



Научная статья

Трансформация гемибореальных орнитоценозов в условиях современной лесозэксплуатации

В.В. Гриднева^{1*} , В.Н. Якимов² 

¹ Независимый исследователь, 603001, Россия, г. Нижний Новгород, ул. Ильинская, д. 6, к. 2

² Национальный исследовательский Нижегородский государственный университет им. Н.И. Лобачевского, Институт биологии и биомедицины, 603950, Россия, г. Нижний Новгород, пр. Гагарина, д. 23, корп. 1

*gridnevavv@mail.ru

Поступила в редакцию: 07.11.2021

Доработана: 29.11.2021

Принята к печати: 08.12.2021

Опубликована онлайн: 18.02.2022

DOI: 10.23859/estr-211107

УДК 574.42; 57.047; 630.129.9

Аннотация. Прослежена последовательность этапов лесохозяйственной сукцессии орнитоценозов в разных типах гемибореальных лесов Русской равнины, а также показаны определяющие каждый из этапов виды птиц. Статистический анализ данных продемонстрировал значимый вклад в трансформацию орнитоценозов антропогенных нарушений и естественных сукцессионных процессов на фоне малого влияния лесохозяйственных мероприятий (хвойных посадок и ухода за ними). Путем декомпозиции дисперсии продемонстрирована высокая доля совместного влияния экзогенных и эндогенных факторов, а также их равнозначный вклад в формирование орнитоценозов. Выявлена специфика перенаправления разными способами рубок естественных смен лесных орнитоценозов на антроподинамические, характеризующиеся специфическими субклимаксными стадиями.

Ключевые слова: сообщества птиц, рубки леса, антроподинамическая сукцессия, экзогенные и эндогенные факторы, анализ избыточности, экологическая ординация.

Для цитирования. Гриднева, В.В., Якимов, В.Н., 2022. Трансформация гемибореальных орнитоценозов в условиях современной лесозэксплуатации. *Трансформация экосистем* 5 (1), 95–103. <https://doi.org/10.23859/estr-211107>

Введение

Леса являются ключевыми наземными сообществами умеренной климатической зоны: в России они занимают почти половину территории. Лесная промышленность – одна из старейших отраслей российской экономики, поэтому лесные сообщества существенно трансформированы лесным хозяйством (Smirnova et al., 2017). Важным принципом устойчивого лесного хозяйства становится сохранение биологического и ландшафтного разнообразия при сопутствующем повышении и

продуктивности лесозаготовок (Шварц и др., 2020). В процессе лесохозяйственного управления важно учитывать множество как естественных, так и опосредованных технологическими процессами условий. Понимание роли факторов различного генезиса и их иерархии важно для глубокого осмысления экологических градиентов в эксплуатируемых лесах. При экстенсивной лесозэксплуатации зонально-подзональные градиенты нивелируются сукцессионными; выявить их отличия способен только детальный факторный анализ (Равкин, 2013).

Благодаря особенностям своей экологии птицы являются классической индикаторной группой для изучения сукцессий в многокомпонентных лесных экосистемах (Johnston and Odum, 1956). Мобильность птиц, селективность местообитаний и экологическая сегрегация приводит к специфичности орнитоценоза каждого этапа сукцессии. Влияние внутривидовых процессов на сукцессионную динамику сообществ птиц сглаживается быстрым оборотом поколений и высоким репродуктивным потенциалом большинства видов.

Воздействие на орнитоценозы рубок ухода за вторичными лесами является активным предметом изучения в разных климатических зонах (DeGraaf and Yamasaki, 2003; Porneluzi et al., 2014; Thorn et al., 2020). Исчерпывающий метаанализ влияния на птиц щадящих форм лесозаготовок в бореальных и умеренных регионах (Basile et al., 2019) продемонстрировал их эффективность для сохранения основных характеристик орнитоценоза (за исключением узкоспециализированных лесных видов). При этом в каждом регионе отмечены специфические факторы, связанные с ключевым показателем – процентом изъятия древостоя. Влияние на орнитоценозы применяемых в России лесохозяйственных методов (сплошных, постепенных, выборочных, санитарных рубок, а также посадок и ухода) весьма своеобразно и требует всесторонней оценки, однако этой проблеме посвящены единичные работы (Назаров, 2002).

В ходе настоящего исследования изучен характер трансформации гемибореальных орнитоценозов, вызванной лесохозяйственной деятельностью. Мы рассмотрели вопросы (1) влияния сукцессионных факторов на формирование орнитоценозов; (2) соотношения вклада эндогенных и экзогенных факторов; (3) вариативности сукцессионной динамики в зависимости от режима лесозаготовки.

Материал и методы

Основой для анализа послужили данные количественных учетов птиц с использованием методики абсолютного картирования гнездовых территорий на пробных площадках (Гудина, 1999); указанная методика является оптимальной для сбора достоверных сведений о составе и структуре орнитоценозов и корректного сравнения этих сообществ между собой (Tomialojc, 1968).

Учеты птиц проводились в весенне-летние сезоны 2006–2010 гг. во вторичных гемибореальных лесах, интенсивно эксплуатируемых на протяжении длительного времени. Район исследования расположен в центре нечерноземной зоны Русской равнины между N 56° E 39° и N 58° E 44° на территориях Владимирской, Ивановской, Нижегородской и Костромской областей Российской

Федерации. Обследовано 38 модельных площадок, отражающих ключевые этапы антроподинамических сукцессионных смен в эксплуатируемых лесах – ельниках, сосняках, а также смешанных хвойно-мелколиственных.

Для отслеживания смен орнитоценозов во вторичных хвойных лесах рассмотрено 7 сукцессионных этапов: недавние вырубки, зарастающие вырубки, жердняки на вырубках, молодняки, средневозрастные, приспевающие и старовозрастные вторичные леса. В смешанных сообществах рассмотрено 5 этапов, поскольку отдельные стадии средневозрастного и старовозрастного леса выделить затруднительно и учетные площадки после смыкания древостоя кронами закладывались только на стадии приспевающего леса.

После рубки в большинстве случаев производится искусственное лесовосстановление, а после смыкания крон в жердняках на вырубках сукцессию трансформируют различные рубки ухода – прореживания и перестройки. Помимо ухода за лесонасаждениями для рассматриваемых сообществ характерны также проходные, выборочные и санитарные рубки.

Антроподинамические сукцессии сопровождаются специфической динамикой важных характеристик гнездового биотопа, которые оценивались для каждой учетной площадки по шкале от 0 до 4. Часть характеристик определяется антропогенными процессами, часть – естественными демультипликационными (Табл. 1). К первой группе относятся площадь рубки, выгоревшая площадь, площадь заболачивания, нарушение сомкнутости крон, нарушение лесной подстилки, посадка хвойных пород деревьев, количество порубочных остатков; ко второй – сформированность опушечного экотона на границе вырубки и леса, мозаичность и ярусность, а также ключевые фитоценотические характеристики (доля открытого пространства, проективное покрытие травостоя, заустаренность, мелколиственный подрост, старовозрастные деревья).

Площадки, входящие в сукцессионный ряд, обследовались одновременно в течение одного гнездового сезона, чтобы исключить влияние популяционных и погодных факторов. Для каждого ряда (смешанные леса, ельники, северные сосняки, пирогенные сосняки) был выбран отдельный год обследования. Общая площадь охваченных картированием модельных территорий составила 324 га; описан 461 гнездовой участок, охарактеризовано 46 видов птиц. На каждой модельной площадке была рассчитана плотность населения птиц (количество гнездящихся пар в пересчете на 1 га) и оценено 15 топических характеристик (см. Онлайн-приложение).

С целью изучения зависимости населения птиц от структурных параметров гнездовых био-

Табл. 1. Статистический анализ зависимости структуры трансформированных лесозащитных гемибореальных орнитоценозов от эндогенных и экзогенных факторов. Темным цветом выделены экзогенные факторы. *** – $p < 0.001$, ** – $p < 0.01$, * – $p < 0.05$.

	Скорректированная доля объясняемой дисперсии	Значение критерия Фишера	Значение p
Полная модель анализа избыточности (RDA)	22%	1.7	0.001***
Главная ось I	9%	6.8	0.001***
Главная ось II	7%	5.5	0.014*
Этап сукцессии	9%	4.42	0.001***
Сомкнутость крон	7%	4.32	0.001***
Закустаренность	6%	3.47	0.001***
Заболоченность	6%	3.88	0.001***
Ярусность	6%	3.88	0.001***
Проективное покрытие травостоя	5%	3.21	0.002**
Пройденные огнем участки	4%	2.60	0.003**
Открытость	4%	2.67	0.004**
Протяженность экотонов	4%	2.53	0.005**
Мелколиственный подрост	4%	2.45	0.005**
Целостность лесной подстилки	4%	2.16	0.006*
Мозаичность	3%	2.01	0.018*
Старовозрастные деревья	3%	2.08	0.024*
Хвойный подрост и посадка	3%	1.54	0.053
Площадь рубки	3%	1.67	0.094
Порубочные остатки	0.02%	0.94	0.510

топов был использован анализ избыточности, позволяющий построить регрессионную модель с многомерным откликом (представленность видов) и предиктором (топические характеристики). Он является также методом ограниченной ординации и позволяет визуализировать результаты с отображением позиций учетных площадок, проекций видов и предикторов (Шитиков и Розенберг, 2013; Borcard et al., 2018). Для построенной модели проведена процедура декомпозиции дисперсии, объясняемой экзогенными и эндогенными сукцессионными факторами. Расчеты проводились в среде R (R Core Team, 2020) с применением пакета vegan (Oksanen et al., 2020).

Результаты и их обсуждение

Измененные рубками лесные территории в гнездовой период используют 84 вида птиц, из них 73 вида – на гнездовании; непосредственно на территории учетных площадок выявлены 46 гнездящихся видов. Все они толерантны к антропогенным факторам и широко распространены (за ис-

ключением *Lullula arborea* L., 1758 и *Sylvia nisoria* Bechstein, 1795, чья редкость обусловлена популяционными, а не топическими факторами). Происхождение большинства видов авифауны преобразованных рубками территорий европейское, реже – транспалеарктическое (Белик, 2006). Птицы сибирского типа фауны были приурочены только к измененным посадкой хвойных, рубками ухода и пожарами территориям, используя их для инвазий в европейские леса. Лесостепные виды птиц, расселяясь по лесной зоне, используют и вырубленные территории на ранних этапах сукцессии. Ее начальные стадии характеризуются доминированием видов открытых пространств, нетипичных для сплошных лесопокрываемых площадей; при избыточном увлажнении появляются околородные виды; в дальнейшем сукцессия ведет к распространению лесопушечных и лесных видов птиц.

Видовая организация изученных орнитоценозов статистически значимо связана со структурными параметрами гнездовых биотопов. Модель анализа избыточности объясняет 22% изменчи-

восте структуры лесных орнитоценозов (Табл. 1). При изучении лесных орнитоценозов с применением анализа избыточности типичны сравнительно невысокие показатели объясняемой изменчивости данных в пределах 15–45% (Hanowski et al., 2003; Jackson et al., 2012; Katoh and Matsuba, 2021; Nikolov, 2013), поскольку лес является сложнейшей биогеоценотической системой с неподдающимися всесторонней оценке связями. При этом за счет способности птиц к активному полету гнездовой орнитоценоз представляет собой мобильный и изменчивый компонент лесных экосистем, обновляющийся ежегодно практически целиком.

Несмотря на это, анализ избыточности очень информативен. Он позволяет не только провести экологическую ординацию изучаемых орнитоценозов в пространстве ключевых факторов, но и проследить взаимосвязи между параметрами среды и составляющими орнитоценозы видами, а также индивидуальный вклад в трансформации орнитоценоза каждого из оцененных факторов и их комплексный вклад.

На Рис. 1 представлен итоговый триплет модели анализа избыточности. Тренды сукцессионных изменений гемибореальных орнитоценозов характеризуются близостью инициальных и финальных этапов в разных типах леса. Для учетных площадок начальных стадий лесохозяйственной сукцессии свойственны открытость, заболоченность, развитый травянистый ярус. Здесь доминируют немногочисленные луго-полевые виды – *Saxicola rubetra* L., 1758; *Emberiza citrinella* L., 1758. Напротив, учетным площадкам поздне-сукцессионных стадий во вторичных лесах свойственны высокая сомкнутость, выраженная ярусность, наличие нарушенной лесной подстилки и старовозрастных деревьев. В таких сообществах велико разнообразие птиц и отсутствует выраженный доминант, а в субдоминантном ядре выделяются дендрофильные таксоны, связанные с составом пологов-образующих пород – *Phylloscopus* sp. Voie, 1826; *Ficedula* sp. Brisson, 1760; Paridae Vigors, 1825. Указанные виды гнездятся лишь на финальных этапах сукцессии, поэтому не представлены на ординационном триплете из-за незначительного влияния на итоговую модель.

Пирогенный фактор приводит к предпочтительному гнездованию *Lullula arborea*; со сплошным травостоем связан *Alauda arvensis* L., 1758. Мозаичность, экотонный эффект и распространение кустарника коррелированы; они характерны для сукцессии с заменой пород, приводящей к хвойно-мелколиственным лесам. Эти факторы формируют сообщества с содоминированием *Acrocephalus dumetorum* Blyth, 1849 и *Sylvia borin* Boddaert, 1783. При сочетании экотонов со значительными выделами травянистой растительности

в сообществах преобладает *Carpodacus erythrinus* Pallas, 1770. Разрастание мелколиственного подроста приводит к доминированию в сообществе *Phylloscopus trochilus* L., 1758. Плотность гнездования *Erithacus rubecula* L., 1758 связана с восстановлением лесной подстилки; доминирование *Fringilla coelebs* L., 1758 в лесных сообществах обусловлено выраженной сомкнутостью крон, *Turdus viscivorus* L., 1758 и *Anthus trivialis* L., 1758 – хвойным подростом.

Для каждого вида, способного гнездиться на вырубленной территории, лесохозяйственной сукцессией в достаточной мере моделируются условия естественного гнездового биотопа. Часть топических характеристик вырубок отличается от естественных гнездовых местообитаний (полупустынных, лесостепных, луговых, тундровых, экотонных и пирогенных). Субоптимальность гнездового биотопа влечет за собой нестабильную гнездовую плотность даже у доминирующих широко распространенных видов птиц, а также спорадичность гнездования остальных видов. К сходным выводам привело изучение вырубок в контексте антропогенной фрагментации местообитаний (Матанцев, 2004). Мы полагаем, что популяционная динамика птиц в современных эксплуатируемых лесах функционирует по типу «источник-сток», поскольку ряд раннесукцессионных (*Lanius excubitor* L., 1758; *Sylvia nisoria*) и поздне-сукцессионных (*Spinus spinus* L., 1758; *Loxia curvirostra* L., 1758; *Fringilla montifringilla* L., 1758) видов занимает вырубки только в гнездовые сезоны с пиковой численностью. В то же время некоторые виды появляются в лесных районах именно на трансформированных лесохозяйственной территории (*Upupa epops* L., 1758; *Nucifraga caryocatactes* L., 1758; *Oenanthe oenanthe* L., 1758), расселяясь при условии роста численности в окружающие лесные массивы либо на необлесенные территории. Подобная популяционная динамика прослежена на сменах населения птиц, связанных с пастбищными сукцессиями (Davis et al., 2016).

На модельных видах птиц (*Ficedula hypoleuca* Pallas, 1764; *Sylvia* sp.; *Troglodytes troglodytes* L., 1758; *Picoides tridactylus* L., 1758) данные процессы детально изучены в эксплуатируемых лесах Финляндии (Артемьев, 2008; Матанцева и Симонов, 2008; Jokimäki and Solonen, 2011; Pakkala et al., 2018). Высокопродуктивные местообитания в старовозрастных лесах с естественными элементами деструкционной лесной мозаики являются источниками стабильных гнездовых популяций. Территории же эксплуатируемых лесов могут выступать поглощающими местообитаниями для популяций одних видов и быть источником возрастания численности и коридорами для

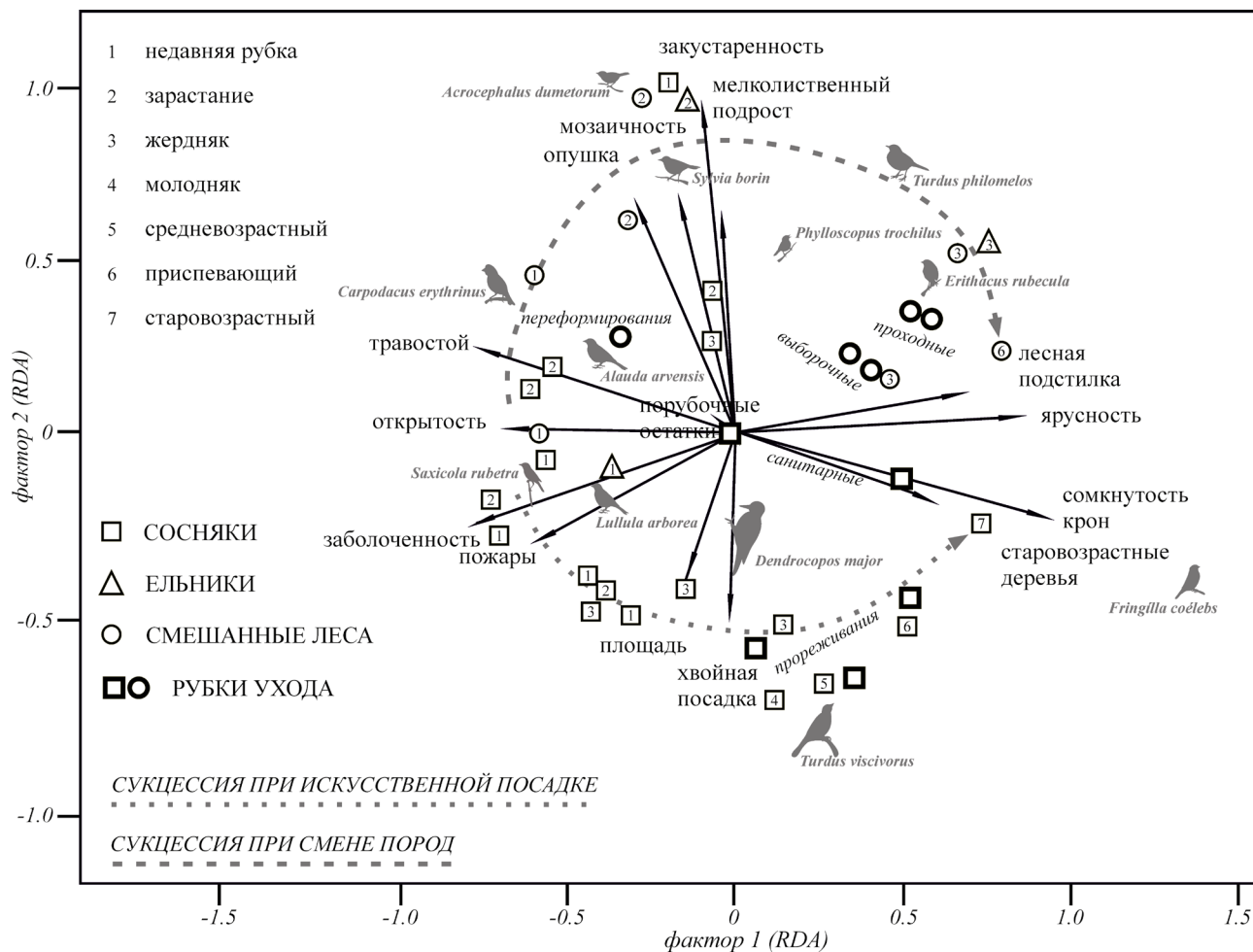


Рис. 1. Ординация орнитоценозов эксплуатируемых лесов в пространстве главных осей анализа избыточности. Стрелками обозначены проекции предикторов в ординационное пространство; длины векторов соответствуют вкладу в сукцессионную динамику. Цифрами обозначены этапы сукцессии в каждом типе леса, дистанции между ними отражают сходство видовой структуры соответствующих орнитоценозов. Пунктирные линии демонстрируют тренды сукцессионных изменений гемибореальных орнитоценозов. Двенадцать наиболее влиятельных видов птиц обозначены пиктограммами-силуэтами, степень вклада вида в изменчивость структуры орнитоценозов соответствует расстоянию до начала координат. Горизонтальная ось отражает естественный сукцессионный градиент от сообществ открытых пространств к климаксным (хвойно-широколиственным лесам). Вертикальная ось противопоставляет сукцессии без посадки и ухода, приводящие к хвойно-мелколиственным лесам (положительные значения), и смены с посадкой и поэтапным уходом, приводящие к монотонным одновозрастным хвойным лесонасаждениям, преимущественно соснякам (отрицательные значения).

восстановления ареалов других, использовавших в естественных лесах доантропоцена обширные элементы водно-болотной или формируемой мегафауны деструкционной мозаики.

Из 15 рассмотренных факторов, воздействующих на население птиц в эксплуатируемых лесах, наибольший вес имеют 4 (Табл. 1). При этом вектор самого значимого из факторов – сомкнутости крон – однонаправлен (существенно положительно скоррелирован) с распространением старовозрастных деревьев. Аналогичным образом связаны факторы закустаренности и мелколиственного подроста. Ярусность (кроме высокого уровня значимости в построенной модели) выделяется тем,

что совпадает с положительными показателями основной шкалы. Также весьма значимой оказалась заболоченность: она разнонаправлена и равноудалена от остальных ключевых факторов.

Ключевые естественные факторы сукцессии, не дополненные лесохозяйственными мероприятиями (посадкой, прореживанием, перестройкой) – это экотонный эффект, облесение и заболочивание. Распределение орнитоценозов в векторном пространстве этих факторов аналогично естественному распределению в неэксплуатируемых лесах. Из-за повсеместного распространения экотонов и мелколиственных молодняков в современных вторичных лесах преобладают орни-

тоценозы, включающие характерные для этих сообществ виды. На основании имеющихся данных факторы, опосредованные уходом за лесными культурами, либо значимы на очень низком уровне (нарушение лесной подстилки), либо не значимы (посадка, площади рубок, порубочные остатки) для орнитоценозов. Столь слабое влияние проводимого лесопользования на орнитоценозы в зарубежной литературе не отмечается и, по-видимому, является спецификой именно российского лесного хозяйства. При этом следует подчеркнуть, что вектор наиболее распространенного из антроподинамических сукцессионных факторов (искусственной посадки хвойных) совпал с отрицательными показателями второй по значимости главной оси; ему четко противопоставляется вектор распространения мелколиственного подроста.

Для сопоставления вклада экзогенных и эндогенных факторов в формирование структуры орнитоценозов была проведена декомпозиция дисперсии, объясняемой соответствующими наборами предикторов. Результаты декомпозиции представлены в форме диаграммы Венна на Рис. 2. Уникальное влияние каждой из групп факторов статистически значимо и сопоставимо (объясняет приблизительно по 6% от изменчивости видовой и доминантной структуры орнитоценозов). Характерна также существенная доля совместного влияния экзогенных и эндогенных факторов, превы-

шающая уникальное влияние каждой из групп и составляющая почти 10%. Полученный результат наглядно демонстрирует вклад антроподинамических процессов в формирование сообществ птиц вторичных лесов. Распространенный подход к изучению сукцессий, исходящий из их эндогенной природы и саморегуляции, к сукцессиям в современных эксплуатируемых лесах неприменим.

Очень показательно сравнение орнитоценозов, сформированных различными рубками ухода, с этапами демутационных смен населения птиц после сплошных рубок при рассмотрении корреляций с факторами, отраженными на ординационном триплоте (Рис. 1).

В ходе сукцессионных смен орнитоценозов хвойных лесов при отсутствии искусственного лесовосстановления и ухода формируются сообщества смешанных лесов; это видно на примере сосняков волжского левобережья и ельников, расположенных в верхней части графика. В смешанных же лесах среди рубок ухода заметно выделяется воздействие рубок переформирования – удаления всех лиственных пород с сохранением хвойных, что позволяет перенаправить сукцессии на формирование своеобразных раннесукцессионных хвойных сообществ. Похожие результаты были получены двумя группами исследователей для орнитоценозов управляемых бореальных лесов Западной Канады (Hobson



Рис. 2. Вклад в формирование орнитоценозов эксплуатируемых лесов факторов различного происхождения, выявленный декомпозицией компонентов дисперсии. Перечень факторов приведен в Табл. 1.

and Bayne, 2000) и горных лесов Германии (Steverding and Leuschner, 2002).

Остальные рубки ухода слабо изменяют структуру орнитоценозов вторичных хвойно-мелколиственных лесов; при них значимо влияет техногенное нарушение лесной подстилки. Прходные рубки формируют своеобразные орнитоценозы, несколько отличающиеся от лесных, несмотря на сохранение участков нетронутого древостоя. Орнитоценозы смешанных лесов после выборочных рубок на протяжении длительного времени близки к орнитоценозам, зарегистрированным в начале смыкания кронами подроста на сплошных вырубках.

При поэтапных прореживаниях сосновых культур прослеживается возврат к предыдущим этапам сукцессии: орнитоценоз занимает на ординационном триплоте промежуточное положение между исходной (до прореживания) и более ранней стадиями сукцессии. Прореживания представляют собой традиционный способ ухода за лесонасаждениями, сходный с естественными процессами ветровала и усыхания. Они не катастрофичны для лесных орнитоценозов, имеющих адаптивные реакции к подобным процессам (Fuller, 2000).

Санитарные рубки приводят к упрощению структуры орнитоценозов. Сообщества отбрасываются по вектору распространения старовозрастных деревьев на очень удаленные от спелых сосняков позиции. Из-за максимального изъятия органического вещества и уничтожения компонентов, важных для инициации сукцессии, они располагаются на результирующем триплоте в районе начала координат. Это свидетельствует о «первичности» сукцессионных процессов. Для перехода орнитоценоза на следующий этап требуется длительное время, несопоставимое со скоростью типичных вторичных сукцессий после рубок. К сходным выводам пришли орнитологи Центральной и Восточной Европы (Kamp et al., 2020; Żmihorski, 2010), отмечавшие, что санитарные рубки после нарушений дополнительно замедляют демутиационные процессы и катастрофически сказываются на разнообразии лесных орнитоценозов, усугубляя естественную деструкцию.

Заключение

Итоги проведенного статистического анализа подтверждают общепринятую концепцию, что ключевым комплексным динамическим фактором, определяющим смену орнитоценозов во вторичных лесах, является естественная демутация. Однако следует подчеркнуть, что экзогенные факторы для формирования структуры населения птиц эксплуатируемых лесов также важны. Кроме того, отметим, что в современных реалиях российско-

го лесного хозяйства влияние на орнитоценозы отдельных, зачастую распространенных лишь локально, антроподинамических факторов (посадки и ухода) пока так и остается не значимым. Полученные данные о перенаправлении естественных сукцессионных смен различными способами рубок на антроподинамические, со специфичными субклимаксными стадиями, применимы не только к орнитоценозам. Однородность и интразональность вторичных эксплуатируемых лесов сказывается на биоразнообразии в целом: управляемые смены приводят к олигодоминантным лесным сообществам со сниженным биоразнообразием, продуктивностью и устойчивостью.

ORCID

В.В. Гриднева [ID 0000-0002-9380-4854](https://orcid.org/0000-0002-9380-4854)

В.Н. Якимов [ID 0000-0001-7150-7851](https://orcid.org/0000-0001-7150-7851)

Список литературы

- Артемьев, А.В., 2008. Популяционная экология мухоловки-пеструшки в северной зоне ареала. Наука, Москва, Россия, 266 с.
- Белик, В.П., 2006. Фауногенетическая структура авифауны Палеарктики. *Зоологический журнал* 85 (3), 298–316.
- Гудина, А.Н., 1999. Методы учета гнездящихся птиц. Картирование территорий. Дикое поле, Запорожье, Украина, 241 с.
- Матанцев, В.А., 2004. Влияние фрагментации местообитаний на структуру населения и экологию птиц. *Вестник Удмуртского университета* 1 (10), 3–38.
- Матанцева, М.В., Симонов, С.А., 2008. Эколого-этологическая характеристика поселений славков (*Sylvia*) в мозаичных местообитаниях Куршской косы Балтийского моря. *Экология* 39 (5), 373–378.
- Назаров, А.В., 2002. Лесоводственно-экологическая оценка проходных рубок в ельниках Карелии. *Автореферат диссертации на соискание ученой степени кандидата сельскохозяйственных наук*. Санкт Петербург, Россия, 19 с.
- Равкин, Ю.С., 2013. Экология и биогеография (некоторые соображения). *Принципы экологии* 2 (6), 69–83.
- Шварц, Е.А., Стариков, И.В., Харламов, В.С., Ярошенко, А.Ю., Шматков, Н.М. и др., 2020. Новый взгляд на развитие лесного комплекса:

- Часть 1. Устойчивое развитие. *Использование и охрана природных ресурсов в России* **3** (163), 43–53.
- Шитиков, В.К., Розенберг, Г.С., 2013. Рандомизация и бутстреп: статистический анализ в биологии и экологии с использованием R. Кассандра, Тольятти, Россия, 314 с.
- Basile, M., Mikusiński, G., Storch, I., 2019. Bird guilds show different responses to tree retention levels. *Global Ecology and Conservation* **18** (1), e00615. <https://doi.org/10.1016/j.gecco.2019.e00615>
- Borcard, D., Gillet, F., Legendre, P., 2018. Numerical Ecology with R. Second Edition. Springer, Berlin – Heidelberg, Germany, 421 p. https://doi.org/10.1007/978-1-4419-7976-6_2
- DeGraaf, R.M., Yamasaki, M., 2003. Options for managing early-successional forest and shrubland bird habitats in the northeastern United States. *Forest Ecology and Management* **185** (1–2), 179–191. [https://doi.org/10.1016/S0378-1127\(03\)00254-8](https://doi.org/10.1016/S0378-1127(03)00254-8)
- Davis, C., Churchwell, R., Fuhlendorf, S., Engle, D., Hovick, T., 2016. Effect of pyric herbivory on source-sink dynamics in grassland birds. *Journal of Applied Ecology*, **53** (4), 1365–2664. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.12641>
- Fuller, R.J., 2000. Influence of treefall gaps on distributions of breeding birds within interior oldgrowth stand in Bialowieza Forest, Poland. *Condor* **4** (102), 267–274. [https://doi.org/10.1650/0010-5422\(2000\)102\[0267:IOTGOD\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1650/0010-5422(2000)102[0267:IOTGOD]2.0.CO;2)
- Hanowski, J., Danz, N., Lind, J., Niemi, G., 2003. Breeding bird response to riparian forest harvest and harvest equipment. *Forest Ecology and Management* **174** (1–3), 315–328. [https://doi.org/10.1016/S0378-1127\(02\)00040-3](https://doi.org/10.1016/S0378-1127(02)00040-3)
- Hobson, K.A., Bayne, E., 2000. Breeding bird communities in boreal forest of western Canada: Consequences of “unmixing” the mixedwoods. *Condor* **4** (102), 759–769. [https://doi.org/10.1650/0010-5422\(2000\)102\[0759:BBCIBF\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1650/0010-5422(2000)102[0759:BBCIBF]2.0.CO;2)
- Jackson, M.M., Turner, M.G., Pearson, S.M., Ives, A.R., 2012. Seeing the forest and the trees: multilevel models reveal both species and community patterns. *Ecosphere* **3** (9), 1–16. <https://doi.org/10.1890/ES12-00116.1>
- Johnston, D.W., Odum, E.P., 1956. Breeding bird populations in relation to plant succession on the Piedmont of Georgia. *Ecology* **37** (1), 50–62.
- Jokimäki, J., Solonen, T., 2011. Habitat associations of old forest bird species in managed boreal forests characterized by forest inventory data. *Ornis Fennica* **88** (2), 57–70.
- Kamp, J., Trappe, J., Duebbers, L., Funke, S., 2020. Impacts of windstorm-induced forest loss and variable reforestation on bird communities. *Forest Ecology and Management* **478**, 118504. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2020.118504>
- Katoh, K., Matsuba, M., 2021. Effectiveness of nature reserves for bird conservation in urban parks in Tokyo. *Journal of Forestry Research*, **32** (5). <https://doi.org/10.1007/s11676-020-01284-7>
- Nikolov, S. C., 2013. Bird assemblages in naturally fragmented upland forest in Pirin National Park, Bulgaria. *Acta Zoologica Bulgarica* **65** (4), 493–504.
- Oksanen, J., Blanchet, F.G., Friendly, M., Kindt, R., Legendre, P. et al., 2020. Vegan: community ecology package. Ordination methods, diversity analysis and other functions for community and vegetation ecologists. Version 2.5-7. Интернет-ресурс. URL: <https://cran.r-project.org/web/packages/vegan/index.html> (дата обращения: 03.11.2021).
- Pakkala, T., Tiainen, J., Piha, M., Kouki, J., 2018. Three-toed Woodpecker cavities in trees: A keystone structural feature in forests shows decadal persistence but only short-term benefit for secondary cavity-breeders. *Forest Ecology and Management* **413**, 70–75. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2018.01.043>
- Porneluzi, P.A., Brito-Aguilar, R., Clawson, R.L., Faaborg, J., 2014. Long-term dynamics of bird use of clearcuts in post-fledging period. *Wilson Journal of Ornithology* **126**, 623–832. <https://doi.org/10.1676/14-002.1>
- R Core Team, 2020. R: A language and environment for statistical computing. Интернет-ресурс. URL: <http://www.r-project.org/index.html> (дата обращения: 10.06.2021).
- Smirnova, O.V., Bobrovsky, M.V., Khanina, L.G. (ed.), 2017. European Russian forest: their current state and features of their history. Springer, Dordrecht, Netherlands, 564 p. <https://doi.org/10.1007/978-94-024-1172-0>

- Steverding, M., Leuschner, Ch., 2002. Auswirkungen des Fichtenanbaus auf die Brutvogelgemeinschaften einer submontanen Waldlandschaft (Kaufunger Wald, Nordhessen). *Forstwissenschaftliches Centralblatt* 121 (2), 83–96. (In German). <https://doi.org/10.1046/j.1439-0337.2002.00083.x>
- Thorn, S., Chao, A., Georgiev, K., Müller, J., Bässler, C. et al., 2020. Estimating retention benchmarks for salvage logging to protect biodiversity. *Nature Communications* 11 (1), 4762 (2020). <https://doi.org/10.1038/s41467-020-18612-4>
- Tomialojc, L., 1968. Podstawowe metody badan ilosciowych awi fauny legowej obczarow zadrzewionych i osiedli ludzkich. *Notatki Ornitologiczne* 1–2, 1–20. (In Polish).
- Żmihorski, M., 2010. The effect of windthrow and its management on breeding bird communities in a managed forest. *Biodiversity and Conservation* 19 (7), 1871–1882. <https://doi.org/10.1007/s10531-010-9809-x>

Article

Transformation of hemiboreal ornithocenoses in modern forest management

Vera V. Gridneva^{1*} , Basil N. Yakimov² 

¹ Independent researcher, ul. Ilyinskaya 6, Nizhny Novgorod, 603001 Russia

² Lobachevsky State University of Nizhny Novgorod, Institute of Biology and Biomedicine, pr. Gagarina 23, Nizhny Novgorod, 603950 Russia

*gridnevavv@mail.ru

Abstract. The ornithocenoses of a sequence of forestry succession stages are studied in different types of hemiboreal forests of the Russian Plain, and the species of birds that determine each of the recognized stages is given. Statistical analysis showed that anthropogenic disturbances and natural succession processes played a significant role in the transformation of ornithocenoses, against a background of less influence from forestry activities (conifer plantations and their maintenance). Dispersion decomposition showed a high proportion of the combined effect of exogenous and endogenous factors, as well as their equivalent contribution to the formation of ornithocenoses, was demonstrated. Various types of logging are shown to facilitate shifts of natural succession of forest ornithocenoses to anthropodynamic successions characterized by specific subclimax stages.

Keywords: bird communities, logging, anthropodynamic succession, exogenous and endogenous factors, redundancy analysis, ecological ordination.