

Сукцессионные смены населения птиц вторичных восточноевропейских гемибореальных лесов

В. В. ГРИДНЕВА¹, О. С. НОСКОВА², Д. Е. ЧУДНЕНКО³

¹Независимый исследователь
E-mail: gridnevav@mail.ru

²Институт биологии и биомедицины ННГУ им. Н. И. Лобачевского
603950, Нижний Новгород, просп. Гагарина, 23, корп. 1
E-mail: noskova.o.s@gmail.com

³Институт математики, информационных технологий и естественных наук ИвГУ
153025, Иваново, ул. Ермака, 37/7
E-mail: imitns@ivanovo.ac.ru

Статья поступила 06.09.2021

После доработки 14.09.2021

Принята к печати 15.09.2021

АННОТАЦИЯ

Методом многомерного неметрического шкалирования (nMDS) прослежены сукцессионные смены орнитоценозов в гемибореальных лесах Восточного Верхневолжья. Сопоставлены данные о видовом составе и численности птиц эксплуатируемых, малонарушенных и заповедных лесов. Оценено влияние естественных и антропогенных нарушений разной интенсивности на обычные и редкие виды, а также устойчивость гемибореальных орнитоценозов в пространстве и во времени.

Ключевые слова: сукцессии, лесозаготовка, гемибореальные орнитоценозы, устойчивость.

Большое разнообразие видов в лесных орнитоценозах, функциональное разделение на ярусы и подъярусы как в выборе мест гнездования, так и в трофике, широкий спектр доминантов приводят к относительной стабильности структуры сообществ птиц каждого из этапов сукцессии. Высокий репродуктивный потенциал и быстрый оборот поколений большинства видов птиц нивелируют влияние внутривидовой динамики на общую структуру лесных орнитоценозов.

Благодаря активному полету птицы быстро расселяются и легко меняют местообитания при катастрофических нарушениях. Поэтому орнитоценоз используется как удобное (заметное и легко учитываемое) индикаторное сообщество в классических исследованиях экологии леса: антропогенной трансформации и деградации экосистем, динамики сукцессионных процессов и изменений климата.

Цель данного анализа – проследить особенности современных сукцессионных смен

восточноевропейских гемибореальных орнитоценозов от начальных стадий до сообществ малонарушенных старовозрастных лесов.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Современные взгляды на сукцессионную динамику гемибореальных сообществ

В естественный ход сукцессии (демутационный и деструкционный) вносит вклад взаимодействие биоты с климатическими, эдафическими и гидрологическими факторами [Жерихин, 2003; Смирнова, Торопова, 2016]. К динамике лесных экосистем под действием естественных факторов в голоцене добавилась все нарастающая антропогенная динамика. В восточноевропейских гемибореальных лесах (исходных экосистемах наиболее населенных регионов) антропогенная динамика – первоочередной инициальный фактор сукцессионных смен и неотъемлемая их часть. В эксплуатируемых лесах наблюдается два параллельных типа динамики – естественный и антропогенный [Смирнова, 2004].

Антроподинамические смены включают не только осложненный поэтапными лесохозяйственными мероприятиями демутационный процесс. К ним относятся и постоянные изменения в режимах лесопользования (от интенсификации рубок и реинтродукции копытных до заповедания [Торопова, Смирнова, 2014] с ограничением лесоэксплуатации). Также должна быть упомянута комплексная экосистемная деградация (замедляющая и нарушающая процесс демутации по причине разрыва естественных связей в управляемых лесных экосистемах), причина которой кроется в длительной предшествующей переэксплуатации [Немчинова, 2014]. От преобладания управляемых сукцессий над естественными зависит вероятность достижения конкретного равновесного состояния (от лесохозяйственного субклиматкса, за которым опять следует рубка, до теоретического климаткса).

Сейчас из-за эксплуатации уже сама возможность выделения зоны восточноевропейских гемибореальных лесов сомнительна [Кашпор и др., 2011], а границы распространения гемибореальных лесов не ясны [Ярошенко и др., 2008]. Предыдущая переэксплуатация и недифференцированный подход к

лесному хозяйству, ориентированный на культивирование экономически выгодных быстро растущих видов (для европейских лесов это *Picea Abies* Karst и *Pinus sylvestris* L.), привели к распространению в лесной зоне Восточно-Европейской равнины [Ярошенко, 1999] эксплуатируемых хвойно-мелколиственных лесов (ранних стадий сукцессии с моно- или олигодоминантным антропогенным субклиматксом).

Взаимосуществование бореальных и неморальных видов в гемибореальных лесах обусловлено непрерывными подвижками видовых ареалов вследствие изменения природных условий, постоянного усиления или ослабления антропогенной трансформации – из исходных очагов видообразования в рефугиумы, с последующими неоднократными расширениями при благоприятных условиях [Назаренко, 1982; Jöngiste et al., 2017].

Характеристика места исследования

Регион исследования расположен на территории Владимирской, Ивановской, Нижегородской и Костромской областей Российской Федерации (рис. 1). Он разграничивает регионы Верхней и Средней Волги. Доплейстоценовое русло палео-Волги там проходило по территории костромского и нижегородского Заволжья и поэтапно смещалось к югу [Обедиянова, 1977]. Восточное Верхневолжье ограничено на северо-западе Ростовско-Плесской моренной грядой и не испытывало Валдайского (последнего) оледенения [Гричук, 1989]. Современное русло Волги тогда являлось притоком пра-Унжи, а основной сток проходил по пра-Клязьме и пра-Оке, направление же стока менялось – было и юго-восточным, и юго-западным (к пра-Дону). Остальное же Верхневолжье принадлежало бассейну стока северных рек [Заиканова, 2014].

Естественная водная преграда мешала распространению к юго-западу таежных сообществ в плейстоцене (в межстадиях оледенений) и замедляла антропогенную трансформацию (сельскохозяйственную и лесохозяйственную) Заволжья в голоцене [Крайнов, 1972]. Гемибореальные леса Восточного Верхневолжья занимают очень узкий широтный отрезок между бореальной и неморальной зонами из-за препятствования распространению лесов на юг останцами доледниковых

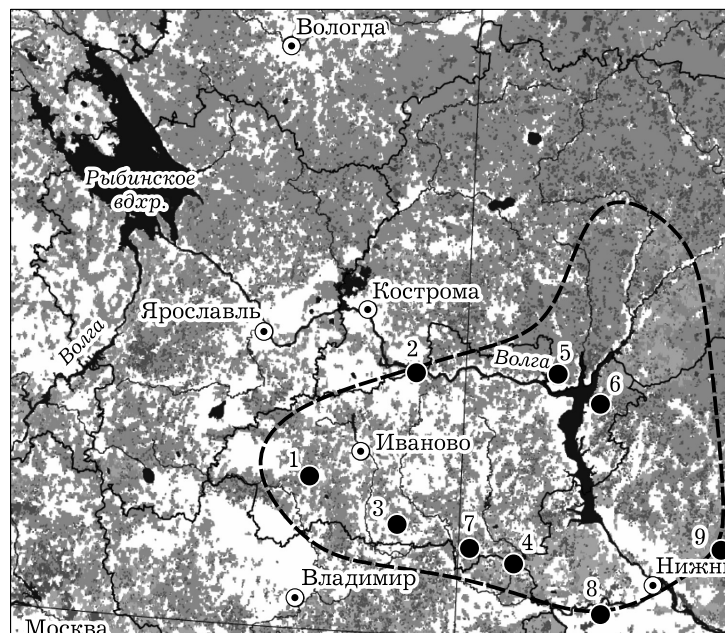


Рис. 1. Картограмма (основана на “Карта лесов...” [Барталев и др., 2004]) расположения исследуемого региона и территорий сбора данных: эксплуатируемые смешанные леса Сахтыш-Рубского массива (1), Плесской моренной гряды (2), нижнего течения р. Уводь (3), сосняки Балахнинской низменности (4), Нодого-Желватского (5) и Унженского (6) отрогов Горьковского водохранилища и Клязьминского заказника (7), малонарушенные леса Пустынского массива (8) и Керженского заповедника (9)

лесостепных сообществ (ополей), сохранившихся в результате сельскохозяйственной трансформации [Николаев, 2013].

Все леса региона исследования вторичны – значительно трансформированы предшествовавшей лесоэксплуатацией. Повсеместно смешанные леса лишены старовозрастного широколиственного компонента, за исключением пойменных и овражных участков. Широко распространены мелколиственные раннесукцессионные древостои. Ельники (в Заволжье *Picea abies* (L.) Karst постепенно сменяется *Picea obovata* Ledeb.) сохранились лишь на труднодоступных моренных холмах, окруженных болотами, либо в приручьевых участках, но широко распространены еловые посадки, а также характерны сосняки на аллювиальных песчаных почвах.

Малонарушенные лесные территории с ограничениями эксплуатации в самом регионе исследования отсутствуют. Приграничные ООПТ со сходными природными условиями – Пустынский массив длительно

не эксплуатировавшихся старовозрастных малонарушенных лесов и Керженский заповедник, где плакорные смешанные леса среднеинтенсивно эксплуатировались до установления охрannого режима чуть менее 30 лет назад.

Интенсивно эксплуатируемые смешанные **хвойно-мелколиственные леса** (Рубское озеро) и **боры-беломошники** с включением липовых участков (Балахнинская низменность) сравнивались с низкоинтенсивно эксплуатируемыми **малонарушенными сосновыми** и **хвойно-широколиственными** (Пустынский заказник), а также вторичными неэксплуатируемыми десятилетия **заповедными хвойно-широколиственными лесами** (Керженский заповедник).

Антроподинамическая демутиация после рубок в смешанных лесах (Ростовско-Плесская моренная гряда) и сосняках-беломошниках (Нодого-Желватский и Унженский отроги Горьковского водохранилища, Балахнинская низменность и Клязьминский заказник) сравнивалась с естественной демутиацией смешан-

ных лесов с преобладанием ели, поврежденных короедом-типографом (нижнее течение Уводи), и гарей сосняков-беломошников (Балахнинская низменность).

Методики учета птиц и анализа данных

В основу исследования положены данные количественных учетов птиц в гнездовой период (с мая по июнь). Учет на постоянных маршрутах велся без фиксированной учетной полосы с последующим пересчетом плотности населения по среднегрупповым дистанциям обнаружения [Равкин, 1967]. Для участков леса, пройденных рубками, из-за их малой площади использована методика абсолютного картирования гнездовых территорий на пробных площадках [Гудина, 1999]. Виды, не попавшие в учетные площадки, но отмеченные на маршрутах в аналогичных биотопах, включены в анализ с единичным рангом численности.

Учеты в эксплуатируемых лесах проведены в 2018–2019 гг., в малонарушенных – в 2003 и 2006–2016 гг., в заповедных – в 2013–2019 гг. Длина постоянных маршрутов составила от 4,8 до 11,8 км. Маршруты закладывались в наиболее репрезентативных местообитаниях, включающих все возможные элементы лесной мозаики: естественно нарушенные станции, вырубки, опушки, поймы, болота, молодняки.

Картированием в 2006–2010 и 2016–2020 гг. охвачены 42 пробные территории, отражаю-

щие ключевые этапы деградационных сукцессионных смен в разных типах эксплуатируемых лесов. Учетные площадки в зависимости от границ биотопа занимали от 2 до 30 га, включали в себя опушечный экотон и микро-станции – заболоченные участки, семенные куртины, погрузочные площадки и кучи порубочных остатков. При отсутствии значимых сукцессионных изменений на площадке данные за несколько гнездовых сезонов обобщались и усреднялись.

Данные маршрутных и площадочных учетов обобщены по местообитаниям, усреднены, а затем ранжированы (по шкале от 1 до 7) исходя из средней арифметической плотности вида в пересчете на десять гектар. Необходимость ранжирования была вызвана различным подходом к оценке плотности гнездования птиц в больших лесных массивах и на трансформированных рубками территориях сравнительно небольшой площади. Метаанализ данных, собранных разными методиками и исследователями, зарекомендовал себя эффективным методом изучения лесных сукцессий [Уткина, Рубцов, 2013]. Объем количественных учетов приведен в табл. 1, ранги гнездовой численности птиц – в табл. 2.

Сходство орнитоценозов вычисляли на основе индекса Жаккара, рассчитанного как отношение суммы минимальных рангов численности каждого вида из отмеченных в паре сравниваемых местообитаний, к сумме максимальных значений. При ранжировании вклад в индекс сходства орнитоценозов видов с низкой

Т а б л и ц а 1
Объем количественных учетов птиц в гемибореальных лесах

Тип количественного учета	Тип местообитания														
	Аллювиальные сосняки							Хвойно-широколиственные							
	Гари	Недавние вырубки	Зарастающие вырубки	Молодняки	Прореживания	Эксплуатируемые	Малонарушенные	Недавние вырубки	Зарастающие вырубки	Молодняки	Рубки ухода	Короедники	Эксплуатируемые	Малонарушенные	Заповедные
Объем многолетних учетов, км	+	-	-	+	+	70,8	21,2	-	-	+	+	+	28,8	224	128
Длина постоянных маршрутов, км						11,8	5,3						4,8	5,9	5
Объем площадочных учетов, га	80	12	13	40	40	16	-	13	15	10	80	90	5	-	-

П р и м е ч а н и е. В местообитаниях со знаком “+” дополнительно на непостоянных маршрутах рекогносцировочным методом выявлялся видовой состав птиц.

Ранги численности в сообществах гнездящихся птиц гемибореальных лесов

Вид птиц	Тип местообитания														
	Аллювиальные сосняки							Хвойно-широколиственные							
	Гари	Недавние вырубки	Зарастающие вырубки	Молодняки	Прореживания	Эксплуатируемые	Малонарушенные	Недавние вырубки	Зарастающие вырубки	Молодняки	Рубки ухода	Короедники	Эксплуатируемые	Малонарушенные	Заповедные
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16
1 <i>Tetrastes bonasia</i>						2	1					3	2	3	1
2 <i>Tetrao urogallus</i>	1						1					1			
3 <i>Lirurus tetrix</i>	3					1	2					1			1
4 <i>Coturnix coturnix</i>	4	4	3					1							
5 <i>Anas penelope</i>															1
6 <i>Anas crecca</i>	1						1								1
7 <i>Anas platyrhynchos</i>	1					1								1	1
8 <i>Aythya fuligula</i>															1
9 <i>Bucephala clangula</i>	1														1
10 <i>Ardea cinerea</i>							1						1	1	1
11 <i>Falco subbuteo</i>	1											1		1	
12 <i>Pernis apivorus</i>												1		1	
13 <i>Milvus migrans</i>							1						1	1	1
14 <i>Circus gallicus</i>	2													1	
15 <i>Circus aeruginosus</i>	1							1							
16 <i>Circus cyaneus</i>	1	1						1	1						
17 <i>Accipiter nisus</i>												1	1	2	
18 <i>Accipiter gentilis</i>						1							1	1	
19 <i>Buteo buteo</i>	1												1	1	
20 <i>Clanga clanga</i>	1														1
21 <i>Grus grus</i>	1					1									1
22 <i>Crex crex</i>	2	1						1							
23 <i>Porzana porzana</i>	1													1	
24 <i>Haematopus ostralegus</i>															1
25 <i>Vanellus vanellus</i>	3	2													
26 <i>Scolopax rusticola</i>					1	1	1					2		1	
27 <i>Gallinago gallinago</i>	3	4	3			1									1
28 <i>Limosa limosa</i>															1
29 <i>Tringa nebularia</i>	3	2	1			1						1			1
30 <i>Tringa ochropus</i>	2		1	1			2					1		1	1
31 <i>Actitis hypoleucos</i>															1
32 <i>Larus canus</i>	1					1									1
33 <i>Larus ridibundus</i>															1
34 <i>Sterna hirundo</i>															1
35 <i>Columba oenas</i>														3	1
36 <i>Columba palumbus</i>													1	3	1

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16
37 <i>Cuculus canorus</i>	2	1	1	1	1	1	2	1	1	1	1	1	2	3	2
38 <i>Otus scops</i>	2					1						1			
39 <i>Bubo bubo</i>	1					1									
40 <i>Strix uralensis</i>													1	1	
41 <i>Strix nebulosa</i>						1									
42 <i>Glaucidium passerinum</i>										1	1	1	1		
43 <i>Asio otus</i>														2	
44 <i>Caprimulgus europaeus</i>	3										1	1			
45 <i>Upupa epops</i>	3			3		1						1		1	1
46 <i>Junx torquilla</i>	1											2		2	1
47 <i>Dryobates minor</i>	1					1						1			
48 <i>Dendrocopos leucotos</i>												3		2	1
49 <i>Dendrocopos major</i>	4	1		1	4	3	5	1	1	1	1	5	4	5	3
50 <i>Picoides tridactylus</i>	4											5	1	2	1
51 <i>Dryocopus martius</i>	1					1	1					2	1	3	2
52 <i>Picus viridis</i>						1	1							2	1
53 <i>Picus canus</i>						1	3							1	1
54 <i>Alauda arvensis</i>	5	5													
55 <i>Lullula arborea</i>	4	4	2				1	1				1		1	2
56 <i>Anthus trivialis</i>	7	3	3	4	5	7	6	6	4	3	5	5	5	3	4
57 <i>Motacilla flava</i>	1	1													
58 <i>Motacilla alba</i>	1	4	3	1				4	2		3	4		2	2
59 <i>Troglodytes troglodytes</i>	1				4	2		4	3	2	3	5	3	3	2
60 <i>Hippolais icterina</i>						2				4	5	1	2	3	2
61 <i>Turdus pilaris</i>						2							3	2	2
62 <i>Turdus merula</i>					1	1	2				1	2	3	4	3
63 <i>Turdus iliacus</i>	5	3	4		4	2	2		4		4	4	2	5	2
64 <i>Turdus philomelos</i>	3		4	4	4	2	3	3	4	4	4	1	4	5	4
65 <i>Turdus viscivorus</i>	1		1	5	6	4	5					1	1	2	2
66 <i>Phoenicurus phoenicurus</i>	1					3	5					1		3	4
67 <i>Erithacus rubecula</i>	3	1			7	4	4	1	5	5	6	4	6	5	5
68 <i>Luscinia luscinia</i>	4		4						6	3	5		2	3	1
69 <i>Luscinia svecica</i>	1								1						
70 <i>Saxicola rubetra</i>	7							4	1						
71 <i>Oenanthe oenanthe</i>	5							2	1						
72 <i>Muscicapa striata</i>					3	4	5				1	3	3	5	6
73 <i>Ficedula hypoleuca</i>	1				3	3	4	1	2	2	3	3	2	6	3
74 <i>Ficedula albicollis</i>														2	
75 <i>Ficedula parva</i>					1	2	4	1	1		1	3	2	5	3
76 <i>Locustella fluviatilis</i>												1	1		
77 <i>Locustella naevia</i>	1							1							
78 <i>Locustella lanceolata</i>															1
79 <i>Acrocephalus dumetorum</i>	4	2	3	1				4	7	1	3	1	2	3	1
80 <i>Acrocephalus palustris</i>	2												2		
81 <i>Prunella modularis</i>					2	2						1	2	1	1

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16
82 <i>Philloscopus trochilus</i>	7		2	7	3	4	3		4	7	6	5	3	3	5
83 <i>Philloscopus collybita</i>		1			5	5	6	1	1		5	4	6	5	5
84 <i>Philloscopus sibilatrix</i>					4	6	5				1	4	5	4	4
85 <i>Philloscopus trochiloides</i>				2	4	3	4				7	6	4	4	5
86 <i>Sylvia aratricapilla</i>			1	3	4	2	3		1	5	5	1	6	5	4
87 <i>Sylvia borin</i>	1	2	5	1	1	2	2	1	7	3	4	2	3	4	3
88 <i>Sylvia communis</i>	5	5	3			1		7	2		1		1		2
89 <i>Sylvia curruca</i>									1					1	
90 <i>Sylvia nisoria</i>									1						
91 <i>Regulus regulus</i>					1	2	6				3		4	6	5
92 <i>Aegithalos caudatus</i>						2					2	3	3	3	2
93 <i>Poecile montanus</i>						3				2		3	5	6	6
94 <i>Lophophanes cristatus</i>													3	2	3
95 <i>Periparus ater</i>						1						1	5	4	3
96 <i>Cyanistes caeruleus</i>						5	5						1	2	1
97 <i>Parus major</i>						5	5				4		6	7	6
98 <i>Sitta europaea</i>					3	3	6				3	3	4	6	3
99 <i>Certhia familiaris</i>					2	2	2					2	3	3	2
100 <i>Lanius collurio</i>	4	2	4	2				4	5	1	5	4			
101 <i>Lanius excubitor</i>	2	2	1												
102 <i>Oriolus oriolus</i>				1	3	1	1				2		2	3	2
103 <i>Garullus glandarius</i>	1				2		2			3	4	2	2	3	2
104 <i>Pica pica</i>	1					2							1	1	2
105 <i>Nucifraga caryocatactes</i>											1	1	1		
106 <i>Corvus cornix</i>	1												1	2	1
107 <i>Corvus corone</i>	1					1	1						2	2	2
108 <i>Sturnus vulgaris</i>															1
109 <i>Fringilla coelebs</i>	2		2	5	6	6	7	3	5	6	6	5	7	6	7
110 <i>Fringilla montifringilla</i>					2	1									
111 <i>Chloris chloris</i>					2		4						3	2	
112 <i>Carduelis spinus</i>						3							3	3	4
113 <i>Carduelis carduelis</i>	1						1							2	2
114 <i>Carpodacus erithrinus</i>	5	5	7	1			2	5	6	1	2	1	2	2	1
115 <i>Loxia curvirostra</i>						1	3						1	3	2
116 <i>Pyrrhula pyrrhula</i>					1	2	3						4	3	2
117 <i>Coccothraustes coccothraustes</i>														3	
118 <i>Emberiza citrinella</i>	6	6	3				2	2	1			3	1	2	2

П р и м е ч а н и е. 1 – единичный; 2 – спорадичный; 3 – редкий; 4 – немногочисленный; 5 – обычный; 6 – многочисленный; 7 – доминирующий. Фоном выделены редкие виды птиц [Красная книга ..., 2014, 2017]. Систематика и латинские наименования приведены согласно последним обновлениям базы данных IOC World Bird List – версия 10.2. [2020].

численностью значимей. Данный подход к определению сходства максимально согласуется с целью исследования, поскольку на финальных этапах сукцессии леса не до-

минанты, а редкие виды определяют отличия сообществ.

На основе матрицы сходств орнитоценозов разных сукцессионных этапов проведе-

но многомерное неметрическое шкалирование (nMDS) – метод экологической ординации, точнее всего сохраняющий дистанции сходства между сообществами [Шитиков, Розенберг, 2013]. Расчеты произведены в программном пакете STATISTICA 13.3 (StatSoft).

РЕЗУЛЬТАТЫ

Выборка местообитаний позволила довольно полно оценить видовой состав орнитоценозов вторичных восточноевропейских гемибореальных лесов. Общий список насчитывает 118 видов, он включает как лесные виды, так и виды открытых пространств, а также водно-болотные виды птиц (см. табл. 2).

Рассчитанный нами уровень сходства для проб местообитаний сравнительно низок – не превышает 60 %. Сходство орнитоценозов лесных массивов колебалось в пределах 50–60 %. Средний уровень сходства говорит об их принадлежности к общему гемибореальному типу при довольно высокой специфичности, вызванной не только эксплуатацией либо ее отсутствием, но и исходными типами лесов. Орнитоценозы ранних стадий сукцессии характеризуются низким сходством как между собой (из-за специфичности сообществ птиц каждого из этапов сукцессионного градиента), так и с сообществами птиц вторичных лесов разной степени нарушенности (из-за значительно большего видового богатства последних).

Подавляющее большинство гнездящихся во вторичных лесах видов птиц обычны для изучаемого региона и широко распространены. Мы постарались наиболее полно учесть вклад редких, спорадичных и малочисленных лесных видов в сравниваемые орнитоценозы. Отмеченные регионально редкие виды (выделены фоном в табл. 2) делятся на несколько категорий: связанные со старовозрастными широколиственными (*Columba oenas* L., *Ficedula albicollis* Temminck, *Coccothraustes coccothraustes* L.) и хвойными (*Strix nebulosa* Forster, *Lophophanes cristatus* L., *Turdus viscivorus* L., *Nucifraga caryocatactes* L.) лесами; находящиеся в гемибореальной зоне на краю гнездового ареала (*Otus scops* L., *Locustella lanceolata* Temminck, *Upupa epops* L., *Fringilla montifringilla* L.); пойменные и болотные лесные виды, попавшие в учет в старовозраст-

ных вторичных лесах попутно (*Clanga clanga* Pall., *Grus grus* L., *Haematopus ostralegus* L., *Limosa limosa* L.); связанные с сукцессионными элементами лесной мозаики виды (*Circetus gallicus* Gmelin, *Tringa nebularia* Gunerius, *Picoides tridactylus* L., *Picus viridis* L., *Picus canus* Gmelin, *Lullula arborea* L., *Locustella naevia* Boddaert, *Sylvia nisoria* Bechstein, *Lanius excubitor* L.).

Из вышеперечисленных категорий редких видов птиц вторичных гемибореальных лесов первая и последняя – очень важны. Ведь именно их отсутствие/присутствие на гнездовании в полной мере определяет истинное биологическое разнообразие лесных орнитоценозов с учетом постоянства сукцессионных процессов. Первая группа видов является индикаторной для позднесукцессионных лесных сообществ, точнее сохранения их остатков от рубок и пожаров. Последняя же требовательна именно к нарушениям и наличию раннесукцессионных стадий, а следовательно, может стать уязвимой и при интенсификации лесохозяйственных мероприятий, и при их ограничении. Низкая эффективность и интенсивность противопожарных, фитосанитарных и лесовосстановительных мероприятий в рассматриваемом регионе на данный момент вступает в конфликт с гнездовой экологией видов первой группы, но может быть благоприятной для второй.

Вклад сукцессионных процессов во вторичных лесах в современные подвижки гнездовых ареалов в рамках данной работы оценить не представляется возможным из-за малого количества регистраций видов из категории расселяющихся. Также это затруднено в связи с ограниченным временем проведения исследования и ограниченностью региона узким широтно-долготным отрезком.

Вклад в биологическое разнообразие современных лесных орнитоценозов редких пойменных и болотных видов и подвидов не должен быть недооценен. Аллювиальные и болотные сукцессии являются неотъемлемой частью градиентов разнообразия экосистем лесной зоны. Численность гнездовых группировок редких водно-болотных лесных видов в масштабах изучаемого региона может поддерживаться только рациональным подходом к лесоэксплуатации с сохранением целостности и устойчивости крупных лесных массивов как

на водоразделах, так и в бассейнах волжских и окских притоков.

Неметрическое многомерное шкалирование лесных орнитоценозов на основе индекса Жаккара при ограниченных, сложно накапливаемых данных в отсутствие четко определенных и измеримых критериев их сукцессионного статуса (стахостической неопределенности векторов демуляции и деструкции сообществ во времени и пространстве) является эффективным методом экологической ординации. Континуум современных сукцессионных сообществ птиц в эксплуатируемых восточно-европейских гемибореальных лесах отражен на схеме (рис. 2).

Помимо направленной демуляции после крупномасштабных нарушений (пожаров и сплошных рубок) динамика орнитоценозов смешанных лесов связана с флуктуациями после мелкомасштабных. Флуктуационная динамика отличается отсутствием в лесных сообществах большинства раннесукцессионных видов птиц, характерных для больших разры-

вов лесного полога и открытых пространств. И демулационные, и флуктуационные смены в лесах могут быть вызваны как антропогенными (лесохозяйственными) деструктивными факторами, так и естественными (пожарами и ветровалами, зоогенными, в том числе ксилофагами).

На представленной ординационной диаграмме при демулационных сукцессиях орнитоценозов современных гемибореальных лесов наблюдается закономерная дугообразная динамика, при флуктуационных – цикличная. Предположительно баланс флуктуационных и демулационных смен обеспечивает устойчивость гемибореальных орнитоценозов. Естественные флуктуации (ветровально-оконные и сапроксильные) гипотетически будут продолжать общий тренд сукцессии, закручивая его по спирали со все меньшим радиусом вокруг пересечения координат – равновесного, максимально емкого, разнообразного и устойчивого климаксового сообщества. Антропогенные же флуктуации (после рубок уxo-

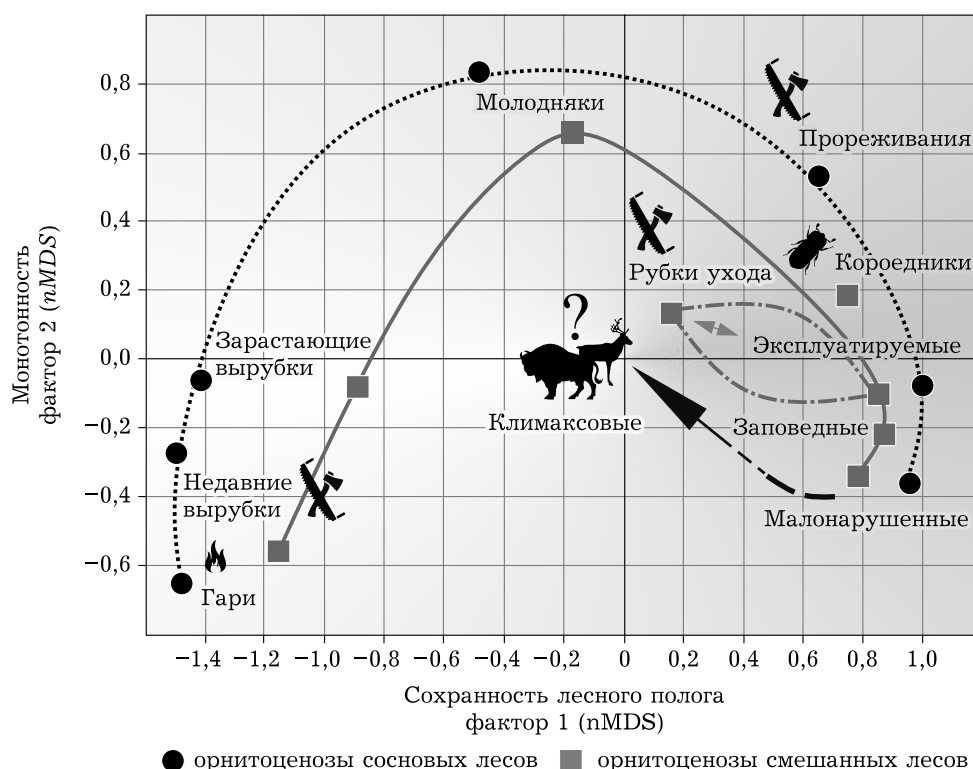


Рис. 2. Ординация орнитоценозов эксплуатируемых восточноевропейских гемибореальных лесов методом неметрического многомерного шкалирования (nMDS) на основе сходства Жаккара. Серым цветом показаны наблюдаемые сукцессионные процессы, черным – предполагаемый тренд к равновесному состоянию и основные деструктивные факторы в современных гемибореальных лесах

да, выборочных и санитарных рубок, посадки) поддерживают антропогенные хвойно-мелколиственные субклимаксные сообщества вплоть до наступления нового масштабного нарушения – чаще всего сплошной рубки.

Сукцессионные процессы в разных типах гемибореальных лесов (смешанных и сосняках), очевидно, различны при заметном сходстве сообществ птиц на отдельных этапах сукцессии.

Смены орнитоценозов в сосняках идут параллельно со сменами орнитоценозов в смешанных лесах, имеют сходные этапы, но несколько замедлены. Сукцессионные процессы поддерживают уникальные боровые сообщества птиц, они связаны с аллювиальными почвами, а ключевым деструктивным фактором, инициирующим сукцессию, выступают верховые и низовые пожары. Позднесукцессионные (квазиклимаксные) боровые сообщества, богатые специфическими видами птиц, помимо пирогенного фактора поддерживаются в устойчивом равновесном состоянии еще и за счет антропогенной динамики, связанной с посадкой и поэтапными рубками ухода. Рубки в сосняках без дальнейших лесовосстановительных мероприятий могут перенаправить сукцессию в сторону смешанных сообществ – подобный процесс отслежен нами на примере орнитоценозов аллювиальных сосняков Заволжья.

Рубки ухода в эксплуатируемых смешанных лесах могут служить примером успешных попыток имитации равновесной динамики сообществ. По результатам ординации орнитоценозов можно проследить устойчивую сукцессионную динамику вторичных лесов, условно приближенную к равновесной оконной в естественных лесах. Орнитоценозы рубок ухода близки к орнитоценозам естественной деструктивной лесной мозаики, в том числе предположительно и зоогенной доантропогенной, о которой мы не имеем объективных данных. Лесное хозяйство по-прежнему экстенсивно и неустойчиво из-за неосмысленного подхода к площадям рубок ухода, а антроподинамические управляемые процессы дистанцирует от равновесных ориентированность на изъятие древесины.

Трансформация орнитоценозов смешанных лесов рубками ухода отличается от естественных деструктивных смен, вызванных *Ips typographus* L. из-за техногенного нарушения

почвы и нижних ярусов и равномерного характера нарушения верхнего. Специализация *Ips typographus* на питании *Picea* sp. приводит к увеличению доли *Pinus sylvestris* в верхнем ярусе смешанных лесов. Это сближает орнитоценозы короедников и формируемых прореживаниями сосняков.

Результаты шкалирования подтверждают, что ключевым сукцессионным фактором, определяющим видовой состав и численность птиц в эксплуатируемых лесах, является сомкнутость лесного полога. Ее динамика в результате антропогенных (рубки и лесопосадки) и естественных (эрозийно-аллювиальная, ветровая, пирогенная и зоогенная динамика) причин обеспечивает существование в лесных массивах большого спектра видов птиц. Обширные (от 5 га) нарушения сомкнутости лесного полога имеют отличия в заселении птицами от фрагментарных и диффузных. Равновесные лесные экосистемы поддерживаются за счет сообществ, длительно формируемых двумя последними типами нарушений, а эксплуатируемые леса – всеми типами нарушений, с преобладающей ролью первого (пожаров и сплошных рубок).

Для заповедных лесов характерна незавершенность сукцессионных процессов. По уровню сохранения полога они близки к эксплуатируемым, при этом им свойственна пирогенная динамика, но эдификаторов сукцессий равновесных лесов (функцию которых в эксплуатируемых лесах взял на себя человек) в Керженском заповеднике нет (реинтродукция *Rangifer tarandus fennicus* Lonnberg только начата [Мамонтов, Суков, 2016]). Орнитоценозы малонарушенных лесов характеризуют положение на ординационной диаграмме, соответствующее меньшей сохранности полога, чем вторичные леса, в том числе и заповедные, а также меньшей монотонности.

Монотонность лесных местообитаний является вторым из факторов, определяющих состав и структуру орнитоценозов. Во вторичных лесах она усугубляется лесоводственной практикой монодоминантной посадки хвойных. Степень сохранения посадки и уход за лесонасаждениями (прочистки и осветления молодняков, прореживания и переформирования средневозрастных и старовозрастных лесов) заметно влияют на орнитоценозы. Заповедные леса отличаются от эксплуатиру-

емых именно длительным отсутствием ухода – большим количеством фауных деревьев и валежа с распространением использующих эти стадии видов птиц.

Стоит отметить, что в произрастающих на песчаных почвах сосняках, подверженных пирогенному фактору, в большей степени выражены контрастные сочетания: от высокомозаичных обширных гарей с полностью поврежденным верхним ярусом и сомкнутых монотонных молодых одноярусных сосновых посадок до многоярусных высокомозаичных малонарушенных сосняков.

Многомерное шкалирование с определением третьей оси дало менее четкие сукцессионные тренды, но дополнительно выделило в качестве меньшего по значимости фактора – деструкцию. Этот фактор прослеживается и вдоль одной из диагоналей ординационной диаграммы. Сообщества, локализованные вблизи нее, сформированы деструктивными факторами, при этом они неотделимы от сукцессионных смен, являясь их начальными этапами, и играют важную роль в поддержании разнообразия лесных орнитоценозов.

ОБСУЖДЕНИЕ

Восточноевропейские гемибореальные орнитоценозы [Носкова и др., 2018] характеризуют взаимопроникновение, весомый интразональный компонент, высокое разнообразие и наличие специфических раннесукцессионных редких видов (*Lullula arborea*, *Locustella lanceolata* Temminck, *Emberiza rustica* Pall.). Позднесукцессионные виды птиц, нуждающиеся и в хвойном (*Abies sibirica* Ledeb., *Larix decidua* Mill./*Larix sibirica* Ledeb., *Juniperus communis* L.), и в широколиственном (*Quercus robur* L., *Ulmus laevis* Pall., *Tilia cordata* Mill.) компоненте, снизили численность в восточноевропейских лесах, сохранившись в пойменных рефугиумах и ООПТ с ограничениями лесозэксплуатации – *Ciconia nigra* L., *Clanga clanga*, *Aquila pennata* Gmelin, *Columba oenas* [Мищенко, 2017]. Позднесукцессионные бореальные виды сохранились в таежных рефугиумах (болотах, горных и малонарушенных лесах) – это *Perisoreus infaustus* L., *Turdus atrogularis* Jarocki, *Turdus torquatus* L., *Poecile cinctus* Boddaert, *Loxia leucoptera* Gmelin [Сазонов, 2012]. Но ряд бореальных видов

в хвойных посадках характеризует инвазивная динамика – *Nucifraga caryocatactes*, *Fringilla montifringilla*, *Carduelis spinus* L. [Бояринова и др., 2009].

Важно учитывать, что редкие лесные виды птиц гнездятся в субоптимальных сообществах и подвержены источно-поглочительной динамике (source-sink dynamics) популяций [Battin, 2004]. При ней естественно развивающиеся леса поддерживают популяции редких видов, а нарушенные интенсивно управляемые элиминируют эти популяции, являясь экологическими ловушками.

Система заповедания сейчас сохраняет позднесукцессионные орнитоценозы малонарушенных лесов, которые из-за отсутствия естественной зоогенной деструкции, а также учащения низовых и верховых пожаров все менее мозаичны. Это ведет к снижению численности раннесукцессионных и некоторых позднесукцессионных видов птиц, требовательных к парцеллярной структуре [Желтухин, Шуйская, 2017; Яковлева, 2017].

Система лесозэксплуатации поддерживает моновидовые низкомозаичные посадки *Pinus sylvestris* и *Picea abies* (при почти полном исчезновении *Larix* sp. и *Abies* sp.) со сниженным видовым богатством орнитоценозов и раннесукцессионные сообщества с большим разнообразием пионерных видов [Гриднева, 2018]. Доминирующие в лесных сообществах начальных этапов сукцессии виды имеют гнездовой ареал, охватывающий подходящие местообитания от степи до тундры (*Saxicola rubetra* L., *Phylloscopus trochilus* L.).

Лесопользование приводит к распространению на водоразделах, вплоть до северотаяжной зоны, орнитоценозов эксплуатируемых лесов гемибореального типа, характеризующихся отсутствием видов с широколиственным компонентом. Облик орнитоценоза типичен и связан с растительной ассоциацией – на каждом этапе антроподинамической сукцессии для каждого яруса гнездования характерны свои доминирующие, немногочисленные и редкие виды птиц. Их распределение зависит от трех ключевых факторов – сомкнутости, монотонности и характера нарушения лесного полога.

В интенсивно эксплуатируемых лесах взаимопроникновение сообществ обусловлено преимущественно рубками. При этом вы-

сокое разнообразие орнитоценозов поддерживается не за счет редких стенотопных лесных видов, а за счет распространения массовых эврибионтных и антропоотолерантных [Гриднева, 2019]. Распределение птиц в нарушенных лесах на поздних стадиях сукцессии кроме формируемых лесозэксплуатацией факторов обусловлено и непрерывными естественными сукцессионными трансформациями [Носкова, 2016]. Орнитоценозы же лесов с деструкционной динамикой, вызванной *Ips typographus*, широко распространяются лишь при катастрофическом стечении естественных и антропогенных факторов – засух и экстенсивного лесного хозяйства [Vélová et al., 2020].

Именно непрерывность сукцессий поддерживает разнообразие и устойчивость гемибореальных лесных орнитоценозов во времени и в пространстве. Условием дальнейшего отсутствия катастрофических изменений в лесных орнитоценозах и сохранения редких лесных видов птиц (как ранне-, так и поздне-сукцессионных) будет разнообразие факторов, инициирующих сукцессии, и дифференциация этих факторов по степени их воздействия при сохранении части лесных местообитаний, естественно возвращающихся в устойчивое состояние. Сейчас сложно провести границу между естественными и антропогенными сменами. Представления о сугубо естественных сукцессиях могут дать лишь палеоэкологические данные.

Закономерности динамики гемибореальных орнитоценозов сформировались в голоцене вместе с данным типом растительности. Дифференцированы же по местообитаниям современные виды птиц предположительно с плейстоцена [Зеленков, 2013]. Плейстоценовая орнитофауна [Mourer-Chauvire, 1993; Turgberg, 1998] палеарктических территорий, в настоящее время занятых лесной зоной, была то пригляциальной (представленной тундровыми и степными видами), то с далеким внедрением по пойменным участкам неморального компонента в бореальные сообщества в межстадиалах оледенений. Так, оседлая плейстоценовая авифауна Среднего Урала [Потапова, 1990] сопоставима с современной европейской лесной авифауной и представлена как древне-неморальными (*Strix aluco* L.) и бореальными (*Tetrao urogallus* L., *Bonasa bonasia* L., *Strix nebulosa*, *Strix uralensis* Pall., *Aegolius funere-*

us L., *Picoides tridactylus* L., *Nucifraga caryocatactes*), так и древнелесостепными (*Coturnix coturnix* L., *Perdix perdix* L., *Lyrurus tetrix* L.) видами (классификация по: [Белик, 2006]). Из перелетных видов, обитавших на севере современного ареала и в позднем плейстоцене, стоит отметить одновременное присутствие *Circus cyaneus* L. и *Circus aeruginosus* L., *Falco tinnunculus* L., *Lullula arborea* и *Alauda arvensis* L. – видов экотонных и открытых местообитаний.

Принимая во внимание палеоэкологические сведения, можно считать гнездовой стереотип большинства видов птиц восточноевропейских лесов и доминантную структуру орнитоценозов сформированными еще до появления там человека. Оледенения и антропогенная динамика перестраивали количественные и качественные связи в лесных орнитоценозах значительно, но не столь катастрофично, как можно было бы предполагать [Назаренко, 1982].

Безусловно, доантропоценовые лесные ландшафты, формируемые пожарами и стадными копытными, тоже были благоприятны современным массовым раннесукцессионным и экотонным видам птиц. Таким образом, антропогенная трансформация заместила и местами усугубила естественные масштабные нарушения, длительно определявшие стабильность раннесукцессионных орнитоценозов в лесной зоне. Параллельно с возникновением подсеčno-огневого земледелия требовательные к большой площади открытых пространств виды, сейчас массово гнездящиеся в агроландшафтах, а также на обширных гарях и вырубках, заново расселялись из лесостепной зоны в сплошную лесную, появившуюся лишь после вымирания мегафауны.

Бореальные, неморальные, а также интразональные горные, болотные и боровые виды перемешаны в современных гемибореальных. Деятельность бобров, заболачивание, карстовые и пойменные процессы обеспечивают гнездование в гемибореальной зоне ставших азональными бореальных (*Mergellus albellus* L., *Xenus cinereus* Gldenstdt) и степных (*Botaurus stellaris* L., *Gallinago media* Latham, *Porzana porzana* L.) околотовидных видов [Сазонов, 2012]. Границы зональных гнездовых орнитоценозов отличны от биогеоценологических, так как тундровые (*Philomachus pugnax* L.), степные (*Bubo bubo* L.) и даже пустынные

(*Oenanthe oenanthe* L.) виды находят необходимые условия в элементах лесной мозаики, а транспалеарктические виды приносят дополнительную фаунистическую однородность. Репрезентативно отражает зональность орнитоценозов только оседлый компонент (курообразные – *Perdix perdix* и *Lagopus lagopus* L., совы – *Strix aluco*, *Strix nebulosa*, *Strix uralensis*, дятлы – *Leiopicus medius* L., *Dendrocopos leucotos* Bechstein и *Picoides tridactylus* L., врановые – *Nucifraga caryocatactes* и *Perisoreus infaustus*, синицы – *Poecile palustris* L., *Poecile montanus* Conrad von Baldenstein и *Poecile cinctus*). В гемибореальных орнитоценозах, расширяющихся за счет антропогенной сукцессионной динамики, ареалы некоторых перечисленных видов все больше перекрываются.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

На примере Восточного Верхневолжья прослежены все типы сукцессионных смен орнитоценозов гемибореальных лесов – естественные и антропогенные демутации и флуктуации. Определяет состав и структуру лесного орнитоценоза степень нарушения сомкнутости крон и мозаичности. При этом наблюдается целый ряд ступенчатых устойчивых состояний: антропогенный субклимакс орнитоценозов хвойно-мелколиственных лесов и сосняков, поддерживаемый посадками и систематическими рубками ухода; квазиклимакс орнитоценозов малонарушенных старовозрастных хвойно-широколиственных и сосновых лесов, поддерживаемый низкоинтенсивными рубками ухода; гипотетический климаксный гемибореальный орнитоценоз, к которому ведут сукцессии в заповеднике, поддерживаемый естественными факторами, ряд которых еще не сформирован из-за недавнего введения режима заповедания и предшествовавшей антропогенной трансформации, включавшей истребление растительных эдификаторов сукцессионных смен.

ЛИТЕРАТУРА

Бартаев С. А., Ершов Д. В., Исаев А. С., Потапов П. В., Турубанова С. А., Ярошенко А. Ю. Карта лесов Российской Федерации, окрашенная по преобладающим группам пород деревьев и сомкнутости древесного полога (1 : 14 000 000). М.: ИКИ РАН, 2004. 1 с.

Белик В. П. Фауногенетическая структура авифауны Палеарктики // Зоол. журн. 2006. Т. 85, № 3. С. 298–316.

Бояринова Ю. Г., Бабушкина О. В., Филимонова Н. С. Экология осенних перемещений у так называемых “инвазионных” видов птиц: масса тела и жировые запасы // Экология, эволюция и систематика животных. Рязань, 2009. С. 187–188.

Гриднева В. В. Динамика населения птиц Восточного Верхневолжья, опосредованная современной лесозаготовкой // Экология, эволюция и систематика животных. 2018. Т. 2, № 3. С. 37–49.

Гриднева В. В. Трансформации подтаежных орнитоценозов в условиях современной лесозаготовки: автореф. дис. ... канд. биол. наук. Н. Новгород, 2019. 20 с.

Гричук В. П. История флоры и растительности Русской равнины в плейстоцене. М.: Наука, 1989. 181 с.

Гудина А. Н. Методы учета гнездящихся птиц. Картирование территорий. Запорожье: Дикое поле, 1999. 241 с.

Желтухин А. С., Шуйская Е. А. Виды Центрально-Лесного государственного природного биосферного заповедника, включаемые в Красную книгу Российской Федерации // Nature Conservation Research. Заповедная наука. 2017. № 1. С. 43–60.

Жерихин В. В. Избранные труды по палеоэкологии и филогенетике. М.: Т-во науч. изд. КМК, 2003. 542 с.

Заиканова И. Н. Опыт реконструкции и формирования долины р. Волга в районе г. Плеса в четвертичном периоде // XIII Плесские чтения: материалы науч.-практ. конф. Иваново: ПГИАИХМЗ, 2014. С. 3–21.

Зеленков Н. В. Зоологические проблемы четвертичной палеорнитологии // Зоол. журн. 2013. Т. 92, № 9. С. 1077–1087.

Кашпор Н. Н., Мартынюк А. А., Желдак В. И., Сидоренков В. М., Трушина И. Г., Кудряшов П. В., Солонцов О. Н. Схема лесного районирования Российской Федерации // Вестн. МГУЛ – Лесной вестник. 2011. № 3. С. 17–24.

Крайнов Д. А. Древнейшая история Волжско-Окского междуречья. М.: Наука, 1972. 274 с.

Красная книга Ивановской области (животные). Иваново: Научный консультант, 2017. 240 с.

Красная книга Нижегородской области. Т. 1. Животные. Н. Новгород: Деком, 2014. 448 с.

Мамонтов В. Н., Суворов С. Г. Реинтродукция лесного северного оленя (*Rangifer tarandus fennicus* Lonnb.) на территории Керженского государственного природного заповедника // Тр. ФГБУ “Государственный заповедник “Керженский”. 2016. Т. 8. С. 25–38.

Мищенко А. Л. (ред.) Оценка численности и ее динамики для птиц европейской части России (“European Red List of Birds”). М.: РосИП, 2017. 63 с.

Назаренко А. А. О фаунистических циклах: вымирание – расселение – вымирание... На примере дендрофильной орнитофауны Восточной Палеарктики // Журн. общ. биологии. 1982. Т. 43, № 6. С. 823–835.

Немчинова А. В. Оценка структурной деградации лесных экосистем и их восстановительного потенциала с помощью марковской модели сукцессии // Вестн. КГУ. 2014. № 7. С. 70–75.

Николаев В. А. Парагенезис полесий-ополей Центральной России // Вестн. МГУ. Сер. 5. География. 2013. № 5. С. 45–51.

Носкова О. С. Десятилетняя динамика гнездового населения птиц хвойно-широколиственных лесов Пустынского заказника (Нижегородская область) // Nature

- Conservation Research. Заповедная наука. 2016. № 1. С. 30–37.
- Носкова О. С., Сорокина Ю. А., Колесова Н. Е., Бакка С. В., Одрова Л. Н., Баранов С. А. Изменения летнего населения птиц заповедника “Керженский” в течение семи лет после сильных пожаров 2010 года // Экосистемы: экология и динамика. 2018. № 3. С. 29–36.
- Обедиентова Г. В. Эрозионные циклы и формирование долины Волги. М.: Наука, 1977. 239 с.
- Потапова О. Р. Остатки птиц из плейстоценовых отложений Медвежьей пещеры на Северном Урале // Тр. Зоол. ин-та АН СССР. 1990. Т. 212. С. 135–153.
- Равкин Ю. С. К методике учета птиц в лесных ландшафтах // Природа очагов клещевого энцефалита на Алтае. Новосибирск: Наука, 1967.
- Сазонов С. В. Обновленная классификация типов фауны и фаунистических групп птиц запада евразийской тайги // Тр. КарНЦ РАН. 2012. № 1. С. 70–85.
- Смирнова О. В. Методологические подходы и методы оценки климатического и сукцессионного состояния лесных экосистем (на примере восточноевропейских лесов) // Лесоведение. 2004. № 3. С. 15–27.
- Смирнова О. В., Торопова Н. А. Потенциальная растительность и потенциальный экосистемный покров // Успехи соврем. биологии. 2016. Т. 136, № 2. С. 199–211.
- Торопова Н. А., Смирнова О. В. Экологический риск заповедания и пути его преодоления: обзор современных представлений // Вестн. рос. ун-тов. Математика. 2014. № 5. С. 1577–1580.
- Уткина И. А., Рубцов В. В. Взаимодействия фитофагов и лесных растений как объект метаанализа // Вестн. МГУЛ – Лесной вестник. 2013. № 6 (98). С. 25–31.
- Шитиков В. К., Розенберг Г. С. Рандомизация и бутстреп: статистический анализ в биологии и экологии с использованием R. Тольятти: Кассандра, 2013. 314 с.
- Яковлева М. В. Тенденции численности дендрофильных видов птиц в заповеднике “Кивач” в условиях потепления климата // Динамика численности птиц в наземных ландшафтах. М.: Т-во науч. изд. КМК, 2017. С. 47–54.
- Ярошенко А. Ю. Европейская тайга на грани тысячелетий. М.: Гринпис, 1999. 66 с.
- Ярошенко А. Ю., Добрынин Д. А., Егоров А. В., Журавлева И. В., Маниша А. Е., Потапов П. В., Турубанова С. А., Хакимулин Е. В. Леса центра и севера Европейской России: Карта масштаба 1:4 500 000 / Гринпис России. М., 2008.
- Battin J. When Good Animals Love Bad Habitats: Ecological Traps and the Conservation of Animal Populations // Conservatio Biol. 2004. Vol. 18 (6). P. 1523–1739.
- Gill F., Donsker D., Rasmussen P. (Eds.) // IOC World Bird List (v 10.2). 2020.
- Jögi K., Korjus H., Stanturf J., Frelich L., Baders E., Donis J., Jansons A., Kangur A., Köster K., Laarmann D., Maaten T., Marozas V., Metslaid M., Nigul K., Polyachenko O., Randveer T., Vodde F. Hemiboreal forest: Natural disturbances and the importance of ecosystem legacies to management // Ecosphere. 2017. Vol. 8. P. 1–20.
- Mourer-Chauvire C. The Pleistocene avifauna of Europe // Archaeofauna. 1993. Vol. 2. P. 53–66.
- Tyrberg T. Pleistocene Birds of the Palearctic: A Catalogue Publications of the Nuttall Ornithological Club. Vol. 27. Cambridge, Massachusetts: NOC, 1998. 720 p.
- Vélová L., Véle A., Horák J. Land use diversity and prey availability structure the bird communities in Norway spruce plantation forests // Forest Ecol. and Management. 2020. Vol. 480. С. 1–8.

Succession of bird populations in managed hemiboreal forests in the Eastern Upper Volga region

V. V. GRIDNEVA¹, O. S. NOSKOVA², D. E. CHUDNENKO³

¹Independent researcher
E-mail: gridnevavv@mail.ru

²Institute of Biology and Biomedicine Lobachevsky State University of N. Novgorod
603950, N. Novgorod, Gagarin av., 23, b. 1
E-mail: noskova.o.s@gmail.com

³Institute of Mathematics, Information technology and Science Ivanovo State University
153025, Ivanovo, Ermaka str., 37/7 (1 b.)
E-mail: imitns@ivanovo.ac.ru

The succession of bird communities in the hemiboreal forests of the Eastern upper Volga region was traced by the method of multidimensional nonmetric scaling (nMDS). Comparison of data on the species composition and bird population density of managed forests, intact forests, and forest reserves. Analysis of the impact of natural and anthropogenic disturbances of various intensity on common and rare species, as well on the stability of hemiboreal ornithocenoses in space and time.

Key words: succession, managed hemiboreal forests, bird communities, sustainability.