



ЖУРНАЛ
БЕЛОРУССКОГО ГОСУДАРСТВЕННОГО УНИВЕРСИТЕТА

ГЕОГРАФИЯ ГЕОЛОГИЯ

JOURNAL
OF THE BELARUSIAN STATE UNIVERSITY

GEOGRAPHY and GEOLOGY

Издается с января 1969 г.
(до 2017 г. – под названием «Вестник БГУ.
Серия 2, Химия. Биология. География»)

Выходит один раз в полугодие

2

2017

МИНСК
БГУ

УДК 574.42(476.7)+598.2

**СУКЦЕССИЯ НАСЕЛЕНИЯ ПТИЦ В ХОДЕ ВОССТАНОВИТЕЛЬНОЙ
СМЕНЫ ЕЛОВЫХ ЛЕСОВ В ЮГО-ЗАПАДНОЙ ЧАСТИ БЕЛАРУСИ****И. В. АБРАМОВА¹⁾**¹⁾*Брестский государственный университет им. А. С. Пушкина,
буль. Космонавтов, 21, 224016, г. Брест, Беларусь*

Прослежены изменения структуры населения птиц в процессе восстановительной сукцессии на месте вырубки еловых лесов в юго-западной части Беларуси. Сбор материалов проводился в 1992–2012 гг. Во время наблюдений применялись общепринятые методы учета птиц. Установлено, что в ходе сукцессии (6 стадий, возраст – от 1 года до 100 лет) видовое разнообразие населения птиц увеличивается от 10 до 59 видов; суммарное обилие – от 137,1 до 689,5 ос./км²; суммарная биомасса – от 3,68 до 47,70 кг/км². В орнитокомплексе представлены 6 типов фауны. Выявлено, что на начальных стадиях сукцессии население птиц формируют представители европейского, европейско-туркестанского и палеарктического типов фауны. Определено, что на стадиях в возрасте от 50 до 80 и от 90 до 100 лет птицы палеарктического типа фауны доминируют в видовой структуре (54,2–55,2 %) и населении (46,7–49,1 % суммарного обилия; 66,0–66,3 % суммарной биомассы).

Ключевые слова: сукцессия; еловые леса; орнитокомплекс; доминант; редкие виды птиц; Республика Беларусь.

**SUCCESSION OF BIRD POPULATION IN THE COURSE OF SECONDARY
SPRUCE FOREST SUCCESSION IN SOUTH-WESTERN BELARUS****I. V. ABRAMOVA^{a)}**^{a)}*Brest State University named after A. S. Pushkin, Kosmonavtov Boulevard, 21, 224016, Brest, Belarus*

The article tracks the changes in the bird population during secondary succession of cleared spruce forest in South-Western Belarus. The field work was performed in the years 1992–2012 applying the conventional bird count methods. The study revealed that the bird species diversity in the course of succession (6 stages, 1–100 years old) increased from 10 to 59 species, overall abundance – from 137.1 to 689.5 birds/km², overall biomass – from 3.68 to 47.70 kg/km². The ornithological variety included six fauna types. At the initial stages of succession the bird population comprised the European, European-Turkestan and Palaearctic types of fauna. At the stages of 50–80 and 90–100 years old the species structure (54.2–55.2 %) and the bird population (46.7–49.1 % of the overall abundance; 66.0–66.3 % of the overall biomass) were dominated by the Palaearctic types of fauna.

Key words: succession; spruce forest; ornithological variety; dominant; rare bird species; Republic of Belarus.

Введение

Известно, что самые значительные изменения в жизни сообщества птиц наблюдаются при смене жизненных форм доминирующих растений – трав, кустарников и деревьев. На данный момент наиболее полно изучены вторичные сукцессии лесных экосистем и их орнитофауны. После свежей вырубки

Образец цитирования:

Абрамова И. В. Сукцессия населения птиц в ходе восстановительной смены еловых лесов в юго-западной части Беларуси // Журн. Белорус. гос. ун-та. География. Геология. 2017. № 2. С. 31–39.

For citation:

Abramova I. V. Succession of bird population in the course of secondary spruce forest succession in South-Western Belarus. *J. Belarus. State Univ. Geogr. Geol.* 2017. No. 2. P. 31–39 (in Russ.).

Автор:

Ирина Васильевна Абрамова – кандидат биологических наук, доцент, декан географического факультета.

Author:

Irina Abramova, PhD (biology), docent; dean of the faculty of geography.
iva.abramova@gmail.com

или пожара происходит пространственное перераспределение дендрофильных видов, населявших леса до их сведения, птиц открытых ландшафтов (луговых, полевых, кустарниковых), а также опушечных, которые появляются после вырубки леса уже в первый год существования либо на разных стадиях сукцессии. Смена населения птиц в лесах обусловлена последовательной сукцессией лесных растительных сообществ, главной причиной которой в настоящее время являются антропогенные факторы (лесохозяйственная деятельность, мелиорация прилегающих к лесам сельскохозяйственных угодий) [1; 2]. Рубка деревьев на широких площадях коренным образом преобразовывает среду обитания птиц. Для дендрофильных видов (рябчик, дятлы, дрозды, синицы) такие изменения катастрофичны – птицы исчезают с данной территории. На вырубках встречаются только те виды, жизнедеятельность которых связана с опушками: лесной конек, обыкновенная овсянка, жулан. Напротив, свежая вырубка служит удобным местообитанием для птиц открытых пространств – полевого жаворонка, перепела, куропатки. Многие птицы прилетают сюда в поисках корма.

И хотя работ, посвященных вторичным сукцессиям орнитофауны, немного, они свидетельствуют о параллельном с сукцессией фитоценозов увеличении разнообразия птиц [1; 3–12].

В Беларуси сукцессию птиц на примере вырубок сосны в Березинском биосферном заповеднике изучали И. И. Бышнёв [12] и автор настоящей работы. Учитывая то, что сообщества птиц, сменяющиеся в процессе сукцессий лесных экосистем в разных регионах, различны, эта проблема требует дальнейшего исследования.

Изменения орнитокомплексов в ходе сукцессии в различных экосистемах Беларуси и других регионов изучены недостаточно. Сукцессия орнитофауны еловых лесов прослежена Н. Н. Даниловым на Среднем Урале [3], А. А. Иноземцевым – в подзоне южной тайги на Восточно-Европейской равнине [1], Е. С. Преображенской и Б. И. Борисовым – в Костромской области [7], В. В. Гридневой и В. Н. Мельниковым – в восточном Верхневолжье [11].

Настоящее исследование проведено в северной части Белорусского Полесья, где проходит южная граница сплошного распространения обыкновенной ели (*Picea abies* L.).

Материалы и методы исследования

Сбор данных проводился в течение 1992–2012 гг. в Ивацевичском лесхозе (Ивацевичское и Бронногорское лесничества), где ель занимает 4,5 тыс. га (около 5 % площади лесхоза). При изучении орнитокомплексов на разных стадиях сукцессии ельников на месте вырубок применялись общепринятые методы учета птиц [13–15]. Наблюдения велись на маршрутах, которые были заложены в экосистемах, находящихся на разных стадиях сукцессионного ряда (на свежих вырубках, в молодых посадках, жердняках, приспевающем и спелом лесах). Общая протяженность пройденных маршрутов составила 140 км. Учет птиц в каждом из сообществ, находящихся на разных стадиях сукцессии, проводился не менее 5 раз с 15 мая по 15 июня, когда практически все особи участвуют в размножении. Наблюдения осуществлялись в ясную погоду в утреннее (спустя час после восхода) и вечернее (прекращались за один-два часа до захода) время, когда птицы наиболее активны. Пересчет обилия птиц велся отдельно по средним дальностям обнаружения (по голосу, визуально). В основу расчета биомассы были положены литературные данные [16; 17]. Доминантами считались те виды, которые в орнитоценозе преобладали количественно (более 10 % суммарной плотности или суммарной биомассы населения птиц). Первые три стадии сукцессии прослежены на одних и тех же площадках, более поздние – на площадках с однотипными условиями, отличающихся возрастом еловых фитоценозов.

В сборе материалов существенную помощь оказал профессор кафедры зоологии и генетики Брестского государственного университета имени А. С. Пушкина В. Е. Гайдук, за что автор выражает ему искреннюю признательность.

Результаты исследования и их обсуждение

Современная концепция экологических сукцессий заключается в том, что климакс, как завершающая стадия, является лишь временным состоянием [4; 18–20]. Показано, что воздействие многих факторов на ход сукцессии может приводить к формированию нескольких типов биоценозов, устойчивых в данной географической обстановке. В определенных условиях сукцессия может быть агрессивной, когда сообщества обедняются и упрощаются. Такие сукцессии обычно возникают в результате антропогенных воздействий на биоценоз, нарушающих нормальные условия существования тех или иных видов и сообществ.

Однако на данный момент недостаточно публикаций, в которых рассматривается динамика орнитофауны в конкретных экосистемах. Так, Ю. Одум [20] изучил сукцессию сообществ птиц в процессе зарастания залежей в США (стадия однолетних сорняков, многолетних трав и кустарников, лесных сообществ на ранних, средних и поздних этапах сукцессий).

Немногочисленные работы [1; 3; 7; 11], посвященные изменению орнитофауны в процессе сукцессии еловых лесов, свидетельствуют о параллельном изменении видового разнообразия и плотности населения птиц.

Богато население птиц на разных стадиях в ходе восстановительной смены растительности на месте сведенных ельников в подзоне южной тайги европейской части России. В ходе исследований в западном Подмосковье А. А. Иноземцевым [1] были выявлены 6 стадий вторичной сукцессии еловых лесов, которая развивается после сплошных рубок. Установлено, что основные параметры орнитоценозов (количество видов, суммарная плотность населения) вначале быстро возрастают (от 5 видов и 0,5–0,8 гнездящейся пары на 2–3-летней вырубке до 27 видов и 1,5–2,0 пары – на 10-летней), а затем снижаются (в загущенных мелколиственных молодняках) до 15–17 видов и 1,0–1,3 пары на 1 га. В дальнейшем количество видов и плотность населения птиц вновь начинают расти. В старых ельниках Московской области гнездятся до 75 видов птиц с населением до 3,9 пары на 1 га. Было показано, что изменения разнообразия и обилия птиц в не затронутых или слабо затронутых хозяйственной деятельностью человека древостоях, где процессы развития биоценоза протекают с естественной скоростью, в целом невелики. При этом амплитуда межгодовых колебаний разнообразия и обилия птиц в более сложных фитоценозах меньше, чем в более простых.

В хвойных лесах южной тайги (Костромская область) смена птичьего населения в ходе зарастания различных типов вырубок сходна [7]. На вырубках обитают 5–8 фоновых видов с обилием более 1 пары на 10 га и плотностью 3–5 пар на ту же площадь. Эти показатели в ходе сукцессии на последующих стадиях увеличиваются в 2–4 раза.

Довольно беден видовой состав птиц на разных стадиях сукцессии сосновых, сосново-еловых и еловых лесов Среднего Урала [3]. Количество видов птиц в сосновых лесах варьирует от 13 (возраст составляет 1–10 лет) до 30 (спелый сосняк), в сосново-еловых лесах – от 5 до 27, ельниках – от 10 до 13 соответственно.

В последние 50 лет в юго-западной части Беларуси леса возобновляются, как правило, искусственным образом, что значительно ускоряет сукцессию. При этом на месте одного типа сведенного древостоя высаживаются определенные виды деревьев, чаще всего те, которые были вырублены. Как показали наши исследования и работы других авторов [1], формирование и смена сообществ птиц в таких лесных посадках отличаются от естественного возобновления ускоренными темпами протекания и в конечном итоге – конкретным орнитокомплексом. В лесах регулярно проводятся санитарные рубки, рубки в целях ухода за молодняками, убираются сухостой и валежник, расчищаются ветровалы.

После вырубки начинается последовательная смена биоценозов, как правило способствующая восстановлению леса. В течение первых трех лет на месте сведенного леса развивается светолюбивая травянистая растительность. Свежую вырубку осваивают птицы опушек и открытых пространств, гнездящиеся на земле (полевой и лесной жаворонки, белая трясогузка, обыкновенная овсянка, серая куропатка и др.), а также дуплогнездники, которые используют пни для устройства гнезд. Некоторые птицы (дрозды) посещают вырубки как кормовые станции. На свежих вырубках обитают 10 видов птиц. По обилию доминируют лесной и полевой жаворонки, лесной конек и обыкновенная овсянка. Они составляют 81,9 % суммарного обилия (230,3 ос./км²) (табл. 1 и 2). По биомассе преобладают полевой жаворонок, лесной конек, обыкновенная овсянка и серая куропатка (40 % видового состава). Их вклад в суммарную биомассу (7,41 кг/км²) достигает 80,2 % (табл. 3).

Таблица 1

Население птиц в ходе вторичной сукцессии елового леса (Ивацевичский лесхоз), ос./км²

Table 1

Abundance the bird population during secondary succession of spruce forest (Ivatsevichsky forestry enterprise), individuals/km²

Вид	Возраст сукцессии, кол-во лет					
	1–3	4–9	10–15	20–30	50–80	90–100
Серая куропатка (<i>Perdix perdix</i>)	4,0	1,2	–	–	–	–
Луговой чекан (<i>Saxicola rubetra</i>)	17,4	23,0	–	–	–	–
Обыкновенная каменка (<i>Oenanthe oenanthe</i>)	3,6	4,8	–	–	–	–
Полевой жаворонок (<i>Alauda arvensis</i>)	25,0	12,0	–	–	–	–
Обыкновенная овсянка (<i>Emberiza citrinella</i>)	48,5	52,0	16,0	–	–	–

Вид	Возраст сукцессии, кол-во лет					
	1-3	4-9	10-15	20-30	50-80	90-100
Лесной жаворонок (<i>Lullula arborea</i>)	30,6	34,5	14,6	–	2,8	3,0
Лесной конек (<i>Anthus trivialis</i>)	84,4	80,5	15,5	–	22,6	30,0
Белая трясогузка (<i>Motacilla alba</i>)	10,2	12,6	2,5	–	–	–
Певчий дрозд (<i>Turdus philomelos</i>)	2,0	2,6	6,8	6,6	11,2	9,5
Обыкновенная горихвостка (<i>Phoenicurus phoenicurus</i>)	4,6	8,0	–	–	10,4	10,0
Зарянка (<i>Erithacus rubecula</i>)	–	8,0	9,6	6,2	7,3	5,2
Серая славка (<i>Sylvia communis</i>)	–	10,8	17,8	2,0	–	8,2
Садовая славка (<i>Sylvia borin</i>)	–	8,5	12,0	–	1,0	3,6
Ястребиная славка (<i>Sylvia nisoria</i>)	–	0,8	1,0	–	2,0	4,0
Славка-завирушка (<i>Sylvia curruca</i>)	–	12,8	17,8	–	0,8	1,6
Малая мухоловка (<i>Muscicapa parva</i>)	–	5,8	6,0	2,0	1,5	4,4
Серая мухоловка (<i>Muscicapa striata</i>)	–	7,8	5,0	–	10,8	2,6
Коноплянка (<i>Carduelis cannabina</i>)	–	12,4	1,2	–	–	–
Черноголовый шегол (<i>Carduelis carduelis</i>)	–	0,8	2,4	–	–	–
Зеленушка (<i>Carduelis chloris</i>)	–	0,4	4,2	–	1,2	3,0
Жулан (<i>Lanius collurio</i>)	–	2,6	2,0	–	–	–
Черноголовая славка (<i>Sylvia atricapilla</i>)	–	10,0	12,0	–	24,0	26,8
Длиннохвостая синица (<i>Aegithalos caudatus</i>)	–	1,4	2,0	–	2,0	2,5
Пестрый дятел (<i>Dendrocopos major</i>)	–	–	4,5	4,6	23,2	24,0
Зяблик (<i>Fringilla coelebs</i>)	–	–	16,0	50,0	130,6	130,4
Пеночка-весничка (<i>Phylloscopus trochilus</i>)	–	–	3,0	12,0	20,0	20,0
Пеночка-теньковка (<i>Phylloscopus collybita</i>)	–	–	3,8	7,6	50,5	50,6
Пеночка-трещотка (<i>Phylloscopus sibilatrix</i>)	–	–	6,4	7,2	55,5	58,0
Большая синица (<i>Parus major</i>)	–	–	8,8	15,5	40,5	45,0
Буроголовая гаичка (<i>Parus montanus</i>)	–	–	2,0	4,8	46,0	45,6
Московка (<i>Parus ater</i>)	–	–	1,2	3,4	5,6	8,0
Черноголовая гаичка (<i>Parus palustris</i>)	–	–	0,8	2,4	3,6	0,6
Хохлатая синица (<i>Parus cristatus</i>)	–	–	–	4,0	28,0	22,0
Обыкновенная пищуха (<i>Certhia familiaris</i>)	–	–	–	3,0	7,3	5,4
Сойка (<i>Garrulus glandarius</i>)	–	–	5,0	4,2	8,5	10,2
Черный дрозд (<i>Turdus merula</i>)	–	–	1,2	–	1,8	4,8
Деряба (<i>Turdus viscivorus</i>)	–	–	–	0,8	6,0	12,4
Белобровик (<i>Turdus iliacus</i>)	–	–	–	0,8	3,0	4,0
Черный аист (<i>Ciconia nigra</i>)*	–	–	–	–	1,5	2,0
Обыкновенный осоед (<i>Pernis apivorus</i>)	–	–	–	–	1,2	2,0
Перепелятник (<i>Accipiter nisus</i>)	–	–	–	–	1,2	2,4
Обыкновенный канюк (<i>Buteo buteo</i>)	–	–	–	–	1,6	2,0
Малый подорлик (<i>Aquila pomarina</i>)*	–	–	–	–	0,5	1,0
Чеглок (<i>Falco subbuteo</i>)*	–	–	–	–	1,5	1,0
Рябчик (<i>Bonasa bonasia</i>)	–	–	–	–	5,0	8,6
Глухарь (<i>Tetrao urogallus</i>)	–	–	–	–	1,4	2,0

Окончание табл. 1
Ending table 1

Вид	Возраст сукцессии, кол-во лет					
	1-3	4-9	10-15	20-30	50-80	90-100
Клинтух (<i>Columba oenas</i>)	–	–	–	–	0,8	2,0
Обыкновенная кукушка (<i>Cuculus canorus</i>)	–	–	–	–	1,0	2,5
Филин (<i>Bubo bubo</i>)*	–	–	–	–	1,0	1,6
Воробьиный сыч (<i>Glaucidium passerinum</i>)*	–	–	–	–	0,5	1,6
Серая неясыть (<i>Strix aluco</i>)	–	–	–	–	1,4	2,0
Бородатая неясыть (<i>Strix nebulosa</i>)	–	–	–	–	0,5	1,0
Ушастая сова (<i>Asio otus</i>)	–	–	–	–	0,8	1,0
Обыкновенный козодой (<i>Caprimulgus europaeus</i>)	–	–	–	–	2,5	3,0
Черный стриж (<i>Apus apus</i>)	–	–	–	–	1,0	5,0
Желна (<i>Dryocopus martius</i>)	–	–	–	–	2,0	1,0
Малый дятел (<i>Dendrocopos minor</i>)	–	–	–	–	1,0	1,6
Трехпалый дятел (<i>Picoides tridactylus</i>)*	–	–	–	–	0,8	1,2
Крапивник (<i>Troglodytes troglodytes</i>)	–	–	–	–	1,6	2,0
Зеленая пересмешка (<i>Hipollais icterina</i>)	–	–	–	–	4,2	7,8
Мухоловка-пеструшка (<i>Ficedula hypoleuca</i>)	–	–	–	–	18,0	15,2
Желтоголовый королек (<i>Regulus regulus</i>)	–	–	–	–	20,2	38,0
Поползень (<i>Sitta europaea</i>)	–	–	–	–	8,5	15,0
Серая ворона (<i>Corvus corone</i>)	–	–	–	–	1,0	2,4
Ворон (<i>Corvus corax</i>)	–	–	–	–	1,0	1,4
Чиж (<i>Carduelis spinus</i>)	–	–	–	–	0,8	2,6
Обыкновенный клест (<i>Loxia curvirostra</i>)	–	–	–	–	0,6	1,2
Обыкновенный снегирь (<i>Pyrrhula pyrrhula</i>)	–	–	–	–	2,8	4,0
Количество видов	10	23	29	18	58	59
Суммарное обилие, ос./км ²	230,3	313,3	201,1	137,1	613,6	689,5
Суммарная биомасса, кг/км ²	7,41	7,55	5,29	3,68	35,09	47,70

*Вид, включенный в Красную книгу Республики Беларусь в 2015 г.

Таблица 2

Динамика доминирования видов птиц в еловых лесах летом в процессе сукцессии, % суммарного обилия

Table 2

Dynamic of dominant bird species during secondary succession of spruce forest, % from overall abundance

Вид	Возраст сукцессии, кол-во лет					
	1-3	4-9	10-15	20-30	50-80	90-100
Полевой жаворонок	10,9	–	–	–	–	–
Лесной жаворонок	13,3	11,0	–	–	–	–
Лесной конек	36,6	25,7	–	–	–	–
Обыкновенная овсянка	21,1	16,6	–	–	–	–
Большая синица	–	–	–	11,3	–	–
Зяблик	–	–	–	36,5	21,3	18,9
Всего	81,9	53,3	0	47,8	21,3	18,9

Таблица 3

Динамика доминирования видов птиц в еловых лесах летом
в процессе сукцессии, % суммарной биомассы

Table 3

Dynamic of dominant bird species during secondary succession
of spruce forest, % from overall biomass

Вид	Возраст сукцессии, кол-во лет					
	1–3	4–9	10–15	20–30	50–80	90–100
Серая куропатка	21,6	–	–	–	–	–
Полевой жаворонок	12,8	–	–	–	–	–
Обыкновенная овсянка	19,6	20,7	–	–	–	–
Лесной конек	26,2	24,5	–	–	–	–
Лесной жаворонок	–	10,1	–	–	–	–
Сойка	–	–	15,1	18,1	–	–
Певчий дрозд	–	–	–	13,2	–	–
Зяблик	–	–	–	29,6	–	–
Пестрый дятел	–	–	–	10,5	–	–
Черный аист	–	–	–	–	12,8	12,6
Глухарь	–	–	–	–	12,3	12,9
Всего	80,2	55,3	15,1	71,4	25,1	25,5

В течение последующих 4–9 лет травянистая растительность постепенно сменяется зарослями кустарников, подростом березы, осины и других лиственных деревьев. Параллельно формируется связанное с луговой и кустарниковой растительностью сообщество птиц. В это время многочисленными видами становятся садовая и серая славки, пеночки, обыкновенный жулан, певчий дрозд, устраивающие гнезда в кустарниках. Количество видов возрастает до 23. Суммарное обилие на этой стадии достигает 313,3 ос./км², что значительно выше, чем на свежей вырубке. Суммарная биомасса (7,55 кг/км²) несколько увеличивается. Участие доминирующих видов птиц в суммарных показателях остается существенным (они составляют 53,3 % суммарного обилия и 55,3 % биомассы орнитокомплекса) (см. табл. 2 и 3).

В молодых насаждениях (10–15 лет) видовое разнообразие орнитокомплекса продолжает увеличиваться (29 видов), при этом снижается обилие тех птиц, которые были многочисленными на предыдущей стадии сукцессии (лесной конек, лесной жаворонок, обыкновенная овсянка и др.). У видов открытых пространств обилие резко падает, или они вовсе выпадают из орнитокомплекса. В этот период сукцессии здесь обитают зяблик, пеночки, славки, синицы и другие кустарниковые и дендрофильные птицы. Суммарное обилие (201,1 ос./км²), по сравнению с предыдущей стадией, уменьшается на 35,7 %. Высокие показатели плотности населения характерны для серой славки, славки-завирушки, зяблика, пеночки-веснички, лесного конька и лесного жаворонка. На них приходится 48,8 % суммарного обилия (см. табл. 1). Суммарная биомасса орнитокомплекса на этой стадии сукцессии составляет 5,29 кг/км². По этому показателю доминирует сойка – 15,1 % (см. табл. 3), значительный вклад вносят зяблик, певчий дрозд и пестрый дятел.

Спустя 20–30 лет на месте вырубки развивается мелколиственный лес. Видовое разнообразие орнитокомплекса в целом уменьшается (18 видов). Птицы открытых пространств здесь уже не встречаются, а для лесных видов молодые деревья не создают хороших укрытий и мест для устройства гнезд. В этот период в орнитокомплексе появляются хохлатая синица, обыкновенная пищуха и др. Суммарное обилие (137,1 ос./км²) продолжает снижаться. На долю доминирующих видов (зяблик и большая синица) приходится 47,8 % общей плотности населения птиц (см. табл. 2). Суммарная биомасса на этой стадии достигает наименьших значений (3,68 кг/км²). По этому показателю доминируют зяблик, сойка, певчий дрозд и пестрый дятел (см. табл. 3).

В возрасте 50–80 лет ель входит в первый ярус, лиственные деревья начинают выпадать из фитоценоза, лес становится смешанным. Сообщество птиц обогащается новыми видами, резко возрастают видовое разнообразие (58 видов) и суммарное обилие населения птиц (613,6 ос./км²). Доминирующим видом на этой стадии является зяблик (21,3 % суммарного обилия) (см. табл. 2). На порядок возрастает суммарная биомасса (35,09 кг/км²).

В течение последующих 20–30 лет ель поднимается над мелколиственными породами и угнетает их. В возрасте 90–100 лет на месте вырубленного леса восстанавливается ельник с соответствующим населением птиц. В спелом еловом лесу птицы заселяют все ярусы. Присутствуют виды, которые гнездятся на земле (пеночки, лесной конек); часть птиц устраивают гнезда на кустарниковом подлеске, валежнике, в дуплах, кронах деревьев и пнях. Кроны деревьев заселяют типичные лесные виды: перепелятник, пестрый дятел, желна, большая синица, буроголовая гаичка, обыкновенная пищуха, обыкновенный поползень и др. Всего в старых ельниках летом обитает 59 видов птиц, их суммарное обилие достигает 689,5 ос./км². Наибольшая плотность населения характерна для зяблика (18,9 % суммарного обилия), пеночки-теньковки (8,4 %) и пеночки-трещотки (7,3 %) (см. табл. 1 и 2). Суммарная биомасса достигает наибольших значений – 47,7 кг/км². По этому показателю, как и на предыдущей стадии, доминируют глухарь и черный аист (см. табл. 3). В приспевающих и спелых ельниках выявлены 7 редких и исчезающих видов птиц, включенных в Красную книгу Республики Беларусь [21], обилие которых составляет не более 2 ос./км² (см. табл. 1).

Рассмотрим фаунистическую структуру орнитокомплексов на разных стадиях сукцессии. Типизация орнитофауны приведена по Фоусу [22]. На стадии свежей вырубki (1–3 года) преобладают представители европейского и палеарктического (по 40 % общего количества видов) типов фауны (табл. 4). На первых двух стадиях в населении птиц доминируют птицы палеарктического (32,3–37,9 %) и европейско-туркестанского (38,4–43,2 %) типов фауны. Эти две группы доминируют и по биомассе (36,3 и 42,8 % соответственно). Доля населения птиц европейского типа фауны не превышает 25 % (см. табл. 4). На стадии сукцессии в возрасте 10–15 лет в видовой структуре преобладает комплекс видов палеарктического типа фауны (51,7 %), по доле в населении птиц (35,2 %) он уступает европейско-туркестанскому (45,0 %) типу, доля населения птиц европейского типа составляет менее 20 %. На четвертой стадии (20–30 лет) по количеству видов доминирует комплекс палеарктических птиц (55,6 %), в населении птиц два типа фауны имеют примерно равное представительство: палеарктический (43,4 %) и европейско-туркестанский (43,0 %). Доля птиц европейского типа фауны ниже, чем на предыдущей стадии, сибирский тип представлен одним видом (белобровик). По биомассе преобладают птицы палеарктического типа (46,7 %). На двух последующих стадиях комплекс палеарктического типа фауны птиц доминирует по трем параметрам: в видовой структуре (54,2–55,2 %), населении птиц (46,7–49,1 %), биомассе (66,0–66,3 %). Доля птиц европейско-туркестанского комплекса составляет около 1/3 суммарного обилия (31,1–32,6 %). Участие птиц голарктического, сибирского и сибирско-канадского типов фауны в видовой структуре составляет не более 5,2 %, в населении птиц не превышает 2,0 % (см. табл. 4).

Таблица 4

Структура орнитокомплексов на разных стадиях сукцессий
еловых лесов по типам фауны, %

Table 4

Faunistic structure of bird communities at different stages
of succession of spruce forests, %

Тип фауны (по Voous, 1962)	Возраст сукцессии, кол-во лет					
	1–3	4–9	10–15	20–30	50–80	90–100
Европейский	$\frac{23,7}{15,7}$	$\frac{24,4}{20,9}$	$\frac{19,8}{20,9}$	$\frac{13,0}{16,2}$	$\frac{18,6}{8,2}$	$\frac{16,8}{7,1}$
Европейско-туркестанский	$\frac{38,4}{47,7}$	$\frac{43,2}{42,8}$	$\frac{45,0}{32,3}$	$\frac{43,0}{35,7}$	$\frac{32,6}{14,1}$	$\frac{31,3}{13,0}$
Голарктический	–	–	–	–	$\frac{0,5}{4,1}$	$\frac{0,6}{3,8}$
Палеарктический	$\frac{37,9}{36,6}$	$\frac{32,3}{36,3}$	$\frac{35,2}{46,8}$	$\frac{43,4}{46,7}$	$\frac{46,7}{66,0}$	$\frac{49,1}{66,3}$
Сибирский	–	–	–	$\frac{0,6}{1,4}$	$\frac{1,4}{7,3}$	$\frac{2,0}{9,4}$
Сибирско-канадский	–	–	–	–	$\frac{0,2}{0,3}$	$\frac{0,4}{0,4}$

Примечание. В числителе – доля в населении птиц, в знаменателе – доля в суммарной биомассе.

Таким образом, смена большинства видов птиц при вторичных сукцессионных процессах связана с преобразованием растительности и (на поздних стадиях сукцессии) прежде всего ростом главного лесообразующего вида – ели, появлением или исчезновением экологических ниш определенных видов. Основные суммарные показатели населения птиц в еловых лесах по мере развития сукцессии вначале возрастают, со стадии молодых культур (10–15 лет) начинается снижение суммарного обилия и биомассы. Эта тенденция сохраняется и на стадии насаждений в возрасте 20–30 лет, когда видовое разнообразие и другие показатели достигают наименьших значений. В процессе сукцессии данной экосистемы от стадии свежей вырубki до спелого леса в возрасте 90–100 лет количество видов орнитокомплекса увеличивается в 6 раз, суммарного обилия – в 3 раза, биомассы – в 6,5 раза.

Библиографические ссылки

1. Иноземцев А. А. Птицы и лес. М., 1987.
2. Абрамова И. В. Структура и динамика населения птиц экосистем юго-запада Беларуси. Брест, 2007.
3. Данилов Н. Н. Изменения в орнитофауне зарастающих вырубok на Среднем Урале // Зоол. журн. 1958. Т. 37, вып. 12. С. 1898–1903.
4. Новиков Г. А. Экология зверей и птиц лесостепных дубрав. Л., 1959.
5. Владышевский Д. В. Экология лесных птиц и зверей (кормодобывание и его биоценотическое значение). Новосибирск, 1980.
6. Беднорз Я., Богдацкий З. Вторичная сукцессия сообществ птиц, гнездящихся в сухих сосновых лесах в Польше // XVIII Междунар. орнитол. конгр. : тез. докл. М., 1982. С. 171–172.
7. Преображенская Е. С., Борисов Б. И. Смены птичьего населения в ходе зарастания различных типов вырубok Приветлужья // Влияние антропогенной трансформации ландшафта на население наземных позвоночных животных : тез. Всесоюз. совещ. : в 2 ч. М., 1987. Ч. 2. С. 157–158.
8. Glowaciński Z. Some ecological parameters of avian communities in the successional series of a cultivated pine forest // Bull. Acad. Pol. Sci. Ser. Sci. Biol. 1979. Vol. 27, № 3. P. 169–177.
9. Glowaciński Z. Succession of bird communities in the Niepolomice Forest (Southern Poland) // Ecol. Pol. 1975. Vol. 23, № 2. P. 231–263.
10. Glowaciński Z. Stability in bird communities during the secondary succession of a forest ecosystem // Ecol. Pol. 1981. Vol. 29, № 1. P. 73–95.
11. Гриднева В. В., Мельников В. Н. Динамика населения птиц в ходе сукцессионных изменений после рубок различного типа в Восточном Верхневолжье // Вестн. ТГУ. 2013. Т. 18, вып. 6. С. 3227–3230.
12. Бышинёв И. П. Структура и динамика населения птиц Березинского биосферного заповедника : автореф. дис. ... канд. биол. наук : 03.00.08. Минск, 1999.
13. Равкин Ю. С. К методике учета птиц лесных ландшафтов // Природа очагов клещевого энцефалита на Алтае. Новосибирск, 1967. С. 66–75.
14. Бибби К., Джонс М., Марсден С. Методы полевых экспедиционных исследований. Исследования и учеты птиц. М., 2000.
15. Järvinen O., Väisänen R. Finnish line transect censuses // Ornis fenn. 1976. Vol. 53, № 4. P. 115–118.
16. Птицы Советского Союза : в 6 т. М., 1951–1954. 6 т.
17. Федюшин А. В., Долбик М. С. Птицы Белоруссии. Минск, 1967.
18. Наумов И. П. Экология животных. М., 1963.
19. Бигон М., Харпер Дж., Таунсенд К. Экология. Особи, популяции и сообщества. М., 1989. Т. 2.
20. Одум Ю. Основы экологии. М., 1975.
21. Красная книга Республики Беларусь. Животные. Минск, 2015.
22. Voous K. H. Die Vogelwelt Europas und ihre Verbreitung : ein tiergeographischer Atlas über die Lebensweise aller in Europa brütenden Vögel. Hamburg, 1962.

References

1. Inozemcev A. A. [Birds and forest]. Moscow, 1987 (in Russ.).
2. Abramova I. V. [Structure and dynamics of the bird population of the ecosystems of the South-West of Belarus]. Brest, 2007 (in Russ.).
3. Danilov N. N. [Changes of the avifauna overgrown felling in the Middle Urals]. *Zool. Zh.* 1958. Vol. 37, issue 12. P. 1898–1903 (in Russ.).
4. Novikov G. A. [Ecology of animals and birds of forest-steppe oak forests]. Leningrad, 1959 (in Russ.).
5. Vladyshevskii D. V. [Ecology of forest birds and animals (foraging and its biocenotic significance)]. Novosibirsk, 1980 (in Russ.).
6. Bednorz Y., Boguiskii Z. [Secondary succession of breeding bird communities in dry pine-forests in Poland]. *XVIII Mezhdunar. ornitol. kongr. : tezisy dokl.* Moscow, 1982. P. 171–172 (in Russ.).
7. Preobrazhenskaya E. S., Borisov B. I. [Change of bird population during the overgrowing of different types felling Privetluzh'ya]. *Vliyaniye antropogennoi transformatsii landshafta na naselenie nazemnykh pozvonochnykh zhivotnykh : tezisy Vsesoyuznogo soveshchaniya* : in 2 parts. Moscow, 1987. Part 2. P. 157–158 (in Russ.).
8. Glowaciński Z. [Some ecological parameters of avian communities in the successional series of a cultivated pine forest]. *Bull. Acad. Pol. Sci. Ser. Sci. Biol.* 1979. Vol. 27, No. 3. P. 169–177.
9. Glowaciński Z. [Succession of bird communities in the Niepolomice Forest (Southern Poland)]. *Ecol. Pol.* 1975. Vol. 23, No. 2. P. 231–263.