

ФЕДЕРАЛЬНОЕ ГОСУДАРСТВЕННОЕ БЮДЖЕТНОЕ
ОБРАЗОВАТЕЛЬНОЕ УЧРЕЖДЕНИЕ ВЫСШЕГО ОБРАЗОВАНИЯ
«ИВАНОВСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ»

На правах рукописи

Гриднева Вера Валерьевна

**ТРАНСФОРМАЦИИ ПОДТАЁЖНЫХ ОРНИТОЦЕНОЗОВ
В УСЛОВИЯХ СОВРЕМЕННОЙ ЛЕСОЭКСПЛУАТАЦИИ**

03.02.08 – Экология (биологические науки)

Диссертация на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

Научный руководитель:
кандидат биологических наук, доцент
Мельников Владимир Николаевич

Нижний Новгород
2019

ОГЛАВЛЕНИЕ:

Введение	4
Глава 1. Воздействие лесозексплуатации на неморальные экосистемы и сопутствующие изменения орнитоценозов	10
1.1. Трансформация ландшафтов лесной зоны Европейского центра России под влиянием лесозексплуатации	10
Развитие лесопользования на территории Русской равнины	10
Естественная динамика лесов и сукцессии лесных биотопов, вызванные рубками	13
Структура растительности нарушенных лесов	13
1.2. Изменения фауны и населения птиц, вызванные лесозексплуатацией	14
Воздействие лесозаготовок на авифауну	14
Влияние фрагментации лесных массивов на население птиц	16
Вызванные рубками экотонные эффекты лесной авифауны	17
Динамика авифауны в ходе сукцессии вырубок	18
Воздействие на население птиц мероприятий по уходу за лесом	20
Изменения в лесной авифауне, вызванные пирогенным фактором ..	22
Глава 2. Материалы и методы исследования	24
2.1. Методы исследования	24
Используемая терминология	24
Описание изучаемых биотопов	26
Методика определения численности птиц	27
Методики анализа данных	27
2.2. Материалы исследования	30
Глава 3. Характеристика места исследования	32
3.1. Характеристика природных особенностей Восточного Верхневолжья	32
3.2. Лесорастительное районирование Восточного Верхневолжья	33

3.3. Интенсивность лесозэксплуатации и мероприятий по уходу за лесом в Восточном Верхневолжье (на примере Ивановской области) .	35
3.4. Характеристика лесов изучаемых стационаров и их использования	36
3.5. Геоботаническое описание обследованных биотопов	39
Глава 4. Население птиц трансформированных рубками лесных территорий	52
4.1. Видовой состав птиц измененных рубками территорий	52
4.2. Структура доминирования в орнитоценозах нарушенных рубками территорий	57
4.3. Видовое богатство птиц измененных рубками лесных территорий	59
4.4. Плотность населения птиц в биотопах, измененных рубками	62
4.5. Индексы разнообразия и выравненности населения птиц территорий, измененных рубками	65
4.6. Кластеризация орнитоценозов, сформированных сукцессией после рубок различных типов	66
4.7. Динамика орнитоценозов в ходе сукцессий, опосредованных рубками	68
Динамика характеристик разнообразия населения птиц в ходе антроподинамической сукцессии по типу смешанных лесов ..	69
Динамика характеристик разнообразия населения птиц в ходе антроподинамической сукцессии по типу пирогенных сосняков	72
Типы динамики численности видов в ходе сукцессии лесов	75
Глава 5. Факторы, влияющие на орнитоценозы эксплуатируемых лесов ..	82
5.1. Экологическая ординация орнитоценозов, сформированных рубками, методом многомерного шкалирования	82
5.2. Экологическая ординация орнитоценозов, сформированных рубками, методом анализа избыточности	87
Заключение	94
Выводы	99
Список литературы	101

ВВЕДЕНИЕ

Актуальность исследования. Леса являются исходным типом растительности для значительной части наземных экосистем, и большая часть сохранившихся неморальных сообществ существенно трансформирована в ходе ведения лесохозяйственной деятельности. В нашей стране, где леса занимают почти половину всей огромной территории, назрел целый ряд серьезных экологических проблем, вызванных лесозаготовкой. Основная из них – экстенсивный характер лесозаготовок, затрагивающих немногочисленные оставшиеся ненарушенные территории. Последствиями переэксплуатации стали смена породного состава в смешанных и таёжных лесных экосистемах, 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. Так ведущийся мониторинг биоразнообразия лесов Европейской части России с учетом антропогенных воздействий (Исаев, 2007) не в полной мере отражает реальные изменения лесных биоценозов. В частности упускается большая часть сообщества наземных позвоночных, в том числе и такой удобный для мониторинга элемент лесных экосистем, как орнитоценоз.

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. Неправительственные природоохранные инициативы перенаправления лесного хозяйства из добывающей в аграрную отрасль путем массовой посадки сеянцев хвойных пород и интенсивного ухода за ними также слабо отвечают этим требованиям, особенно в части биологического разнообразия и устойчивости экосистем. Проблемы современного лесного законодательства пытаются решить принятием очередного лесного кодекса, в работе над

которым необходимо учитывать экспертное мнение экологов, специализирующихся на различных аспектах биоразнообразия лесов, в том числе и орнитологов.

В последние десятилетия специализированных орнитологических работ, посвященных оценке воздействия на птиц лесозаготовки в нашей стране крайне мало – влияние лесопользования на фауну птиц детальнее всего прослежено в Карелии (Естафьев, 1997; Сазонов, 2004; Бубличенко, Бубличенко, 2008 и др.), проведены исследования в Среднем Поволжье (Мартыненко, 1997), на Урале (Семенов 1999). Выявлено воздействие фрагментации лесных массивов на население птиц в Предуралье (Матанцев, 2006), выявлено влияние фрагментации лесов на хищных птиц (Романов, 2001), прослежено влияние выжигания порубочных остатков на население птиц на примере Саян (Тимошкина, 2004). Последний обзор о влиянии лесопользования на птиц лесной зоны Европейского центра России был сделан около 40 лет назад (Бутьев, 1981).

Большая часть зарубежных источников касается изменений видового состава птиц в ходе ведения лесного хозяйства. Значительно меньшее количество работ посвящено изучению изменений биоразнообразия в сообществах птиц в ходе лесовосстановления. Исследования факторов, определяющих распространение птиц в эксплуатируемых лесах, рассматривают фрагментацию лесных массивов или возраст и плотность древостоев. Воздействие лесопользования на авифауну бореальных и смешанных лесов наиболее полно изучено североамериканскими (Morgan, Freedman, 1986; Westworth, Telfer 1993; Mönkkönen, Welsh, 1994; Hawrot, Niemi, 1996; Beese, Bryant, 1999; Costello et al, 2000; Cumming, Diamond, 2002; Hobson, Bayne, 2000; Keller, Richmond, Smith, 2003) и скандинавскими (Haapanen, 1965 /1966; Helle, 1985; Syränen et al., 1994; Virkkala 2000; Edenius, 2011; Jokimaki, Solonen, 2011) учеными, есть данные из других регионов – центральной и северной Европы (Peitzmeier, 1950; Tomialojc, Wesolowski, 1996; Steverding, Leuschner, 2002; Zmihorski, 2012), британских островов (Stroud et al., 1987), северной Японии (Toyoshima et al., 2013).

Тем не менее, воздействие на авифауну лесных регионов современной структуры, объема и технологий лесозаготовок давно требует специальных ис-

следований (Галушин, Белик, Зубакин, 2001). Весьма актуальна и тема оценки воздействия на авифауну альтернативных методов лесозэксплуатации, которая в русскоязычных орнитологических работах (Коровин, 1986, Назаров, 2002) и зарубежных источниках (Weakland, Wood, Ford, 2002; DeGraaf, Yamasaki, 2003 и др.) обсуждается очень мало.

В настоящее время в Восточном Верхневолжье ведется комплексная работа по изучению динамики авифауны в ходе демулационных сукцессий различных экосистем после техногенных воздействий (Мельников и др., 2013). Данные об антроподинимических сукцессиях авифауны лесных территорий после рубок значительно дополняют накопленный ранее материал.

В нашем исследовании рассматриваются разные аспекты воздействия рубок на авифауну подтаёжных восточноевропейских лесов, значительно изменённых лесозэксплуатацией в предыдущие годы – роль лесозэксплуатации в трансформации орнитоценозов на границе лесных зон ранее не оценивалась.

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

Исходя из этой цели, были поставлены и 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 лесозэксплуатацией. 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 трудоёмкости.

Практическое и теоретическое значение. Результаты работы могут быть полезны при планировании лесного хозяйства в лесах ООПТ и в местах гнездования редких видов птиц, применяться при оценке воздействия на окружающую среду (ОВОС) рубок различной типологии. Материалы диссертации использованы в работах по паспортизации региональных ООПТ, ведении Красной книги Ивановской области. Результаты диссертации 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, конкретной области исследования – экологии сообществ. Экология – наука, которая исследует структуру и функционирование живых систем (популяции, сообщества, экосистемы) в пространстве и времени в естественных и измененных человеком условиях. Предмет экологии: совокупность живых организмов (включая человека), образующих на видовом уровне популяции, на межпопуляционном уровне – сообщество (биоценоз), и в единстве со средой обитания – экосистему (биогеоценоз).

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 демутационных 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 работы. Положения диссертации обсуждались на Российском научном совещании «Динамика численности птиц в наземных ландшафтах», Москва, 2007 г.; Всероссийской научно-практической конференции «Изучение птиц на территории Волжско-Камского края», Чебоксары, 2007; VIII международной конференции по врановым птицам, Якорная щель, 2007; Международной Школе молодых ученых «Популяционные и эволюционные исследования в орнитологии», Ростов-на-Дону, 2008 г.; научной конференции фестиваля студентов, аспирантов и молодых ученых «Молодая наука в классическом университете», Иваново, 2008 г.; 3-й Международной научно-практической конференции «Сохранение разнообразия животных и охотничье хозяйство России», Москва, 2009 г.; Межрегиональной научно-практической конференции «Актуальные проблемы

изучения и сохранения биоразнообразия Верхневолжья», Иваново, 2012; Всероссийской конференции с международным участием памяти Е.Н. Курочкина «Проблемы эволюции птиц: морфология, экология, поведение, систематика», Звенигород, 2013; Первом всероссийском орнитологическом конгрессе, Тверь, 2018. По материалам диссертации опубликовано 17 работ, из которых 5 в рекомендованных ВАК РФ изданиях.

Личный вклад автора и благодарности. Автором лично спланированы и реализованы полевые исследования и проведены все 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 расчётов для него. Огромная признательность научному руководителю и всем нынешним и бывшим сотрудникам и учащимся кафедры ботаники и зоологии ИвГУ, разделившим с автором полевые выезды.

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.

ГЛАВА 1

ВОЗДЕЙСТВИЕ ЛЕСОЭКСПЛУАТАЦИИ НА НЕМОРАЛЬНЫЕ ЭКОСИСТЕМЫ И СОПУТСТВУЮЩИЕ ИЗМЕНЕНИЯ ОРНИТОЦЕНОЗОВ (ПО ЛИТЕРАТУРНЫМ ДАННЫМ)

1.1. Трансформация ландшафтов лесной зоны

Европейского центра России под влиянием лесозексплуатации

Развитие лесопользования на территории Русской равнины

Территория лесной зоны Восточно-Европейской Равнины в постледниковый период изменялись низкоинтенсивной хозяйственной деятельностью: сбором веточного корма, подсечно-огневым земледелием и выборочной рубкой, а также пожарами. Уже с начала 2-го тысячелетия до н. э. на территории региона производилась рубка лесов вокруг поселений фатьяновцев для заготовки на зиму веточного корма, затем развивается подсечно-огневое земледелие – дьяковская культура (Крайнов, 1972). Дальнейшая расчистка территорий находящихся рядом с поселениями от лесных массивов для ведения сельского хозяйства привела к распространению открытых пространств, наиболее изменена территория Владимирского ополя (Романов, 2001). Позднее преобладала выборочная рубка самых привлекательных стволов, которая продолжалась до начала XX в. Промышленные рубки, распространенные в XX в, сильно изменили облик современных лесов. Особенностью освоения лесных ресурсов Европейской части России является распространение лесозаготовок с легкодоступных участков на все более удаленные территории (Ярошенко, 1999).

Период с начала 90-х гг. XX в. характеризуется резким снижением объемов заготовки древесины. Основной причиной этого снижения явился упадок хозяйства, а также критическое истощение лесных ресурсов. Важной особенностью данного периода является рост интенсивности рубок промежуточного пользования, ориентированных на получение максимального дохода при продаже полученной таким образом древесины (Ярошенко и др., 2001). С 1 января 2007 г., после вступления в действие нового Лесного Кодекса (ФЗ от 04.12.2006), должен был начаться новый период в ис-

тории российского лесопользования. Поправки в лесное законодательство вносятся до сих пор.

Естественная динамика лесов и сукцессии лесных биотопов, вызванные рубками

Для лесных экосистем на протяжении исторического времени характерны закономерные изменения, имеющие как естественное, так и антропогенное происхождение. В Европейском Центре России основное значение имеют два вида естественной динамики: оконная и пирогенная (Ярошенко и др., 2001).

В настоящее время пирогенная динамика заметно изменяет лесные экосистемы, хотя общепринято считать воздействие лесных пожаров незначительным преобразующим фактором, в сравнении с лесозэксплуатацией. Однако масштабы повреждения и гибели лесов в результате пожаров в отчетности лесного хозяйства сильно занижены (Коровин, 2008).

В XX веке возрастающие объемы лесозаготовок делают антропогенную динамику основной причиной изменений структуры лесов Европейской части России. По масштабу воздействия на леса рубки главного пользования на порядок превышают масштабы деструктивного воздействия пожаров на территории Европейской части страны и на порядок уступают им в районах Сибири и Дальнего Востока. Среди рубок главного пользования доминирующими как по площади, так и по интенсивности воздействия являются сплошнолесосечные рубки (Коровин, 2008).

На месте вырубленного леса начинается нормальная восстановительная сукцессия. Восстановительные сукцессии в лесных ландшафтах умеренного пояса чаще всего начинаются легко, их инициальные элементы во множестве сохраняются в почве (Калинченко и др., 1973).

На вырубках происходят значительные изменения растительности. На начальной стадии сукцессии лесосек теневыносливые растения заменяются светолюбивыми – кислица, вересковые, зеленые мхи уступают место кипрею, вейникам

(Крышень, 2006). Свежие вырубki заселяются животными, находящими защиту в отдельных оставшихся на лесосеках микроместообитаниях – семенных деревьях, пнях, кучах хвороста, а также пионерной растительности – зарослях кустарника и траве. Это пресмыкающиеся (Керзина, 1956) и мышевидные грызуны – на вырубках встречается максимальное число видов, и плотность населения их намного больше, чем в других биотопах (Ельшин, Каратаев, 1988; Попов, 2000). Сильно возрастает численность насекомых – пни заселяются златками, усачами, муравьями и др. (Керзина, 1956).

В первые пять лет после рубки на многих вырубках появляются кустарники и полукустарники – ива, рябина, малина (Крышень, 2006). Кустарники и поросль деревьев создают условия для гнездования птиц, на зарастающих вырубках кормятся курообразные и зайцы (Зайцев, 2006). Серые полевки сменяются рыжими, а также лесными мышами (Попов, 2000).

Сукцессия древесных растений на вырубках широколиственных и мелколиственных лесов идет за счет вегетативного размножения тех же видов деревьев: порослью от пня (береза) или корневыми отпрысками (осина). На вырубках хвойных лесов, если подрост мало, в первую очередь разрастаются травы, кустарники и кустарнички, затем начинают внедряться мелколиственные деревья, главным образом береза (Крышень, 2006).

Восстановительная сукцессия леса проходит следующие стадии:

- сорно-полевая растительность со мхами,
- пустошь или луговая растительность (с заболачиванием),
- кустарниковая растительность,
- развитие вторичного мелколиственного леса (иногда сосняка),
- формирование климаксного древостоя.

Некоторые стадии в зависимости от особенностей хода сукцессионного процесса могут выпадать или растягиваться на длительный срок (Сергеев, 1997).

Структура растительности нарушенных лесов

Ненарушенным климаксным лесным экосистемам свойственны мозаичность на ландшафтном, ценотическом и парцеллярном уровнях; полночленные возрастные спектры основных древесных эдификаторов (включая старые деревья, сухостой и валеж); большая протяженность экотонов, взаимопроникновение различных типов растительности, способствующие увеличению экологической емкости и устойчивости сообществ (Коротков, 1992).

Разнообразие вторичных лесов связано не только с первичным разнообразием местообитаний, но и с различиями в хозяйственном использовании. В естественных лесах пространственная неоднородность древостоя и других ярусов связана со случайными нарушениями, а во вторичных чаще всего с техногенной структурой нарушения – волоками, погрузочными площадками.

На наиболее нарушенных участках (сельхозугодьях или сплошных вырубках) формируются простые по структуре леса с максимально выравненным древесным пологом из березы, осины и серой ольхи. Большинство вторичных лесов характеризуется значительной примесью пионерных видов (березы, осины), семена которых разносятся ветром, а семенная продуктивность очень высока. Выровненность древостоя в первом поколении хвойных лесов, формирующихся под пологом пионерных мелколиственных, сохраняется. Выборочные рубки с изъятием крупномерных деревьев при сохранении разновозрастного подроста также приводят к формированию упрощенной структуры древостоя.

На часто выгорающих участках формируются сосновые леса. Для ели, образующей второй ярус древостоя на участках, длительное время не подвергавшихся воздействию огня, характерно преобладание группы близких поколений с разбросом возрастов в пределах 60-80 лет. В таких лесах примесь лиственных видов (береза, осина, ива козья) характеризуются наличием одного или нескольких четко выраженных поколений (Ярошенко и др., 2001).

1.2. Изменения фауны и населения птиц, вызванные лесозаготовкой

Воздействие лесозаготовок на авифауну

Сведение коренных лесов, изменение их видового и возрастного состава, осветление оказывают глубокое воздействие на микроклиматические, кормовые и защитные условия местообитаний, и ведут за собой перестройку авифауны. Последствием обширных вырубок в лесах является общее снижение видового богатства птиц (Бутьев, 1977, Jokimaki, Solonen, 2011).

Большая часть данных о влиянии сведения лесов на птиц касается, в основном, динамики численности отдельных видов или систематических групп (соколообразные, курообразные), связанной с изменением кормовой базы или условий гнездования. Каждый вид лесных птиц проявляет специфическую реакцию на этот тип антропогенного изменения местообитаний.

Виды птиц, избегающие лесов, подверженных рубкам, крайне редки и встречаются, в основном, в условиях заповедного режима или в труднодоступных для человека лесных массивах (Helle 1985, Virkkala 1991). В бореальных лесах Европейской части России насчитывается около 30 видов птиц, приуроченных к старым хвойным лесам и избегающих районов, где ведутся лесозаготовки (Сазонов, 1999). Уязвимые виды, требующие обширных лесных территорий, обитают лишь в крупных массивах леса, где интенсивное хозяйство на практике пока не ведется (Соболев, Шварц, 1998). Большинство же видов птиц лесной зоны Европейского центра России, где практически все территории в разной степени преобразованы лесозаготовками, имеют адаптивные реакции к подобным изменениям. Среди угрожаемых видов птиц нечерноземного центра России к лесным относятся филин, лесной жаворонок и кукушка (Мищенко, Суханова, 1998).

Птицы, снижающие свою численность в условиях интенсивной хозяйственной эксплуатации лесных угодий, но окончательно не исчезающие из районов лесозаготовок в основном являются узкоспециализированными, например, в пищевом плане – питающиеся семенами хвойных клесты (Преображенская, 2001), или предпочитающие определенный вид и возраст деревьев для устройства гнезда

соколообразные – чеглок, беркут (Хелевина, Шатило, Буслаев, 1992), а также дуплогнездники – совы, синицы (Imbeau, Monkkonen, Desrochers, 2001). Есть виды, нуждающиеся не только в лесах возраста ротации или более молодых, но и в значительно более старовозрастных лесах и участках, не затрагиваемых рубками и пожарами, например крапивник (Cumming, Diamond, 2002).

Виды птиц, поддерживающие свою численность в данных условиях на постоянном уровне, легко меняют гнездовые участки при неблагоприятных условиях – например перепелятник (Хелевина, Шатило, Буслаев, 1992).

Существуют виды птиц, которым вырубка лесов благоприятна, т.к. она приводит к увеличению мозаичности леса, и, следовательно, к образованию новых кормовых – обыкновенный канюк, осоед (Хелевина, Шатило, Буслаев, 1992) и гнездовых – полевой и болотный луни (Богомолов, 2001) стаций. Такие виды имеют большую численность в интенсивно эксплуатируемых лесах, но при наличии технологических нарушений при лесозаготовке (захламления лесосек порубочными остатками) исчезают (Мельников, 1998). Некоторым видам захламление лесосек создает дополнительные возможности для гнездования – крапивник (Cumming, Diamond, 2002).

Смена всех экологических режимов приводит к тому, что на участках, подвергшихся рубкам, появляются виды, совершенно не характерные для облесенных территорий – птицы открытых пространств (обыкновенная овсянка, луговой чекан). Они встречаются только на лесных территориях, подверженных рубкам. Дальнейшие сукцессионные изменения после рубок приводят к распространению на внутренних участках леса видов, в нормальных условиях редких для данной экосистемы – околородных и опушечных.

Наряду с некоторым сохранением видового состава и снижением численности одних видов в эксплуатируемых лесах происходит повышение обилия многих других. Эти процессы находятся в динамическом равновесии уже продолжительный промежуток времени, что свидетельствует об их сбалансированности (Бутыев, 1981; Mönkkönen, Welsh, 1994; Niemi et al., 1998).

Влияние фрагментации лесных массивов на население птиц

Основным последствием воздействия лесопользования на лесные экосистемы стала их сильная фрагментация. В настоящее время уже нельзя предполагать, каким было население птиц лесов Европейской части России, не затронутых рубками и пожарами антропогенного происхождения, каковы были соотношения численности разных видов в пределах крупных лесных массивов. Все оставшиеся старовозрастные леса имеют небольшую площадь, что приводит к распространению на их территории видов, свойственных лесным жерднякам, поймам, открытым пространствам. Процессу фрагментации лесных местообитаний посвящено большое число исследований, свидетельствующих о сильных изменениях структуры населения птиц (Будниченко, 1974; Villard, 1998; Матанцев, 2006).

Отдельные высокоспециализированные лесные виды исчезают из мелких фрагментов леса, предпочитая внутренние участки крупных лесных массивов (Villard, 1998). Для некоторых видов важны не размеры облесенных участков, а расстояние между ними (Hawrot, Niemi, 1996). Особенно страдают от фрагментации лесов оседлые виды, для которых характерно неравномерное распределение в старых лесных массивах (Virkkala, 1998).

Прослеживается зависимость структуры населения птиц лесных массивов от их площади и конфигурации. При уменьшении площади островных лесов происходит увеличение оборота видов и уменьшается стабильность плотности гнездования (Матанцев, 2006). Внутренняя фрагментация лесных массивов открытыми пространствами гарей и сплошных вырубок приводит к обратным процессам – видовое разнообразие лесных территорий повышается за счет вселения видов открытых пространств (Зайцев, 2006).

Влияние на видовой состав птиц и плотность населения оказывает площадь вырубки. Авифауна небольших по площади вырубок может быть представлена одним – двумя гнездящимися видами, каждый из которых имеет численность в одну – две пары. До определенного предела (2-4 га) видовое богатство возрастает вместе площадью вырубки, дальнейшее увеличение площади вызывает снижение уровня

видового богатства населения птиц вырубок (Krementz, Christie, 2000). Наблюдается зависимость состава фауны птиц вырубок от площади, связанная с размерами индивидуальных территорий гнездящихся видов (Potvin et al., 1999; Jokimaki, Solonen, 2011). Конфигурация вырубок и размеры сохраненного лесного массива также оказывают ощутимое влияние на плотность населения гнездящихся птиц (Drolet et al., 1999).

Вызванные рубками экотонные эффекты лесной авифауны

Фрагментация лесных массивов на более мелкие и их дальнейшее дробление пространствами сплошных вырубок приводит к увеличению протяженности переходных стадий между облесёнными и открытыми пространствами, характеризующихся своеобразными абиотическими и биотическими условиями обитания птиц.

Существование полосы экотонных территорий создает благоприятные условия для проникновения и успешного сосуществования в лесных массивах видов птиц разных экологических комплексов (Елаев, 2001).

Число видов птиц, гнездящихся на внутренних опушках леса, больше, чем видов, гнездящихся на внешней границе лесного массива (Fautsch, Delvingt, Raquet, 2003). Многочисленны там типичные опушечные виды: обыкновенная овсянка, серая славка, лесной конек, но присутствует множество видов птиц, не характерных для внешних опушек и вырубок – пеночка-теньковка (Лапшин, 2000), желтоголовый королек (Будниченко, 1974).

Наряду с предпочтением некоторыми видами птиц внутренних опушек леса, иногда прослеживается и явное их избегание характерными опушечными видами, например мухоловкой-пеструшкой (Jokimaki, Rahko, 1999).

Характерными для лесной экосистемы экотонными местообитаниями также являются недорубы на территории вырубок и естественные ветровальные окна в лесном пологе. Число видов, использующих вырубки с недорубами в 1,5-2 раза превышает данные показатели на стандартных вырубках (Simon, Schwab, Otto, 2002; Бубличенко, 2006). Наличие ветровальных участков на разных стадиях за-

растания – важное условие существования ряда видов птиц в крупных массивах коренных лесов, не затронутых лесозаготовками (Рубцова, 2000; Fuller, 2000).

Опушки, вырубки и ветровальные окна играют определенную роль в заселении лесной зоны птицами, свойственными открытому ландшафту. Создание своеобразных экологических каналов в результате вырубки больших площадей сплошной темнохвойной тайги дало возможность 30 видам расширить ареал (Естафьев, 1997). Например, смещение границы ареала в сторону лесной зоны в разное время отмечалось у тетерева, серой куропатки, перепела, удода, сплюшки, садовой овсянки, юлы (Крезина, 1956), полевого и степного луны (Богомолов, 2001). Движение некоторых таежных видов на юг лесной зоны также связывают с распространением сформированных лесопользованием экотонов – ярким примером является трехпалый дятел и кедровка (Конторщиков, Ярошенко, 1998).

Динамика авифауны в ходе сукцессии вырубок

В литературе, посвященной сукцессиям населения птиц на вырубках в различных регионах гомарктики (Керзина, 1956; Нааранен, 1965/1966; Будниченко, 1974; Шептуховский, 1981; Helle, 1985; Helle, Mönkkönen, 1986; Morgan, Freedman, 1986; Бышнева, Шкляров, 1986; Измайлов, 1986; Ливанов, 1986; Иноземцев, 1987; Ельшин, Каратаев, 1991; Westworth, Telfer, 1993; Helle, Niemi, 1996; Семенов, 1999; Fuller, 2000; King, DeGraaf, 2000; Булахов, 2001; Ивлев, 2001; Куценков, Лебедева, Пантелеев, 2001; Преображенская, 2001; Williams et al., 2001; Johnson, 2002; Fautsch et al., 2003; Keller et al., 2003; Бубличенко, Бубличенко, Романюк, 2005; Зайцев, 2006), данные по видовому составу и численности птиц не сравнимы вследствие различия целей, методик и мест исследования. Но, обобщая результаты этих исследований, можно отметить следующие тенденции динамики населения птиц в ходе сукцессии вырубок. Число видов птиц и их обилие зависят от степени сукцессионного восстановления вырубленного участка. Общее число видов птиц максимально в период развития кустарниковой растительности, затем снижается и снова возвращается к предельным значениям только в спелых лесах с развитой ярусностью. Общая плотность населения птиц на начальных этапах сук-

цессии постепенно возрастает, а при появлении сомкнутого древостоя на всех последующих стадиях незначительно флуктуирует, но формируется при этом различным набором видов на каждой последующей стадии.

Степень изменчивости видового состава птиц, гнездящихся на вырубках значительно выше, чем в спелых лесах, что говорит о субоптимальности данных биотопов для большинства птиц и нерегулярном характере гнездования. Стабильность плотности гнездования на вырубках в сравнении с облесёнными биотопами ниже (Матанцев, 2006).

Изучение заселения вырубок отдельными видами птиц показывает, что некоторые, например, зарянка, зяблик, пеночка-трещотка, в первые годы после рубки отсутствуют, а затем их численность растет вместе с возрастом сообщества. Другие виды, напротив, обосновываются сразу после рубки деревьев, их численность быстро увеличивается, а затем они исчезают. Примерами могут служить овсянка, белая трясогузка. Существуют виды эвритопного типа, обитающие на нескольких или всех стадиях зарастания вырубки – длиннохвостая синица, обыкновенный поползень – при наличии подходящих мест гнездования в экотонных участках или недорубах (Бубличенко, 2006).

Динамика населения птиц в ходе восстановительной сукцессии леса на вырубках заметно различается в южных и северных районах, имеется разница и в общем количестве видов, использующих восстанавливающиеся вырубки – в северных районах оно меньше (Керзина, 1956). Численность и состав населения птиц иногда в большей степени зависят от общего состояния местной фауны птиц, чем от структуры и особенностей лесного биотопа (Курдюков, 2006). В европейском секторе лесной зоны за счет увеличения количества видов европейского типа фауны на территориях, подвергшихся пожарам и рубкам, фаунистическая контрастность (доля участия в населении видов сибирского и европейского типов фаун) группировок птиц коренных и производных лесов отчетливо возрастает с юга на север от широколиственных лесов к тайге (Бутьев, 1969).

Работы по изучению сукцессии населения птиц на вырубках в Восточном Верхневолжье и на прилегающих территориях проводились рядом авторов

(Керзина, 1956; Будниченко, 1974; Шептуховский, 1981). При анализе этих данных, можно отметить, что для каждого этапа сукцессии, начиная с открытых вырубок и заканчивая припевающим и спелым смешанным лесом или сосняком, характерен свой набор гнездящихся птиц. На открытых вырубках доминируют обыкновенный жулан, белая трясогузка, лесной конек. К характерным видам открытых вырубок в лесных районах с неразвитым сельским хозяйством можно отнести канюка (Мельников, 1999). Население птиц закустаренных вырубок представлено опушечными и пойменно-кустарниковыми видами – садовая камышевка, обыкновенный соловей. Доминантами в жердняках являются зяблик, лесной конек, певчий дрозд, пеночка-весничка; жердняк – стадия сукцессии с наиболее низкими показателями разнообразия населения и численности птиц. Доминирующие в припевающих и спелых лесах виды – это зяблик, белобровик и пеночка-теньковка, население птиц этих стадий сукцессии выравнено меньше, чем в жердняках, плотность гнездящихся птиц выше.

Воздействие на население птиц мероприятий по уходу за лесом

Современные методы ведения лесного хозяйства после сплошной рубки в лесах европейского центра России должны способствовать созданию моновидовых, одновозрастных хвойных насаждений (Правила рубок..., 1994). Подобные леса будут иметь меньшую гетерогенность растительности и ее разнообразие, чем первоначальные древостой. Смешанные насаждения поддерживают больше особей и больше видов птиц, чем монокультуры. Методы ведения лесного хозяйства, способствующие замене смешанных лесов однородными, с доминированием одного вида деревьев и упрощенной структурой подлеска, отрицательно сказываются на численности птиц и снижают видовое разнообразие (Hobson, Bayne, 2000). Сообщество гнездящихся птиц, приуроченных к монокультуре ели, например, характеризуется отсутствием дуплогнездников и наземногнездящихся видов (Steverding, Leuschner, 2002). Плотность и разнообразие населения в бореальных орнитоценозах положительно коррелирует с долей лиственных деревьев (Naaranen, 1965/1966).

Для ценных лесных территорий часто рекомендуют не сплошные, а выборочные рубки. При сукцессии растительности после выборочных рубок появляются не пионерные, а толерантные виды, имеющиеся в подросте (Спурр, Барнес, 1984). Система групповой выборочной заготовки древесины поддерживает ограниченное число видов ранней сукцессии и приводит к меньшему разнообразию птиц, чем на лесных территориях, фрагментированных пространствами сплошно-лесосечных вырубок (Costello et al., 2000). Различные уровни сохранения полога сильно влияют на гнездящихся птиц (Beese, Bryant, 1999). Однако даже при выборочной рубке для территории Лабрадора доказано, что численность видов лесных птиц будет оставаться на том же уровне, что и в окружающих, не затронутых рубками лесах, только в том случае, если объем нетронутых лесных территорий будет сохраняться на уровне не менее 71%, а при выборочной рубке сохраняться не менее 56% деревьев верхнего яруса (Simon, Schwab, Diamond, 2000). По прохождении 50-60 лет после выборочной рубки состояние видовой популяции не имеет значимых различий с таковым на ненарушенных участках (Курдюков, 2010). Сообщества птиц сразу после сплошных и выборочных рубок имеют довольно большой уровень сходства (Nagan, 1998).

Выборочные санитарные рубки приводят к исчезновению видов, использующих дупла и гниющие стволы деревьев (Colmant, 1995; Соболев, Шварц, 1998). При таких рубках из сообществ удаляются деревья с различными дефектами и повреждениями ствола и ветвей, наиболее ценные для размещения гнезд хищных птиц (Романов, 2001). Пораженные вредителями лесные территории служат оптимальным кормовым местообитанием для трехпалого дятла – после их расчистки трехпалые дятлы перестают гнездиться на окружающей территории (Pechacek, 1995).

Рубки ухода вызывают отклонения в ходе нормальной сукцессии авифауны в посадках хвойных на месте вырубок. Относительная численность птиц в последующие после ручного или гербицидного осветления два года ниже, чем в естественно развивающихся посадках (Bellefeuille et al., 2001). Проходные рубки, в результате которых сохраняется примесь лиственных деревьев, способствуют

обогащению авифауны, при их полном удалении в ходе проходных рубок в ельниках происходит исчезновение на гнездовании дятлов, синиц, мухоловок (Назаров, 2002).

Изменения в лесной авифауне, вызванные пирогенным фактором

Кратковременная реакция лесных птиц на пожар различается в зависимости от типа местообитания, сезона, интенсивности огня (Keast, 1998). В ответ на палы леса происходит снижение численности птиц, связанных с напочвенным покровом, затем создаются благоприятные возможности для питания птиц на свежих гари с последующим увеличением видового богатства и плотности населения птиц в их ближайших окрестностях, особенно в зимний период (Tailor, 1971; Bendell, 1974; Козленко, Бурский, Конторщиков, 1991; Engstrom, McNair, 1998; Moreira et. al., 2003). Из частных перестроек населения птиц следует особо выделить увеличение обилия дятлов на участках, недавно пройденных огнем и уменьшение обилия синиц (Кулешова, 2009).

Для начальных стадий пирогенной сукцессии леса характерны сниженная кормовая емкость и меньшая защищенность гнездовых биотопов (Мартыненко, 1997). Восстанавливающиеся гари характеризуются нарушенной ценотической средой и относительно высокой продуктивностью, которым соответствует многочисленное, бедное видами сообщество (Бурский, 2009). Вырубки, на которых проводится отжиг порубочных остатков, в первые годы непригодны для гнездования птиц (Тимошкина, 2004).

При условиях, когда сухостой остается на корню, заметно возрастает доля дуплогнездников в населении (Козленко, Бурский, Конторщиков, 1991). В усыхающих жердняках на месте гарей отсутствуют виды птиц, собирающие корм в кронах – пеночка-теньковка, пеночка-трещотка, при выпадении обгоревших стволов происходит резкая перестройка населения: появляется типичная опушечно-кустарниковая авифауна, лежащие кроны и стволы служат гнездовой стацией для обыкновенного жулана, белой трясогузки, варакушки (Кулешова, 2009).

Леса, подвергавшиеся низовым пожарам, отличаются от естественных сниженным видовым разнообразием и более низкой плотностью населения гнездящихся птиц, что обусловлено уничтожением подстилки, валежника и подлеска (Edenius, 2011). В частности, после прохождения низового пожара было отмечено десятикратное снижение численности лесного конька, из-за отсутствия возможности скрытно разместить гнезда на обгорелой черной поверхности почвы. В условиях лесохозяйственного использования горельников неоднородность населения птиц усложняется. Изменения экологической структуры населения птиц в связи с послепожарным разрушением древостоя сходны на всем пространстве лесной зоны. Вне зависимости от фаунистического состава каждый тип горельника при определенном соотношении погибших и вегетирующих деревьев характеризуется стабильной долей в населении птиц разных экологических групп (Кулешова, 2009).

Состояние популяций птиц на зарастающих вырубках и гарях не вполне одинаково, существуют виды, использующие для гнездования исключительно пирогенные сукцессии (Кулешова и др., 1975, 1979; Козленко, 1988; Simon, Schwab, Otto, 2002).

Пирогенная динамика лесных сообществ является основной причиной динамики авифауны в лесах, не подвергающихся воздействию лесозэксплуатации (Бурский, 2009). На целом ряде территорий периодическое воздействие огня привело к распространению сосновых лесов и пульсирующей динамике населения птиц, связанной с периодическими выгораниями (Кулешова, 2009). Достижение климаксовой стадии в бореальных сообществах птиц после пожаров возможно по прошествии нескольких сотен лет (Heinselman, 1996).

ГЛАВА 2

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

2.1. Методы исследования

Используемая терминология

Терминология, связанная с лесным хозяйством, устоявшаяся, но в источниках различной направленности (лесоведческие исследования, лесное хозяйство, экология леса) имеет свою специфику, поэтому есть необходимость в точном определении некоторых терминов, используемых в данной работе (Лесное хозяйство: Терминологический словарь, 2002).

Лесопользование – это использование участков лесного фонда и участков лесов, не входящих в лесной фонд, в установленных лесным законодательством целях и порядке (использование древесных, охотничьих, рекреационных ресурсов и др.). *Лесоэксплуатация* – это заготовка различных видов лесного сырья.

Рубки леса – вырубка деревьев и удаление их из леса с целью получения древесины, а также возобновления, оздоровления и повышения продуктивности леса. Рубками *главного пользования* называются рубки спелого леса. Они бывают *выборочные, сплошные и постепенные*. По размерам участков выделяют *сплошнолесосечные рубки* — небольшими, строго ограниченными участками, и *концентрированные* — большими площадями. *Рубки ухода* — периодические вырубki в лесах части деревьев, не достигших возраста спелости, с целью обеспечить преобладание ценных древесных пород, улучшить качество древесины, повысить продуктивность леса и его полезные функции. Выделяются следующие основные виды рубок ухода: *осветления* (в молодняках), *прореживания, проходные рубки, рубки обновления и перестройки* насаждений. При рубках ухода должны вырубать от 10% до 40% запаса древостоев, их повторяют: осветления и прочистки — через 2-3 года, прореживания — через 5-10 лет, проходные — через 10-15 лет. *Санитарные рубки* проводятся с целью оздоровления леса в молодых, средневозрастных, спелых и перестойных древостоях, поврежденных пожарами, насекомыми, пораженных болезнями и

т.п. *Подсочка* – искусственное ранение растущих деревьев для получения живицы и осмола.

Лесные культуры – участки насаждений искусственного происхождения, созданные посевом или посадкой леса, реконструкцией насаждений. Лесные культуры разделяются на *сомкнувшиеся* (переведенные в категорию покрытых лесом земель) и *несомкнувшиеся* (вырубки и гари). *Вырубка* – лесная территория, на которой лес сведен в результате проведения сплошных рубок, а его молодое поколение еще не сомкнулось кронами. *Гарь* – лесная территория, поврежденная пожаром до степени прекращения роста. В зависимости от возраста спелости различают *молодняки*, *средневозрастные*, *приспевающие*, *спелые* и *старовозрастные* насаждения и леса.

Некоторые экологические понятия, используемые в работе, могут иметь неоднозначную трактовку, поэтому ниже обозначены основные использованные термины.

Вторичную сукцессию леса, вызванную рубками, мы рассматриваем как *демутационную*: *демутация* – восстановительная сукцессия, заканчивающаяся не климаксом, а антропогенным субклимаксом (боры-вересчатники, хвойно-мелколиственные леса) т. к. она зачастую является *антроподинамической* (за счет лесохозяйственных мероприятий) (Сергеев, 1997).

Местообитания – отдельные биогеоценозы, используемые птицами в качестве среды обитания (в данной работе синонимом является *биотоп*). *Стация* – часть местообитания, используемая для определенных целей (кормовых, репродуктивных). *Микроместообитаниями* в данной работе являются станции, условия которых отличаются от условий окружающего биотопа, занимающие небольшую площадь (отдельные семенные деревья, кучи веточного мусора). *Экотонными* мы считали местообитания, условия которых отличаются от условий рассматриваемого биотопа, а также от окружающего биогеоценоза, занимающие значимую площадь биотопа (опушки вырубок, куртины старовозрастных деревьев, переувлажнённые понижения).

Описание изучаемых биотопов

Описание биотопа проводилось в ходе обследования, поэтому отражает не все реальные характеристики растительного сообщества вырубок, а только их срез на момент репродуктивного периода птиц – наиболее важные параметры, влияющие на гнездовую экологию.

В описание входили следующие параметры:

1. ландшафтно-географический район исследования,
2. год и тип рубки (устанавливался по деляночным столбам),
3. площадь (измерялась с использованием GPS-навигатора),
4. стадия сукцессии – для биотопов с несомкнутым древесным ярусом (с травяным покровом, закустаренная или несомкнутый жердняк) или степень спелости лесных культур (молодняк, средневозрастной, припевающий, спелый),
5. доминирующие растения в каждом ярусе (названия растений приводятся по сводке С. К. Черепанова (1995)) их относительное обилие (проективное покрытие травостоя*, распространение кустарника*, мелколиственного подроста* и хвойного подроста*, старовозрастных деревьев*),
6. доля открытого пространства*, выраженность опушки*, выраженность растительных ярусов*, мозаичность*, наличие заболоченностей* и пройденных пожаром участков*,
7. степень нарушения лесной постилки*, степень нарушения сомкнутости крон*,
8. наличие порубочных остатков* и стадия их деструкции.

Параметры, отмеченные знаком «*», измерялись в ходе описания биотопов путем ранжирования по шкале от 0 до 3 или от -3 до 3 (сомкнутость крон и целостность лесной подстилки).

Методика определения численности птиц

Для оценки численности гнездящихся птиц был использован метод учета на пробных площадках с картированием гнездовых территорий (Наумов, 1963; Tomialojc, 1976; Hermann, 1977; Песенко, 1982; Гудина, 1999) – его использование позволяет получить наиболее точные и сопоставимые данные (Подольский, 1986).

Вся территория, подвергшаяся рубке (в случае сплошнолесосечных рубок или рубок ухода небольшой площади) или ее часть принималась за пробную площадку и тщательно картировалась с нанесением всех ориентиров. В такие карты заносились данные об отмеченных в ходе посещений на вырубках и опушке (если она имелась) по голосам или визуальным птицам, найденным гнездах, следах жизнедеятельности. Пробные площадки посещались в разные этапы гнездового периода (май-июнь). На каждой площадке проводилось 3-5 утренних учетов (начало около 5:00) и 1-2 вечерних (начало около 20:00), кроме того, на каждой площадке было проведено несколько длительных дневных посещений – для поиска и описания гнезд. Количество посещений варьировало в зависимости от различий в структуре сообщества и, как следствие, разном количестве времени, необходимом для полного выявления всех гнездовых территорий. После перенесения данных о регистрациях и найденных гнездах с карт посещения на видовые карты, определялось количество гнездовых участков каждого вида на площадке.

Методики анализа данных

Русские и латинские названия птиц и их систематика в работе приводятся по сводке Коблика Е. А., Редькина Я. А., Архипова В. Ю. (2006). Достоверность гнездования вида в обследованных биотопах при отсутствии возможности обнаружения гнезда определялась по критериям, рекомендованным The EBCC Atlas of European breeding birds (1997).

Выделение фаунистических комплексов основывалось на фауно-географической характеристике Палеарктики (Белик, 2006), экологических – на примере деления авифауны Среднего Поволжья (Рахимов, 2002).

Плотность населения (N_i) гнездящихся пар рассчитывалась на 1 га. Исходя из полученных значений рассчитывалась доля участия вида в населении (P_i) в % и долях от единицы для расчета индексов. Для оценки изменений разнообразия населения птиц рассчитывали индексы разнообразия (H_s) (мера видовой неоднородности) (1) и равномерность распределения (E_h) (выравненность) по Шеннону-Винеру (2), а также обратный индекс разнообразия Симпсона (D_s), чувствительный к присутствию доминантных видов (3) и равномерность распределения по Симпсону (E_d), (4) (Песенко, 1982; Бигон, Харпер, Таундсен, 1989, Мэгарран, 1992):

$$H_s = -\sum P_i \ln P_i \quad (1); \quad E_h = \frac{H_s}{\ln N} \quad (2); \quad D_s = \frac{1}{\sum P_i^2} \quad (3); \quad E_d = \frac{D_s}{N} \quad (4),$$

где P_i – доля участия вида в населении, N – число видов в системе.

Для установления уровня и характера взаимосвязей показателей разнообразия населения птиц с параметрами анализируемых местообитаний, выраженных в баллах, использовался коэффициент ранговой корреляции Спирмена. Статистическая значимость различий средних показателей разнообразия между выделенными сукцессионными типами определялась t -критерием Стьюдента. Нормальность распределения данных в сравниваемых группах местообитаний оценивалась тестом Колмогорова-Смирнова с поправкой Лилиенфорс.

Кластерный анализ проводился на основе евклидовых дистанций между количественными характеристиками населения птиц в местообитаниях:

$$\text{расстояние } (x,y) = \{\sum_i (x_i - y_i)^2\}^{1/2} \quad (5),$$

с объединением по правилу «ближнего соседа» (метод одиночной связи).

Для выявления сходства населения птиц разных местообитаний использованы коэффициенты сходства Жаккара-Наумова (Наумов, 1964), расширенные по численности ($I_i(N_i)$) и по доминированию ($I_i(P_i)$):

$$I_i(N_i) = \frac{\sum_{\min}(N_{i1}N_{i2})}{\sum_{\max}(N_{i1}N_{i2})}, (6); \quad I_i(P_i) = \frac{\sum_{\min}(P_{i1}P_{i2})}{\sum_{\max}(P_{i1}P_{i2})}, (7).$$

Индекс определяли как отношение суммы минимальных значений численности / доминирования каждого вида из отмеченных в паре сравниваемых местообитаний, к сумме максимальных значений.

На основе матрицы индексов сходства была проведена процедура многомерного шкалирования, являющаяся способом наиболее эффективного размещения сообществ, максимально приближенно сохраняющим дистанции между ними (Шитиков, Розенберг, 2013):

$$L\{S\} = D2 + E, (8); \quad P_{hi} = S[d_{ij} - f(\delta_{ij})]^2, (9)$$

где $L\{S\}$ – линейное преобразование исходной матрицы расстояний, $D2$ – полученная матрица расстояний, E – матрица отклонений модели от исходных данных, P_{hi} – величина стресса в текущей конфигурации, d_{ij} – воспроизведенные расстояния в пространстве заданной размерности, δ_{ij} – исходное расстояние, $f(\delta_{ij})$ – монотонное преобразование исходных расстояний. Суммирование ведется по всем расстояниям.

Ординация проводилась также методом анализа избыточности, являющимся расширением регрессионного анализа при моделировании многомерного отклика данных. Термин «избыточность» является синонимом «объясненной дисперсии» (Шитиков, Розенберг, 2013):

$$Y = f(X), (10)$$

где Y – матрица $m \times n$, содержащая центрированные значения плотности y_{ij} по m видам (строки) и n местообитаниям (столбцы); X – матрица $q \times n$, в которой j -я строка содержит центрированные значения фактора среды x_{kj} . Характер распределения $\{y_{kj}\}$ дополнительно описывается с помощью гауссовой модели отклика, в которой объясняющая переменная является линейной комбинацией факторов окружающей среды $\{c_k \times x_{ji}\}$.

Технически эта процедура выглядит следующим образом:

- рассчитывается регрессия каждой переменной y_i на таблицу факторов X , в результате чего вычисляются предикторные значения y_{ij} и остатки y_{res} ;
- выполняется анализ главных компонент матрицы $\hat{Y}$ и вычисляются собственные значения и собственные векторы U ;
- матрица U используется для расчета компонентов ординации двух типов: -
 - * общих взвешенных сумм счетов объектов (scores YU)
 - * сумм счетов, обусловленных линейными комбинациями влияющих факторов среды (site constraints $\hat{Y}U$);
- анализ главных компонент выполняется также с матрицей остатков множественной регрессии Y_{res} и рассчитываются оси главных компонент, независимые от влияния внешних факторов.

Расчеты проводились в среде R (R Core Team, 2015) и при помощи программных пакетов Excel (Microsoft, 2010) и STATISTICA 10.0 Russian (StatSoft, 2010).

2.2. Материалы исследования

Материалом для данной работы (Таблица 1) послужили данные учетов птиц в гнездовой период на лесных территориях, подвергавшихся в разное время сплошным, выборочным и санитарным рубкам, а также уходу за лесонасаждениями, собранные в пределах трех стационаров, охватывающих основные типы эксплуатируемых лесов региона.

Учеты на пробных площадках проведены в полевые сезоны 2006 – 2010 гг. Всего обследовано 38 площадок площадью от 1.75 га до 30 га. Общая площадь всех обследованных биотопов составила 324.5 га, с учетом многолетних и многократных посещений около 1300 га. В ходе площадочных учетов выявлен 461 гнездовой участок 46 видов птиц. Почти для всех видов установлены особенности расположения гнезд в изучаемых биотопах.

Таблица 1

Материалы площадочных учетов, использованные в работе

Стацио- нары и их площадь		Тип леса	Вид рубки	Биотопы	№	Год рубки	Год учета	Пло- щадь (га)	п видов птиц	N гнездо- вых участков	
Плѣсский	180 км²	Ель- ники	Сплошные	Свежая вырубка	7	2005	2007	2,1	6	7	
				Зарастающая вырубка	8	1999	2007	4,4	11	23	
				Жердняк на вырубке	9	1992	2007	2,3	6	12	
		Свежая вырубка		1	2003	2006	2,2	6	8		
		Зарастающая вырубка		2	2000	2006	3,4	12	20		
		Жердняк на вырубке		3	1994	2006	1,8	7	9		
		Свежая вырубка		4	2005	2008	1,7	5	6		
		Зарастающая вырубка		5	2001	2008	2,3	8	11		
		Жердняк на вырубке		6	1992	2008	2,6	7	8		
		Проходные	Свежая вырубка	28	2007	2008	2,6	11	19		
			Вырубка с порослью	29	?	2008	4,6	8	16		
		Выборочная рубка		25	2006	2008	8,6	8	8		
		Рубка переформирования		27	2008	2008	8,3	5	6		
		Санитарная рубка		26	2007	2008	3,4	7	9		
		Приспевающий лес (контроль)		30	-	2008	5	9	11		
Балахнинский	94 км²	Сосняки	Интразональные задровые	Расчистка гарей	Расчищенная гарь	19	?	2007	30	7	29
					Зарастающая гарь	21	?	2007	30	11	21
					Жердняк на гари	23	?	2007	30	7	25
					Расчищенная гарь	20	?	2008	10	7	11
					Зарастающая гарь	22	?	2008	10	9	12
					Жердняк на гари	24	?	2008	10	4	11
			Сплошные	Свежая вырубка	10	2005	2006	4	3	4	
				Зарастающая вырубка	12	1995	2006	4	4	5	
				Жердняк на вырубке	14	?	2006	4	3	7	
				Свежая вырубка	11	2005	2007	4	2	3	
				Зарастающая вырубка	13	1995	2007	4	4	4	
				Жердняк на вырубке	15	?	2007	4	2	4	
			Прорежи- вания	Молодняк	31	2003	2009	13	3	8	
				Среднеспелый	32	1999	2009	14	6	28	
				Приспевающий	33	2007	2009	13	7	23	
			Проходные	Свежая вырубка	35	2009	2010	4,5	6	12	
				Вырубка с порослью	36	2002	2010	5,3	5	12	
			Санитар- ные	Свежая вырубка	37	2008	2010	15	3	3	
				Вырубка с порослью	38	2005	2010	30	4	7	
			Спелый лес с подсочкой		34	-	2009	16	12	29	
Красно- горский	42 км²	Тайга	Сплошные	Свежая вырубка	16	2008	2010	5,1	8	9	
				Зарастающая вырубка	17	2005	2010	5,7	10	14	
				Жердняк на вырубке	18	?	2010	5	7	7	
3	316 км²	3	4	5	38	38	1992-2009	2006-2010	324	46	461

ГЛАВА 3

ХАРАКТЕРИСТИКА МЕСТА ИССЛЕДОВАНИЯ

3.1. Характеристика природных особенностей Восточного Верхневолжья

Восточная часть Верхневолжья – регион, расположенный в центре нечерноземной зоны Восточно-Европейской (Русской) равнины между 56° с.ш., 39° в.д. и 58° с.ш., 44° в.д. в бассейне реки Волги в пределах Горьковского водохранилища. Южной границей региона является р. Клязьма, западной р. Нерль (волжская), с севера и востока регион условно ограничен линией водораздела бассейна Волги (Рисунок 1). Административно регион располагается на территории всей Ивановской, юга Костромской, севера Владимирской, востока Ярославской и Сокольского района Нижегородской области (Мельников, 1999).

По характеру рельефа территорию можно разделить на 5 частей:

В северо-западной части, от оз. Неро в Ярославской области до г. Плес, тянется Ростовско-Плесская моренная гряда. Она представляет собой группу невысоких холмов с плоскими вершинами и пологими склонами, которые разделены между собой долинами рек, озерами, торфяными болотами, сырыми лугами, темнохвойными лесными массивами. Высота гряды 150 – 183 метров, самая высокая точка – 195 м. Эта гряда служит Волжско-Клязьминским водоразделом.

Центральная часть территории представлена пологоволнистой слабо облесенной равниной, пересеченной долинами рек Лух, Теза, Уводь, Нерль и их притоками. Высота равнины центральной части снижается от 150 метров на севере до 70 метров на юге.

На крайнем юго-востоке по левобережью реки Клязьма протянута часть Балахнинской низменности. Она представляет собой задровую долину с часто выгорающими сосняками на песчаных почвах и большим количеством мелких озер и торфяных болот. Высота ее не превышает 75 – 85 метров над уровнем моря.

Юго-западная часть региона находится на территории Владимирского ополья. Это безлесная волнистая равнина, изрезанная густой сетью оврагов и балок. Абсолютная высота ее – от 125 до 200 метров.

Левобережье Волги занято низменной пологоволнистой заболоченной равниной, покрытой лесами, в пределах которой расположены поймы многочисленных волжских притоков (Новичков, 2003), водораздел здесь нередко отстоит от Волги на значительном расстоянии, что не позволяет четко ограничить территорию региона с севера и северо-востока, рассматривая бассейны левых волжских притоков только в их низовьях и приустьевых расширениях.

Речная сеть густая, реки довольно равномерно распределены по территории. Все они принадлежат бассейну Волги, которая пересекает северную (русловой участок Горьковского водохранилища) и восточную (озерный участок Горьковского водохранилища) часть региона. Имеется большое количество небольших озер карстового, ледникового и старичного происхождения; болота занимают 3% территории, главным образом по долинам рек Клязьма, Немда, Унжа и их притокам.

Климат Восточного Верхневолжья умеренно-континентальный, количество осадков за вегетационный период от 300 до 350 мм. (Атлас Костромской области, 1975; Ивановская область, 1996; Историко-географический атлас Ивановской области, 2007).

3.2. Лесорастительное районирование Восточного Верхневолжья

Восточная часть Верхневолжья сильно мозаична, имеет сложную структуру растительности. По территории с северо-запада на юго-восток проходит граница двух подзон лесной зоны – южной тайги и смешанных лесов (Курнаев, 1982). Южная граница зоны тайги представляет собой сложный природно-антропогенный комплекс, в формировании и развитии которого уже на протяжении многих столетий хозяйственная деятельность человека играет решающую роль (в том числе и в формировании границы природных зон). Переход от типич-

ных южнотаёжных экосистем к хвойно-широколиственным и широколиственным лесам настолько постепенный, что четкие границы здесь отсутствуют (Неронов, 1999). Различия между массивами вторичных лесов, связанные со спецификой технологии и способов рубок, часто оказываются более значительными, чем различия между соседними с тайгой зонами (Ярошенко и др., 2001). Регион охватывает часть Унженско-Ветлужской таежной провинции, а также среднерусскую и мещерскую провинции смешанных лесов (Курнаев, 1982).

По преобладающему типу лесов, характеру почвенного покрова и степени предшествующего и современного лесохозяйственного использования территорию региона можно разделить на 3 лесохозяйственных района: центральный, с большим распространением мелколиственных и смешанных лесов, а также молодых посадок хвойных – значительно изменен рубками в предыдущее время, восточный – на него приходится основной объем современных лесозаготовок, заволжский – с наименее развитой лесозаготовительной инфраструктурой и все еще довольно большой площадью старовозрастных хвойных лесов.

Большое значение имеют интразональные формы ландшафта, среди которых наиболее значимы поймы рек Волга, Клязьма, участки Владимирского ополья на юго-западе, зандровые сосняки Балахнинской низменности на юго-востоке.

Лесами занято около 40% территории региона, что составляет около 1 млн. га. Наиболее распространены хвойные леса (55% площади всех лесов) (Шалыганова, 1976). По характеру естественной лесной растительности в пределах рассматриваемой территории наиболее четко выделяются следующие 2 основные части. Первая – моренные равнинные пространства, на долю которых приходится большая площадь рассматриваемой территории. Еловые леса там произрастают, главным образом, на дерново-подзолистых тяжело и среднесуглинистых почвах. Чаще всего встречаются ельник-кисличник, ельник-черничник. Сосновые лесонасаждения – боры-зеленомошники (чистый, брусничник, черничник) встречаются реже, в наиболее населенных районах центральной части региона. Сейчас большие площади занимают мелколиственные леса, в которых преобладает береза, осина, ольха, часто с примесью хвойных. Вторая часть – обширная водно-ледниковая Балахнин-

ская низменность с примыкающими долинами крупных рек, характеризующаяся преобладанием сухих сосновых лесов и частыми пожарами. Наибольшие площади там занимают боры-беломошники, боры-вересчатники, изредка, в окруженных болотами рефугиумах, встречаются хвойно-широколиственные леса, сложенные дубом, липой, елью, сосной.

Исходя из естественноисторических условий, коренными типами леса на территории области следует считать хвойные и хвойно-широколиственные леса, а коренными видами древесных растений – ель, сосну, дуб, липу. Большое распространение мелколиственных видов связано в основном с деятельностью человека (Шалыганова, 1976).

3.3. Интенсивность лесозаготовки и мероприятий по уходу за лесом в Восточном Верхневолжье (на примере Ивановской области)

На момент проведения исследования в Ивановской области основная часть лесозаготовок приходится на восточные районы.

В последние два десятилетия наряду со сплошными рубками проводятся выборочные рубки главного пользования (17% от РГП), большое распространение получили санитарные рубки. Площадь лесов, пройденных санитарными рубками, во всех лесничествах намного превышала запланированную, а фактический выход древесины только по официальным данным превысил план в 2-3 раза (Лесной план ..., 2008).

Из рубок ухода на территории Ивановской области наиболее распространены проходные рубки, редки рубки прореживания, переформирования. В последние годы увеличилось количество рубок под линейные объекты. Лесовосстановление проводили примерно на 50% площадей, затронутых рубками и пожарами.

Потенциально пожароопасными являются сосновые леса юго-востока Ивановской области. Низовые пожары там фиксируются ежегодно (Лесной план ..., 2008), последние крупные верховые пожары, затронувшие значительные площади, регистрировались в 2002 и 2010 годах.

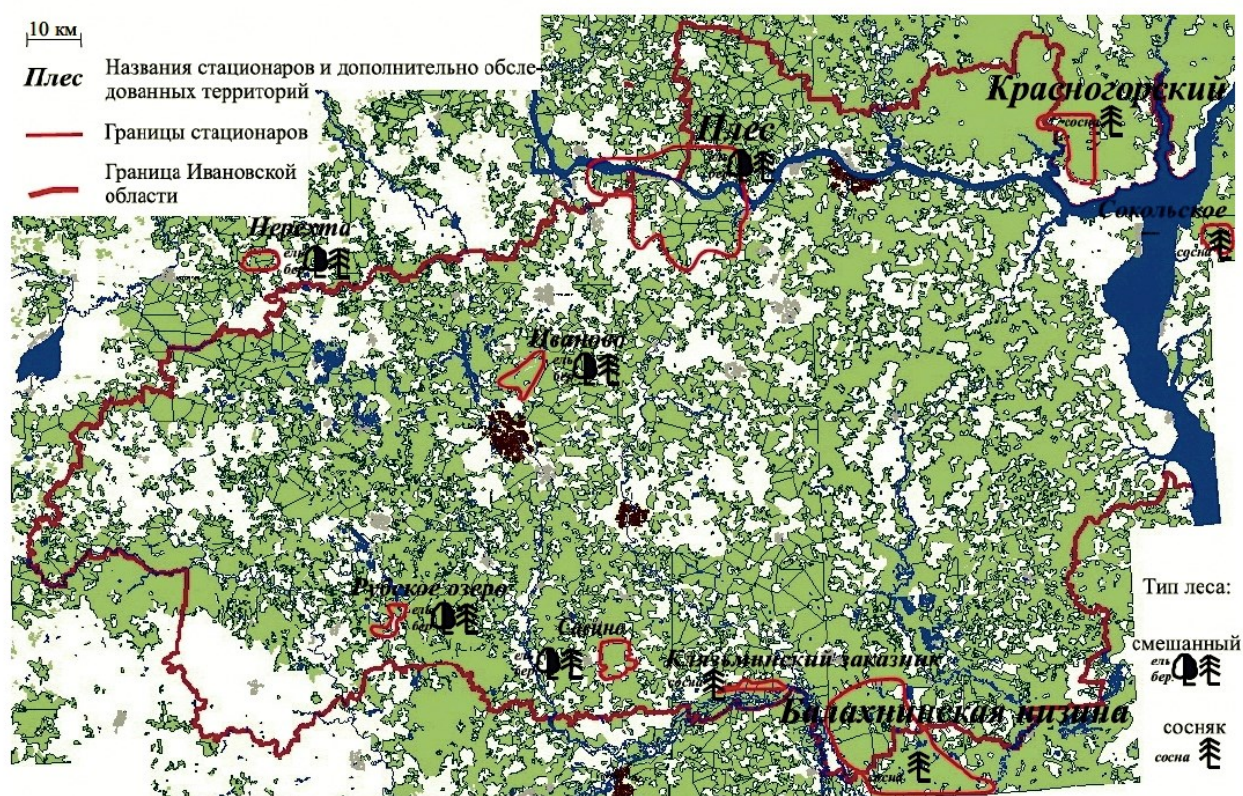
Следует отметить, что в соседних областях, относящихся к территории Восточного Верхневолжья, методы лесопользования отличаются от описанных выше, это обусловлено как различиями в состоянии лесного фонда, так и уровнем экономического развития регионов.

3.4. Характеристика лесов изучаемых стационаров и их использования

Работа велась на 3 стационарах (Рисунок 1), леса которых наиболее типичны для Восточного Верхневолжья, а лесопользование, в т.ч. и лесозэксплуатация на протяжении нескольких десятилетий постоянно поддерживаются на среднем уровне интенсивности.

Рисунок 1

Карта-схема расположения стационаров на территории Восточного Верхневолжья



Ельники и вторичные смешанные елово-мелколиственные леса обследовались на территории Приволжского и Вичугского административных районов Ива-

новской области, а также Красносельского района Костромской области (стационар «Плес»). Сосняки изучали на примере Заволжского и Кинешемского районов Ивановской области и Кадыйского района Костромской (стационар «Красногорский») области и на примере Южского района Ивановской области и Вязниковского района Владимирской области (стационар «Балахнинская низина»).

В дополнение проведены наблюдения на территориях эксплуатируемых лесов, которые не удалось охватить стационарными исследованиями, расположенных в Ивановском, Тейковском и Савинском районах Ивановской области, Нерехтском районе Костромской области (смешанные леса сходные с лесами стационара «Плес») и Сокольском районе Нижегородской области (сосняки и ельники, сходные с лесами стационара «Красногорский»).

На территории стационара "Плес", так же, как и на большей части Восточного Верхневолжья, распространены смешанные елово-мелколиственные леса, произрастающие на тяжелосуглинистых почвах центральной, равнинной части региона. Площадь стационара 180 км², 140 км² на ней занимают лесные территории. Лесные массивы смешанных культур различны по площади – от 1 до 25 км², перемежаются сельхозугодиями и залежами. Там распространены в основном санитарные рубки, краевые и проходные рубки ухода, редко сплошные рубки площадью до 6 га. Еловые леса встречаются на территориях, удаленных от основных транспортных путей, например большой массив на водоразделе Волги и Клязьмы, ограниченный болотами в истоках р. Теза и изгибом Горьковского водохранилища – в пределах данного лесного массива (площадь около 100 км²) и сконцентрирована в последние десятилетия большая часть рубок главного пользования на стационаре.

В пределах стационара "Балахнинская низина" распространены сосновые леса (беломошники, вересчатники), произрастающие на песчаных и супесчаных почвах Балахнинской низменности. Все старовозрастные боры во время проведения исследования были вовлечены в подсочку, или были вовлечены в нее ранее.

В этих лесах применяют в основном выборочные, краевые рубки и сплошные рубки площадью до 6 га. Молодняки, средневозрастные и приспевающие

культуры подвергаются рубкам ухода: прореживаниям, переформированию, гари – санитарным рубкам. Особенности данной территории является не только своеобразный характер растительности – интразональные зандровые сосняки не перемежающиеся сельскохозяйственными угодьями, но и повышенная опасность возникновения лесных пожаров, после которых обгоревшая древесина удаляется, а после рубки производится посадка сосны. Площадь территории, ежегодно обследуемой в этом районе – 94 км², 30% (после пожаров 2010 – 70%) на ней занимают гари различного года расчистки. Примыкающие к стационару с запада и сходные по биотическим условиям сосняки, произрастающие на плакорной части территории Клязьминского заказника в настоящее время имеют отличия в характере лесозащелупатации и ухода за лесонасаждениями. Так вместо прореживаний там производятся санитарные рубки, сплошнолесосечные рубки малой площади заменяются обширными концентрированными проходными рубками, вдоль опушек которых в основном и расположены санитарные. Сбор живицы в лесах заказника не производится уже много лет, территория не подвергалась крупным лесным пожарам длительное время, леса заказника соседствуют с сельхозугодьями.

Леса Красногорского стационара относятся к южной границе южной тайги. На территории стационара преобладают сосняки, произрастающие на песчаных аллювиальных почвах, немного реже встречаются еловые леса. Интенсивные рубки, проведенные в лесах стационара в течение двух последних десятилетий XX в. привели к распространению довольно крупных выделов березовых молодняков, сконцентрированных вдоль рек, дорог и просек. В настоящее время большинство рубок проводится в сосняках. Территорий, на которых проводились рубки ухода, на месте найти не удалось, хотя в отчетах лесничеств эти рубки фигурируют. Сельхозугодья на территории стационара отсутствуют. Как особенность данного стационара нельзя не отметить огромное количество искусственных дуплянок, развешанных вдоль всех дорог, просек, опушек и вырубок в лесах, что значительно увеличивает численность дуплогнездников.

3.5. Геоботаническое описание обследованных биотопов

Степень выраженности основных структурных характеристик рассматриваемых ниже биотопов представлена в Таблице 2.

Сукцессионные биотопы на месте сплошных вырубок

Для выявления динамики авифауны на начальных стадиях сукцессии леса после сплошнолесосечных рубок до смыкания древостоя кронами были обследованы сукцессионные ряды рубок на территории 3 стационаров, охватывающих основные типы эксплуатируемых лесов региона – смешанные елово-мелколиственные леса, ельники (стационар «**Плес**»), зандровые сосняки-беломошники (стационар «**Балахнинская низина**»), сосняки-брусничники (стационар «**Красногорский**»). Каждый ряд подбирался в пределах одного лесного массива. Каждый сукцессионный ряд рубок объединяет по три площадки, характеризующиеся различной степенью сукцессионного зарастания. Рубка на участках производилась в течение одного года. Все вырубки с относительно ровным рельефом. Площадки перечисляются по градиенту восстановления. Нумерация площадок сквозная во всей работе.

На территории стационара "**Плес**" обследовано 3 сукцессионных ряда в 2 типах эксплуатируемых лесов.

Вырубки смешанных лесов

Сукцессионный ряд № 1 (с сохранившейся посадкой):

1. Свежая рубка, площадь которой составляет 2.2 гектара. Рубка проводилась в 2003 году. Границей вырубки с южной стороны является дорога, отделяющая ее от более поздней вырубки, с трёх других сторон окружена смешанным лесом со слабо выраженной опушкой – небольшие заросли рябины обыкновенной (*Sorbus aucuparia*), кусты ивы козьей (*Salix caprea*). Проективное покрытие травостоя от 60 до 100 % на различных участках. Среди травянистых растений преобладают земляника лесная (*Fragaria vesca*), мятли-

ки (*Poa* sp.), луговик дернистый (*Deschampsia cespitosa*), Иван-чай узколистный (*Chamaenerion angustifolium*). На вырубке местами непроходимые заросли малины обыкновенной (*Rubus idaeus*). Имеется редкий рябиновый подрост, высотой до двух метров, кусты крушины ломкой (*Frangula alnus*), ива (*Salix* sp.). Колеи, образованные лесозаготовительной техникой по краям заросли шиповником майским (*Rosa majalis*). После рубки осталось несколько сухих берёз (*Betula pubescens* / *alba*), осин (*Populus tremula*), а также семенные ели (*Picea abies*) и сосны (*Pinus silvestris*) с южной стороны вырубки. На следующий год после рубки произведена посадка ели, еще не прижившаяся на момент обследования. На вырубке осталось множество порубочных остатков, пни не имеют следов деструкции.

2. Вырубка с низким древесным подростом, занимающая площадь 3.4 гектара. Рубка произведена в 2000 году. С трех сторон она окружена опушкой смешанного леса. С запада граничит с площадкой, вырубленной раньше – на границе этих площадок заросли черемухи обыкновенной (*Padus avium*) и рябины и несколько старовозрастных елей. Травянистые растения представлены снытью обыкновенной (*Aegoropodium podagraria*), иван-чаем, крапивой двудомной (*Urtica dioica*). Во многих местах – сплошной подрост из черемухи и осины высотой до трёх метров, встречается малина. Ближе к периферии – заросли ивы и крушины. Местами сохранилась довольно густая еловая посадка высотой около 0.5-1 метр. На территории вырубки сохранилось более десятка отдельно стоящих деревьев высотой 4-8 метров: ели, клен остролистный (*Acer platanoides*), дуб черешчатый (*Сvercus rubrum*), черемуха, осина. Порубочные остатки собраны в кучи на краях вырубки, их деструктивные изменения слабо выражены.

3. Вырубка с высоким древесным подростом, занимающая площадь 1.8 гектара. Год рубки – 1994-й. С трех сторон вырубка окружена смешанным лесом, с южной стороны – старая просека, от которой вырубку отделяет ряд высоких елей. Кустарниковый и травянистый ярус плохо развиты – одиночные ивы, сныть, звездчатка злаковидная (*Stellaria graminea*), местами зеленые

мхи. Древесный подрост из берёзы, рябины, лещины обыкновенной (*Corylus avellana*) и дуба образует жердняк высотой до 7 метров, ещё не полностью сомкнувшийся кронами. Под ними – еловая посадка высотой 1-4 метра, плотность ее варьирует, есть места, где ель не прижилась. Имеются и нетронутые в ходе рубки высокие ели. Уже сформирована лесная подстилка. Пни несут заметные следы деструктивных изменений, поросли зелеными мхами.

Сукцессионный ряд № 2 (с заболачиванием):

4. Свежая вырубка площадью 1.7 гектара. Рубка проводилась в 2005 году. Вырубка находится в массиве смешанного леса в 700 м от просеки, к которой от южного края вырубки ведут две лесовозные дороги. Опушка из рябиновых зарослей с, несколькими молодыми елями. Проективное покрытие травостоя редко достигает 60 %, на некоторых участках травянистый покров еще не сформирован. Среди травянистых растений преобладают мятлики, луговик, иван-чай. Полукустарники представлены малиной. Подрост ив и рябины не превышает метра. В колеях и волоках постоянно держится вода. Из семенных деревьев сохранены ель и несколько берез, а также еловый подрост около 4 метров высотой. На следующий год после порубки произведена посадка ели. Вырубка захламлена веточным мусором, пни ещё не начали разрушаться, в двух местах имеются следы сжигания порубочных остатков.

5. Закустаренная вырубка площадью 2.3 гектара. Рубка произведена в 2001 году. С трех сторон окружена смешанным лесом, с востока граничит с просекой, от которой отделена полосой из старовозрастных елей и берез. Травянистые растения представлены снытью, иван-чаем, крапивой, злаковыми. Подрост из черемухи, осины и березы высотой до двух метров чередуется с кустарниками – ивой и крушиной. Еловая посадка полностью усохла. На территории вырубки сохранилось несколько семенных елей, черемуха, сосна. Порубочные остатки собраны в кучи у края вырубки.

6. Жер

дняк на вырубке площадью 2.6 гектара. Год рубки – 1992-й. С севера и запада территория граничит с просеками в смешанном лесу, кустарниковый ярус составляют несколько экземпляров лещины. Древесный подрост из берёзы, рябины и дуба образует жердняк высотой 3-7 метров, ещё не полностью сомкнувшийся кронами, под которым почти не сохранилась еловая посадка. Имеются и нетронутые в ходе рубки высокие берёзы и ели. Уже сформирована лесная подстилка.

Вырубки ельников

7. Свежая вырубка, площадью 2.1 гектара, 2005 года рубки. С трех сторон окружена ельником-кисличником, западной границей служит полоса старовозрастных елей. Травяной покров хорошо сформирован, его проективное покрытие 80-100 %, доминирующие виды – вейник лесной (*Calamagrostis arundinacea*), мятлики, иван-чай. На территории вырубки 3 отдельно стоящих куста ивы чернеющей (*S. myrsinifolia*), и около десятка молодых берёз высотой до 6 метров. Посадка саженцев ели, произведенная сразу после рубки, сохранилась местами. Порубочные остатки сложены на границе с лесом.

8. Закустаренная вырубка, 1999 г., площадью 4.4 гектара со всех сторон окруженная лесом. К краю леса от вырубки ведут просеки длиной 100 м. Из травянистой растительности сохранились крупные куртины вейника и мятлика, земляника. Вырубка почти полностью поросла лещиной с вкраплениями черемухи. Древесный подрост не превышает высотой окружающего кустарника (до 3 метров), представлен осиной, берёзой, посадка ели также не сохранилась. Пни разрушены слабо, порубочные остатки распределены по территории – неубранные стволы начали разрушаться.

9. Несомкнутый березовый жердняк высотой до 6 метров, 1992 года рубки площадью 2.3 гектара. Вырубка расположена вдоль заброшенной лесной дороги, отделена от нее линией старовозрастных елей с подлеском из лещины, под которыми свалены в кучи старые порубочные остатки. Травянистый ярус представлен снытью, единичными куртинами злаковых, из кустарников присутствует высокий, 4-5 метра высотой, лещинник. Местами со-

хранилась посадка ели (1-4 метра высотой).

На территории стационара "**Балахнинская низина**" для обследования взят сукцессионный ряд, представленный вырубками спелого сосняка-беломошника различной степени восстановления площадью по 4 гектара каждая, расположенных в окрестностях озер Тоньки и Глубокое (обследование площадок проводилось в течение двух сезонов подряд в 2006 и 2007 гг.):

Вырубки зандровых сосняков

10. Площадка с посадкой сосны на месте рубки 2005 г. Несколько своеобразных микроместообитаний образуют порубочные остатки, сваленные в кучи высотой до 3 метров на территории. Из деревьев на площадке присутствуют только берёзы вокруг небольших заболоченных карстовых воронок. Вокруг них произрастают брусника (*Vaccinium vitis-idaea*), черника (*V. uliginosum*), вейник наземный (*C. epigeios*). Основная часть площадки занята посадками сосны, произведенными в распаханые борозды. Почвенный покров полностью нарушен, прошлогодние остатки травянистых растений отсутствуют.

11. На второй год исследования площадка полностью поросла вейником, посадки сохранились частично.

12. Площадка с низким подростом сосны – до двух метров, рубка 1995 г. Имеется несколько старовозрастных сосен, в т.ч. усохшие. Почву покрывают кладонии (*Cladonia* sp., *Cladina* sp.), вереск обыкновенный (*Calluna vulgaris*), вейник. По всей территории распространен густой березовый подрост высотой до 4 метров. Для участка характерно большое количество неглубоких карстовых провалов.

13. На второй год исследования заметных изменений фитоценоза нет.

14. Сосновая посадка высотой от трех до шести метров. Год рубки установить не удалось. На площадке произрастает несколько высоких сосен, оставленных в ходе рубки. Имеются небольшие открытые участки, поросшие вейником. Под соснами – кладонии, вереск, иногда голая песчаная почва, покрытая хвойным опадом. Рельеф участка ровный, без понижений.

15. На второй год исследования заметных изменений в фитоценозе нет.

Сукцессионный ряд сплошнолесосечных вырубок, обследованных на территории Красногорского стационара, расположен в сосняке-брусничнике, все обследованные вырубки примыкают к гравийной дороге Столпино-Красногорский (обследование проводилось в 2010 г.):

Вырубки северных сосняков

16. Территория на месте сплошнолесосечной рубки, произведенной в 2008 г. Площадь вырубки составляет 5.1 гектара. Территория в сплошных зарослях иван-чая, малины, таволги, крапивы. Имеются одиночные кусты ивы, по опушке вырубки сохранился рябинник, несколько молодых елей и сосен. От гравийной дороги вырубка отделена рядом старовозрастных деревьев – сосен и берез. В колеях от лесозаготовительной техники после дождей скапливается вода, порубочные остатки собраны в кучи. По опушке развешены дулянки на расстоянии около 50 метров друг от друга (6 штук). Территория имеет небольшой общий уклон к югу – через несколько сотен метров находится овраг, образованный р. Кондома.

17. Территория сплошнолесосечной рубки, произведенной в 2005 году на площади 5.7 гектара. Биотоп представляет собой труднопроходимые заросли ивы, рябины, перемежающиеся с густым березовым подростом высотой до 3 метров. Имеется несколько семенных сосен, расположенных ближе к опушкам (следует отметить, что деревья некондиционные для заготовки). Порубочные остатки собраны в кучи по всей территории вырубки.

18. Территория после сплошнолесосечной рубки, приблизительный возраст которой около 20 лет (порубочный столб не найден), площадью 5 гектар. Со всех сторон вырубка окружена сосняком-беломошником, с южной стороны также лесной грунтовой дорогой. Высокий жердняк (до 7 метров) сформирован в основном березой, встречаются ива и рябина. Травяной покров редкий, представлен в основном куртинами злаковых, почву покрывают зеленые мхи.

На стационаре "**Балахнинская низина**" обследованы также ряды начальных стадии постпирогенной сукцессии соснового леса на территории расчищенных в различные годы гарей. Выбранные для обследования площади располагались в центре выгоревших участков, довольно далеко от опушки живого леса. Гари расположены на малозаболоченных участках между озерами Заборье, Глубокое, Кщара, Поныхарь. По структуре фитоценоза площадки, относящиеся к одной стадии зарастания, отличались мало, поэтому описание приводится общим для пар биотопов разной площади:

Сукцессионные биотопы на месте расчищенных гарей

19. Открытая гарь с посадкой сеянцев сосны, в травянистом ярусе кипрей, вейник, образующие сплошной травяной покров, его отмершие прошлогодние остатки полностью покрывают почву, встречаются вересковые – вереск, черника, брусника, на заболоченных участках небольших карстовых провалов присутствуют осоки (*Carex* sp.) и мятлики. По краям территории осталось много неубранных упавших обгорелых сосновых стволов. Площадь 30 гектар. Обследована в 2007 году.
20. Открытая гарь с посадкой сеянцев сосны. Площадь 10 гектар. Обследована в 2008 году. Структура фитоценоза как в предыдущем биотопе.
21. Гарь, зарастающая молодыми соснами высотой немногим более метра, обследованная в 2007 году. Площадь 30 гектар. Березовый и осиновый подрост достиг 4 метров в высоту, присутствуют вересковые, на заболоченных участках – осоки, орляк обыкновенный (*Pteridium aquilinum*). Некоторые карстовые провалы затянуты сфагновыми мхами (*Sphagnum* sp.). Стволы погибших от пожара и упавших сосен не убраны.
22. Гарь, зарастающая молодыми соснами высотой немногим более метра. Площадь 10 гектар. Обследована в 2008 году. Структура фитоценоза как в предыдущем биотопе.
23. Сосновый жердняк на гари, почти сомкнувшийся кронами, высота которого не превышает 5 метров. Площадь 30 гектар. Обследована в 2007 году. В наземном ярусе – брусника, вереск, куртины вейника на участках, где по-

садка не прижилась, у стволов сосен зеленые мхи (*Polytrichum* sp.), лишайники рода кладония местами уже образовавшие сплошной покров.

24. Сосновый жердняк на гари. Площадь 10 гектар. Обследована в 2008 году. Структура фитоценоза как в предыдущем биотопе.

Биотопы, сформированные рубками ухода

Для выявления особенностей авифауны лесных культур, подвергавшихся альтернативным способам рубок, были проведены учеты в биотопах, сформированных применяемыми в настоящее время на территории стационаров рубками ухода, а также выборочными и санитарными рубками. Их обследование поведено в 2008 и 2009 (Плес и Балахнинская низина) и 2010 (Клязьминский заказник) годах.

На территории стационара «Плес» в елово-мелколиственных лесах на протяжении двух последних десятилетий наряду со сплошнолесосечными рубками часто применяют выборочные, что обусловлено большой долей березы и осины в большей части спелых лесов стационара. При рубке из лесного полога изымаются наиболее ценные стволы хвойных, остается береза, осина, некондиционные ели. Сохраняется 50-70% лесного полога. Для обследования взята одна из нескольких расположенных вдоль опушки смешанного леса в 500 м друг от друга территорий выборочных рубок:

25. Территория *выборочной* рубки, произведенной в 2006 г. в приспевающем лесу на площади 3.4 гектара. Имеет округлую форму, окружена смешанным лесом (береза, ель, сосна), к краю леса ведет просека длиной около 400 метров. Лесная подстилка нарушена слабо и почти восстановлена – в нижнем ярусе зеленый мох, злаковые с доминированием вейника лесного, черника. Древесный ярус представлен молодыми елями с диаметром ствола до 15 сантиметров и старыми березами. Удалено 50% лесного полога, сомкнутость крон не превышает 20%. Имеется пара упавших стволов берез с выкорчеванной корневой системой.

Характерными в последнее время для описываемого стационара были сани-

тарные рубки, которые на практике почти ничем не отличаются от выборочных. Санитарные рубки чаще проводятся на территориях, граничащих со сплошнолесосечными вырубками или крупными просеками и дорогами.

26. Территория после *санитарной* рубки, произведенной в 2007 г. на площади в 4.6 гектара. Вытянута вдоль границы свежей вырубки в спелом смешанном (ель, сосна, береза, осина) лесу, произведенной двумя годами ранее. Санитарная рубка производилась зимой – высота пней иногда достигает метра. Лесная подстилка почти не нарушена. Нижний ярус из злаковых, мхов и черники, местами имеется второй ярус из высокого лещинника. Удалены все крупномерные деревья, оставшиеся ели и березы диаметром ствола до 30 сантиметров формируют верхний ярус, сомкнутость крон которого около 30%. Порубочные остатки собраны в кучи на границе с вырубкой.

Из рубок ухода на территории стационара в одном из лесных массивов (имеющем водоохранный статус) применялись рубки перестройки, при которых удаляются береза, осина и сосна, а ельник по возможности сохраняется. Обследованная площадка, на которой применялся данный способ рубки, описана ниже:

27. Территория, подвергшаяся в 2008 г. рубке *перестройки* площадью 2.6 гектара. Имеет округлую форму, соединена с опушкой припевающего смешанного леса просекой, длина которой около 300 метров. Вдоль просеки также произведено удаление лиственных деревьев. Лесная подстилка на колеях и волоках еще не восстановилась, имеется небольшое переувлажнение – вода скапливается в понижениях. Нижний ярус представлен редкими куртинами вейника лесного, черникой, мхами. Верхний ярус представлен разновозрастными елями, многие изломаны, сомкнутость крон не превышает 40%. Веточный мусор присутствует на всей территории.

Проходные рубки имели место в массиве смешанного леса, расположенном в части стационара «Плес» относящейся административно к Костромской области.

28. Свежая вырубка (2007 г.), длиной 3 километра и шириной 30-50 мет-

ров. Местами имеет расширения площадью около 1 гектара, на которых вырублены все деревья и кустарники. Поверхность почвы полностью покрыта слоем опилок, подстилка разрушена техникой, по периферии свалено множество веточного мусора и не вывезенных некондиционных стволов березы.

29. Похожая по конфигурации вырубленная территория, сукцессионные изменения которой уже сформировали поднявшийся до высоты 3-4 метра березняк, под которым произрастают сныть, звездчатка, злаковые, расположена на протяжении 500 метров. Год рубки определить не удалось.

В качестве контроля была взята площадка смешанного елово-мелколиственного леса, не имеющая видимых следов рубок ухода и выборочных рубок, находящаяся в 500 метров от опушки сравнительно крупного для данного стационара лесного массива:

30. Территория площадью 5 гектар, находящаяся в массиве приспевающего смешанного леса. Травянистый ярус выражен слабо, местами из-под опада растет кислица (*Oxalis acetosella*), копытень (*Asarum europium*), звездчатки, черника, брусника. Во втором ярусе преобладает лещина, бузина, молодой подрост ели и березы, в верхнем ярусе доминирует ель. Сомкнутость крон около 90%.

На территории стационара «**Балахнинская низина**» в поднимающихся посадках сосны и сосняках различного класса спелости из рубок ухода применяют *прореживания*. Для исследования был подобран ряд недавно прореженных сосняков различной спелости и, в качестве контроля, спелый бор, в котором производят сбор живицы:

31. Сосновый молодняк диаметром ствола около 15 сантиметров, в котором после смыкания крон произведено удаление трети деревьев. Площадь пробной площадки 13.3 гектар, рубка произведена в 2003 году. Удаленные стволы сложены в штабеля на всей территории, разрушены слабо. Нижний ярус из кладоний и вереска, борозды от посадки и опашки еще заметны.

32. Средневозрастный сосновый лес диаметром ствола 30-40 сантиметров, прореженный более 10 лет назад. Обследована площадка в 13.7 гектара.

Кучи веток, оставшиеся после рубки на территории, подверглись сильной деструкции. Нижний ярус представлен зелеными мхами и кладонией, встречается вейник. Для данной площадки характерна высокая степень сомкнутости крон – около 90%.

33. Приспевающий сосняк, прореженный в 2007 г., площадью 12.8 гектара. Веточный мусор частично собран в кучи, частично оставлен на территории, местами имеются колеи от погрузчика, на месте волоков нарушена подстилка и ковер из кладоний и зеленых мхов. Диаметр стволов 50 сантиметров и более, удалена половина деревьев, сомкнутость крон не более 30%.

Контрольную площадку для этого типа лесов удалось найти только в использующихся в подсочку борах.

34. Спелый бор-беломошник площадью 15.6 гектара. Нижний ярус из кладонии, зеленых мхов, брусники и вереска, второй ярус представлен можжевельником (*Juniperus communis*) и сосновым подростом. Сомкнутость крон около 70%, на стволах произведена подсочка.

Клязьминский заказник – территория с охранным статусом, отличие в эксплуатации сосновых лесов плакорной части заказника от таковой в борах расположенной рядом балахнинской низины в отсутствии пирогенных изменений, своеобразном характере ведения рубок и давно не применяемой подсочке. Характерными именно для территории заказника на протяжении многих лет являются занимающие большие территории санитарные и проходные рубки. Обследование территорий проведено в 2010 г.

Санитарные вырубki занимают большие площади, располагают их обычно по краю сплошнолесосечных или проходных вырубок.

35. Санитарная рубка на территории в 15 гектар проводилась в 2009 году. Удалено более половины деревьев, сохранено только небольшое количество высоких сосен с абсолютно ровными стволами без нижних ветвей и молодые березы, а также весь березовый и сосновый подрост высотой от 2 до 6 метров. Деревья расположены редко, сомкнутость крон не выражена. Лес-

ная подстилка сильно нарушена, местами сохранился зеленый мох и кладонии, порубочные остатки частично собраны в кучи посреди площадки.

36. Территория, восстанавливающаяся после санитарной рубки, произведенной в 2002 г, занимает площадь в 30 гектар. Сохраненный древесный подрост имеет высоту до 9 метров, появившегося после рубки подроста мало, нижний ярус представлен ковром из зеленых мхов.

Проходные рубки широко распространены на территории Клязьминского заказника – проводят их чаще в летнее время.

37. Свежая проходная рубка, занимающая территорию в 4.5 гектара. Год рубки 2008. Характер порубочных работ мало отличался от сплошнолесосечной технологии – удалено абсолютное большинство средне и старовозрастных деревьев, часть подроста, сохранены несколько семенных (некондиционных для рубки) сосен. Травянистый ярус – вейниковый с зелеными мхами, проведено бороздование и посадка сеянцев сосны. Второй ярус слабо выражен – это немногочисленный сосновый подрост высотой до 3 метров, куртину березового подроста до 4 метров высотой с ивовыми кустами.

38. Восстанавливающаяся после проходной рубки территория занимает площадь 5.3 гектара. Рубка произведена в 2005 году, на момент обследования территория представляет собой разреженный сосново-березовый молодняк с небольшими зарослями кустарника на опушке. Сохранена пара семенных сосен, имеющих неровности ствола и дупла. Лесная подстилка из хвойного и лиственного опада, зеленых мхов, голой песчаной почвы почти не наблюдается.

Балльная оценка выраженности основных топических характеристик обследованных площадок и их площадь

Тип леса	Ельник			Смешанные елово-мелколиственные												Сосняки																						
	Сплошные рубки									Выборочная	Переформирования	Санитарная	Проходная свежая	Проходная с порослью	Приспевающий	Расчистка гарей						Сплошные рубки						Прорежива- ния										
																						Южные						Северные										
	Свежая	Зарастающая	Жердняк	Свежая	Зарастающая	Жердняк	Свежая	Зарастающая	Жердняк							Расчищенная	Зарастающая	Жердняк	Расчищенная	Зарастающая	Жердняк	Свежая	Зарастающая	Жердняк	Свежая	Зарастающая	Жердняк	Молодняк	Среднеспелый	Приспевающий								
№	7	8	9	1	2	3	4	5	6	25	27	26	28	29	30	19	21	23	20	22	24	10	12	14	11	13	15	16	17	18	31	32	33	37	38	35	36	34
Площадь (га)	2,1	4,4	2,3	2,2	3,4	0,8	1,7	2,3	2,6	8,6	8,3	3,4	2,6	4,6	5	30	30	30	10	10	10	4	4	4	4	4	4	5,1	5,7	5	13	14	13	15	30	4,5	5,3	16
Выраженность опушки	1	1	0	1	2	0	1	1	0	2	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	2	1	0	0	0	2	1	0	0	0	
Доля открытого пространства	4	2	1	3	2	0	4	3	1	2	2	3	4	2	0	4	3	1	4	2	1	5	3	1	4	4	1	4	2	1	1	1	2	3	1	4	3	0
Прозективное покрытие травостоя	3	1	1	3	2	1	2	1	1	2	1	1	1	1	1	3	2	1	3	2	1	0	2	1	3	1	1	3	2	1	1	1	1	2	1	1	1	1
Мозаичность	1	2	1	1	3	2	1	3	0	1	1	3	1	1	2	0	3	1	0	3	1	1	2	1	1	1	1	2	3	1	0	0	1	2	2	1	1	1
Сомкнутость крон	-3	-2	-1	-3	-2	-1	-3	-2	-1	-3	-1	1	2	1	3	-3	-2	-1	-3	-2	-1	-3	-3	-1	-3	-3	-1	-3	-3	0	2	3	1	-3	-1	-3	1	3
Ярусность	0	1	2	1	1	2	1	1	2	2	2	2	0	2	3	0	1	0	0	1	1	0	0	1	0	1	1	0	1	2	2	3	3	1	2	1	2	3
Распространение кустарника	1	3	1	1	2	1	1	3	1	1	2	1	0	0	1	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	2	3	1	0	0	0	2	2	0	1	0
Мелколиственный подрост	1	2	3	1	2	3	1	2	3	1	3	0	0	1	1	0	3	1	1	3	0	0	2	0	1	2	0	0	1	3	0	0	0	1	3	1	2	0
Хвойный подрост	1	1	1	0	0	1	1	1	1	1	1	1	3	1	2	1	2	3	1	2	3	1	2	3	1	2	3	0	1	2	1	1	0	1	2	1	2	1
Старовозрастные деревья	0	0	0	1	2	1	1	1	1	1	0	2	3	1	3	0	0	0	0	0	0	1	1	1	1	1	1	0	1	1	1	2	3	3	3	1	1	3
Целостность лесной подстилки	0	1	2	-1	1	2	-2	1	2	-1	1	2	-1	2	3	-1	1	2	-1	1	2	-3	1	2	-1	1	2	0	1	2	1	3	-1	-3	1	-2	2	2
Наличие заболоченностей	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	0	0	1	0	0	3	2	0	3	2	0	2	3	0	2	3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Наличие порубочных остатков	2	0	1	1	2	1	3	2	0	2	1	1	2	2	0	2	0	0	3	0	0	2	0	0	2	0	0	2	1	0	2	1	3	3	1	2	1	0
Выгоревшие участки	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	3	3	3	3	3	3	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	

Условные обозначения: параметр сильно нарушен (- 3), параметр нарушен в средней степени (- 2), параметр слабо нарушен (- 1), параметр не выражен (0), параметр выражен слабо (1), параметр выражен в средней степени (2), параметр выражен сильно (3, 4).

ГЛАВА 4

НАСЕЛЕНИЕ ПТИЦ ТРАНСФОРМИРОВАННЫХ РУБКАМИ ЛЕСНЫХ ТЕРРИТОРИЙ

4.1. Видовой состав птиц измененных рубками территорий

В ходе исследования выявлено 84 вида птиц, использующих измененные рубками лесные территории (исключая старовозрастные вторичные леса, не затронутые уходом) в Восточном Верхневолжье, относящихся к 12 отрядам (Таблица 3), что составляет 45% от общего количества гнездящихся птиц региона или 65% от гнездящихся в регионе лесных видов (Мельников и др., 2005). Гнездовая авифауна насчитывает 73 вида, 49 из которых (67.5%) принадлежит отряду воробьинообразные (Passeriformes). Для 69 видов подтверждено гнездование, 2 вида вероятно гнездятся, 1 – возможно гнездится. Кормящимися на территориях обследованных биотопов отмечены 12 видов птиц, большинство которых представители отряда соколообразные (9 видов, 75%). Транзитным видом является скопа, обнаруженная на рассматриваемых территориях вдали от кормовых и гнездовых станций. Оценка значения преобразованных рубками лесных территорий для пролетной и зимующей авифауны региона не входила в задачи данного исследования, здесь рассматриваются только виды, отмеченные в гнездовой период.

Анализ литературных данных, касающихся как рассматриваемого, так и соседних регионов, позволяет расширить список птиц, использующих интересующие нас биотопы, еще несколькими видами – на открытых вырубках смешанного леса в гнездовой период отмечалась коноплянка, на их опушках зеленушка, зарастающие вырубки использовались для гнездования сорокой (Шептуховский, 1981).

Перепархивающий выводок серого сорокопута, гнезда которого мы находили только на гарях, встречен на зарастающей вырубке соснового леса (Герасимов, Сальников, Буслаев, 2000).

Виды птиц, использующие лесные территории, преобразованные лесоэксплуатацией и уходом за лесными культурами

Вид \ Статус	Плес	Ба- лахнин- ская низина	Красно- горский	Местообитание	Тип фауны	Эколого-фаунистический комплекс
Кряква – <i>Anas platyrhynchos</i>	Корм	Гн	Корм	Карстовые воронки с водой на открытых гарях	Евро-Китайский	Древнелесостепной
Скопа – <i>Pandion haliaetus</i>		Транз		Открытая гарь	Евро-Китайский	Древнелесостепной
Обыкновенный осоед - <i>Pernis apivorus</i>		Корм		Открытые вырубki ельников и смешанных лесов	Европейский	Неморальный
Черный коршун - <i>Milvus migrans</i>	Гн	Корм	Гн	Открытые гари	Евро-Китайский	Древнененеморальный
Полевой лунь - <i>Circus cyaneus</i>		Гн		Закустаренные вырубki, гари, выборочные рубки	Европейский	Лесостепной
Болотный лунь - <i>Circus aeruginosus</i>		Гн		Заболоченная вырубka	Евро-Китайский	Древнелесостепной
Тетеревятник - <i>Accipiter gentiles</i>	Корм	Корм	Корм	Закустаренные вырубki	Евро-Китайский	Древнененеморальный
Перепелятник - <i>Accipiter nisus</i>	Корм	Корм	Корм	Закустаренные вырубki	Евро-Китайский	Древнененеморальный
Канюк - <i>Buteo buteo</i>	Корм	Корм	Гн	Открытые вырубki и гари	Евро-Китайский	Древнелесостепной
Змееяд – <i>Circus gallicus</i>	Корм	Корм		Открытые гари	Европейский	Субсредиземноморский
Орел-карлик - <i>Hieraaetus pennatus</i>		Корм		Открытая гарь	Европейский	Неморальный
Большой подорлик – <i>Aquila clanga</i>		Корм	Гн	Зарастающая гарь	Европейский	Болотноморальный
Беркут - <i>Aquila chrysaetos</i>	Корм	Корм		Открытая гарь	Евро-Китайский	Древнелесостепной
Чеглок - <i>Falco Subbuteo</i>		Гн		Сохранившийся участок сосняка на гари	Евро-Китайский	Древнелесостепной
Тетерев – <i>Lirurus tetrix</i>	Корм	Гн	Гн	Опушки вырубok и гарей. На гарях - токовища	Евро-Китайский	Древнелесостепной
Глухарь - <i>Tetrao urogallus</i>		Гн	Гн	Опушки вырубok и гарей	Европейский	Боровонеморальный
Рябчик – <i>Tetrastes bonasia</i>		Гн	Гн	Выборочные рубки	Сибирский	Горнотаежный
Перепел – <i>Coturnix coturnix</i>	Гн	Гн		Открытые вырубki и гари	Евро-Китайский	Древнелесостепной
Погоныш - <i>Porzana porzana</i>	Гн	Гн		Открытые гари с заболоченными участками	Европейский	Алювиофильный
Коростель – <i>Crex crex</i>		Гн	Гн	Открытая вырубka	Европейский	Алювиофильный
Черныш - <i>Tringa ochropus</i>		Гн		Переувлажненные гари и вырубki с недорубами	Сибирский	Северотаежный
Большой улит - <i>Tringa nebularia</i>	Гн	Гн		Открытые гари	Сибирский	Северотаежный
Бекас – <i>Gallinago gallinago</i>		Гн	Гн	Переувлажненные гари	Евро-Китайский	Древнелесостепной
Чибис – <i>Vanellus vanellus</i>		Гн		Переувлажненные гари	Евро-Китайский	Древнелесостепной
Вальдшнеп – <i>Scolopax rusticola</i>	Гн	Гн		Рубки ухода и вырубki с кучами веток	Евро-Китайский	Древнененеморальный
Вяхирь – <i>Columba palumbus</i>	Гн	Гн	Гн	Опушка вырубki в ельнике	Европейский	Лесостепной

Окончание таблицы на следующей странице

Обыкновенная кукушка – <i>Cuculus canorus</i>	Вер.гн.	Вер.гн.	Вер.гн.	Вырубки и гари, территории частичных рубок	Евро-Китайский	Древнелесостепной
Филин – <i>Bubo bubo</i>		Гн.		Окраина расчищаемой ряд лет гари	Евро-Китайский	Древнелесостепной
Сплюшка – <i>Otus scops</i>		Корм		Гари и вырубки сосняка с березовой порослью	Европейский	Неморальный
Воробьиный сычик – <i>Glaucidium passerinum</i>	Гн			Опушки вырубок в ельниках	Сибирский	Горнотаежный
Бородатая неясыть – <i>Strix nebulosi</i>		Гн		Спелый сосняк во время выборочной рубки	Сибирский	Северотаежный
Обыкновенный козодой - <i>Caprimulgus europaeus</i>		Гн	Гн	Гари и вырубки, территории частичных рубок	Европейский	Боровонеморальный
Удод - <i>Upupa epops</i>		Гн	Гн	Открытые вырубки и гари с кучами веток	Европейский	Субсредиземноморский
Вертишейка - <i>Junx torquilla</i>		Гн		Гари сосняка с неубранными стволами	Евро-Китайский	Древнелесостепной
Желна – <i>Dryocopus martius</i>	Гн	Гн		Территории выборочных рубок	Сибирский	Горнотаежный
Большой пестрый дятел – <i>Dendrocopus major</i>	Гн	Гн	Гн	Гари и вырубки с семенными деревьями	Евро-Китайский	Древненеморальный
Трехпалый дятел – <i>Picoides tridactylus</i>		Гн		Гари сосняка с неубранными стволами	Сибирский	Северотаежный
Жаворонок лесной – <i>Lullula arborea</i>		Гн	Гн	Гари и вырубки сосняка, открытые и с подростом	Европейский	Лесостепной
Жаворонок полевой – <i>Alauda arvensis</i>		Гн		Открытые гари с вейником	Евро-Китайский	Древнелесостепной
Лесной конек – <i>Anthus trivialis</i>	Гн	Гн	Гн	Вырубки, гари, рубки ухода и выборочные рубки	Европейский	Лесостепной
Желтая трясогузка - <i>Motacilla flava</i>		Гн		Заболоченная гарь	Евро-Китайский	Древнелесостепной
Белая трясогузка – <i>Motacilla alba</i>	Гн	Гн	Гн	Вырубки и гари с голым грунтом и кучами веток	Европейский	Лесостепной
Обыкновенный жулан – <i>Lanius collurio</i>	Гн	Гн	Гн	Закустаренные вырубки и гари с валежником	Европейский	Лесостепной
Серый сорокопут - <i>Lanius excubitor</i>		Гн		Гари соснового леса с неубранными стволами	Евро-Китайский	Древнелесостепной
Обыкновенная иволга – <i>Oriolus oriolus</i>	Гн		Гн	Опушка вырубки и санитарные рубки	Европейский	Лесостепной
Сойка – <i>Garullus glandarius</i>	Гн			Опушки вырубок и территории рубок ухода	Европейский	Неморальный
Кедровка – <i>Nucifraga caryocatactes</i>	Гн		Гн	Закустаренные вырубки с еловыми недорубами	Сибирский	Горнотаежный
Ворон – <i>Corvus corone</i>	Гн			Опушка свежей вырубки	Европейский	Лесостепной
Крапивник – <i>Troglodytes troglodytes</i>	Гн		Гн	Вырубки с валежником, линейные рубки	Евро-Китайский	Древненеморальный
Лесная завирушка – <i>Prunella modularis</i>	Гн			Вырубки с поднявшейся посадкой ели	Европейский	Неморальный
Обыкновенный сверчок – <i>Locustella naevia</i>	Гн			Открытая вырубка с отдельными кустами	Европейский	Алювиофильный
Садовая камышевка – <i>Acrocephalus dumetorum</i>	Гн	Гн	Гн	Вырубки с наличием кустарника	Европейский	Лесостепной
Зеленая пересмешка – <i>Hippolais icterina</i>	Гн	Гн	Гн	Территории недавних выборочных и рубок ухода	Европейский	Лесостепной
Ястребиная славка – <i>Sylvia nisoria</i>	Возм.гн.			Открытая захламленная вырубка с кустарником	Европейский	Субсредиземноморский
Славка-черноголовка - <i>Sylvia arcticapilla</i>	Гн		Гн	Жердняки на вырубках, территории рубок ухода	Европейский	Неморальный
Садовая славка - <i>Sylvia borin</i>	Гн	Гн	Гн	Закустаренные вырубки, территории рубок ухода	Европейский	Болотннеморальный
Серая славка – <i>Sylvia communis</i>	Гн	Гн	Гн	Открытые вырубки и гари с отдельными кустами	Европейский	Лесостепной
Пеночка-весничка – <i>Phylloscopus trochilus</i>	Гн	Гн	Гн	Гари, вырубки с березовой порослью, рубки ухода	Европейский	Неморальный

Окончание таблицы на следующей странице

Пеночка-теньковка – <i>Phylloscopus collybita</i>	Гн	Гн	Гн	Опушки вырубок, рубки переформирования	Европейский	Болотноморальный
Пеночка трещотка – <i>Phylloscopus sibilatrix</i>		Гн		Давно прореженные сосняки и боры с подсочкой	Европейский	Боровоморальный
Зеленая пеночка – <i>Phylloscopus trochiloides</i>	Гн		Гн	Опушки вырубок и рубки ухода	Китайский	Неморальный
Желтоголовый королек – <i>Regulus regulus</i>	Гн	Гн	Гн	Опушки вырубок, рубки переформирования	Европейский	Неморальный
Мухоловка пеструшка – <i>Ficedula hypoleuca</i>	Гн	Гн	Гн	Вырубки с недорубами, боры с подсочкой	Европейский	Лесостепной
Малая мухоловка – <i>Ficedula parva</i>			Гн	Вырубки с искусственными гнездовьями	Сибирский	Горнотаетный
Серая мухоловка – <i>Muscicapa striata</i>	Гн	Гн		Боры с подсочкой, рубки ухода с кучами веток	Европейский	Боровоморальный
Луговой чекан – <i>Saxicola rubetra</i>		Гн	Гн	Гари и вырубки сосняков с низким подростом	Европейский	Алювиофильный
Обыкновенная каменка - <i>Oenanthe oenanthe</i>		Гн	Гн	Гари и вырубки сосняков с кучами веток	Номмадийский	Пустынно-горный
Обыкновенная горихвостка - <i>Phoenicurus phoenicurus</i>	Гн		Гн	Свежие и закустаренные вырубки с кучами веток	Европейский	Неморальный
Зарянка – <i>Erithacus rubecula</i>	Гн	Гн	Гн	Свежие и закустаренные вырубки, рубки ухода	Европейский	Болотноморальный
Обыкновенный соловей – <i>Luscinia luscinia</i>	Гн		Гн	Закустаренные вырубки	Европейский	Болотноморальный
Варакушка – <i>Luscinia svecica</i>		Гн		Гари с распространением кустарника	Европейский	Болотноморальный
Дрозд белобровик – <i>Turdus iliacus</i>	Гн		Гн	Закустаренные вырубки, санитарные рубки	Европейский	Болотноморальный
Певчий дрозд – <i>Turdus philomelos</i>	Гн		Гн	Вырубки с поднимающейся посадкой ели	Европейский	Неморальный
Деряба - <i>Turdus viscivorus</i>		Гн	Гн	Вырубки и прореживания в сосняках	Европейский	Боровоморальный
Длиннохвостая синица - <i>Aegithalos caudatus</i>	Гн			Территории выборочных рубок	Евро-Китайский	Древненеморальный
Буроголовая гаичка – <i>Parus montanus</i>	Гн	Гн		Жердняки на вырубках	Сибирский	Северотаетный
Большая синица – <i>Parus major</i>		Гн		Спелые леса с выборочными рубками	Европейский	Неморальный
Поползень – <i>Sitta europaea</i>		Гн		Спелые леса с выборочными рубками	Сибирский	Горнотаетный
Пищуха обыкновенная – <i>Certhia familiaris</i>	Гн			Опушка закустаренной вырубки	Евро-Китайский	Древненеморальный
Зяблик – <i>Fringilla coelebs</i>	Гн	Гн	Гн	Жердняки, рубки ухода и спелые леса	Европейский	Боровоморальный
Юрок - <i>Fringilla montifringilla</i>		Гн		Прореженные сосняки, жердняки	Сибирский	Северотаетный
Чиж – <i>Spinus spinus</i>		Вер.гн.		Давно прореженные сосняки и боры с подсочкой	Сибирский	Горнотаетный
Чечевица – <i>Carpodacus erithrinus</i>	Гн	Гн	Гн	Закустаренные вырубки, гари с подростом	Китайский	Лесолуговой
Клёст-еловик - <i>Loxia curvirostra</i>	Корм			Вырубки с семенными хвойными и леса	Сибирский	Горнотаетный
Овсянка обыкновенная – <i>Emberiza citrinella</i>		Гн	Гн	Открытые гари и вырубки	Европейский	Лесостепной

Сокращения: Транз – транзитный вид, Корм – вид использует биотоп для поиска пищи, Гн – вид гнездится, Вер.гн. – вид, вероятно, гнездится в биотопе – демонстрирует элементы гнездового поведения, Возм.гн. – вид, возможно, гнездится в биотопе – отмечен в гнездовой период на постоянном участке в подходящих для гнездования условиях (критерии достоверности гнездования, рекомендованные The EBCC Atlas of European breeding birds, 1997), типы фауны и эколого-фаунистические комплексы приведены по классификации В. П. Белика (2006).

Видовой состав птиц, использующих лесные территории, подвергавшиеся рубкам, отличается в различных типах лесов региона. Из 144 видов птиц, отмеченных в гнездовой период на территории стационара «Балахнинская низина» 91 (63.2%) вид связан с различными местообитаниями сосняков-беломошников, 62 (43%) из них использует леса, несущие видимые следы рубок. На территории стационара «Плес» отмечено 156 видов птиц, из которых 75 (48%) используют различные местообитания в ельниках и смешанных лесах, 50 видов (32%) – территории леса, подвергавшиеся рубкам. Красногорский стационар в ходе данной работы был обследован недостаточно полно, выявленная гнездовая авифауна насчитывает 104 вида. При анализе данных (Хелевина, Шатило, Буслаев, 1992; Герасимов, Сальников, Буслаев, 2000, Мельников В. Н. и Сальников Г. М. – неопубликованные данные) об авифауне стационара по состоянию на последние десятилетия XX в. возможно говорить о несколько большем видовом богатстве – обобщенный список насчитывает 125 видов птиц. Из них 80 (64%) – лесные виды, из которых 40 (32%) видов приурочены к территориям, измененным рубками.

Только 26 видов птиц, использующих лесные территории после сплошнолесосечных и частичных рубок, являются общими для территорий Балахнинской низины и окрестностей Плеса (что составляет 52% и 54.3% соответственно от авифауны измененных рубками участков леса).

Территории, пройденные рубками в сосновых лесах на двух стационарах, отстоящих друг от друга всего немногим более чем на 100 км, но относящиеся к различным подзонам (южнотаёжные леса красногорского стационара и зандровые сосняки балахнинской низменности, сходные с лесами мещерской провинции смешанных лесов) слабо отличаются по видовому составу – 32 вида птиц являются общими (80% и 51% от авифауны нарушенных рубками территорий красногорского и балахнинского стационаров соответственно).

Общих видов, использующих измененные рубками лесные территории плесского и красногорского стационаров, 31 (62% и 77.5% соответственно). В это число входят почти исключительно виды, характерные для промежуточных ста-

дий сукцессии леса на вырубках, фитоценоз которых на территории этих стационаров сходен из-за некачественно проводимых работ по лесопосадке.

Видов, населяющих пройденные рубками территории, общих для всех рассматриваемых стационаров всего 21.

Таким образом, зонально-подзональные отличия в авифауне лесов распространяются и на преобразованные лесопользованием территории. Подобные результаты были получены для эксплуатируемых лесов Южного Приморья (Курдюков, 2006). Влияют на видовой состав птиц преобразованных лесозэксплуатацией территорий также характер ведения заготовительных восстановительных работ, немаловажную роль играет и пирогенный фактор.

4.2. Структура доминирования в орнитоценозах нарушенных рубками территорий

Спектр доминантов довольно широк, насчитывается 7 фоновых видов птиц, каждый из которых доминирует в группе биотопов, сформировавшихся в результате рубок и последующих сукцессионных изменений (Таблица 4). Эти же виды составляют субдоминантное ядро данных биотопов, иногда несколько видов из доминантного спектра могут содоминировать в одном биотопе. Суммарная доля этих видов в общей плотности населения большинства рассматриваемых биотопов была близка к 50% (40% – 86%) и лишь сообщество птиц гарей имело столь специфический набор видов, что доля фоновых видов, характерных для вырубленных территорий, в общей плотности населения составила 28.5%.

Структура доминирования на территориях как сплошных, так и выборочных рубок зависит от структурных характеристик биотопа. Лесные территории, на которых после рубки сформировался биотоп с мозаикой открытых, закустаренных участков и древесной растительности заселялись бóльшим количеством видов, там зачастую содоминантами являются 2 вида, или доля доминантного и субдоминантного видов в населении различаются всего на несколько процентов.

Таблица 4

Виды птиц с максимальной долей участия в населении (Pi, %) обследованных биотопов

Тип леса	Ельник			Смешанные елово-мелколиственные												Сосняки																			
Биотоп <																																			

В таблице отмечены рамкой доминантные виды или виды, содоминирующие в сообществе птиц данного биотопа, в случае выравненного населения птиц виды не принимались за содоминанты

Таблица 5

Площадь биотопов и основные количественные характеристики разнообразия населения птиц

Тип леса	Ельник			Смешанные елово-мелколиственные												Сосняки																						
Биотоп	Сплошные рубки									Проходная свежая	Проходная с порослью	Выборочная	Переформирования	Санитарная	Приспевающих	Расчистка гарей						Сплошные рубки									Прореживания			Санитарная свежая	Санитарная старая	Проходная свежая	Проходная с порослью	Спелый с подсочкой
																						Южные						Северные				Среднестелый	Приспевающих					
	Свежая	Зарастающ	Жердняк	Свежая	Зарастающ	Жердняк	Проходная свежая	Зарастающ	Жердняк							Свежая	Зарастающ	Жердняк	Свежая	Зарастающ	Жердняк	Молодняк																
	7	8	9	1	2	3	4	5	6							25	27	26	28	29	30	19	21	23	20	22	24	10	12	14	11	13	15					
Площадь (га)	2.1	4.4	2.3	2.2	3.4	0.8	1.7	2.3	2.6	8.6	8.3	3.4	2.6	4.6	5	30	30	30	10	10	10	4	4	4	4	4	4	5.1	5.7	5	13	14	13	30	15	4.5	5.3	16
Суммарная плотность (пар/га)	3.33	5.23	5.22	4.19	5.82	12	3.53	4.78	3.08	2.34	1.92	2.35	2.31	1,96	2.2	0.97	0.93	0.73	1.4	1.3	1.1	1	1.25	1.75	0.75	1	1	1.72	2.49	1.35	0.68	2.26	1.72	0.39	0.87	0.66	1.14	1.99
Количество гнездящихся видов	6	11	6	6	12	7	5	8	7	11	8	8	5	7	9	7	11	7	7	9	4	3	4	3	2	4	2	8	10	7	3	6	7	4	3	6	5	12
Количество видов / количество пар	0.86	0.48	0.5	0.65	0.61	0.73	0.83	0.73	0.87	0.55	0.5	1	0.83	0.78	0.82	0.24	0.39	0.32	0.5	0.69	0.36	0.75	0.8	0.43	0.67	1	0.5	0.91	0.7	1	0.33	0.19	0.32	0.66	1	0.46	0.43	0.39
Hs	1.75	2.27	1.9	1.83	2.25	2.02	1.56	1.97	1.91	2.12	1.86	2.08	1.56	1.89	1.97	1.68	2.07	1.64	1.78	2.25	1.24	1.39	1.33	1.28	0.64	1.39	0.56	2.04	2.21	1.94	0.94	1.41	1.58	1.24	1.09	1.43	1.28	1.43
Es	0.98	0.95	0.98	0.94	0.90	0.97	0.97	0.95	0.98	0.88	0.89	1	0.97	0.97	0.95	0.86	0.86	0.84	0.86	0.98	0.89	1	0.96	0.92	0.86	1	0.81	0.98	0.96	1	0.85	0.79	0.81	0.90	1	0.89	0.79	0.89
Ds	5.44	8.67	5.14	5.55	7.40	7.14	4.5	6.37	6.4	5.98	5.34	8	4.5	6.23	6.25	4.65	6.29	4.1	6.54	8.89	3.1	4	3.57	3.27	1.8	4	1.6	7.31	8.24	7	2.31	3.35	3.78	2.88	3	3.05	3	4.83
Ed	0.91	0.79	0.86	0.79	0.62	0.89	0.9	0.8	0.91	0.54	0.67	1	0.9	0.89	0.78	0.66	0.57	0.58	0.82	0.89	0.77	1	0.89	0.82	0.9	1	0.8	0.91	0.82	1	0.77	0.56	0.54	0.58	1	0.61	0.75	0.4

В биотопах с выраженным древесным ярусом, сохранившимся после рубки, доминантом является зяблик, доля участия которого в населении (38.7% - 45.1%) зависит от степени восстановления после рубки – снижается при увеличении спектра гнездящихся видов. В монотонных биотопах с плохо развитой ярусностью, формирующихся в зандровых сосняках после рубок, гнездовая авифауна зачастую представлена всего несколькими видами, доминирует с высокой долей участия в населении (40% - 75%) лесной конек. Луговой чекан – фоновый вид пустошей, формирующихся после расчистки гарей и сплошных вырубок с недавно произведенной посадкой сосны. Чечевица, садовая камышевка и садовая славка содоминируют на закустаренных вырубках и гарях. Пеночка-весничка населяет с большой плотностью поросшие березняком биотопы. Крапивник – доминант в сообществах, формирующихся на вырубках в ельниках с неубранными порубочными остатками. В недавно прореженных сосняках доминирует зарянка.

Все доминантные виды являются массовыми, толерантными к нарушениям и гнездящимися сейчас в широчайшем спектре местообитаний. Их экологическая пластичность, сформированная за счет предпочтительного гнездования на определенных сукцессионных стадиях еще в доиндустриальную эпоху, обусловила их массовость в условиях современных повсеместных антропогенных нарушений.

4.3. Видовое богатство птиц измененных рубками лесных территорий

Количество гнездящихся видов в зависимости от характеристик биотопа варьировало от 2 до 12 (Таблица 5). Для каждого биотопа характерен свой набор гнездящихся видов, которым сложившиеся после рубки или в ходе сукцессии условия оптимальны, их количество редко выходит за пределы в 5-8. Следует отметить, что на начальных стадиях постпирогенной сукцессии гнездится на 1-2 вида больше, чем в биотопах, сформированных рубками в незатронутых пожарами лесах (это характерно и для пирогенных сукцессий в Австралии, по данным Keas, 1998). Причем, видов птиц, использующих для гнездования исключительно пирогенные биотопы нет – все гнездящиеся на расчищенных гарях виды гнездятся и в

биотопах, сформированных рубками в отсутствие пирогенного воздействия. Присутствие сравнительно большего спектра видов объясняется возможностью сосуществования видов с разными требованиями к размерам индивидуальных территорий в пределах открытых биотопов большой площади, полностью лишенных остатков предыдущего сообщества.

Максимальный показатель видового богатства характерен для мозаичных биотопов, сформированных на месте сплошных вырубок и гарей после разрастания кустарников и древесного подроста – 11-12 видов, 12 видов гнездились на пробной площадке в старовозрастном бору, где производится сбор живицы. Этот биотоп, наиболее близок по показателям сомкнутости крон и степени сохранения нижних ярусов к естественным лесам. Низкие показатели количества гнездящихся видов были отмечены на свежих вырубках сосновых лесов Балахнинской низины (2-4 вида). Малое количество видов, гнездящихся на открытых и зарастающих вырубках соснового леса, по-видимому, зависит от площади биотопа. Площади вырубок, равной 4 га, недостаточно для птиц открытых пространств, а на сходных по структуре растительности участках гарей большей площади они гнездятся. Молодняки сосновых лесов, так же как жердняки на вырубках и гарях заселяются лишь 2-4 гнездящимися видами. Это обусловлено большой монотонностью растительного сообщества, в котором не сформирован нижний ярус, а молодые деревья пригодны для гнездования ограниченного спектра видов. При этом вырубки сосняков на территории красногорского стационара, не существенно превышающие по площади вышеописанные вырубки, характеризуются большим количеством видов, близким к таковому на вырубках смешанных лесов и ельников. Это объясняется отсутствием искусственного лесовозобновления после рубок на территории красногорского стационара, что в отсутствие периодических выгораний приводит к формированию вторичных лесов.

Рассчитав коэффициент ранговой корреляции Спирмена между характеристиками разнообразия населения птиц и характеристиками структуры фитоценоза (Таблица 6), получили несколько значимых на среднем уровне зависимостей с такими показателями, как площадь и мозаичность, а также некоторыми обуславли-

Значения коэффициента корреляции Спирмена (r) между характеристиками разнообразия населения и структурными характеристиками биотопа

Характеристики населения птиц Структурные характеристики биотопа	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
Прозективное покрытие травостоя	-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
Степень сомкнутости крон	0.05	0.05	-0.3	-0.1	0.23	-0.1	-0.2
Мозаичность	0.11	0.31	0.26	0.43 *	0.27	0.26	0
Распространение кустарника	0.38	0.39	0.28	0.53 *	0.27	0.43 *	-0.1
Мелколиственный подрост	0.13	0.21	0.2	0.32	0.17	0.23	0.03
Хвойный подрост	-0.5 *	-0.4	-0.2	-0.4	-0.2	-0.5 *	-0.1
Старовозрастные деревья	-0.01	-0.2	0.13	-0.3	0	-0.2	-0.1
Целостность лесной подстилки	0.15	0.12	-0.2	0.08	-0.1	0.05	-0.1
Наличие заболоченностей	-0.5 *	-0.4	-0.2	-0.4	-0.3	-0.4	-0.2
Наличие порубочных остатков	-0.01	-0.2	0.04	-0.2	-0.1	-0.01	-0.1
Наличие выгоревших участков	-0.7 *	-0.4	-0.4	-0.4	-0.4	-0.5 *	-0.6 *
Площадь (га)	-0.6 *	0.14	-0.5 *	0.15	-0.5 *	-0.4	-0.7 *

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

обуславливающими последний показатель характеристиками фитоценоза. Стоит обратить внимание на тот факт, что хотя значимых корреляций с уровнем видового богатства у рассмотренных характеристик структуры вырубленных территорий не выявлено, но от площади биотопа зависит показатель отношения числа гнездящихся видов к числу гнездящихся пар, который имеет с ней значимую отрицательную корреляцию. Это позволяет считать, что чем меньше площадь биотопа, пройденного рубкой, тем большее число видов представлено в нем только одной гнездящейся парой. Похожие данные были получены для вырубок малой площади в пойменных лесах Чехии (Machar, Měkotová, 2007). Для некоторых биотопов от-

ношение количества гнездящихся видов к количеству пар, гнездящихся на территории, было равно 1 или приближалось к данному значению. Условия, когда каждый гнездящийся вид представлен только одной парой, складываются как на территориях после частичных рубок, так и на сплошных вырубках различной степени сукцессионного восстановления (Таблица 4). Причем площадь данных биотопов не является наименьшей из рассматриваемой выборки. Поэтому нельзя считать, что только малая площадь формируемых рубкой леса биотопов является основной причиной формирования сообществ подобной структуры. Зачастую структура сообщества птиц связана с размерами индивидуальных территорий гнездящихся видов, как это показано и для рубок бореальных лесов Канады и Финляндии (Potvin et. al., 1999; Jokimaki, Solonen, 2011).

Видовое богатство вырубленных территорий так низко, что вклад его в общее видовое богатство птиц эксплуатируемых лесов крайне мал. Этот элемент биоразнообразия формируется по большей части за счет видов, гнездящихся на никогда не затрагиваемых рубкой территориях.

4.4. Плотность населения птиц в биотопах, измененных рубками

Суммарная плотность гнездования в обследованных биотопах варьировала в больших пределах – от 0.39 до 12 пар/га (Таблица 4). Причиной подобных показателей является повышенная заселенность птицами территорий, отличающихся от окружающего лесного сообщества большей мозаичностью, а также малая площадь подобных фрагментов, обусловленная нормами ведения лесного хозяйства, ведущая к завышению относительных показателей плотности населения. Так плотность населения на участках гарей площадью по 10 га почти в 1.5 раза превышала плотность на участках гарей площадью по 30 га (площадки закладывались на всей площади гари, исключая опушки) сходных по степени сукцессионного восстановления фитоценоза. Подобные результаты также были получены для сообществ птиц закустаренных рубок насаждений болотной сосны в Южной Каролине (Krementz, Christie, 2000).

Лесные биотопы любых классов спелости при недавнем нарушении сомкнутости крон и целостности лесной подстилки вследствие рубок ухода или выборочных рубок заселяются птицами с меньшей плотностью, чем уже частично восстановившиеся после рубки. Также спелые и приспевающие леса с ненарушенной сомкнутостью заселяются птицами с заметно большей плотностью, чем нарушенные частичными рубками. Тем не менее, наименьшей суммарной плотностью населения характеризуются восстанавливающиеся санитарные вырубki сосняков, которые кроме большой площади отличаются еще и сильной монотонностью биотопа, обусловленной удалением почти всех гнездопригодных деревьев, и выраженным восстановлением лесной подстилки с изъятием порубочных остатков при отсутствии нижнего яруса леса и подроста.

Плотность гнездования отдельных видов (Таблица 7) также зависит от площади гнездового биотопа. В биотопах площадью 2 гектара или более плотность выше 1 пары на гектар характерна только для выраженного доминанта, в биотопах меньшей площади плотность всех гнездящихся видов близка к этому значению, а иногда и превышает его, поскольку каждый вид представлен только 1-2 гнездящимися парами. В биотопах площадью более 10 га плотность доминирующих видов составляет около 0.5 пары на гектар, и только там, где после рубок сохранилась выраженная ярусность, плотность доминирующего вида вдвое больше – около 1 пары на гектар.

Рассчитав коэффициент ранговой корреляции Спирмена между площадью обследованных биотопов и суммарной плотностью гнездящихся там видов птиц (Таблица 6), получили значимую отрицательную зависимость. Суммарная плотность отрицательно коррелирует с распространением хвойного подроста, наличием заболоченностей и степенью пирогенного воздействия. Подобная зависимость вызвана преимущественным распространением на заболоченных, пройденных огнем участках и в хвойных посадках специфических для каждой микростации видов птиц с большими размерами индивидуальных территорий (куликов, сорокопутов, дроздов).

Плотность населения (пар/га) птиц в биотопах, сформированных уходом за лесами и лесозэксплуатацией

Тип леса	Ельник		Смешанные елово-мелколиственные													Сосняки																						
Биотоп	Сплошные рубки									Проходная свежая	Проходная с порослью	Выборочная	Переформирования	Санитарная	Приспевающий	Расчистка гарей						Сплошные рубки						Прореживания			Проходная свежая	Проходная с порослью	Санитарная свежая	Санитарная старая	Спелый с подсочкой			
																						Южные														Северные		
	Свежая	Зарастающая	Жердняк	Свежая	Зарастающая	Жердняк	Свежая	Зарастающая	Жердняк							Расчищенная	Зарастающая	Жердняк	Расчищенная	Зарастающая	Жердняк	Свежая	Зарастающая	Жердняк	Свежая	Зарастающая	Жердняк	Свежая	Зарастающая	Жердняк						Молодняк	Среднеспелый	Приспевающий
Вид	7	8	9	1	2	3	4	5	6	25	27	26	28	29	30	19	21	23	20	22	24	10	12	14	11	13	15	16	17	18	31	32	33	37	38	35	36	34
Лунь полевой	0	0,23	0	0,47	0,29	0	0	0,43	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
Глухарь	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0,07	0	0	0	0		
Перепел	0	0	0	0	0,29	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0,07	0	0,1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
Большой улит	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0,03	0,03	0	0	0,2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0,07	0	0	0	0	
Бекас	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0,07	0,03	0	0,2	0,1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
Вальдшнеп	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0,08	0	0	0	0	
Козодой	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0,12	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0,03	0	0	0	0	
Большой пестрый дятел	0	0	0	0	0	0	0,59	0,43	0,38	0,12	0	0	0	0	0,2	0	0	0,03	0	0	0,1	0,25	0,25	0	0	0	0	0	0	0	0,07	0,08	0	0	0	0	0,13	
Жаворонок полевой	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0,2	0,03	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
Юла	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0,1	0	0	0	0	0	0	0,25	0	0	0,25	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Лесной конек	0,95	0,45	0	0,47	0,29	0	1,18	0,43	0,38	0,81	0,36	0,29	0	0,22	0	0,23	0,17	0,3	0,1	0,2	0,5	0,5	0,5	1	0,5	0,25	0,75	0	0,18	0,19	0,37	0,51	0,08	0,46	0,1	0,22	0,19	0,38
Желтая трясогузка	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0,1	0,1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
Белая трясогузка	0,48	0	0	0	0,29	0	0	0,43	0	0,23	0	0	0	0	0	0	0	0,03	0,2	0	0	0	0	0	0,25	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Обыкновенный жулан	0,48	0	0	0,47	0	0	0,59	0	0	0,12	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0,1	0	0	0	0	0	0	0,25	0	0,18	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Серый сорокопут	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0,25	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
Обыкновенная иволга	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0,29	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
Крапивник	0,48	0,91	0	0	0	0	0	0,87	0	0,23	0,12	0,29	0,77	0,22	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
Лесная завирушка	0	0	0	0	0	1,3	0	0	0,38	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0,06	
Обыкновенный сверчок	0,48	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
Садовая камышевка	0	0,91	0	1,4	1,47	0	0,59	1,3	0	0,12	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0,39	0,53	0	0	0	0	0	0	0	0	
Славка-черноголовка	0	0	0,43	0	0	0	0	0	0	0	0,12	0,29	0	0,22	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0,18	0,19	0	0	0	0	0	0	0	
Садовая славка	0	0,45	0	0	1,18	0	0	0,43	0	0,12	0,12	0	0	0	0	0	0,03	0	0	0,1	0	0	0	0	0	0	0	0,19	0	0,19	0	0	0	0	0	0	0	
Серая славка	0,48	0	0	0,47	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0,07	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
Пеночка-весничка	0	0,23	1,3	0	0,29	2,67	0	0	0,77	0,23	0,6	0,29	0	0	0	0	0,23	0,1	0	0,1	0,3	0	0	0	0	0	0	0,19	0	0,19	0	0	0	0	0	0,2	0	0
Пеночка-теньковка	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0,38	0	0,2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0,35	0	0	0	0	0,07	0	0	0	0
Пеночка-трещотка	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0,19	0	0	
Зеленая пеночка	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0,2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0,44	0	0	0	0	0	0,06	
Желтоголовый королек	0	0	0	0	0	1,33	0	0																														

4.5. Индексы разнообразия и выравненности населения птиц территорий, измененных рубками

Показатели индексов разнообразия населения заметно варьировали – индекс Шеннона (1) от 0.56 до 2.27, а индекс Симпсона (3) от 1.6 до 8.89 (Таблица 4). Минимальные показатели индексов разнообразия населения характерны для одних и тех же биотопов. Высокие показатели разнообразия населения по Симпсону характеризуют биотопы с наличием ярко выраженного доминанта.

Индекс Шеннона (Таблица 6) показывает прямую зависимость разнообразия населения от степени мозаичности биотопа и распространения кустарников (элемент структуры, значительно влияющий на мозаичность). Индекс Симпсона, имеет обратную зависимость от распространения хвойного подроста (которому соответствуют бедные видами сообщества), пирогенного воздействия и заболоченности (приводят к малой доле участия доминирующих видов в населении).

Большее разнообразие населения характерно для сильно мозаичных территорий зарастающих вырубок и гарей. Высоки показатели индекса разнообразия населения в спелых лесах – сосняке с подсочкой и смешанном лесу. Следует отметить, что при этом выравненность населения в спелых лесах ниже, чем на территориях, пройденных рубками.

Показатели выравненности населения по Шеннону (2) варьировали от 0.79 до 1. Выравненность населения по Симпсону (4), в большей степени зависящая от наличия выраженных доминантов, варьировала от 0.4 до 1. Выравненность равная единице или близкая к данному показателю характерна как для монотонных биотопов, так и для биотопов с выраженной мозаикой микроместообитаний, в силу небольшой площади вмещающих только по одной индивидуальной территории каждого вида.

Показатели выравненности населения отрицательно коррелируют с площадью биотопа (за счет увеличения количества видов, представленных одной парой) и пирогенными нарушениями (за счет формирования на расчищенных гарях большого числа разнообразных микроместообитаний).

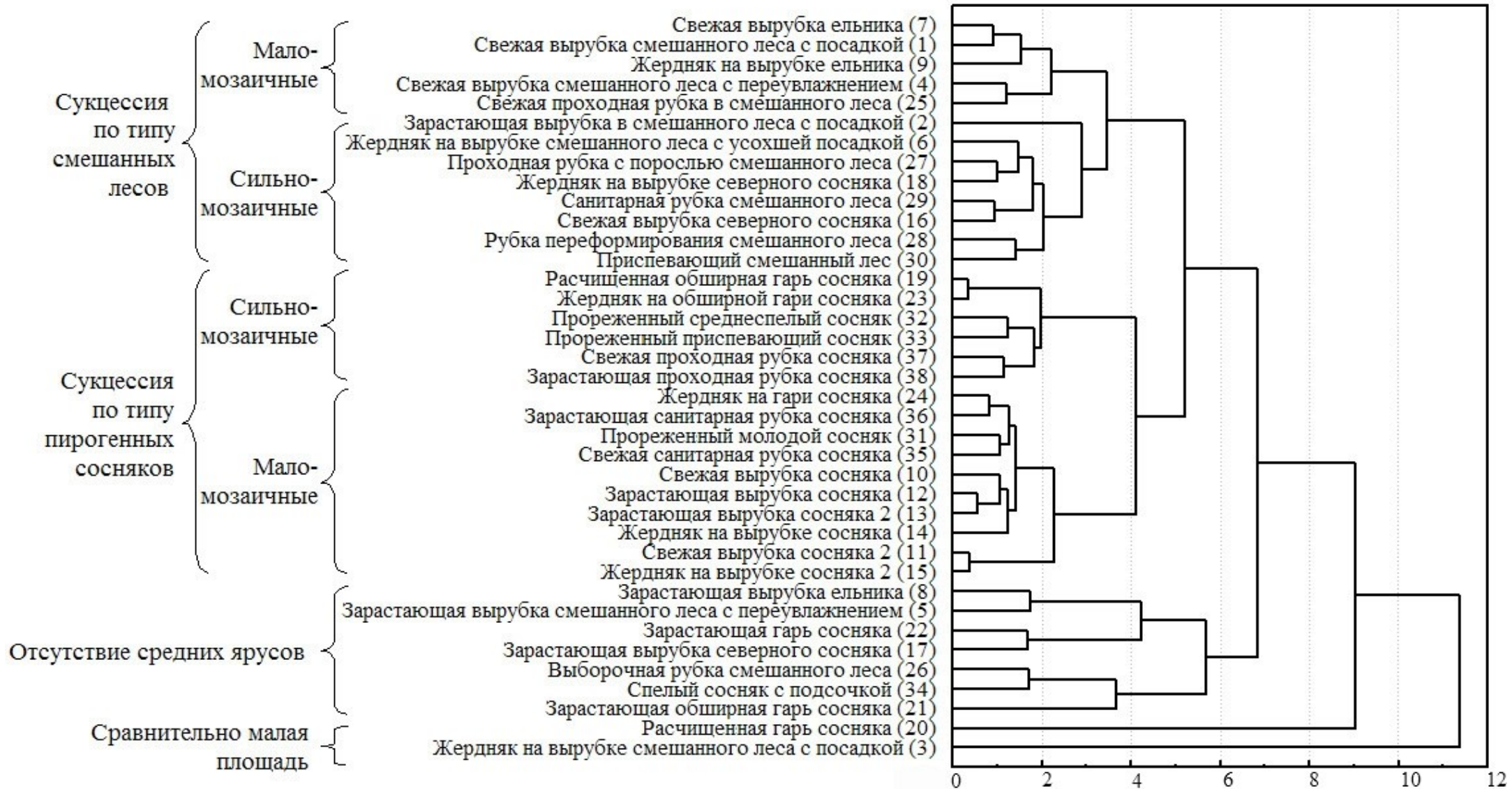
Применение данных индексов отдельно для сравнения местообитаний сформированных рубками возможно только при больших площадях трансформированных территорий (например, в коренных лесных массивах пройденных концентрированными сплошными, проходными или санитарными постпирогенными рубками). В массивах вторичных лесов эксплуатируемых рубками малой площади сами по себе они недостаточно информативны.

4.6. Кластеризация орнитоценозов, сформированных сукцессией после рубок различных типов

Иерархическая классификация трансформированных рубками территорий по характеристикам разнообразия населения (плотности населения, видовому богатству, индексам разнообразия и выравненности Шеннона и Симпсона с поправочными коэффициентами) методом одиночной связи (5) на основании евклидовых дистанций (Таблица 5) позволяет выделить 2 больших кластера (Рисунок 2). Это, во-первых, сообщества измененных рубками биотопов с сукцессией населения птиц по типу смешанных лесов, куда входят и вырубki подтаежных сосняков и, во-вторых, сообщества с сукцессией населения птиц по типу пирогенных сосняков. В каждом из этих основных кластеров выделяются подкластеры сообществ высокомозаичных и маломозаичных биотопов. На основании данного разделения можно говорить о 2 основных типах динамики населения птиц после рубок в эксплуатируемых лесах региона исследования.

В отдельный кластер с существенными отличиями в характеристиках разнообразия населения птиц объединяются сообщества, в которых ход сукцессии отличается от типичного. Обособленны и сообщества биотопов, имеющих в сравнении со сходными по структуре территориями заметно меньшую площадь и упрощенную структуру фитоценоза. Имеют сравнительно большой уровень сходства по разнообразию населения птиц и объединяются в группы орнитоценозы открытых вырубок с еловой посадкой, орнитоценозы разновозрастных проходных рубок, орнитоценозы прореженных сосновых лесов поздних этапов сукцессии,

Дендрограмма сходства пройденных рубками территорий на основе евклидовых дистанций между характеристиками разнообразия населения птиц (видовым богатством, суммарной плотностью, H_s , E_h , D_s , E_d). Различия между кластерами значимы на уровне $p < 0.05$ (метод к-средних). По оси отложены дистанции объединения.



орнитоценозы гарей большой площади, орнитоценозы зарастающих сплошных вырубок сосняков, орнитоценозы зарастающих переувлажненных вырубок. Перечисленные группы сообществ характеризуют сходные элементы структуры биотопа, приводящие к сходству характеристик разнообразия населения. Довольно большое сходство разнообразия населения открытых вырубок и лесных биотопов объясняется наличием недорубов, включением в учет опушечных видов и (для вырубок подтаёжных сосняков северо-востока изучаемого региона) массовым развешиванием искусственных гнездовий, увеличивающих численность лесных видов птиц.

4.7. Динамика орнитоценозов в ходе сукцессий, опосредованных рубками

Территории вырубок, образующиеся в результате применения сплошнолесосечных рубок, являются самыми распространенными из сформированных лесопользованием биотопов, а сукцессия вырубок – основной вид антропогенной динамики лесов. Начальные этапы сукцессии до смыкания кронами древесного подроста наиболее динамичны – за небольшой промежуток времени на одной территории несколько раз полностью сменяются все экологические условия, что влечёт за собой заметные перестройки в авифауне. Далее будет рассмотрена динамика гнездовой фауны и населения птиц при сукцессии вырубок и расчищенных гарей до смыкания кронами посадки (если таковая проводилась) или подроста, проходящей 3 стадии с различными экологическими условиями гнездования: открытые вырубки (1 этап), закустаренные вырубки (2 этап), жердняки (3 этап). В ход дальнейших сукцессионных изменений фауны и населения птиц лесных территорий после смыкания на вырубках и гарях посадок или подроста кронами, которые на территории региона прослежены неоднократно (Шептуховский, 1981; Измайлов, Сальников, 1986; Зиновьев, 1986), привносятся изменения, связанные с уходом за лесными культурами, а также с эксплуатацией лесов выборочными рубками.

Динамика характеристик разнообразия населения птиц
в ходе антроподинамической сукцессии по типу смешанных лесов

На вырубках без отклонений от хода сукцессии намечается тенденция увеличения общей плотности гнездования до смыкания подроста кронами. Повышение плотности обусловлено увеличением количества ярусов. В еловых лесах тенденция увеличения плотности населения при переходе от закустаренной стадии к жердняку не выражена, т.к. к последней стадии кустарниковый ярус и еловый подрост почти не сохраняются, а одноярусный березово-осиновый жердняк малопривлекателен для гнездования (Рисунок 3).

Суммарная плотность населения птиц в смешанных лесах после прохождения рубками ухода заметно ниже, чем на вырубках. Удаление хвойных деревьев при выборочной рубке вызывает максимальное увеличение общей плотности гнездования, удаление березы при переформировании также ведет к подъему суммарной плотности. Подобные изменения вызваны появлением новых гнездовых стаций – выкорчеванных деревьев, куч веток. При санитарном удалении старовозрастных и больных деревьев общая плотность гнездящихся птиц ниже, чем в приспевающем смешанном лесу, что вызвано отсутствием дуплогнездников. Восстановление территорий после проходных рубок в смешанных лесах также приводит к сниженной, в сравнении с окружающим сообществом, численности гнездящихся птиц, притом, что свежие проходные рубки характеризуются высокой плотностью населения складывающейся за счет видов, использующих протяженный опушечный экотон.

Если плотность возрастает в ходе сукцессии, то количество гнездящихся видов значительно больше в период развития кустарниковой растительности, а начальные и финальные стадии сукцессии рубок до перехода их в молодняки имеют меньшее видовое богатство. При дальнейшем развитии ярусной структуры биотопа видовое богатство растет, но не достигает уровня закустаренных рубок. Видовое богатство после проходных рубок несколько больше, чем в есте-

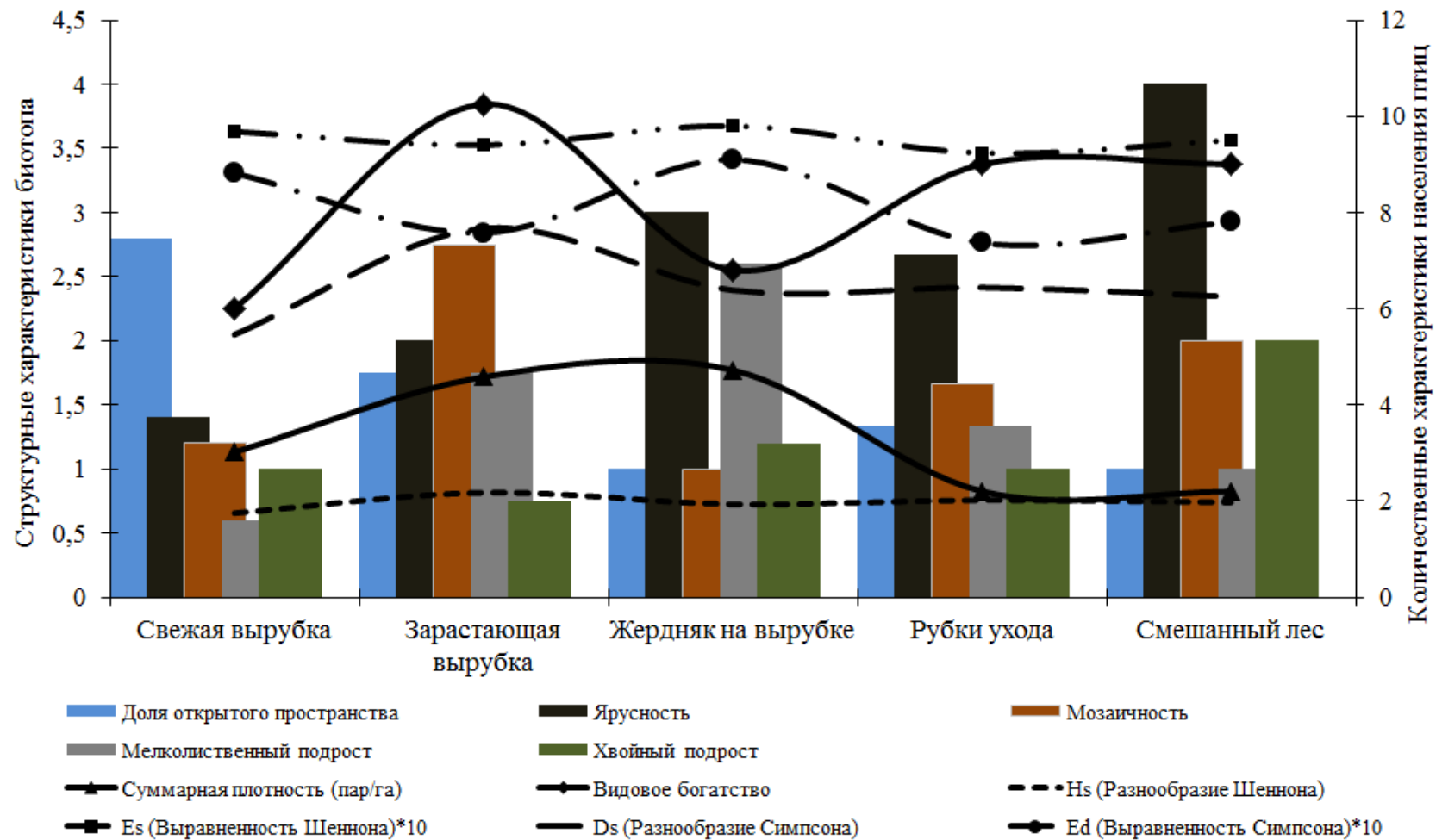
ственно восстанавливающихся смешанных лесах — за счет вселения экотонных видов. При восстановлении проходных рубок и после других рубок ухода видовое богатство чуть меньше, что обусловлено выпадением из населения смешанного леса видов, использующих изымаемые из сообщества элементы (старые дуплистые деревья и деревья с развилками и неровностями ствола, подрост или березняк).

Максимальный уровень индекса разнообразия Шеннона характерен для населения птиц промежуточных этапов сукцессионного зарастания вырубок и гарей. Выравненность населения птиц по Шеннону на данной стадии минимальна. Индекс разнообразия Симпсона и соответствующий показатель выравненности населения тоже отражают данную тенденцию. Вырубки, восстанавливающиеся по типу смешанных лесов, характеризуются слабой сохранностью посадки или ее отсутствием, а, следовательно, распространением кустарника и мелколиственной поросли и промежуточные этапы сукцессии там имеют самые низкие показатели выравненности. Приспевающие смешанные леса по показателю разнообразия населения птиц близки к вырубкам, при более низком уровне выравненности населения. Большинство рубок ухода в смешанном лесу приводит к небольшому повышению уровня разнообразия и снижению выравненности. Последующие сукцессионные изменения после частичных рубок вызывают увеличение разнообразия при дальнейшем снижении выравненности. Свежие проходные вырубки смешанного леса по показателям разнообразия приближаются к сплошным вырубкам в смешанных лесах и имеют наименьшую выравненность. При восстановительной сукцессии проходных рубок разнообразие заметно снижается, а выравненность незначительно растет.

Вариации хода сукцессии, связанные с заболачиванием, искусственным лесовозобновлением и рубками ухода приводят к усложнению динамики населения птиц после сплошных рубок, идущей по типу смешанных лесов.

Рисунок 3

Динамика характеристик разнообразия населения птиц и структурных характеристик биотопа (выраженных в баллах)
в ходе антроподинамической восстановительной сукцессии по типу смешанных лесов
(на графике отображены средние арифметические значения сравниваемых показателей для каждого этапа сукцессии)



Динамика характеристик разнообразия населения птиц
в ходе антроподинамической сукцессии по типу пирогенных сосняков

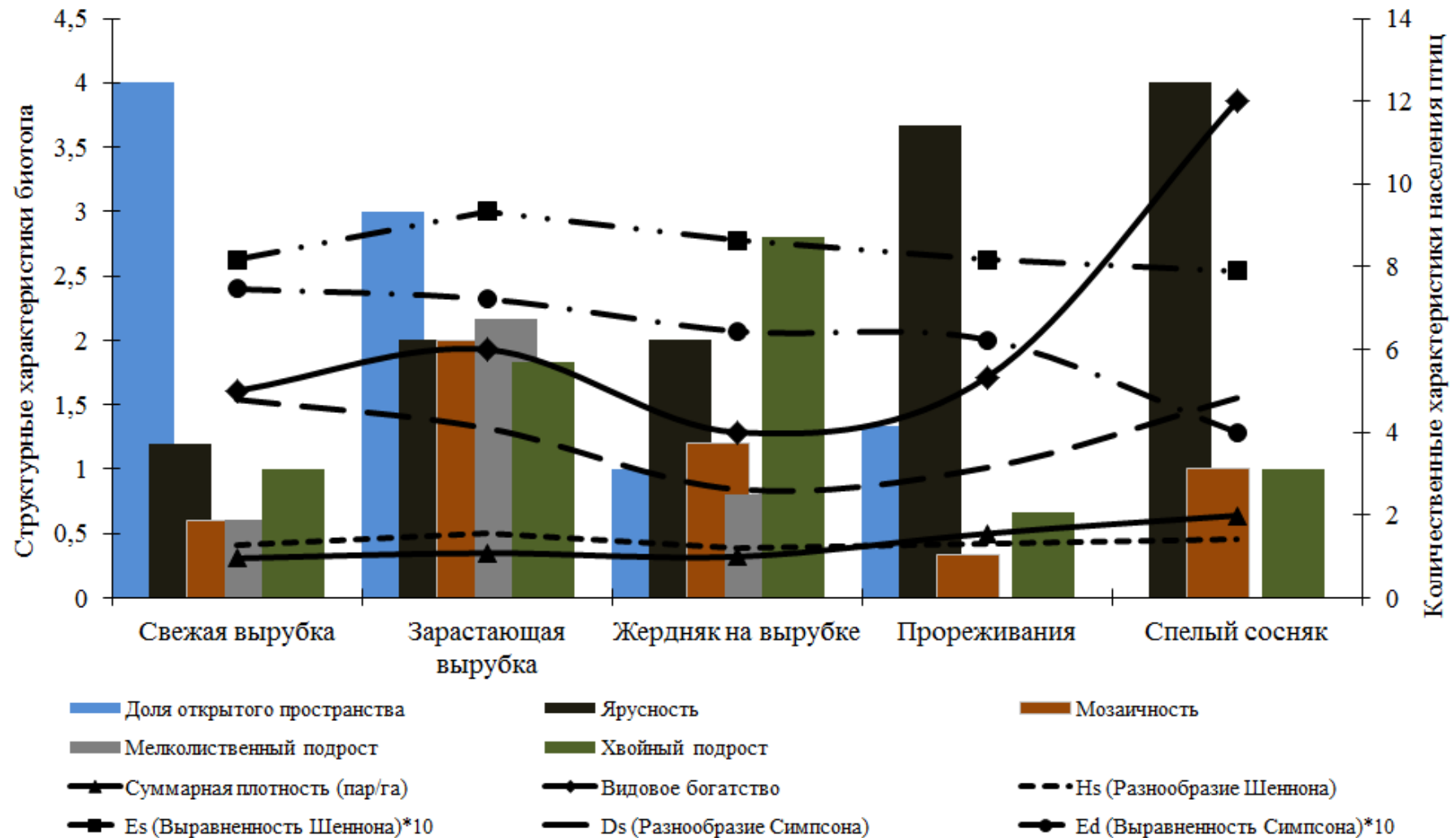
Суммарная плотность, видовое богатство, разнообразие и выравненность населения птиц на вырубках и гарях зандровых сосняков всех стадий сукцессии ниже, чем на вырубках, восстанавливающихся по типу смешанных лесов (различия средних показателей суммарной плотности в сравниваемых группах биотопов по t-критерию Стьюдента не оценивались из-за отклонения гипотезы о нормальности распределения, остальные характеристики разнообразия обоих сравниваемых групп подчиняются гипотезе о нормальности распределения вероятностей по критерию Колмогорова-Смирнова с тестом Лилиефорса и имеют статистически значимые различия на уровне $p < 0.05$).

Суммарная плотность населения незначительно повышается на промежуточном этапе сукцессии вырубок и гарей (Рисунок 4), что обусловлено, хотя и слабым, но выраженным возрастанием мозаичности. При первом прореживании сосновых молодняков наблюдается заметное снижение общей плотности гнездования. Дальнейшие прореживания в более старовозрастных сосняках незначительно снижают общую плотность гнездящихся птиц, которая возвращается к прежнему уровню с восстановлением лесной подстилки и снова возрастает при появлении сомкнутости крон. Суммарная плотность населения птиц спелых сосняков сопоставима с плотностью населения в смешанных лесах. На основании различий суммарной плотности возможно разделение разновозрастных сосновых лесов на отдельные стадии сукцессии, что невозможно для смешанных лесов после формирования разновозрастного хвойного подростa в березовых молодняках.

Видовое богатство тоже зависит от мозаичности – возрастает на вырубках и гарях, снижается при переходе к монотонным сосновым посадкам. Далее оно растет с развитием сообщества в независимости от того, проводилась ли рубка ухода и когда она проводилась, при этом видовое богатство биотопов, недавно подвергшихся рубке ухода и уже восстановивших исходные характеристики сомк-

Рисунок 4

Динамика характеристик разнообразия населения птиц и структурных характеристик биотопа (выраженных в баллах)
в ходе антроподинамической восстановительной сукцессии по типу пирогенных сосняков
(на графике отображены средние арифметические значения сравниваемых показателей для каждого этапа сукцессии)



нутости крон после рубки, складывается различным набором гнездящихся видов птиц.

Индекс разнообразия населения птиц свежих вырубок и гарей приближается к таковому в старовозрастных лесах. Сосновые жердняки характеризуются наименьшими показателями разнообразия, дальнейшее развитие сообщества, выраженное в старении древостоя и его искусственном разрежении, приводит к увеличению разнообразия и снижению выравненности. Выравненность населения по Шеннону и Симпсону, при небольшом увеличении к промежуточному этапу сукцессии вырубок и гарей, со старением сосновых культур проявляет тенденцию к снижению.

Недавние прореживания вызывают снижение уровня разнообразия и выравненности населения птиц в сосняках. Но с увеличением возраста сообщества разница в разнообразии населения птиц лесных культур подвергавшихся и не подвергавшихся уходу все меньше, а разница в равномерности распределения все заметней.

Влияние на сообщество птиц сплошных санитарных рубок после пирогенного воздействия в сравнении с типичными сплошными рубками проявляется в замедленности хода сукцессионного процесса, вызванной полным, а не частичным уничтожением растительности при почти полном отсутствии недорубов и закустаренных участков, оставшихся от предшествующего сообщества, что приводит к отсутствию видов, их использующих. Ухудшение дренирования почвы приводит к распространению на начальных этапах сукцессии гарей видов околородной экологической группировки.

Динамика суммарной плотности населения птиц на восстанавливающихся вырубках и гарях носит различный характер. Плотность населения на открытых гарях максимальна и в ходе сукцессии снижается до стадии молодняка с развитой ярусностью. Подобная динамика вызвана заселением обширных открытых пространств гарей нехарактерными для лесных массивов видами с большой плотностью из-за отсутствия в окрестностях подходящих биотопов.

Закономерности изменения характеристик населения птиц в ходе сукцессионных изменений в зандровых сосняках после рубок и пожаров аналогичны таковым в смешанных лесах при значимо меньшем уровне самих характеристик (за исключением видового богатства открытых гарей). Применение поэтапных рубок ухода сглаживает резкие отклонения от нормального хода сукцессии. Однако ключевым аспектом динамики населения птиц в ходе сукцессии зандровых сосняков, является пирогенный фактор – периодическое воздействие на биотопы низовых и верховых пожаров.

Типы динамики численности видов в ходе сукцессии лесов

Для большого количества видов начальные этапы сукцессии после рубок являются единственными гнездовыми биотопами, заселяемыми на лесных территориях. При смыкании полога леса они исчезают с территорий пройденных рубкой, перемещаясь на другие. При анализе изменения плотности населения отдельных видов (Таблица 7) в ходе сукцессионного зарастания вырубок было выделено несколько типов динамики (Таблица 8).

Тип динамики «*пик – спад*» демонстрируют виды, способные гнездиться на вырубках в самом начале сукцессионного восстановления (Рисунок 5). Это обычные для луго-полевых экосистем полевой жаворонок и луговой чекан. Они гнездятся на начальных этапах сукцессии обширных гарей соснового леса. Затем численность этих видов снижается с момента появления древесной поросли, в подрастающих посадках сосны они уже не гнездятся. Для полевого луны сочетание микроклиматических условий открытого пространства и защитных условий лесной территории является оптимальным, и в изучаемом регионе он полностью перешел к гнездованию на вырубках. Численность бекаса снижается из-за снижения по мере восстановления естественного дренирования и степени увлажненности. В еловых и смешанных лесах схожую динамику демонстрируют типичные для этих типов леса опушечные виды, для которых оптимально наличие мозаики открытых участков и древесных присад для токования (лесной конек). Такие виды могут по-

являться и на более поздних этапах сукцессии леса при наличии разреженных территорий. Тип динамики их численности можно охарактеризовать как «*пик – спад – варьирование*».

Таблица 8

Типы динамики, демонстрируемые видами в ходе сукцессии лесов

Тип динамики		Характерные виды
Пик-спад		Полевой лунь, бекас, перепел, полевой жаворонок, юла, обыкновенный жулан, серая славка, луговой чекан
Пик-спад-варьирование		Лесной конек
Подъем-пик-спад		Садовая камышевка, садовая славка, чечевица, соловей
Варьирование-спад		Белая трясогузка, каменка
Подъем-пик-спад-варьирование		Крапивник, пеночка весничка
Подъем-пик-варьирование		Лесная завирушка, черноголовая славка, мухоловка-пеструшка, зарянка, певчий дрозд, деряба, буроголовая гаичка, зяблик
Варьирование-подъем		Пестрый дятел, зеленая пеночка, поползень, большая синица

Крайним вариантом подобной динамики является *пик* численности вида на начальном этапе сукцессии и его отсутствие на следующих – это характерно для перепела, серой славки, обыкновенной овсянки. Белая трясогузка и каменка гнездятся на начальных этапах сукцессии вырубок и гарей только при наличии участков почвы лишенных растительности и укрытий для гнезд в кучах порубочных остатков, а затем исчезают, демонстрируя тип динамики «*варьирование – спад*». Тип динамики «*подъем – пик – спад*» характерен для видов, напрямую связанных с распространением кустарника (садовая камышевка, обыкновенный жулан), в лесах, пройденных рубками ухода, они также могут встречаться, но в выделах старовозрастных лесов отсутствуют (Рисунок 6).

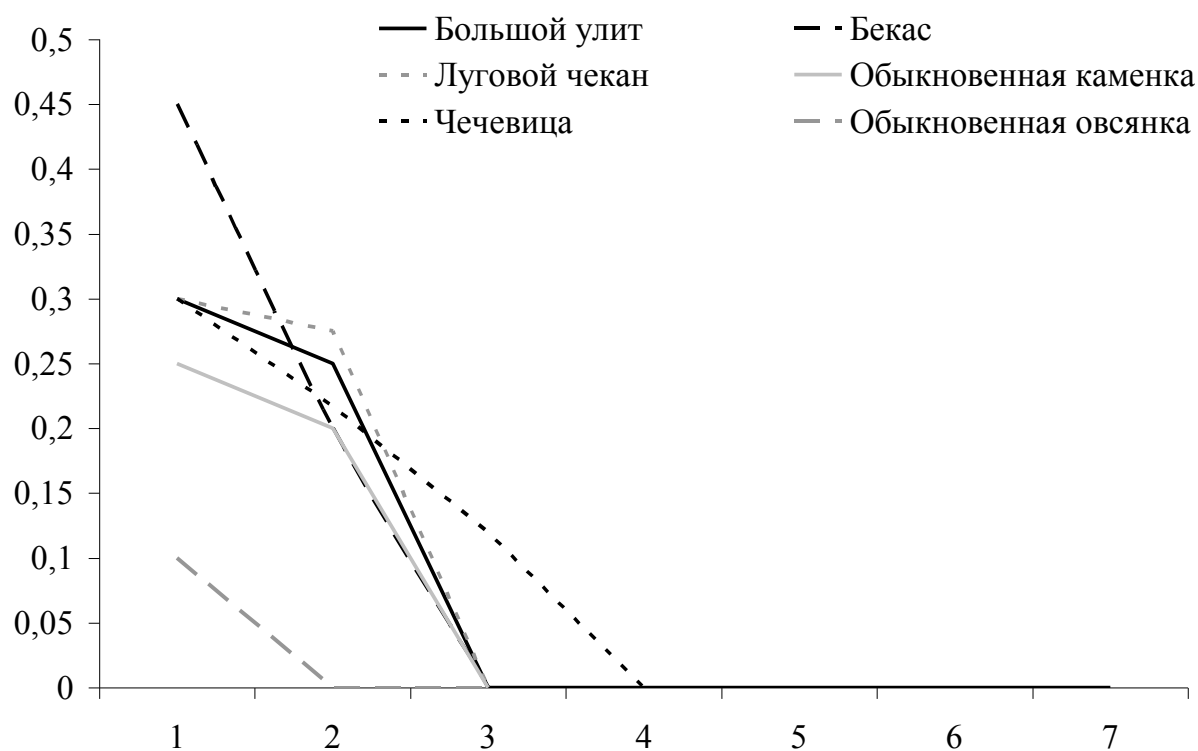
Сильное нарушение лесной подстилки в местах погрузки приводит к длительному сохранению открытых участков на промежуточных этапах восстановления фитоценоза вырубок, к таким же последствиям приводит усыхание посадки хвойных. Эти открытые участки привлекают на вырубки с порослью такие типич-

ные виды открытых вырубок, как перепел, полевой жаворонок. Они гнездятся зачастую с большей относительной плотностью (за счет уменьшения индивидуальных территорий) чем в полностью открытых пространствах. Предпочтение промежуточных стадий восстановления вырубок, при отсутствии гнездовых территорий на других, выявлено у приуроченного к кустарниковой растительности обыкновенного соловья.

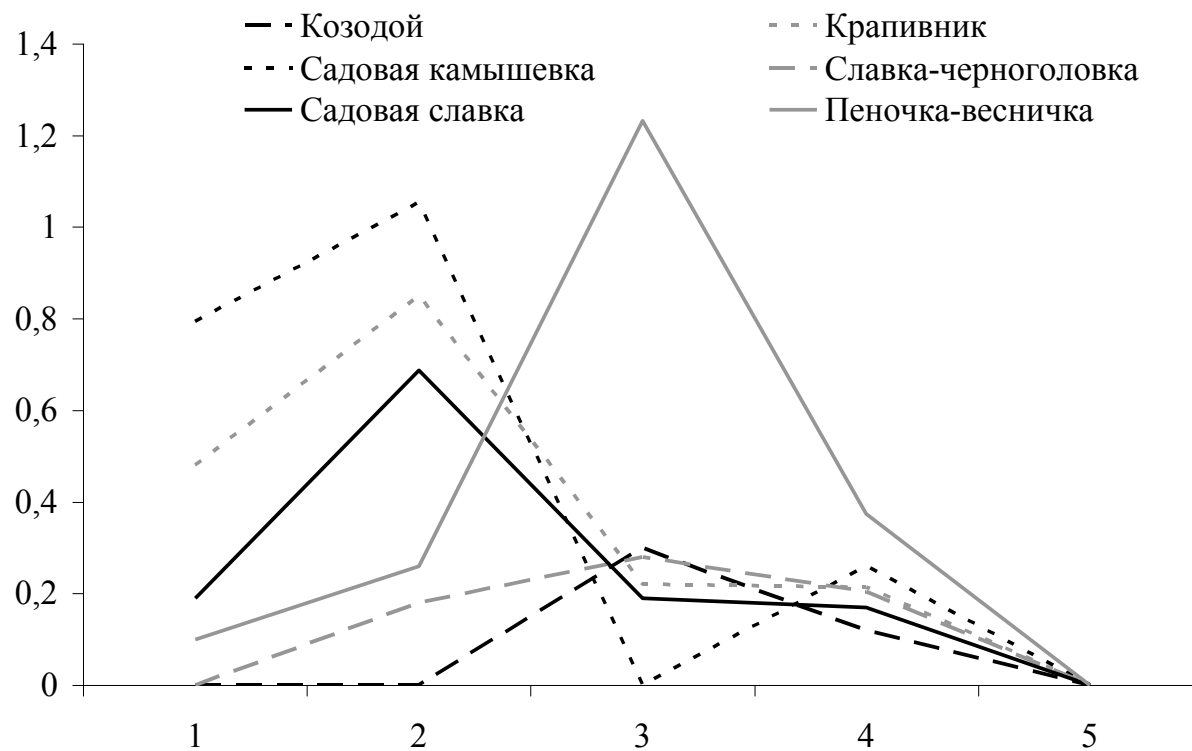
Дендрофильные виды птиц, редко находящие необходимые для гнездования условия на начальных этапах сукцессии вырубок и гарей, с восстановлением древесной растительности увеличивают численность до достижения сообществом оптимального для них этапа. Тип динамики *«подъем – пик – спад – варьирование»* характерен для крапивника в елово-мелколиственных лесах и для пеночки-веснички на сосновых гарях. Эти виды отмечаются и в лесах поздних стадий сукцессии. Численность крапивника зависит от наличия на гнездовой территории подходящих укрытий для гнезда – куч валежника, которые разлагаются к последним этапам зарастания, или старовозрастных елей, а весничка связана на гнездовании с распространением березового подростка. Динамика *«подъем – пик – варьирование»* характерна для большего количества видов (Рисунок 7). В ходе зарастания вырубок увеличивают свою численность лесная завирушка, черноголовая славка, мухоловка-пеструшка, зарянка, певчий дрозд, деряба, буроголовая гаичка, зяблик и др. Лесной конек на вырубках в подтаежных сосняках также показывает подобную динамику.

При смыкании древостоя и переходе вырубки в лес-молодняк численность этих видов подвержена динамике, опосредованной как развитием сообщества, так и уходом за лесными культурами. Пестрый дятел гнездится в недорубах и семенных деревьях, встречающихся на всех этапах зарастания некоторых вырубок и гарей, далее его численность увеличивается с возрастом сообщества. Подобную динамику можно охарактеризовать как *«варьирование – подъем»*. Такая же динамика характерна для лесного конька в восстанавливающихся после рубок в зандровых сосняках.

ПО ТИПУ СМЕШАННЫХ ЛЕСОВ



ПО ТИПУ СМЕШАННЫХ ЛЕСОВ



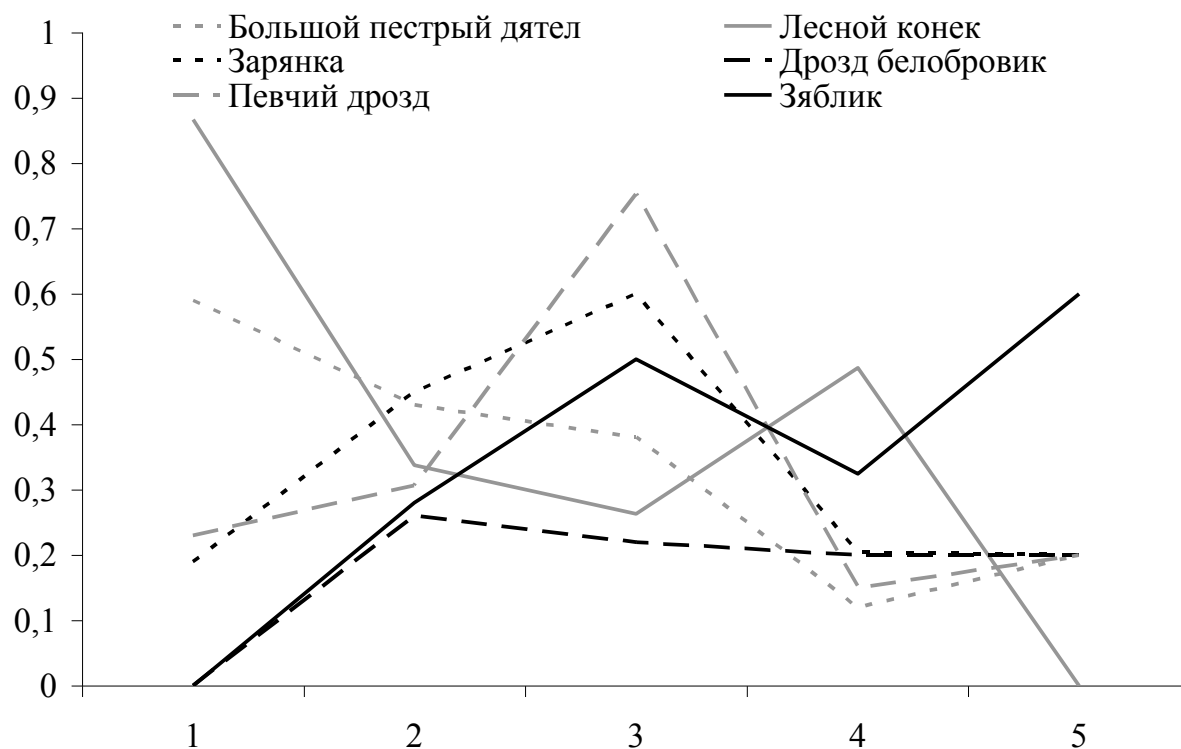
0,8
0,7
0,6
0,5
0,4
0,3
0,2
0,1
0

1 2 3 4 5 6 7

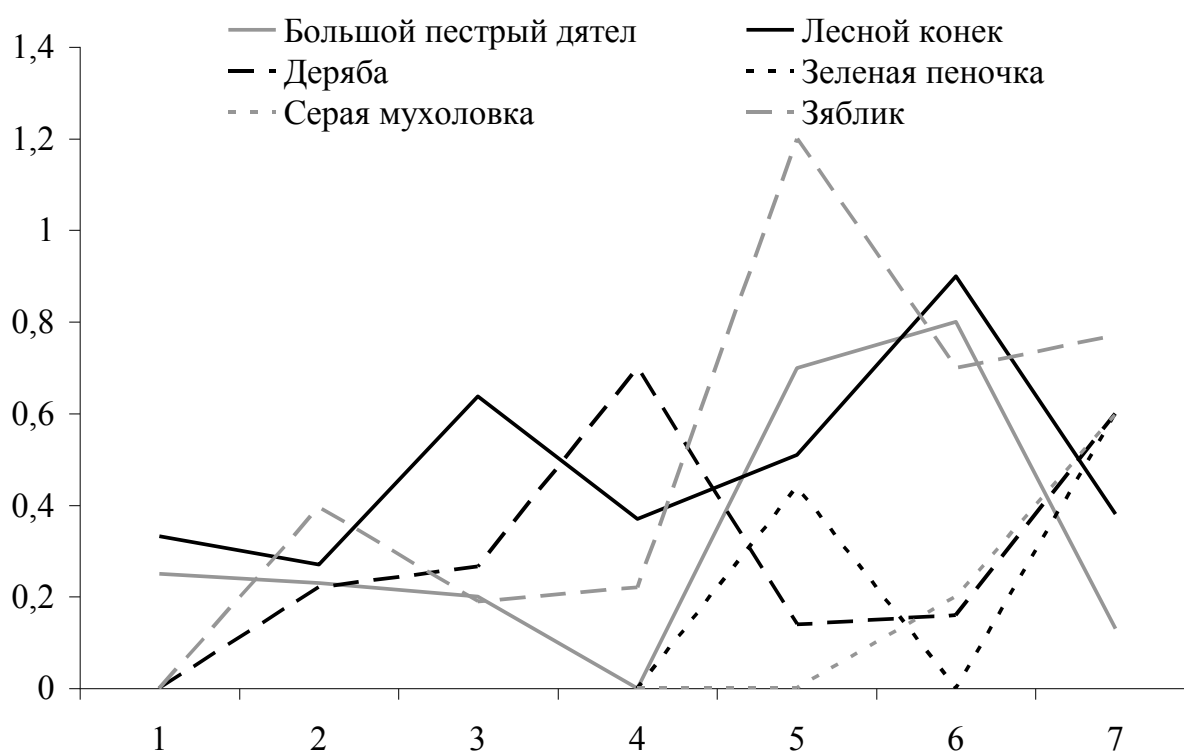
Белая трясогузка
Перепел
Жаворонок полевой
Юла
Обыкновенный жулан
Садовая славка
Серая славка
Пеночка-весничка

Динамика плотности дендрофильных видов при смене этапов сукцессии

по типу смешанных лесов



по типу пирогенных сосняков



В целом, можно говорить о закономерных изменениях при нормальном ходе сукцессионных процессов после рубок таких характеристик орнитокомплексов, как суммарная плотность гнездования, количество гнездящихся видов, разнообразие и выравненность населения. Так видовой состав птиц практически полностью обновляется в ходе сукцессии, общая плотность возрастает с увеличением количества ярусов, а разнообразие и видовое богатство максимальны на промежуточных более мозаичных этапах. Выравненность в орнитоценозах на всех стадиях сукцессии, опосредованной лесозэксплуатацией, очень высока и незначительно снижается лишь с достижением сообществом субклимаксных стадий или после качественно проведенных поэтапных рубок ухода.

Подобная динамика количественных характеристик населения птиц наблюдалась и в ходе сукцессионных изменений на фрезерных торфоразработках Восточного Верхневолжья, не используемых в сельском хозяйстве (Чудненко, 2007).

ГЛАВА 5

ФАКТОРЫ, ВЛИЯЮЩИЕ НА ОРНИТОЦЕНОЗЫ ЭКСПЛУАТИРУЕМЫХ ЛЕСОВ

Для всестороннего анализа факторов было перебрано несколько способов статистического анализа данных, в итоге наиболее репрезентативными оказались результаты экологической ординации орнитоценозов методами неметрического многомерного шкалирования и анализа избыточности. Сравнивая два примененных метода, стоит сказать, что результаты выделения осей в целом совпали и не противоречат друг другу. При этом многомерное неметрическое шкалирование, несмотря на трудоемкость предварительных математических расчётов индексов сходства, эффективно обобщает и визуализирует данные и способно выделить сукцессионные тренды. Метод анализа избыточности позволяет детально и статистически проанализировать вклад всех возможных факторов и в трансформации орнитокомплексов, и в гнездовую плотность отдельных видов птиц, при этом уверенно отбросить незначимые. В контексте данной работы они взаимодополнили друг друга и позволили на разных уровнях адекватно оценить имеющиеся данные.

5.1. Экологическая ординация орнитоценозов, сформированных рубками, методом многомерного шкалирования

Для сравнения населения птиц рассчитывался индекс сходства Жаккара-Наумова, расширенный по численности (6) и доминированию (7) (Таблица 9). Уровень сходства между обследованными орнитоценозами различен: максимальный показатель индекса Жаккара, расширенного по численности 87%, максимальное значение индекса Жаккара, расширенного по доминированию – 68%. Следует отметить, что уровень сходства орнитокомплексов, характеризующихся одинаковой степенью сукцессионного восстановления после рубки, в пределах одного стационара выше, чем он же на разных стационарах.

Имеющиеся матрицы индексов сходства Жаккара-Наумова путем преобразования методом многомерного неметрического шкалирования (8, 9) позволяют выстроить рассматриваемые варианты населения птиц трансформированных рубками лесных территорий в пространстве комплексных экологических факторов на основе дистанций сходства (Рисунок 8, 9). Полученное распределение позволяет выявить потенциальную направленность антроподинамических сукцессионных изменений населения птиц лесных экосистем Восточного Верхневолжья под действием лесозэксплуатации.

Результаты ординации орнитокомплексов на основании индекса сходства Жаккара, расширенного по численности (Рисунок 8), позволяют четко проследить антроподинамическую сукцессию от групп орнитокомплексов недавно пройденных сплошной рубкой лесов различных типов (отдельно смешанные леса и ельники, сосняки различного происхождения и гари соснового леса) к сообществам птиц вторичных лесов. При этом орнитоценозы облесенных территорий любой стадии спелости в отсутствие нарушений заметно отличаются от трансформированных рубками.

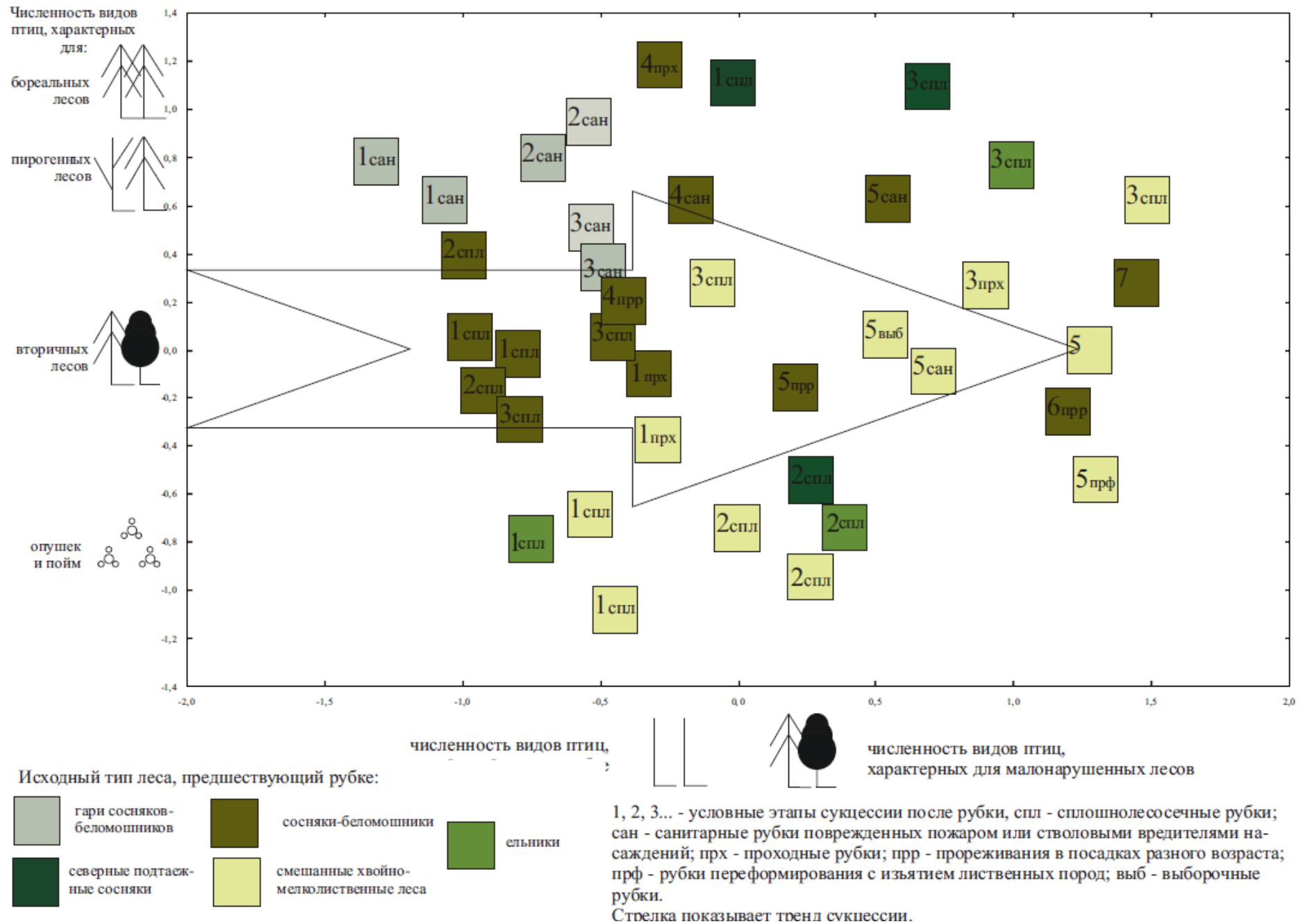
При ординации орнитокомплексов пройденных рубками территорий на основании индекса сходства Жаккара, расширенного по доминированию (Рисунок 9), учитывающего структуру сообществ, выражена направленность антроподинамических сукцессионных смен от начальных этапов вторичной сукцессии (открытых вырубок и гарей) в сторону старовозрастных вторичных хвойных лесов.

Результаты ординации заметно выделяют сообщества рубок перестроения, результатом которых должен являться разновозрастный многоярусный хвойный лес, близкий к бореальному (хотя и сильно нарушенный). При этом если тренд сукцессионных изменений во втором варианте анализа (учитывающем доминантную структуру) явно направлен в сторону подобных биотопов, то сходство по плотности гнездования такой направленности не демонстрирует и тренд совпадает с одной из осей ординации.

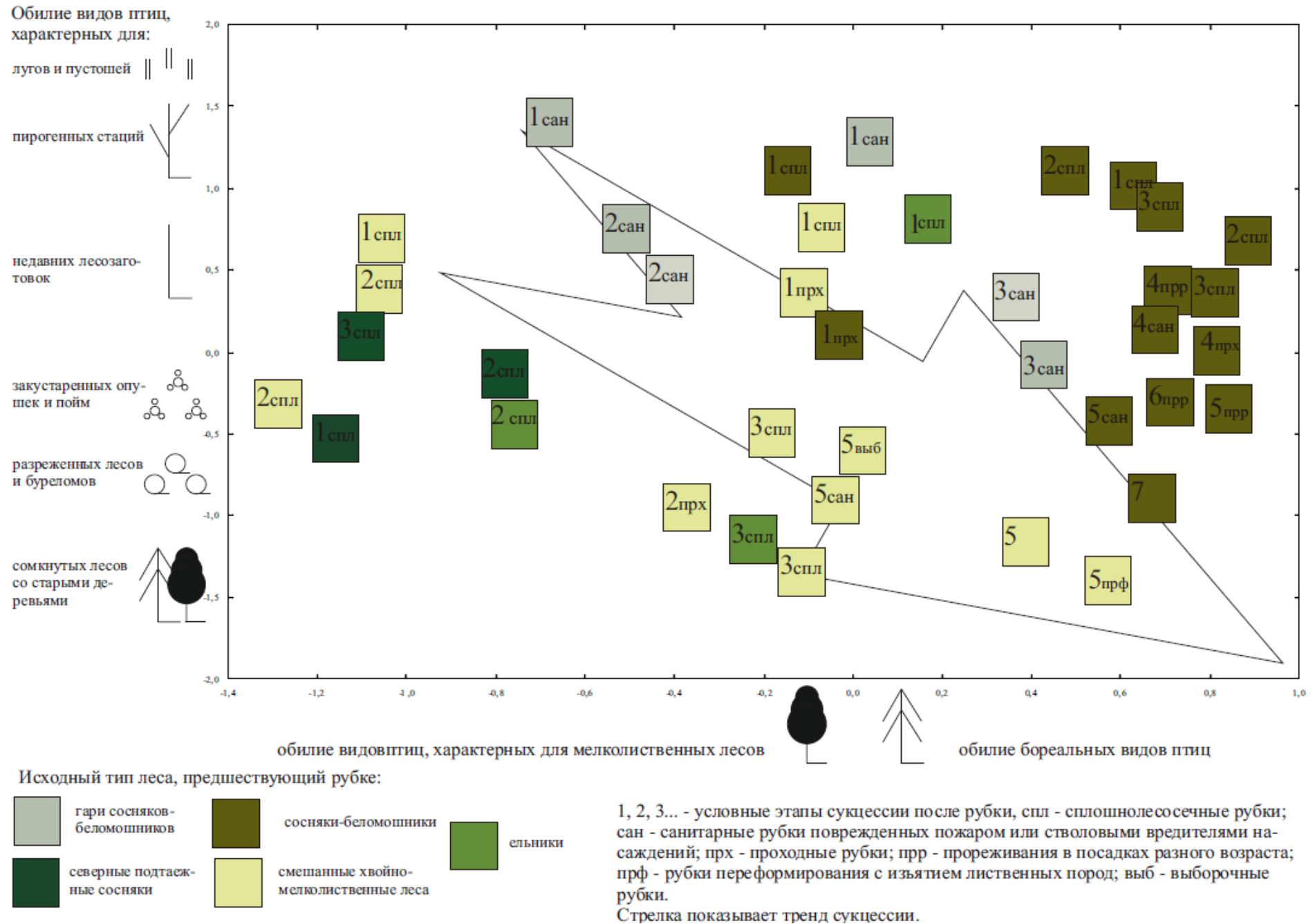
Значения индексов сходства Жаккара-Наумова (I_i) населения птиц обследованных биотопов

Индекс сходства Жаккара, расширенный по численности (I _i (N _i))																																									
Био-топы	Сосновые культуры						Смешанные культуры						Ельники			Смешанные леса						Зандровын сосняки										Сосняки									
	Прореживание			Санитарны		Проходные		Спелый с подсоской	Выборочная	Переформирование	Санитарная	Проходные		Приспевающий	Сплошные рубки			Сплошные рубки						Реконструкция гарей						Сплошные рубки						Сплошные рубки					
	Молодняк	Среднеспелый	Приспевающий	Открытая	Зарастающая	Открытая	Зарастающая					Открытая	Зарастающая		Открытая	Зарастающая	Жердняк	Открытая	Зарастающая	Жердняк	Открытая	Зарастающая	Жердняк	Открытая	Зарастающая	Жердняк	Открытая	Зарастающая	Жердняк	Открытая	Зарастающая	Жердняк	Открытая	Зарастающая	Жердняк	Открытая	Зарастающая	Жердняк	Открытая	Зарастающая	Жердняк
31	30	19	0.6	29	59	62	3	21	8	20	14	29	9	10	7	4	8	5	2	9.7	7.3	19	16	12	61	6	12	33	29	24	39	29	18	29	0	16	11				
32	45	34	0.3	30	27	5.6	50	15	9	15	14	21	19	10	6	16	8	4	8	11	7.7	19	8	6	23	3.1	6.2	27	21	19	29	21	8.3	19	0	12	5.6				
33	31	38	0.2	29	12	5.5	33	19	23	31	7.4	14	45	1	9	2	1	5	9	3.1	2.5	24	3	3	16	2.9	2.8	13	6	6	16	6.2	3	3	5.8	11	2.7				
36	63	28	31	30	40	10	24	17	8	20	8	21	8	0	4	4	5	4	2	6	4	13	16	12	48	6	12	31	15	13	38	18	15	15	0	21	11				
37	33	25	29	33	19	9.3	32	16	12	24	5.8	28	29	4.4	6.4	14	3.7	5.8	6.2	4.2	3.3	22	9.9	9	21	5.1	8.8	9.3	9.7	8.6	76	11	9.7	9.7	7.1	17	8.3				
35	61	17	16	39	19	12	25	15	6.8	14	17	21	7	12	8	2.2	10	4.8	6.3	12	8.3	15	17	13	37	5.3	15	52	33	51	34	40	15	33	0	15	9.5				
36	20	11	6.9	20	14	20	6.4	3.8	0	5.9	12	18	1.2	2.7	6.3	4.3	2.2	5.6	1.9	2.6	2	11	8	30	26	7.2	14	27	7.8	6.5	6.5	9.6	7.8	7.8	11	5.9	23				
38	39	56	34	38	39	23	12	16	9	12	13	23	27	7	6	13	7	4	7	10	8.2	23	8	6	87	3.4	6.8	21	21	19	23	21	9.2	15	3.7	10	8.3				
25	22	28	24	15	15	15	25	23	27	23	35	15	11	12	18	5	12	7	5.2	8.9	28	7	5	21	3	9.3	20	1	9	18	9.6	8.1	9.6	10	13	19					
27	16	13	27	6.8	5.9	8.2	0	13	23	24	8.2	13	22	9	18	11	0	4	9	0	12	17	0	0	4	0	0	0	0	7	0	0	0	5	12	0					
26	12	9	27	13	26	13	12	9	40	24	19	26	26	9	27	22	4	15	8	4.2	7	31	8	6	15	3.4	6.8	7.7	8	7	13	8	8	8	12	22	13				
28	21	9	8.1	20	9.2	21	22	14	16	5.2	20	16	8.6	32	25	5	15	20	2.5	28	22	19	8.6	20	18	9.6	18	32	23	21	25	31	14	35	13	13	16				
29	12	8.1	15	12	16	9.1	26	16	26	8.9	16	5.9	13	10	13	20	6.2	12	8.4	7.1	9.9	41	8.7	18	19	3.4	11	28	14	13	20	16	9.4	14	7.1	16	55				
30	18	28	29	16	22	13	4.2	24	13	15	26	8.2	21	0	8.8	16	0	8.1	9.3	3.6	3	23	0	0	5.8	0	0	3.1	6.7	6.2	6.8	0	0	0	17	14	0				
7	26	15	7	16	9.4	16	15	12	14	8	12	36	3.5	0	12	0	23	7	0	26	20	6.3	6	6	9	7.2	7.1	13	13	13	24	22	6.1	30	0	6.6	4.3				
8	11	10	16	4.6	9.5	4.6	12	17	23	18	31	31	14	13	14	16	28	45	8	20	48	20	4	11	7	1.6	8.4	7.7	8	8	7	8.2	8.7	7.8	24	23	9.6				
9	14	25	27	0	11	0	24	20	29	20	39	9.9	34	29	0	15	0	5	34	0	0	30	0	4	4	0	1.6	5	0	0	4	0	0	0	9	7.6	9.7				
1	6	5	2	7	6.4	6.5	6.4	6	6	0	6	16	0	0	20	24	0	29	0	38	11	5.5	5	9	6	1.9	10	9.7	1	9	8	10	5	16	11	23	3.6				
2	3	5	5	2.7	5.2	2.5	7.9	4	8	3	11	25	9.6	8	5	47	8	25	5	14	35	17	4	7	7	6.3	9.4	9.2	5	4	4	9	7.9	4.5	22	20	8.8				
3	6	16	20	4.3	12	5.9	18	15	22	24	30	8.2	28	26	0	7	61	0	8	0	0	18	0	2	2	0	0.8	2.4	0	0	2	0	0	0	4.3	2.6	1.5				
4	20	9	5.2	20	9.1	20	15	15	6.7	0	6.1	39	3.4	4.7	26	20	0	38	15	0	21	13	6.1	9	8.4	2.2	12	15	20	19	23	13	12	28	12	26	4.1				
5	4.7	5	5.3	4.8	4.5	5	4.7	8.7	13	6.4	12	28	12	4.8	20	45	0	27	13	0	21	11	4.2	3.7	7	5.8	5.3	10	13	13	7.1	14	4.5	8.1	9.8	14	6.7				
6	15	9.2	19	15	24	15	32	18	35	9.1	36	22	36	20	7	22	20	6.4	12	57	7.5	5.8	6.1	11	17	2.5	7.6	23	18	17	15	11	6.6	10	14	11	9.6				
19	14	11	2	14	9.7	16	14	10	7	0	6	16	0	0	14	6	0	8	4	0	16	4.9	7.2	21	17	36	18	13	13	18	9	16	45	13	8.9	6.5	9.1				
21	9	20	2	10	9.3	12	27	11	14	0	6	34	19	0	14	14	14	25	10	13	21	6.5	25	21	22	13	39	25	12	8	6	11	26	9.7	20	12	21				
23	54	41	22	49	21	48	31	31	23	9	12	36	25	13	17	7	19	6	8	14	23	9.3	27	0	22	7.7	30	31	27	2	27	29	17	21	4.3	15	16				
20	4.7	6.1	2.6	4.8	4.7	4.7	4.7	4.6	0	5.1	11	0	0	13	4.6	0	4.4	7.4	0	4.7	10	5.1	23	13	7	15	4.8	5	4.4	3.6	19	20	5	7.2	2.9	4.3					
22	11	5.9	2.7	9.8	9.7	15	15	9.8	12	0	6.5	22	4.9	0	15	13	5.3	23	8.4	4.4	28	5	13	14	41	18	15	9.5	16	8.9	7.3	11	22	16	15	15	18				
24	39	9.1	11	35	9.3	29	44	17	19	0	6.3	34	23	4.8	16	4.6	18	6.5	5.2	13	27	10	26	14	28	43	4.8	9.8	40	34	33	37	14	31	7.2	11	19				
10	33	12	5	20	9.2	33	15	14	7	0	6	25	3.4	5	17	5	0	6	3	0	34	9.9	7.6	14	12	33	4.7	15	37	50	22	40	14	33	0	5.4	8.9				
12	25	13	5	20	9.2	25	15	14	7	0	6	25	3.4	6	17	5	0	6	3	0	34	9.9	7.6	21	10	2	4.7	9.8	33	5	20	33	29	29	0	5.1	8				
14	68	24	16	62	18	60	20	22	14	8	12	21	8.4	8	17	4	8	6	2	5	20	4.7	15	13	9	52	4.7	9.8	46	33	25	25	10	38	0	15	7.1				
11	39	7.9	2.6	20	9.2	36	15	10	6.8	0	6.2	29	0	0	26	4.6	0	6.5	5.2	0	20	9.9	6.9	14	9.9	30	16	9.8	29	33	25	40	17	40	0	5.9	10				
13	14	7.9	2.6	14	9.2	14	14	10	6.8	0	6.2	18	0	0	15	9.6	0	22	5.2	0	26	4.7	6.9	48	28	14	21	22	14	14	29	14	14	16	14	8.9					
15	39	7.9	2.6	20	9.2	36	15	10	6.8	0	6.2	27	0	0	29	4.6	0	14	2.5	0	34	4.7	6.9	14	9.9	27	4.7	15	29	33	25	40	50	14	0	12	8.9				
16	0	0	5.8	0	5.8	0	10	3.6	12	0	13	18	15	16	0	42	25	17	35	20	16	1.4	22	7.9	16	5.8	5.9	19	5.9	0	0	0	0	12	0	16	15				
17	12																																								

Ординация орнитокомплексов территорий, сформированных сукцессией после рубок, многомерным шкалированием на основе индекса сходства Жаккара, расширенного по численности ($I_i(N_i)\%$)



Ординация орнитокомплексов территорий, сформированных сукцессией после рубок, многомерным шкалированием на основе индекса сходства Жаккара, расширенного по доминированию ($I_i(P_i)\%$)



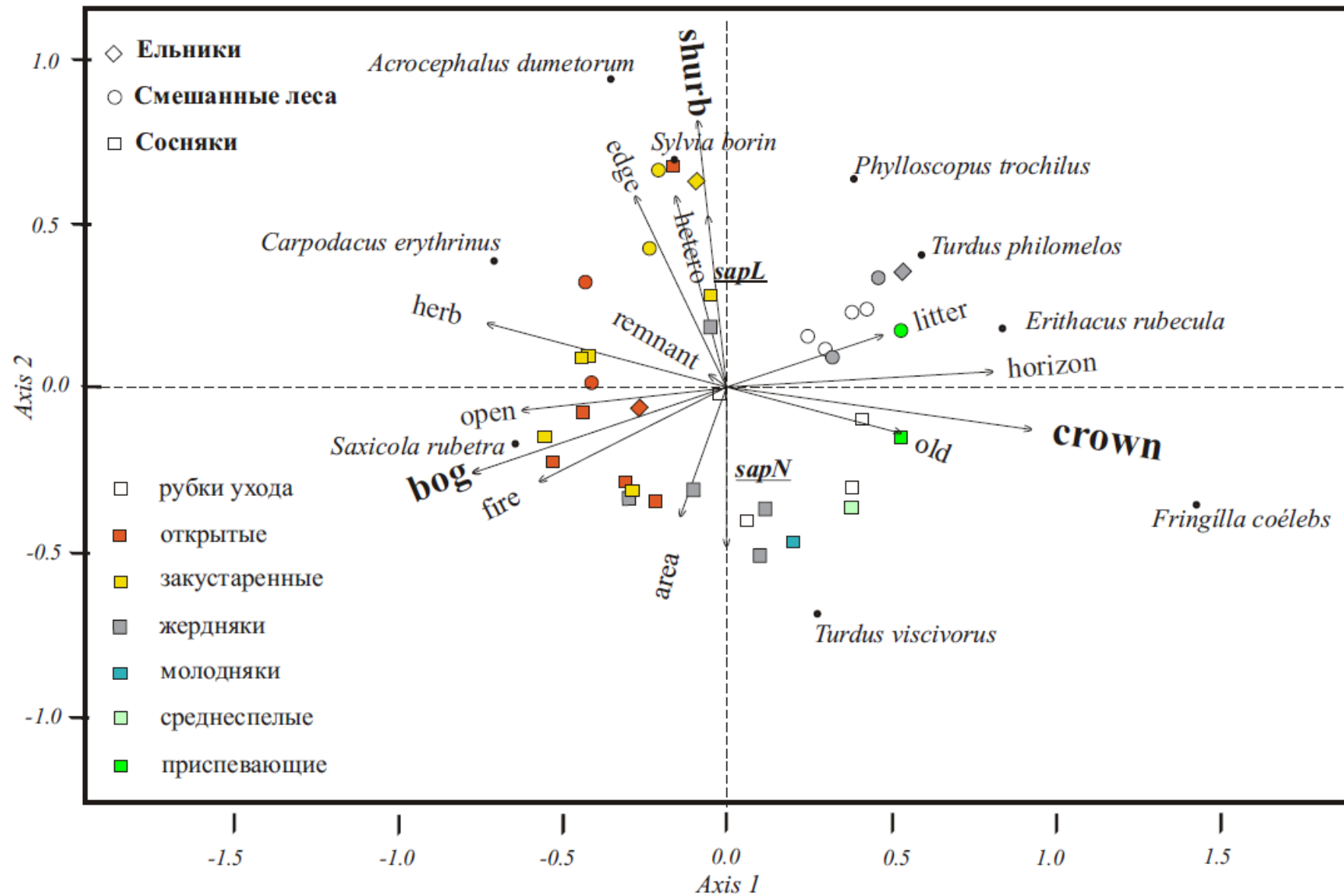
5.2. Экологическая ординация орнитокомплексов, сформированных рубками, методом анализа избыточности

Для выявления специфики воздействия различных факторов была проведена экологическая ординация трансформированных лесозэксплуатацией орнитоценозов на основе анализа избыточности (10). Оси (главные компоненты) результирующего триплота (Рисунок 10) интерпретируются как: горизонтальная – слева направо сукцессионный градиент от сообществ открытых пространств с пионерными видами к климаксным сообществам (бореальным либо хвойно-широколиственным лесам); вертикально вверх – сукцессионные изменения на вырубленных территориях в отсутствие посадки и ухода, приводящие в результате к вторичным хвойно-мелколиственным лесам, вертикально вниз – сукцессионные изменения на вырубленных территориях с посадкой и поэтапным уходом, приводящие в результате к вторичным монотонным одновозрастным хвойным лесонасаждениям (как ельникам, так и соснякам).

Следует особо отметить тот факт, что в анализе стрелки факторов распространения мелколиственного подроста и распространения хвойного подроста практически совпадают с одной из главных компонент (вертикальная ось). Эти факторы диаметрально разнонаправленны (что свидетельствует о сильной отрицательной корреляции) и имеют почти одинаковую длину, хотя все-таки стоит отметить несколько большую значимость распространения мелколиственного подроста для населения птиц. На основании этого можно с осторожностью говорить, что именно естественный ход сукцессии в противопоставлении искусственному лесовозобновлению определяют различия видового состава и структуры населения птиц во вторичных лесах.

Наиболее четко прослеживаются корреляции с топическими факторами для видов из списка доминантов. Луговой чекан и обыкновенная овсянка доминируют в сообществах птиц вырубленных лесных территорий начальных этапов сукцессии, характеризующихся факторами открытости и заболоченности.

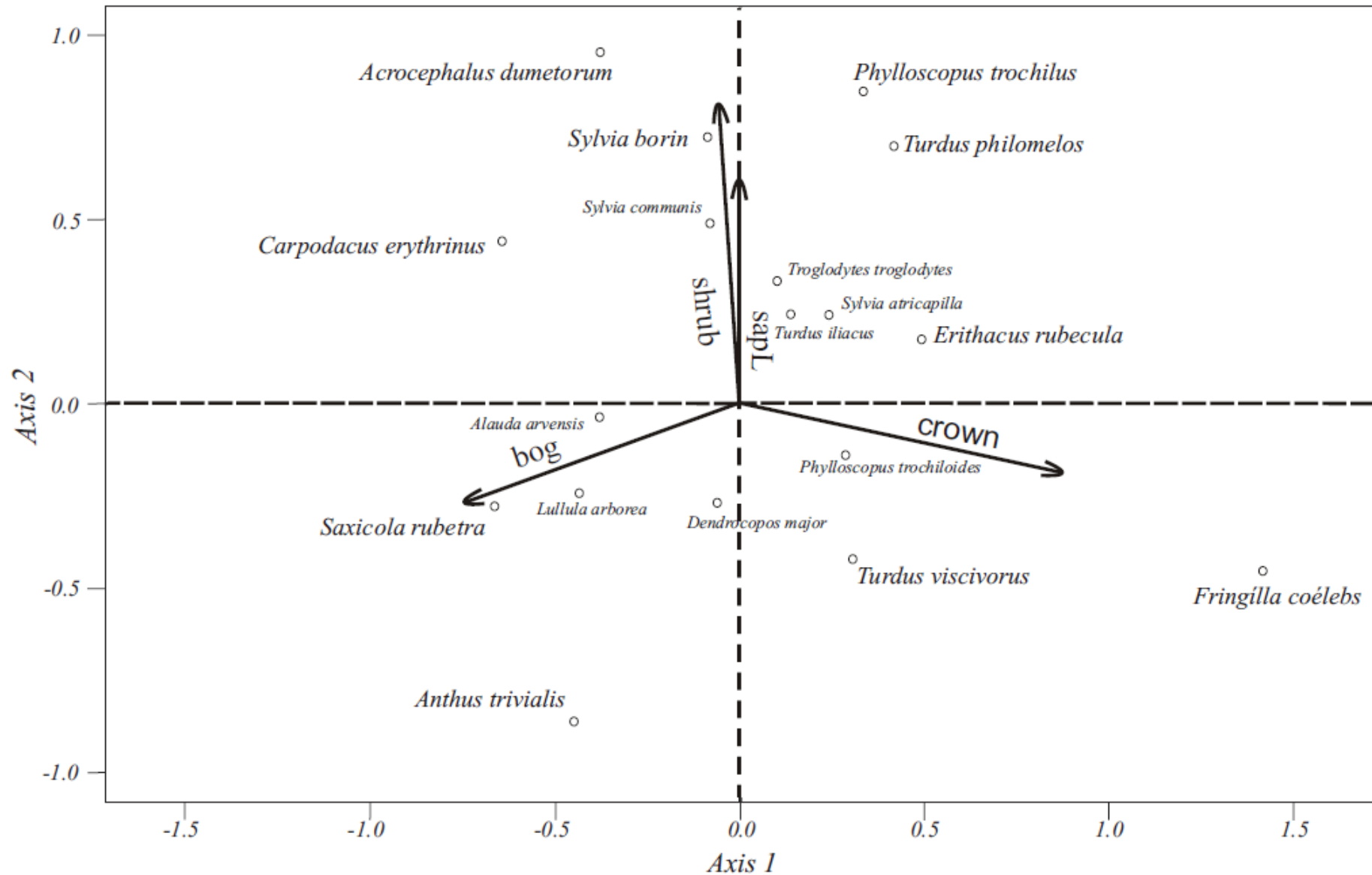
Ординационная диаграмма на основе анализа избыточности плотности гнездования, показывающая влияние опосредованных лесозаготовительных факторов (сокращения расшифровываются в таблице 10) на подтаёжные орнитоценозы



Пирогенный фактор приводит к предпочтительному гнездованию лесного жаворонка. Факторы мозаичности, большой протяженности экотонов и преимущественного распространения кустарника скоррелированы друг с другом и формируют сообщества птиц с содоминированием садовой камышевки и садовой славки. При сочетании экотонов и значительных выделов травянистой растительности в сообществах птиц доминирует чечевица, с площадью выделов травянистой растительности связан полевой жаворонок. Распространение мелколиственного подроста приводит к увеличению доли в населении пеночки-веснички, плотность гнездования зарянки связана с нарушенностью лесной подстилки, доминирование зяблика в сообществах птиц обусловлено сомкнутостью крон, дерябы и лесного конька – хвойным подростом.

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 (Рисунок 11). Причем два из них (закустаренность и мелколиственный подрост) однонаправлены, и, следовательно, сильно положительно коррелированы, и их совместное воздействие объясняет большую долю дисперсии, чем закустаренность отдельно, хотя уровень значимости для первого показателя существенно выше, чем для второго (Таблица 10). Остальные значимые факторы – заболоченность и сомкнутость крон – разнонаправлены и равноудалены как друг от друга, так и от первой пары факторов. Эта модель соответствует трем векторам естественных сукцессионных изменений после рубки (без участия деятельности человека – посадки, прореживаний и формирующих рубок): это смена породного состава, облесение и заболачивание. Из перечисленных выше наиболее распространенным сейчас является мелколиственно-кустарниковый вектор развития сообществ птиц. Главные компоненты, векторы воздействия значимых факторов и их корреляции с численностью видов в экономной модели практически идентичны полной.

Ординационная диаграмма на основе анализа избыточности плотности гнездования с наиболее значимыми из опосредованных лесозаготовкой факторов (сокращения расшифровываются в таблице 10), влияющих на орнитоценозы



Статистический анализ полной и экономной моделей избыточности

RDA		Скорректированная доля объясняемой дисперсии	Значение критерия Фишера	р-значение
		%	<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	0.049*
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*

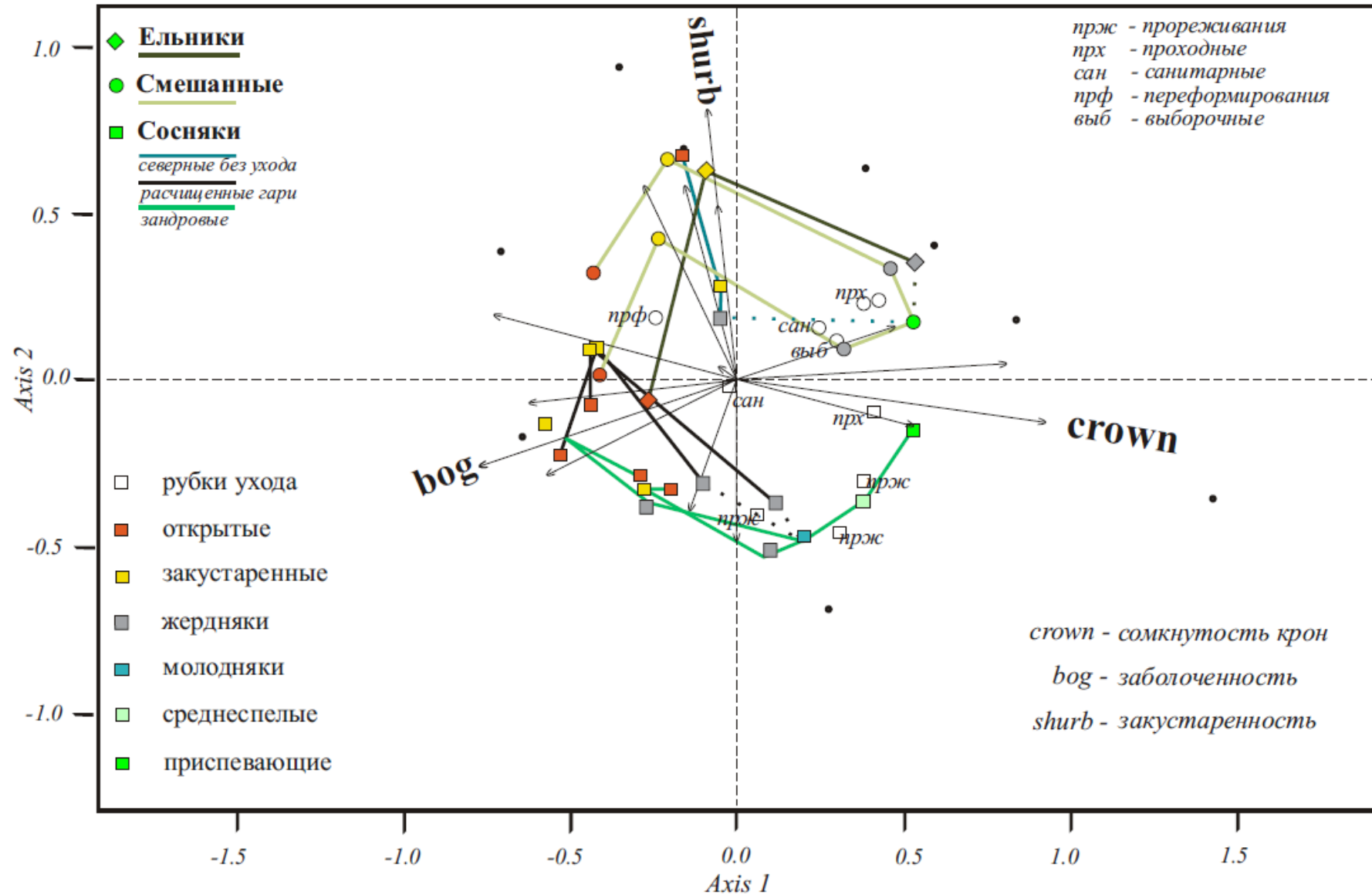
(*** – $p < 0.001$; ** – $p < 0.01$; * – $p < 0.05$)

Сравнение орнитоценозов сформированных различными рубками ухода с этапами естественной сукцессионной трансформации населения птиц после сплошных рубок при рассмотрении корреляций, отраженных на ординационном триплоте (Рисунок 12), довольно показательны. Наиболее четко прослеживается возврат населения птиц в сторону предыдущего сукцессионного этапа на примере постепенных прореживаний сосновых культур. После каждого поэтапного прореживания население птиц трансформируется таким образом, что занимает промежуточное положение на ординационном триплоте между исходным сообществом до проведения рубки и предшествовавшей ему стадией сукцессии. Таким образом, прореживания в сосняках, по сравнению с другими рубками ухода, в наименьшей степени трансформируют лесные орнитоценозы. Являясь на протяжении длительного времени типичными способами ухода за лесонасаждениями, будучи сходными по технологии с длительные историческое время практиковавшимися в хвойных лесах приисковым выборочным рубками, а также аналогичными естественным процессам – ветровалам и выпадению части подлеска и старовозрастных деревьев, они наименее катастрофичны для лесных орнитоценозов, имеющих к подобным воздействиям устойчивые адаптивные реакции.

Проходные и санитарные (лишь по названию) рубки сосняков из-за своей ориентированности на лесозаготовку, а не уход, за счет частичного или полного удаления старовозрастных деревьев изменяют орнитоценозы сосняков довольно заметно. Их сообщества отбрасываются по вектору, совпадающему с фактором количества старовозрастных деревьев на очень удаленные от спелых сосняков позиции (особенно это касается санитарных рубок, расположенных в самом центре системы координат).

В смешанных лесах среди рубок ухода заметно выделяется воздействие на сообщества птиц рубок переформирования. Остальные рубки ухода не так заметно трансформируют орнитоценозы вторичных хвойно-мелколиственных лесов, основным воздействующим фактором при этом является нарушение лесной подстилки.

Смены орнитоценозов в ходе сукцессии после сплошнолесосечных рубок и трансформации сообществ птиц, вызванные рубками ухода в пространстве ключевых воздействующих факторов



ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Оценивая воздействие эксплуатации лесов на орнитоценозы Восточного Верхневолжья, следует отметить, что данный вид трансформации экосистем является древнейшим в истории антропогенного изменения ландшафтов региона. Необходимо учитывать и тот факт, что вырубленные территории по ряду существенных для птиц параметров сходны с естественными элементами лесной мозаики – ветровальными окнами и, в меньшей степени, с пирогенными стациями. Отличие современной трансформации лесных территорий от доиндустриальной и тем более от естественных нарушений в масштабах охватываемых площадей. Сукцессионные изменения лесов после рубок довольно длительны и, в большинстве случаев, не успевают достигать климаксных стадий, что приводит к все большему распространению орнитоценозов молодняков и вторичных лесов и характерных для них лесоопушечных видов птиц при сокращении численности или исчезновении видов, требовательных к возрасту и видовому составу древостоев.

Хотя перестройки сообществ в ходе рубок и последующей сукцессии лесов являются исторически сложившимися и чаще не катастрофичны, большинство видов птиц, использующих измененные рубками лесные территории – обычные. Большинство гнездящихся редких видов (в частности виды, занесенные в региональные Красные Книги) помимо вырубленной территории требуют наличия специфических условий – большой улит, трехпалый дятел, серый сорокопуд занимают пройденные пожарами территории; серый журавль и обыкновенный сверчок используют переувлажненные местообитания; удод – специфические микроместообитания – завалы веток и стволов. Деряба на гнездовании связан с борами-беломошниками, занимая при этом и молодые посадки. Редкими видами птиц, способными заселять вырубку без специфических требований, являются лесной жаворонок и ястребиная славка (их редкость обусловлена популяционными факторами).

Большинство хищных птиц и совы имеют только трофические связи с трансформированными рубкой биотопами – при отсутствии земель сельскохозяй-

ственного назначения вырубки и гари используют для поиска пищевых объектов змееяд, большой подорлик, беркут, филин, сплюшка, воробьиный сич, бородастая неясыть, а также канюк и болотный лунь.

Однако, полевой лунь в расположении гнезд демонстрирует предпочтение вырубленных лесных территорий, в последнее время перейдя на гнездовании с внешних опушек леса на внутренние. Смену стереотипа гнездования в измененных рубками биотопах демонстрируют и другие виды птиц (черныш, белая трясогузка, обыкновенный жулан, крапивник, обыкновенная каменка).

Происхождение большинства видов авифауны преобразованных рубками территорий европейское, реже евро-китайское (транспалеарктическое). В основном это типичные виды лесных фаунистических комплексов. Лесостепные виды птиц расселялись по лесной зоне, используя, в том числе, и вырубленные территории ранних этапов сукцессии. Виды сибирского типа фауны приурочены к измененным рубками ухода или пожарами территориям, по-видимому, используя их, как каналы для расселения вглубь европейских лесов. Начальные этапы сукцессии после рубок характеризуются избыточным увлажнением и присутствием околородных видов птиц. На сообщества птиц значимо влияет распространение ключевых растительных формаций, таких как кустарник, мелколиственный и хвойный подрост, выделы трав.

Показатели биоразнообразия (видовое богатство, суммарная плотность гнездования, разнообразие населения и равномерность его распределения), часто используемые для характеристики ценности биоценозов, в орнитоценозах нарушенных рубками лесов не применимы. Плотность, видовое богатство и разнообразие населения птиц биотопов на ранних этапах сукцессии (представляющих собой мозаику закустаренных и открытых участков с небольшим количеством старовозрастных деревьев и выраженной опушкой) близки к таковым на площадках такого же ранга площади в старовозрастных лесах, не нарушенных рубками. И только выравненность населения птиц подобных сообществ значительно выше, чем в естественных лесах. Показатели выравненности населения птиц всех измененных рубками территорий очень высоки. Несмотря на высокие

показатели разнообразия, орнитоценозы начальных этапов сукцессии после рубок по ценности не сопоставимы с орнитоценозами спелых лесов даже очень небольшой площади, т.к. сложены в основном пионерными и толерантными к антропогенной трансформации местообитаний видами птиц, сейчас широко распространенными в большом спектре местообитаний. Чтобы оценить истинный вклад орнитокомплексов измененных рубками территорий в общую ценность конкретных лесных орнитоценозов следует с большой тщательностью на основании репрезентативной выборки проб населения проводить всесторонний анализ по целому комплексу характеристик населения, подключая разнообразные возможности современной математической статистики и моделирования.

Следует отметить значимую обратную зависимость разнообразия населения птиц от площади вырубленной территории и степени мозаичности биотопа, тогда как разнообразие населения птиц участков старовозрастных лесов с увеличением площади только возрастает.

Сформированные лесозэксплуатацией в Восточном Верхневолжье сообщества птиц по характеристикам разнообразия населения можно разделить на восстанавливающиеся по типу смешанных лесов и восстанавливающиеся по типу пирогенных сосняков, а эти группы, в свою очередь, на сообщества птиц мозаичных и маломозаичных биотопов.

Орнитоценозы, сформированные сплошными рубками и рубками ухода, сукцессионными изменениями после них при искусственном возобновлении и в его отсутствии, имеют отличия как в видовом составе гнездящихся птиц, так и в их численности. Различия в применяемых на практике санитарных рубках и рубках ухода вносят дополнительную гетерогенность в структуру орнитоценозов вторичных лесов региона. Так санитарные рубки поврежденных стволовыми насекомыми сосняков вызывают более значительные изменения населения птиц, чем даже сплошные рубки. Уникальные по видовому составу орнитоценозы формируются на расчищенных санитарными рубками обширных гарях. Рубки в смешанных лесах с изъятием определенной части древостоев (спелых, фаутных или лиственных деревьев) трансформируют орнитоценозы, приближая условия место-

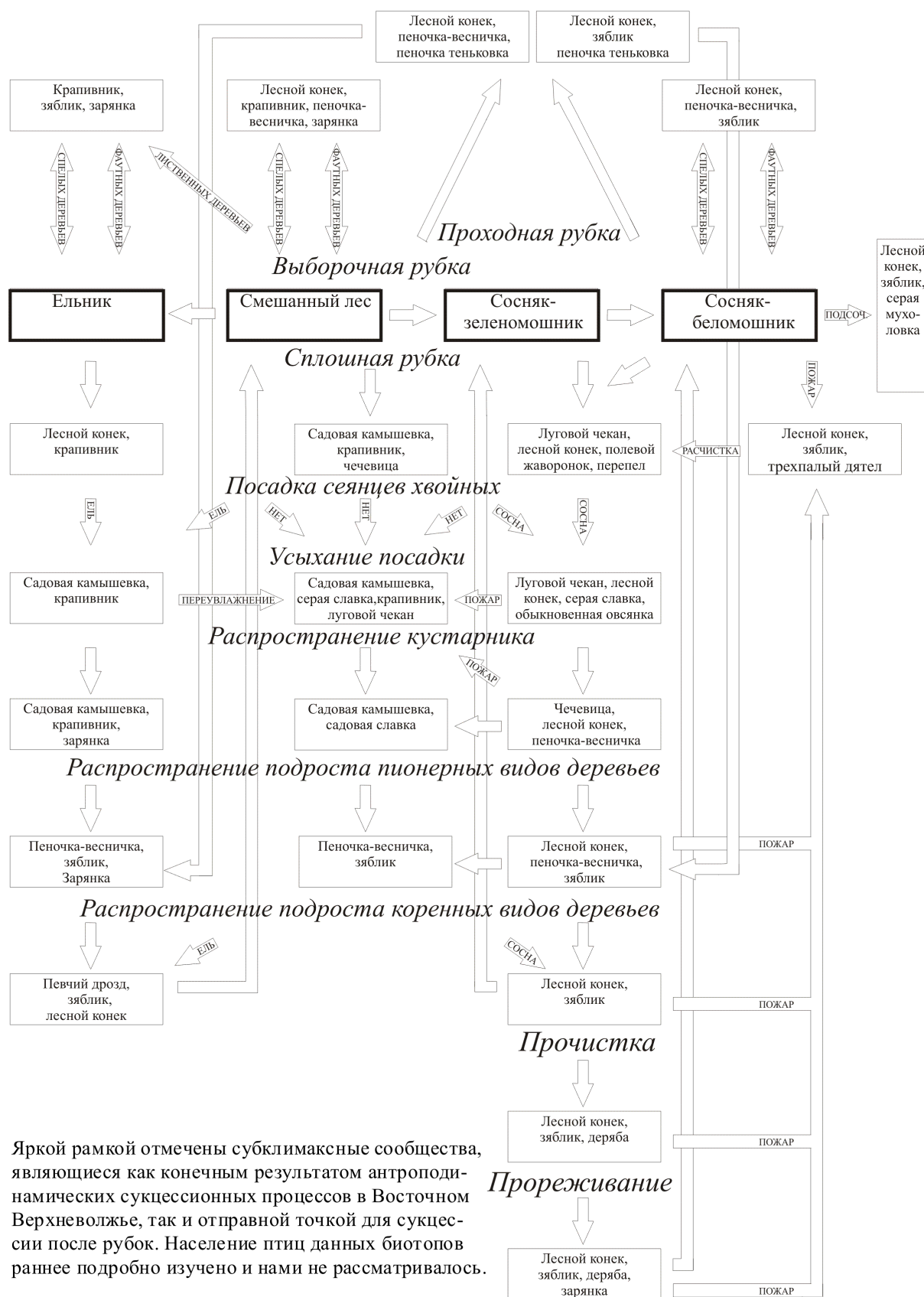
обитания к опушечным. Проходные рубки в сосняках и смешанных лесах тоже можно соотнести с восстанавливающимися сплошными, с поправкой на значительную протяженность опушечного экотона. Прореживания не вызывают серьезных изменений населения птиц в хвойных лесах.

При общем рассмотрении антроподинамические сукцессионные смены в населения птиц подтаежных лесов имеют общую тенденцию к формированию бореальных сообществ при почти полной невозможности достижения климаксных и субклимаксных стадий из-за существующих подходов к лесоэксплуатации.

Ключевыми факторами, определяющими структуру орнитоценозов эксплуатируемых лесов, являются смена породного состава, заболоченность и сомкнутость крон (факторы естественных сукцессионных процессов). Естественная сукцессия противопоставляется искусственному лесовосстановлению, при том, что влияние отдельных антроподинамических факторов на орнитоценозы не значимо.

Систематизируя результаты анализа совместного воздействия на орнитоценозы различных способов эксплуатации и сукцессионных факторов была разработана схема (Рисунок 13), иллюстрирующая взаимопереходы сообществ птиц в эксплуатируемых подтаёжных лесах. Она отражает все возможные варианты трансформации лесоэксплуатацией доминантного ядра орнитоценоза. В схеме отражен ход естественных демулационных и антроподинамических сукцессионных смен, с учетом фактора заболачивания и пирогенного фактора. Схема циклична, но она не учитывает время затрачиваемое сообществом для перехода между ключевыми этапами и не позволяет судить о вероятности достижения этих этапов.

В ЭКСПЛУАТИРУЕМЫХ ПОДТАЁЖНЫХ ЛЕСАХ



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 ранее подробно изучено и нами не рассматривалось.

ВЫВОДЫ

1. Трансформация лесных экосистем в ходе лесозексплуатации 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 лесозексплуатацией 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 демутиационных 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 лесозексплуатацией, имеет общие закономерности с другими типами посттехногенных демутиационных смен орнитоценозов.
7. Динамика орнитоценозов в ходе антроподинамических сукцессионных процессов после рубок переменна вследствие разнообразия сценариев лесозексплуатации.

хозяйственных 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 ЛИТЕРАТУРЫ

1. Ануфриев, В. М. Влияние лесопользования на летнее население птиц европейского Северо-Востока СССР / В. М. Ануфриев // Тр. Коми науч. центр АН СССР, 1987, № 89 – С. 44-54.
2. Атлас Костромской области – М.: ГУГК, 1975. – 32 с.
3. Бабушкин, М. В. Хищные птицы озерно-лесного Верхневолжья: структура сообществ и адаптации при разных формах антропогенного воздействия / М. В. Бабушкин // Автореферат диссертации на соискание ученой степени кандидата биологических наук. – М., 2010. На правах рукописи.
4. Баринов, С. Н. Редкие виды птиц как показатель фаунистического разнообразия природных территорий: на примере Восточного Верхневолжья / С. Н. Баринов // Автореферат диссертации на соискание ученой степени кандидата биологических наук. – М., 2008. На правах рукописи.
5. Белик, В. П. Фауногенетическая структура авифауны Палеарктики / Белик В. П. // Зоологический журнал, Т. 85, № 3, 2006. – С. 298–316.
6. Биби, К., Джонс, М., Марсден, С. Методы полевых экспедиционных исследований. Исследования и учеты птиц / К. Биби и др.: пер. с англ. – М.: СОПР, 2000. – С. 141-142.
7. Бигон, М., Харпер, Дж., Таусенд, К. Экология. Особи, популяции и сообщества: в 2-х томах / М. Бигон и др.: пер с англ. – М.: Мир, 1989. – 477 с.
8. Богомолов, Д. В. Современное распространение и особенности экологии светлых луней европейского центра России / Д. В. Богомолов // Актуальные проблемы изучения и охраны птиц Восточной Европы и Северной Азии. Материалы Международной конференции (XI Орнитологическая конференция) – Казань: Матбугат йорты, 2001. – С. 101.
9. Богомолов, Д. В. Особенности распространения полевого *Circus cyaneus* и лугового *S. pygargus* луней в Нечерноземном центре России / Д. В. Богомолов // Р.О.Ж., 2008, Т. 17, Экспресс-вып. 448. – С. 1538-1542.
10. Бромлей, Г. Ф., Нечаев, В. А. О влиянии палов на птиц и млекопитающих в

- Приморском крае / Г. Ф. Бромлей, В. А. Нечаев // Наземные млекопитающие ДВ СССР – Владивосток: АН СССР, 1976. – С. 136-148.
11. Бубличенко, Ю. Н., Бубличенко, А. Г. Изучение и сохранение фауны наземных позвоночных в условиях интенсивного лесопользования (на примере Карельского перешейка и проекта "Псковской модельный лес") / Бубличенко Ю. Н., Бубличенко А. Г. // Разнообразие и управление ресурсами животного мира в условиях хозяйственного освоения европейского Севера. – Сыктывкар, 2002. – С. 11-12.
 12. Бубличенко, А. Г., Бубличенко, Ю. Н. Особенности распределения птиц и млекопитающих на зарастающих вырубках разных типов / Бубличенко А. Г., Бубличенко Ю. Н. // Принципы и способы сохранения биоразнообразия, Материалы 3 Всероссийской конференции – Йошкар-Ола: МарГУ, 2008. – С. 53-54.
 13. Бубличенко, Ю. Н., Бубличенко, А. Г., Романюк, Б. Д. Критерии оценки биоразнообразия позвоночных животных (для природоохранного планирования ведения лесного хозяйства) / Ю. Н. Бубличенко и др. – М.: WWF, 2005, 49 с.
 14. Бубличенко, Ю. Н. Роль микроместообитаний для птиц на зарастающих вырубках / Ю. Н. Бубличенко // Орнитологические исследования Северной Евразии Ставрополь: СГУ, 2006. – С. 96 – 97.
 15. Бубнов, М. А. Птицы Ивановской области / М. А. Бубнов // Природа Ивановской области, Вып. 3, 1968. – С. 86.
 16. Будниченко, А. С. О составе и структуре авифауны Костромской области и некоторые вопросы ее экологии / А. С. Будниченко // Материалы научного совещания зоологов педагогических институтов – Владимир: ВГПИ, 1973. – С. 287-288.
 17. Будниченко, А. С. О составе некоторых вопросах экологии авифауны Костромской области / А. С. Будниченко // Научные труды Курского пед. Ин-та, Т. 26 (119), 1974. – С. 50-97.
 18. Булахов, В. Л. Общие закономерности формирования и биогеоценотического распределения птиц в степных лесах Украины / В. Л. Булахов // Актуаль-

- ные проблемы изучения и охраны птиц Восточной Европы и Северной Азии. Материалы Международной конференции (XI Орнитологическая конференция) – Казань: Матбугат йорты, 2001. – С. 120.
19. Булахов, В. Л. Формирование функциональной структуры населения птиц в различных типах степных лесов Украины / В. Л. Булахов // Материалы 10 Всесоюзной орнитологической конференции, К. 1. – Минск: Наука и техника, 1991. – С. 37.
 20. Бурский, О. В. Структура населения и динамика популяций воробьиных птиц центральной сибери / О. В. Бурский // Автореферат диссертации на соискание ученой степени доктора биологических наук – М., 2009. На правах рукописи.
 21. Буслаев, С. В. Новые данные о бородатой неясыти в Ивановской области / С. В. Буслаев // Редкие виды птиц Нечерноземного центра: Материалы 3 совещ. «Редкие виды птиц Нечерноземного центра». – М.: СОПР, 2008. – С. 258.
 22. Бутьев, В. Т. Географический аспект структуры населения птиц смешанных лесов Европейского центра СССР / В. Т. Бутьев // Материалы 3-й зоологической конференции педагогических институтов РСФСР. – Волгоград, 1967. – С. 402-405.
 23. Бутьев, В. Т. Структура населения птиц северной тайги Европейской территории СССР / В. Т. Бутьев // Орнитология в СССР: Материалы V Всес. орнитол. конф. Т. 1. – Ашхабад, 1969. – С. 153-165.
 24. Бутьев, В. Т. Структура и динамика населения птиц лесов центра Европейской территории СССР / В. Т. Бутьев // Автореферат диссертации на соискание ученой степени кандидата биологических наук. – М., 1977. На правах рукописи.
 25. Бутьев, В. Т. Некоторые перспективы динамики населения птиц Европейского центра СССР в условиях постоянного лесопользования / В. Т. Бутьев // Фауна и экология наземных позвоночных животных: сборник научных трудов. – М.: МГПИ им. Ленина, 1981. – С. 3-9.
 26. Бутьев, В. Т. Некоторые общие закономерности структуры населения птиц

- лесов Европейского центра СССР / В. Т. Бутьев // Фауна и экология наземных позвоночных животных на территориях с разной степенью антропогенного воздействия. – М.: МГПИ, 1985. – С. 83-98.
27. Бутьев, В. Т., Френкина, Г. И. Влияние лесохозяйственной деятельности на население птиц средней тайги / В. Т. Бутьев, Г. И. Френкина // Влияние хозяйственного освоения лесных территорий Европейского Севера на население животных. – М.: Наука, 1987. – С. 114-131.
 28. Бышнев, И. И., Шкляр, Л. П. Влияние возраста вырубок и лесопосадок на видовую структуру и население птиц центральной Белоруссии / И. И. Бышнев, Л. П. Шкляр // Изучение птиц СССР, их охрана и рациональное использование: Тезисы докладов I съезда ВОО и IX Всесоюзной орнитологической конференции, Ч. 1. – Л.: Зоол. Ин-т АН СССР, 1986. – С. 109-110.
 29. Владышевский, Д. В. Птицы в антропогенном ландшафте / Д. В. Владышевский. – Новосибирск: Наука, 1975, 197 с.
 30. Владышевский, Д. В., Гусарова, В. Н. Изменение биоразнообразия в лесах Средней Сибири под влиянием деятельности человека (на примере птиц) / Д. В. Владышевский, В. Н. Гусарова // Вестн. Красноярского гос. ун-та, № 5, 2003. – С. 50-58.
 31. Воронцов, Е. М. Опыт эколого-географического анализа орнитофауны смешанных лесов Европейской части СССР / Е. М. Воронцов. – Харьков: ХГУ, 1954. – 250 с.
 32. Галушин, В. М., Белик, В. П., Зубакин, В. А. Реакции птиц на современные социально-экономические преобразования в Северной Евразии / В. М. Галушин и др. // Достижения и проблемы орнитологии Северной Евразии на рубеже веков. – Казань: Матбугат йорты, 2001. – С. 438-439.
 33. Герасимов, Ю. Н., Сальников, Г. М., Буслаев, С. В. Птицы Ивановской области / Ю. Н. Герасимов и др. – М.: Россельхозакадемия, 2000. – 125 с.
 34. Головатин, М. Г. К вопросу о пространственной структуре населения птиц / М. Г. Головатин // Актуальные проблемы изучения и охраны птиц Восточной Ев-

- ропы и Северной Азии: Мат. Междунар. конф. (XI Орнитологическая конференция). – Казань: Матбугат йорты, 2001. – С. 181-182.
35. Груздев, В. В. Лесохозяйственные мероприятия и птицы леса / В. В. Груздев // Охрана природы, 1950, № 12. – С. 45–56.
 36. Гудина, А. Н. Методы учета гнездящихся птиц. Картирование территорий / А. Н. Гудина. – Запорожье: Дикое поле, 1999. – 241 с.
 37. Гузий, А. И. Лесохозяйственный подход к оптимизации состояния популяций птиц в насаждениях украинских Карпат / А. И. Гузий // Мат. 10 Всесоюзной орнитол. конф.. К. 1. – Минск: Наука и техника, 1991. – С. 175.
 38. Дажо, Р. Основы экологии / Р. Дажо: пер с фр. – М.: Прогресс, 1975. – С. 282 – 284.
 39. Дубинин, Н. П., Торопанова, Т. А. Некоторые закономерности распространения птиц лесной зоны / Н. П. Дубинин, Т. А. Торопанова // Орнитология, Вып. 3, 1960. – С. 114-121.
 40. Дулепов, В. И., Лескова, О. А., Майоров, И. С. Системная экология: Учебное пособие / В. И. Дулепов и др. – Владивосток: ВГУЭС, 2004. – 116 с.
 41. Естафьев, А. А. Влияние лесозаготовок на фауну птиц таежной зоны Республики Коми / А. А. Естафьев // Тр. КНЦ УрО РАН, № 154, 1997. – С. 138-146.
 42. Елаев, Э. Н. К пространственной организации сообществ птиц экотонных территорий (на примере байкальской Сибири) / Э. Н. Елаев // Актуальные проблемы изучения и охраны птиц Восточной Европы и Северной Азии. Мат. Междунар. Конф. (XI Орнитол. конф.). – Казань: Матбугат йорты, 2001. – С. 226-227.
 43. Ельшин, С. В., Каратаев, А. Б. Реакция птиц на сплошные концентрированные рубки южнотаежных ельников / С. В. Ельшин, А. Б. Каратаев // Мат. 10 Всесоюзной орнитол. конф., К. 1. – Минск: Наука и техника, 1991. – С. 208-209.
 44. Ельшин, С. В., Каратаев, А. Б. Сукцессии лесных млекопитающих на вырубках южной тайги / С. В. Ельшин, А. Б. Каратаев // Мат. V съезда ВТО. – М.: АН СССР, 1988. – С. 275-276.
 45. Зайцев, В. А. Позвоночные животные северо-востока Центрального региона

- России / В. А. Зайцев. – М.: Т-во науч. изд. КМК, 2006. – 513 с.
46. Зиновьев, В. И. Население птиц еловых лесов / В. И. Зиновьев // Птицы волжско-окского междуречья: Межвуз. сборник науч. трудов. – Владимир: ВГПИ, 1986. – С. 19-26.
 47. Зимин, В. Б., Сазонов, С. В., Лапшин, Н. В., Хохлова, Т. Ю., Артемьев, А. В., Анненков, В. Г., Яковлева, М. В. Орнитофауна Карелии / В. Б. Зимин и др. – Петрозаводск: КНЦ РАН, 1993. – 220 с.
 48. Ибрагимов, А. К., Конкин, С. Ф. Послепожарная динамика орнитофауны в сосновых лесах Горьковского Заволжья / А. К. Ибрагимов, С. Ф. Конкин // Эколого-фаунистические исследования в Нечерноземной зоне РСФСР: Межвуз. сб. науч. тр. – Саранск: Мордовский ГУ, 1983. – С. 27-37.
 49. Ивановская область. Географический атлас. – Иваново: «Верхневолжское аэрогеодезическое предприятие Роскартографии», 1996. – 37 с.
 50. Иванчев, В. П., Котюков, Ю. В. Численность, распространение и некоторые вопросы биологии серого сорокопута в юго-восточной мещере / В. П. Иванчев, Ю. В. Котюков // Редкие виды птиц Нечерноземного центра России – М.: СОПР, 1998 – С. 194-201.
 51. Измайлов, И. В. Изменение структуры населения птиц в сосновых лесах Пенкинского стационара Владимирской области за последние 14 лет / И. В. Измайлов // Изучение птиц СССР, их охрана и рациональное использование. Тез. докладов I съезда ВОО и IX Всесоюзной орнитол. конф., Ч. 1. – Л.: Зоол. Ин-т АН СССР, 1986. – С. 262-263.
 52. Измайлов, И. В., Сальников, Г. М. Население птиц сосновых лесов / И. В. Измайлов, Г. М. Сальников // Птицы Волжско-Окского междуречья: Межвуз. сборник научных трудов. – Владимир: ВГПИ, 1986. – С. 26-37.
 53. Иноземцев, А. А., Николаев, В. И. К экологии трехпалого дятла в Подмосковье / А. А. Иноземцев, В. И. Николаев // Р.О.Ж., 2003, Экспресс вып. – С. 989-990.
 54. Исаев, А. С. Методологические основы мониторинга биоразнообразия лесов / А. С. Исаев // Лесобиологические исследования на Северо-Западе таежной

- зоны России: итоги и перспективы. – Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2007. – С. 53-59.
55. Исаков, Ю. А., Казанская, Н. С., Панфилов, Д. В. Классификация, география и антропогенная трансформация экосистем / Ю. А. Исаков и др. – М: Наука, 1980. – 228 с.
 56. Историко-географический атлас Ивановской области. – Иваново: А-Гриф, 2007. – 52 с.;
 57. Калинин, Н. П., Писаренко, А. И., Смирнов, А. И. Лесовосстановление на вырубках / Н. П. Калинин. – М.: «Лесн. промышленность», 1973. – 326 с.
 58. Керзина, М. Н. Смена населения наземных позвоночных на вырубках и гарях / М. Н. Керзина // Бюл. МОИП., Отд. биол., Т. 57, вып. 1, 1951. – С. 22-25.
 59. Керзина, М. Н. Влияние вырубок и гарей на формирование лесной фауны / М. Н. Керзина // Роль животных в жизни леса: сборник статей. – М.: МГУ, 1956. – С. 217-297.
 60. Коблик, Е. А., Редькин, Я. А., Архипов, В. Ю. Список птиц Российской Федерации / Е. А. Коблик и др. – М.: Товарищество научных изданий КМК, 2006. – 256 с.
 61. Козленко, А. Б. Влияние пирогенных элементов местообитаний на формирование населения птиц таежных гарей / А. Б. Козленко // Материалы по фауне Средней Сибири и прилежащих районов Монголии. – М.: ИЭМЭЖ АН СССР, 1988. – С. 48-61;
 62. Козленко, А. Б., Бурский, О. В., Контрощиков, В. В. Смена населения птиц на ранних стадиях пирогенных сукцессий в енисейской средней тайге / А. Б. Козленко и др. // Материалы 10 Всесоюзной орнитологической конференции, К. 1. – Минск: Наука и техника, 1991. – С. 287-288.
 63. Константинов, В. М., Бабенко, В. Г., Лебедев, И. Г. Состояние и перспективы сохранения лесного орнитологического комплекса и редких видов птиц в ближайшем Подмосковье / В. М. Константинов и др. // Редкие виды птиц Нечерноземного центра России. – М.: СОПР, 1998. – С. 82-85.
 64. Контрощиков, В. В., Ярошенко, А. Ю. Новые данные о распространении

- трехпалого дятла и кедровки в Московской области / В. В. Конторщиков, А. Ю. Ярошенко // Редкие виды птиц Нечерноземного центра России. – М.: СОПР, 1998. – С. 213-216.
65. Коровин, В. А. Влияние проходных и выборочных рубок на структуру населения птиц южнотаяжных сосновых лесов / В. А. Коровин // Продуктивность таяжных биогеоценозов – Красноярск: Ин-т леса СО РАН, 1986. – С. 81.
 66. Коровин, Г. Н. Как улучшить охрану лесов от пожаров / Г. Н. Коровин // Лесная газета, 2008, № 99. – С. 2.
 67. Коротков, В. Н. Новая парадигма в лесной экологии / В. Н. Коротков // Биологические науки, 1991, № 8. – С. 7-20.
 68. Крайнов, Д. А. Древнейшая история Волжско-Окского междуречья / Д. А. Крайнов. – М.: Наука, 1972. – 274 с.
 69. Красная книга Ивановской области (животные) / Под ред. В.А. Исаева – Иваново: Пресс-сто, 2007. – 235 с.
 70. Красная книга Ивановской области (животные) / Под ред. В.Н. Мельникова – Иваново: «Научный консультант», 2017. – 240 с.
 71. Красная книга Российской Федерации (животные) / Гл. редкол. В. И. Данилов-Данильян и др. – М.: АСТ Астрель, 2001. – 862 с.
 72. Кривошапова, О. К. Динамика населения птиц на разных стадиях зарастания вырубок в подзоне Северной Тайги / О. К. Кривошапова // Вестник ВООП, Вып. 9, 2003. – С. 46-49.
 73. Крышень, А. М. Растительные сообщества вырубок Карелии / А. М. Крышень. – М.: Наука, 2006. – 262 с.
 74. Кузнецов, А. В. Исторические предпосылки современных адаптаций хищных птиц лесной зоны / А. В. Кузнецов // III конференция по хищным птицам восточной Европы и северной Азии: Мат. конф., Ч. 2. – Ставрополь: СГУ, 1998. – С. 77-80.
 75. Кулешова, Л. В., Аверина, И. А., Рыбалов, Л. В. Сукцессии животного населения, вызванные лесными пожарами в различных природных комплексах

- Мещёры / Л. В. Кулешова и др. // Актуальные вопр. зоогеографии – Кишинёв: Штиинца, 1975. – С. 133-134.
76. Кулешова, Л. В. Гнездование трехпалого дятла в среднем течении р. Оки // Научные основы охраны и рационального использования птиц / Л. В. Кулешова // Труды Окского гос. зап-ка., Вып. 14, 1978. – С. 363-366.
 77. Кулешова, Л. В., Ильина Л. В., Аверина И. А. Смены сообществ на свежих горях в условиях заповедного режима / Л. В. Кулешова и др. // Организация и охрана заповедных территорий. – М., 1979. – С. 45-85.
 78. Кулешова, Л. В. Экологические и зоогеографические аспекты воздействия пожаров на лесных птиц и млекопитающих / Л. В. Кулешова // Зоологический журнал, Т. 60, Вып. 10, 1981. – С. 1542-1552.
 79. Курдюков, А. Б. Опыт сравнительного изучения населения птиц коренных и трансформированных хвойно-широколиственных лесов Южного Приморья / Курдюков А. Б. // Орнитологические исследования Северной Евразии. – Ставрополь: СГУ, 2006. – С. 96 – 97.
 80. Курдюков, А. Б. О влиянии лесных пожаров и лесозаготовок на видовое разнообразие населения птиц в лесном поясе южного Сихоте-Алиня / Курдюков А. Б. // Орнитология в Северной Евразии. Мат. XIII Междунар. орнитологической конф. Северной Евразии: Тез. докладов. – Оренбург: ОГПУ, 2010. – С. 177-178.
 81. Курнаев, С. Ф. Дробное лесорастительное районирование Нечерноземного центра / С. Ф. Курнаев. – М.: Наука, 1982. – 118 с.
 82. Курхинен, Ю. П., Данилов, П. И., Ивантер, Э. В. Млекопитающие Восточной Феноскандии в условиях антропогенной трансформации таежных экосистем / Ю. П. Курхинен и др. – М.: Наука, 2006. – 208 с.
 83. Лакин, Г. Ф. Биометрия / Г. Ф. Лакин. – М.: Высшая школа, 1990. – 352 с.
 84. Лапшин, Н. В. Биология теньковки (*Phylloscopus collybita*) в Карелии / Н. В. Лапшин // Р.О.Ж. Экспресс вып. № 90, 2000. – С. 3-27.
 85. Лесное хозяйство: Терминологический словарь / Под общ. ред. А. Н. Филипчука – М.: ВНИИЛМ, 2002. – 480 с.

86. Лесной кодекс Российской Федерации. Официальный текст – М.: Омега-Л, 2008. – 56 с.
87. Лесной план Ивановской области, К.1 / ООО «Научный производственный центр Земля» – М.: <http://www.rosleshoz.gov.ru> (материалы с сайта), 2008. – 141 с.
88. Лес России: энциклопедия / Под ред. Уткина А.И. – М.: Большая Российская энциклопедия, 1995. – 447 с.
89. Макарова, В. А., Черненькова, Т. В. Оценка показателей – индикаторов экологической ценности лесов / В. А. Макарова, Т. В. Черненькова // Мониторинг биологического разнообразия лесов России: методология и методы. – М.: Наука, 2008. – С. 383-393.
90. Манько, Ю. И. Лесообразовательный процесс и классификация лесной растительности / Ю. И. Манько // Лесоведение, 2004, № 5. – С. 3-9.
91. Мартыненко, В. В. Биотехническое обоснование лесокультурных и лесохозяйственных мероприятий для населения лесных птиц пирогенных лесов Среднего Заволжья / В. В. Мартыненко // Тр. Марийского гос. техн. ун-та, № 5, 1997. – С. 94-96.
92. Мартынов, Е. Н. Лесохозяйственная регуляция фауны птиц и млекопитающих в Европейской части таежной зоны / Е. Н. Мартынов // Автореферат диссертации на соискание ученой степени доктора биологических наук – Л., 1983. На правах рукописи.
93. Матанцев, В. А. Трансформация структуры населения птиц в результате фрагментации лесных местообитаний Урала и Предуралья / В. А. Матанцев // Автореферат диссертации на соискание ученой степени кандидата биологических наук – Ижевск, 2002. На правах рукописи.
94. Матанцев, В. А. Динамика видового состава и плотности населения птиц в островных лесах / В. А. Матанцев // Развитие современной орнитологии в Северной Евразии. – Ставрополь: СГУ, 2006. – С. 335-354.
95. Мелехов, И. С. Лесоведение / И. С. Мелехов – М.: Лесная промышленность, 1980. – 408 с.

96. Мельников, В. Н., Сальников, Г. М. Соколообразные Ивановской области: распределение, численность, тенденции ее динамики / В. Н. Мельников, Г. М. Сальников // Орнитология, 1998, Вып. 28. – С. 100-103.
97. Мельников, В. Н. Динамика численности соколообразных на севере Ивановской области / В. Н. Мельников // Редкие виды птиц Нечерноземного центра России – М.: СОПР, 1998. – С. 232-234;
98. Мельников, В. Н. Соколообразные восточного верхневолжья: пространственное распределение, динамика населения / В. Н. Мельников // Текст диссертации на соискание ученой степени кандидата биологических наук – Иваново, 1999. На правах рукописи.
99. Мельников, В. Н., Баринов, С. Н., Киселев, Р. Ю., Чудненко, Д. Е. Современное состояние изученности авифауны Ивановской области / В. Н. Мельников и др. // Природа и человек: Мат. IV научно-практич. конф. «Природа и человек. Антропогенное воздействие на окружающую среду». – Иваново: ИвГУ, 2005. – С. 127-129.
100. Мельников, В. Н., Буслаев, С. В., Чудненко, Д. Е., Киселев, Р. Ю. Заметки о населении сов Ивановской области / В. Н. Мельников и др. // Совы Северной Евразии – М., 2005. – С. 155-158.
101. Мельников, В. Н., Чудненко, Д. Е., Хрулева, О. Б. Динамика авифауны на территориях, выведенных из хозяйственного использования / В. Н. Мельников и др. // Бутурлинский сборник: Материалы II международных Бутурлинских чтений. – Ульяновск: Корпорация технологий продвижения, 2006. – С.230-238.
102. Мельников, В. Н., Чудненко, Д. Е., Киселев, Р. Ю., Ушаков, А. Н., Бабаев, А. А. Гнездящиеся кулики Балахнинской низины / В. Н. Мельников и др. // Достижения в изучении куликов Северной Евразии: Тез. докладов VII Междунар. совещания. – Мичуринск: МГПИ, 2007. – С. 48-49.
103. Мельников, В. Н. Результаты учета бекаса в Ивановской области в 2008-2009 гг. / В. Н. Мельников // Кулики Северной Евразии: экология, миграции и охрана. – Ростов-на-Дону: ЮНЦ РАН, 2009. – С. 97-99.

104. Мельников, В. Н. Динамика орнитокомплексов в ходе зарастания территорий, выведенных из хозяйственного использования в условиях Восточного Верхневолжья / В. Н. Мельников // Орнитология в Северной Евразии: Материалы XIII Международной орнитологической конференции Северной Евразии. – Оренбург: ОГПУ, 2010. – С. 217.
105. Мельников, Ю. И. Экологический мониторинг пирогенных сукцессий на территории заповедников / Ю. И. Мельников // Лесопользование, экология и охрана лесов: фундаментальные и прикладные аспекты. – Томск: STT, 2005. – С. 96-98.
106. Михлин, В. Е., Сальников, Г. М. К изменчивости структуры орнитонаселения на малых широтных отрезках / В. Е. Михлин, Г. М. Сальников // Птицы волжско-окского междуречья. Межвуз. сборник науч. тр. – Владимир: ВГПИ, 1986. – С. 60-66.
107. Мищенко, А. Л., Суханова, О. В. О причинах редкости некоторых видов птиц центра Нечерноземья и возможных изменениях их численности в современных условиях / А. Л. Мищенко, О. В. Суханова // Редкие виды птиц Нечерноземного центра России – М.: СОПР, 1998 – С. 27-36.
108. Моисеев, Н. А. Основные направления развития лесопользования и лесного сектора России / Н. А. Моисеев // Вестник Московского государственного университета леса. Лесной вестник, 2001, № 2. – С. 6-11.
109. Морозов, Н. С. Учеты птиц в мозаичных ландшафтах: проблема оценки численностей видов, населяющих границы между биотопами / Н. С. Морозов // Актуальные проблемы изучения и охраны птиц Восточной Европы и Северной Азии: Мат. междунар. конф. (XI Орнитологическая конференция). – Казань: Матбу-гат йорты, 2001. – С. 442.
110. Мударисова, Г. Р. Население птиц темнохвойных лесов южнотаежного Причулымья на разных стадиях сукцессии / Г. Р. Мударисова // Экология и проблемы защиты окружающей среды: Мат. VII Всероссийской студенческой научной конф. – Красноярск: КрасГУ, 2001. – С. 107-108.
111. Мегарран, Э. Экологическое разнообразие и его измерение / Э. Мегарран:

- пер. с англ. – М., 1992. – 173 с.
112. Назаров, А. В. Лесоводственно-экологическая оценка проходных рубок в ельниках Карелии / А. В. Назаров // Автореферат диссертации на соискание ученой степени кандидата биологических наук. – СПб., 2002. На правах рукописи.
 113. Наумов, Р. Л. Опыт абсолютного учета лесных певчих птиц в гнездовой период / Р. Л. Наумов // Организация и методы учета птиц и вредных грызунов. – М.: АН СССР, 1963. – С. 137 – 147.
 114. Некипелов, Н. В., Свиридов Н. С. Влияние лесозаготовок и лесных пожаров на зверей и птиц Предбайкалья / Н. В. Некипелов, Н. С. Свиридов // Охрана окружающей среды и экология человека: Тез. докладов к науч.-техн. конф. – Иркутск, 1980, С. 90-92
 115. Неронов, В. В. Природные зоны Европейской России / В. В. Неронов // Экология и жизнь, 4, 1999. – С. 63-66.
 116. Новиков, Г. А. Географическая изменчивость плотности лесных птиц в Европейской части СССР и в сопредельных странах / Г. А. Новиков // Зоологический журнал, вып. 3, 1960. – С. 433-447.
 117. Новичков, Д. В. Физическая география Ивановской области / Д. В. Новичков. – Шуя: Весть, 2003. – 156 с.
 118. Одум, Ю. Основы экологии / Ю. Одум: пер. с англ. – М.: Мир, 1975. – 740 с.
 119. Осмоловская, В. И., Формозов, А. Н. Методы учета численности и географического распределения дневных и ночных хищных птиц / В. И. Осмоловская, А. Н. Формозов // Методы учета численности и географическое распространение наземных позвоночных. – М.: АН СССР, 1952. – С. 68-96.
 120. Очеретный, Д. Г. К вопросу о влиянии сплошных рубок главного ухода на население птиц лесостанов Подольского Побужья в зимний период / Д. Г. Очеретный // Динамика численности птиц в наземных ландшафтах: Материалы Российского научного совещания. – М.: ИПЭЭ РАН, 2007. – С. 261.
 121. Песенко, Ю. А. Принципы и методы количественного анализа в фаунистиче-

- ских исследованиях / Ю. А. Песенко. – М.: Наука, 1982. – 287 с.
122. Пискунов, В. В. Метод картографирования в экологических исследованиях птиц / В. В. Пискунов. – Саратов: Сар.ун-т, 1999. – С. 1-36.
 123. Подольский, А. Л. Оценка эффективности различных методов абсолютного учета птиц / А. Л. Подольский // Изучение птиц СССР, их охрана и рациональное использование. Тезисы докладов I съезда Всесоюзного орнитологического общества и IX Всесоюзной орнитологической конференции. Ч. 2. – Л.: Зоол. Ин-т АН СССР, 1986. – С. 149-150.
 124. Попов, И. Ю. Многолетнее изменение численности мелких млекопитающих Приветлужской южной тайги / И. Ю. Попов // Зоол. Журн., Т. 79. № 4, 2000 – С. 446-451.
 125. Правила рубок главного пользования в равнинных лесах европейской части Российской Федерации. – М., 1994. – 28 с.
 126. Преображенская, Е. С. Сукцессии воробьиных птиц Приветлужья / Е. С. Преображенская // Материалы 10 Всесоюзной орнитологической конференции, К. 2. – Минск: Наука и техника, 1991. – С. 168-169;
 127. Равкин, Е. С., Тertiцкий Г. М., Орехов Д. И. Население птиц подтаежных лесов и роль антропогенного воздействия в его формировании / Е. С. Равкин и др. // Влияние хозяйственного освоения лесных территорий европейского Севера на население животных. – М.: Наука, 1987. – С. 141-154.
 128. Равкин, Е. С., Бышнеv И. И., Кочанов С. К., Равкин Ю. С., Ануфриев В. М., Гузий А. И., Преображенская Е. С., Сарычев В. С., Ивлев В. Г. Пространственное разнообразие населения птиц Восточно-Европейской и Западно-Сибирской равнин / Е. С. Равкин и др. // Достижения и проблемы орнитологии Северной Евразии на рубеже веков. – Казань: Магриф, 2001. – С. 112-134.
 129. Рахимов, И. И. Авифауна Среднего Поволжья в условиях антропогенной трансформации естественных природных ландшафтов / И. И. Рахимов. – Казань: Новое издание, 2002. – 272 с.
 130. Романов, В. В. Опыт анализа влияния долговременных тенденций динамики лесной растительности Владимирского ополья на население птиц /

- В. В. Романов // Достижения и проблемы орнитологии Северной Евразии на рубеже веков. – Казань: Магриф, 2001. – С. 236-250.
131. Романов, М. С. Топические связи лесных хищных птиц в мозаике растительного покрова / М. С. Романов // Автореферат диссертации на соискание ученой степени кандидата биологических наук – М., 2001. На правах рукописи.
 132. Рубцова, М. Н. Население птиц естественно нарушенных участков южной тайги / М. Н. Рубцова // Чтения памяти профессора В. В. Станчинского. – Смоленск: СГПУ, 2000. – С. 90-94.
 133. Сазонов, С. В. Использование ценотической классификации птиц для сравнительного анализа орнитофауны коренных и трансформированных ельников Южной Карелии / С. В. Сазонов // Международная научно-практическая конференция "Коренные леса таежной зоны Европы: современное состояние и проблемы сохранения". – Петрозаводск: СДВ-оптима, 1999(а). – С. 104-107.
 134. Сазонов, С. В. Птицы - индикаторы коренных лесов и близкие к ним ценотические группы орнитофауны / С. В. Сазонов // Биологические основы изучения, освоения и охраны животного и растительного мира, почвенного покрова Восточной Фенноскандии. – Петрозаводск: КарНЦ РАН, 1999(б). – С. 100.
 135. Сазонов, С. В. Орнитофауна тайги Восточной Фенноскандии / С. В. Сазонов – М.: Наука, 2004. – 391 с.
 136. Семенов, Р. А. Общие закономерности формирования населения птиц на вырубках / Р. А. Семенов // Экологические и таксономические исследования на Урале. – Екатеринбург, 1999. – С. 4-9.
 137. Сергеев, М. Г. Экология антропогенных ландшафтов: учебное пособие / М. Г. Сергеев. – Новосибирск: Новосибирский ун-т, 1997. – С. 13- 93.
 138. Соболев, Н. Б, Шварц, Е. А. Состав видов животных в управляемых лесах Средне-Русской равнины // Rept. № 1, 1998. – С. 135.
 139. Спурр, С. Г., Барнес, Б. В. Лесная экология / С. Г. Спурр, Б. В. Барнес: пер. с англ. – М.: Лесная промышленность, 1984. – 480 с.

140. Тимошкина, О. А. Влияние вырубок и контролируемого выжигания порубочных остатков на сообщества животных (на примере мелких млекопитающих и птиц Восточного Саяна) / О. А. Тимошкина // Автореферат диссертации на соискание ученой степени кандидата биологических наук. – Красноярск, 2004. На правах рукописи.
141. Флинт, В. Е. Результаты учетов коростеля на вырубках в тверской области / В. Е. Флинт // Коростель в Европейской России: численность и распространение: Сб. науч. тр., Сер. Редкие виды птиц, вып. 2, 2000. – С. 175.
142. Хелевина, С. А., Шатило, Г. Г., Буслаев, С. В. Хищные птицы вторичных смешанных лесов таежной зоны / С. А. Хелевина и др. // Вопросы инвентаризации фауны: Межвузовский сборник научных трудов. – Иваново: ИвГУ, 1992. – С. 16-28.
143. Черенков, С. Е. Пределы изменчивости пространственного размещения лесных птиц и причины ее определяющие / С. Е. Черенков // Успехи современной биологии, т.124, № 1, 2004. – С. 57-65.
144. Черепанов, С. К. Сосудистые растения России и сопредельных государств (в пределах бывшего СССР) / С. К. Черепанов. – СПб.: Мир и семья, 1995. – 991с.
145. Чудненко, Д. Е. Птицы зарастающих торфоразработок Восточного Верхневолжья: фауна, структура и динамика населения: текст диссертации на соискание ученой степени кандидата биологических наук / Д. Е. Чудненко. – М., 2007. На правах рукописи;
146. Шалыганова, Ю. А. Растительность Ивановской области / Ю. А. Шалыганова // Природа Ивановской области. – Иваново: ИвГУ, 1976. – С. 43-68.
147. Шептуховский, М. В. О структуре населения птиц на участках смешанного леса различного возраста / М. В. Шептуховский // География и экология наземных позвоночных Нечерноземья (птицы). – Владимир: ВГПИ, 1981. – С. 93-101.
148. Шитиков, В. К., Розенберг, Г. С. Рандомизация и бутстреп: статистический анализ в биологии и экологии с использованием R / В.К. Шитиков и др. – То-

- льятти: Кассандра, 2013. – 314 с.
149. Ярошенко, А. Ю. Европейская тайга на грани тысячелетий / А. Ю. Ярошенко. – М.: Гринпис России, 1999. – 66 с.
 150. Ярошенко, А. Ю., Потапов, П. В, Турубанова, С. А. Малонарушенные лесные территории Европейского Севера России / А. Ю. Ярошенко и др. – М.: Гринпис России, 2001. – 75 с.
 151. Baker, M. D., Lacki, M. J. Short-term changes in bird communities in response to silvicultural prescriptions / M. D. Baker, M. J. Lacki // *Forest Ecology and Management*, 1997, Vol. 96, № 1-2. – P. 27-36.
 152. Башта, А.-Т. В. Вплив проріджування на гніздову орнітофауну темнохвойно-букового лісу // Матер. 3 Конф. мол. орнітологів України – Чернівці, 1998. – С. 13-16.
 153. Beese, W. J., Bryant, A. A. Effect of alternative silvicultural systems on vegetation and bird communities in coastal montane forests of British Columbia, Canada / W. J. Beese, A. A. Bryant // *Forest Ecology and Management*, № 2-3, 1999, T. 115. – P. 231-242.
 154. Bellefeuille, S., Gagne, N., Belanger, L., Huot, J., Cimon, A., Dery, S., Jette, J.-P. Effets de trois scenarios de regeneration de la sapiniere boreale sur les passereaux nicheurs, les petits mammiferes et le lievre d'Amerique / S. Bellefeuille a. ot. // *Can. J. Forest Res.* № 8, 2001, Vol. 31. – P. 1312-1325.
 155. Bendell, J. F. Effekts of fire on birds and mammals / J. F. Bendell // *Fire and Ecosystems*. – N.Y., 1974 – P. 73-138.
 156. Botkin, D. B. Causality and succession / D. B. Botkin // *Forest succession: Concepts and application*. – N. Y.: Springer-Verlag, 1981. – P. 36-55.
 157. Colmant, L. Gestion forestiere et conservation de la nature. actions sur la biodiversite: Avifaune et entomofaune / L. Colmant // *Ann. Gembloux*, № 1-2, 1995, Vol. 101. – P. 67-73.
 158. Costello, C. A., Yamasaki, M., Pekins, P. J., Leak, W. B., Neefus, Ch. D. Ongbird response to group selection harvests and clearcuts in a New Hampshire northern hardwood forest / C. A. Costello et al. // *Forest Ecology and Management*, № 1-3,

- 2000, Vol. 127. – P. 41-54.
159. Cumming, E. E., Diamond, A. W. Songbird community composition versus forest rotation age in Saskatchewan boreal mixedwood forest / E. E. Cumming, A. W. Diamond // *Can. Field-Natur.*, № 1, 2002, Vol. 116. – P. 69-75.
 160. DeGraaf, R. M., Yamasaki, M. Options for managing early-successional forest and shrubland bird habitats in the northeastern United States / R. M. DeGraaf, M. Yamasaki // *Forest Ecology and Management*, 2003, Vol. 185, № 1-2. – P. 179-191.
 161. Drolet, B., Desrochers, A., Fortin, M.-J. Effects of landscape structure on nesting songbird distribution in a harvested boreal forest / B. Drolet et al. // *Condor* № 3, 1999, Vol. 101. – P. 699-704.
 162. Edenius, L., Elmberg, J. Landscape level effects of modern forestry on bird communities in North Swedish boreal forests / L. Edenius, J. Elmberg // *Landscape Ecology*, 1996, Vol. 11. – P. 325–338.
 163. Edenius, L., Sjöberg, K. Distribution of birds in natural landscape mosaics of old-growth forests in northern Sweden: relations to habitat area and landscape context / L. Edenius, K. Sjöberg // *Ecography*, 1997, Vol. 20. – P. 425-431.
 164. Edenius, L. Short-term effects of wildfire on bird assemblages in old pine- and spruce-dominated forests in northern Sweden / L. Edenius // *Ornis Fennica*, Vol. 88, 2011, № 2. – P. 71-79.
 165. Elmberg, J., Edenius, L. Abundance patterns in bird communities in old boreal forest in relation to stand structure and local habitat configuration / J. Elmberg, L. Edenius // *Ornis Fennica*, 1999, Vol. 76. – P. 123-133.
 166. Engstrom, R. T., McNair, D. B. Influence of season of prescribed fire on birds in Longleaf Pine forests / R. T. Engstrom, D. B. McNair // *Ostrich* № 3-4, 1998, Vol. 69. – P. 426.
 167. Fautsch, M., Delvingt, W., Paquet, J.-Y. L'influence de la structure des lisières forestières sur leur capacité d'accueil pour l'avifaune dans l'Ardenne belge / M. Fautsch et d. // *Alauda* № 2, 2003, Vol. 71. – P. 253-260.
 168. Fuller, R. J. Influence of treefall gaps on distributions of breeding birds within interior oldgrowth stand in Bialowieza Forest, Poland / R. J. Fuller // *Condor*, 2000,

- №102. – P. 267-274.
169. Green, R. E. Estimating the abundance of breeding Snipe / R. E. Green // Bird Study, 1985, Vol. 32, № 2. – P. 141-149.
 170. Haapanen, A. Bird fauna of the Finnish forests in relation to forest succession. I / A. Haapanen // Annales Zoologici Fennici 2, 1965. – P. 153-196.
 171. Haapanen, A. Bird fauna of the Finnish forests in relation to forest succession. II / A. Haapanen // Annales Zoologici Fennici 3, 1966. – P. 176-200.
 172. Hagan, J. M. Avian abundance and diversity in managed and virgin forests of Maine, USA / J. M. Hagan // Rept № 1, 1998. – P. 40.
 173. Harris, R. J., Reed, J. M. Effects of forest-clearcut edges on a forest-breeding songbird / R. J. Harris, J. M. Reed // Can. J. Zool., N 6, 2002, Vol. 80. – P. 1026-1037.
 174. Hawrot, R. Y., Niemi, G. J. Effects of edge type and patch shape on avian communities in a mixed conifer-hardwood forest / R. Y. Hawrot, G. J. Niemi // Auk. № 3, 1996, Vol. 113. – P. 586-598.
 175. Heinselman, M. L. Fire in the virgin forests of the Boundary Waters Canoe Area / M. L. Heinselman // Minnesota Journal of Quaternary Research, Vol. 3, 1973. – P. 329-382.
 176. Helle, P. Effects of forest regeneration on the structure of bird communities in northern Finland / P. Helle // Holarctic Ecology, 1985, Vol. 8. – P. 120–132.
 177. Helle, P., Mönkkönen, M. Annual fluctuations of land bird communities in different successional stages of boreal forest / P. Helle, M. Mönkkönen // Annales Zoologici Fennici, Vol. 23, 1986. – P. 269-280.
 178. Helle, P., Niemi, G. J. Bird community dynamics in boreal forests / P. Helle, G. J. Niemi // Conservation Biology, Vol. 6, 1996. – P. 209-234.
 179. Hobson, K. A., Bayne, E. Breeding bird communities in boreal forest of western Canada: Consequences of "unmixing" the mixedwoods / K. A. Hobson, E. Bayne // Condor № 4, 2000, Vol. 102. – P. 759-769.
 180. Imbeau, L., Monkkonen, M., Desrochers, A. Long-term effects of forestry on birds of the eastern canadian boreal forests: A comparison with Fennoscandia /

- L. Imbeau et al. // *Conserv. Biol.* № 4, 2001, Vol. 15. – P. 1151-1162.
181. Jansson, G. Scaling and habitat proportions in relation to bird diversity in managed boreal forests / G. Jansson // *Forest Ecology and Management*, 2002, Vol. 157, № 1-3. – P. 77-86.
 182. Johnson, G. A. M., Freedman, B. Breeding birds in forestry plantations and natural forest in the vicinity of fundy National Park, New Brunswick / G. A. M. Johnson, B. Freedman // *Can. Field-Natur.* № 3, 2002, Vol. 116. – P. 475-487.
 183. Jokimaki, J., Rahko, P. Breeding success of pied flycatchers in artificial forest edges: The effect of a suboptimally shaped foraging area / J. Jokimaki, P. Rahko // *Auk* № 2, 1999, Vol. 116. – P. 528-535.
 184. Jokimaki, J., Solonen, T. Habitat associations of old forest bird species in managed boreal forests characterized by forest inventory data / J. Jokimaki, T. Solonen // *Ornis Fennica*, 2011, Vol. 88, P. 57–70.
 185. Keast, A. Fire responses: Australian forest birds / A. Keast // *Ostrich* № 3-4, 1998, Vol. 69. – P. 291-292.
 186. Keller, J. K., Richmond, M. E., Smith, C. R. An Explanation of Patterns of Breeding Bird Species Richness and Density Following Clearcutting in Northeastern USA Forests / J. K. Keller et al. // *Forest Ecology and Management*, 2003, № 174. – P. 541-564.
 187. King, D. I., DeGraaf, R. M. Bird species diversity and nesting success in mature, clearcut and shelterwood forest in northern New Hampshire, USA / D. I. King, R. M. DeGraaf // *Forest Ecology and Management*, № 1-3, 2000, Vol. 129. – P. 227-235.
 188. Krementz, D. G., Christie, J. S. Clearcut stand size and scrub-successional bird assemblages / D. G. Krementz, J. S. Christie // *Auk* № 4, 2000, Vol. 117. – P. 913-924.
 189. Lance, A.N., Phinney, M. Bird responses to partial retention timber harvesting in central interior British Columbia / A.N. Lance, M. Phinney // *Forest Ecology and Management*, 2001, Vol. 142, № 1-3. – P. 267-280.
 190. Machar, I., Měkotova, J., Biodiversity of the birds in floodplain forest (in Czech) /

- I. Machar, J. Měkotová // Sborník referatů z konference Říční krajina – Olomouc, 2007. – S. 59–63.
191. Mönkkönen, M., Welsh, D. A biogeographical hypothesis on the effects of human-caused landscape changes on the forest bird communities of Europe and North America / M. Mönkkönen, D. Welsh // *Annales Zoologici Fennici*, Vol. 31, 1994. – P. 61-70.
 192. Moreira, F., Delgado, A., Ferreira, S., Borralho, R., Oliveira, N., Inacio, M., Silva, J. S., Rego, F. Effects of prescribed fire on vegetation structure and breeding birds in young *Pinus pinaster* stands of northern Portugal / F. Moreira // *Forest Ecology and Management*, 2003, Vol. 184, № 1-3. – C. 225-237.
 193. Morgan, K., Freedman, B. Breeding bird communities in a hardwood forest succession in Nova Scotia / K. Morgan, B. Freedman // *Canadian Field Naturalist*, Vol. 100, 1986. – P. 506-519.
 194. Niemi, G., Hanowski, J., Helle, P., Howe, R., Mönkkönen, M., Venier, L., Welsh D. Ecological sustainability of birds in boreal forests / G. Niemi et al. // *Conservation Ecology*, 2(2), 1998, Vol. 17. – P. 265-276.
 195. Niemi, G. J., Probst, J. R. Wildlife and fire in the Lake States / G. J. Niemi, J. R. Probst // *Management of dynamic ecosystems*, Indiana, USA, 1990. – P. 33-49.
 196. Pagen, R. W., Thompson, F. R., Burhans, D. E. Breeding and post-breeding habitat use by forest migrant songbirds in the Missouri Ozarks / R. W. Pagen et al. // *Condor* N 4, 2000, Vol. 102. – P. 738-747.
 197. Palmgren, P. Quantitative Untersuchungen über die Vogelfauna in den Wäldern Sudfinlands / P. Palmgren // *Acta. Zool. Fennica*, 1930, Vol. 7. – S. 1-218.
 198. Peitzmeier, J. Untersuchungen über die Seidlungsdichte der Vogelwelt in kleinen Gehölzen in Westfalen / Peitzmeier J. // *Natur und Heimat*, 1950, № 10. – S. 30-37.
 199. Porneluzi, P. A., Brito-Aguilar, R., Clawson, R. L., Faaborg, J. Long-term dynamics of bird use of clearcuts in post-fledging period / P. A. Porneluzi et al. // *Wilson Journal of Ornithology*, 2014, 126, 623–832.
 200. Potvin, F., Courtois, R., Belanger, L. Short-term response of wildlife to clear-

- cutting in Quebec boreal forest: Multiscale effects and management implications / F. Potvin et al. // *Can. J. Forest Res.* N 7, 1999, Vol. 29. – P. 1120-1127.
201. Simon, N. P. P., Schwab, F. E., Otto, R. D. Songbird abundance in clear-cut and burned stands: A comparison of natural disturbance and forest management / N. P. P. Simon et al. // *Can. J. Forest Res.* N 8, 2002, Vol. 32. – P. 1343-1350.
202. Syrjänen K., Kalliola, R., Puolasmaa, A., Mattsson, J. Landscape structure and forest dynamics in subcontinental Russian European taiga / K. Syrjänen et al. // *Annales Zoologici Fennici*, 1994, Vol. 31. – P. 19-34.
203. Selikhovkin, A. Conservation and management of animal populations in the Russian forest management system / A. Selikhovkin // *Annales Zoologici Fennici*, 2000, Vol. 37. – P. 299-306.
204. Simon, N. P. P., Schwab, F. E., Diamond, A. W. Patterns of breeding bird abundance in relation to logging in western Labrador / N. P. P. Simon et al. // *Can. J. Forest Res.*, № 2, 2000, Vol. 30. – P. 257-263.
205. Steverding, M., Leuschner, Ch. Auswirkungen des Fichtenanbaus auf die Brutvogelgemeinschaften einer submontan-montanen Waldlandschaft (Kaufunger Wald, Nordhessen) / M. Steverding, Ch. Leuschner // *Forstwiss. Cbl.* N 2, 2002, Vol. 121, P. 83-96.
206. Stroud, D. A., Reed, T. M., Pienkowski, M. W., Lindsay, R. A. Birds, bogs and forestry / D. A. Stroud et al. – Peterborough (UK), 1987. – 121 p.
207. Taylor, D. L. Biotik Succession of Lodgepole-pine Forest of Fire Origin in Yellowstone National Park / D. L. Taylor // *National geografic Societi Reserch Reports*, 1971, Vol. 12.– P. 693-702.
208. Taylor, R. J., Haseler, M. E. Effects of partial logging systems on bird assemblages in Tasmania / R. J. Taylor, M. E. Haseler // *Forest Ecology and Management*, 1995, Vol. 72, № 2-3. – P. 131-149.
209. Toyoshima, Y., Mitsuda, Y., Yabuhara, Y., Nakamura, F. Reconciling wood production with bird conservation: A regional analysis using bird distribution models and forestry scenarios in Tokachi district, northern Japan / Y. Toyoshima et al. // *Forest Ecology and Management*, 2013, Vol. 307. – P. 54-62.

210. The EBCC Atlas of European breeding birds, Their distribution and abundance – London, 1997, 903 p.
211. Tomialojc L., Podstawowe metody badan ilosciowych awi fauny legowej obczarow zadrzewionych i osiedli ludzkich / L. Tomialojc // Not. Orn. 1968., №1-2. – P. 1-20.
212. Tomialojc, L. Kombinowana odmiana metody kartograficznej do liczenia ptakow legowich / L. Tomialojc // Not. Orn., 1980, Vol. 21., №1-4. – P. 33-54.
213. Tomialojc, L. Podstawowe informacje o sposobie prowadzenia cenzusow zastosowaniem kombinowanej metody kartograficznej / L. Tomialojc // Not. Orn., 1980, Vol. 21., №1-4, S. 55 – 61.
214. Tomialojc, L., Wesolowski, T. Structure of a primeval forest bird community during 1970s and 1990s (Bialowieza National Park, Poland) / L. Tomialojc, T. Wesolowski // Acta ornithol., № 2, 1996, Vol. 31. – P. 133-154.
215. Villard, M.-A. On forest-interior species, edge avoidance, area sensitivity, and dogmas in avian conservation / M.-A. Villard // Auk. № 3, 1998, Vol. 115. – P. 801-805;
216. Virkkala, R. Effects of forest management on birds breeding in northern Finland / R. Virkkala // Annales Zoologici Fennici, 1987, Vol. 24. – P. 281-294.
217. Virkkala, R. Spatial distribution of bird species in landscape dominated by old-growth forests in northeastern Finland / R. Virkkala // Rept N 1, 1998, P. 75.
218. Virkkala, R. Population dynamics of breeding birds in a managed south-boreal forest area / R. Virkkala // In Disturbance dynamics in boreal forests, Helsinki, 2000. – 157 p.
219. Weakland, C. A., Wood, P. B., Ford, W. M. Responses of songbirds to diameter-limit cutting in the central Appalachians of West Virginia, USA / C. A. Weakland et al. // Forest Ecology and Management, 2002, Vol. 155, № 1-3, P. 115-129.
220. Westworth, D. A., Telfer, E. S. Summer and winter bird populations associated with five age-classes of aspen forest in Alberta / D. A. Westworth, E. S. Telfer // Canadian Journal of Forest Research, 1993, № 23. – P. 1830-1836.
221. Williams, M. R., Abbott, I., Liddelow, G., Vellios, C., Wheeler, I., Mellican, A.

- Recovery of bird populations after clearfelling of tall open eucalypt forest in Western Australia / M. R. Williams et al. // J. Appl. Ecol., N 5, 2001, Vol. 38. – P. 910-920.
222. Yaffee, S. La polemique sur la Chouette tachetee aux Etats-Unis et ses implications sur le concept de foresterie durable / S. Yaffee // Rev. forest. fr., 1996, Vol. 48. – P. 51-64.
223. Zmihorski, M. The effects of anthropogenic and natural disturbances on breeding birds of managed scots pine forests in northern Poland / M. Zmihorski // Ornis Fennica, Vol. 89, 2012, № 1. – P. 63-73.