменений после рубок различного типа в Восточном Верхневолжье / **В. В. Гриднева**, В. Н. Мельников // Вестник Тамбовского университета. Серия Естественные и Технические науки. – 2013. – Т. 18. – № 6-2. – С. 3227-3230.
3. Мельников, В. Н. Фауна и население птиц Балахнинской низины (юго-восток Ивановской области) в условиях пирогенного воздействия / В. Н. Мельников, Г. П. Шмелёва, **В. В. Гриднева** // Ученые записки Казанского университета. Серия Естественные науки. – 2013. – Т. 155. – кн. 3. – С. 162-173.
4. Мельников, В. Н. Посттехногенные сукцессии орнитокомплексов Восточного Верхневолжья. Ч. I. Динамика орнитофауны на начальных этапах сукцессии лесной растительности после сплошнолесосечных рубок / В. Н. Мельников, **В. В. Гриднева** // Поволжский экологический журнал. – 2011. – № 3. – С. 361-370.

опубликованных в других рецензируемых журналах:

5. **Гриднева, В. В.** Динамика населения птиц Восточного Верхневолжья, опосредованная современной лесозэксплуатацией / **В. В. Гриднева** // Экосистемы: экология и динамика. – 2018. – Т. 2. – № 3. – С. 37-49.
6. **Гриднева, В. В.** Антроподинамические сукцессии авифауны эксплуатируемых лесов восточного Верхневолжья / **В. В. Гриднева**, В. Н. Мельников, Г. П. Шмелёва // Аграрный вестник Верхневолжья. – 2018. – № 1 (22). – С. 42-49.

Материалы и тезисы международных, всероссийских и региональных конференций

7. **Гриднева, В. В.** Влияние лесозэксплуатации на фауну и население птиц Восточного Верхневолжья / **В. В. Гриднева** // Первый Всероссийский орнитологический конгресс (Тверь, 29 января – 4 февраля 2018 г.). Тезисы докладов. – Тверь, 2018. – С. 88.
8. Мельников, В.Н. Птицы из Красной книги Ивановской области на территории Плёсского музея-заповедника/ В. Н. Мельников, **В. В. Гриднева** // XIII Плёсские чтения. Материалы научно практической конференции (Плёт, 21-22 декабря 2012 г.). – Иваново: ПГИАИХМЗ, 2014. – С. 179-181.
9. **Гриднева, В. В.** Динамика фауны и населения птиц в ходе сукцессии лесной растительности после рубок различного типа в условиях Восточного Верхневолжья / **В. В. Гриднева** // Проблемы эволюции птиц: систематика, морфология, экология и поведение. Материалы Международной конференции памяти Е. Н. Курочкина (ЗБС МГУ, 23–25 сентября 2013 г.). – М.: Товарищество научных изданий КМК, 2013. – С. 74-77.
10. **Гриднева В. В.** Динамика населения птиц на зарастающих вырубках в Восточном Верхневолжье / **В. В. Гриднева** // Динамика численности птиц в наземных ландшафтах. Материалы Российского научного совещания (Москва, 21-22 февраля 2007) – М.: ИПЭЭ РАН, 2007. – С 35-39.

Подписано в печать 3.10.2019. Формат 60*84 1/16.

Бумага офсетная. Печать цифровая.

Усл. печ. л. 1. Заказ № 411. Тираж 100 экз.

Отпечатано с готового оригинал-макета

в типографии «Амплитуда»

603000, г. Нижний Новгород, ул. Гоголя, 2