

УДК 598.2(476.7);574.42

ДИНАМИКА НАСЕЛЕНИЯ ПТИЦ В ХОДЕ ВОССТАНОВИТЕЛЬНОЙ СУКЦЕССИИ СОСНЯКОВ МШИСТЫХ ЮГО-ЗАПАДНОЙ БЕЛАРУСИ

© 2023 г. И. В. Абрамова*

Брестский государственный университет им. А.С. Пушкина
Бульвар космонавтов, 21, Брест, 224016 Беларусь

*E-mail: iva.abramova@gmail.com

Поступила в редакцию 11.09.2022 г.

После доработки 12.05.2023 г.

Принята к публикации 18.05.2023 г.

Нарушенные лесные экосистемы характеризуются значительными пространственными и временными изменениями. Цель работы — определить межгодовую динамику обилия видов птиц и оценить изменчивость численности отдельных видов в ходе вторичной сукцессии сосняков мшистых. Материал собран в 2000–2019 гг. Для учета птиц в экосистемах на разных стадиях сукцессии использовали метод линейных transectов. Использовали общепринятые методы статистической обработки материала. Установлено увеличение видового разнообразия птиц с 8 до 42 видов, суммарной численности от 171.7 до 587.1 особей/км² в течение сукцессии (шесть стадий, возраст от 1 года до 90 лет). Установлены численность видов (особей/км²) и межгодовая изменчивость в течение 11 сезонов. Коэффициент вариации (CV) был самым высоким (71.00–82.50%) у видов, численность которых не превышала 1.0 особей/км². Средняя численность видов значительно варьировала, например, на стадии 80–90 лет среди воробьинообразных — от 1.1 (малая мухоловка) до 153.7 особей/км² (зяблик). Наиболее стабильно население видов с высоким обилием, например, у зяблика на последних двух стадиях сукцессии CV равняется 6.02 и 7.16%. У видов со средними показателями обилия изменчивость характеризуется как низкая или средняя (варьирует от 11.90 до 36.20%), у видов с низким обилием CV варьирует от 17.68 до 82.50%. Гнездящиеся перелетные птицы преобладают на всех шести стадиях сукцессии. На их долю приходится от 75.0% видов на первой стадии до 52.4% на пятой и шестой стадиях. Ближние и дальние мигранты составляют основу населения птиц на всех стадиях. Оседлые виды немногочисленны, их участие в суммарном обилии не превышает 24.4%. Население оседлых видов и дальних мигрантов является более стабильным, чем ближних мигрантов.

DOI: 10.31857/S004445962303003X, EDN: ZMLMUX

Нарушенные лесные экосистемы характеризуются значительными пространственно-временными изменениями. Смена населения птиц в лесах обусловлена последовательной сукцессией растительности, вызванной в первую очередь деятельностью человека (ведение лесного хозяйства, мелиорация прилегающих к лесам сельскохозяйственных угодий) (Иноземцев, 1987; Преображенская, 1998; Абрамова, 2007, 2022; Гриднева, Мельников, 2013; Perry et al., 2018; Abramova, 2021, и др.). Коренные изменения среды обитания птиц происходят в результате сплошных рубок на значительных площадях, в результате чего на смену дендрофильным видам (дятлам, дроздам, синицам) приходят птицы открытых пространств и опушек. Дальнейшие изменения в структуре орнитокомплексов в первую очередь определяются сменой видов-ценообразователей, усложнением структуры сообщества, появлением новых экологических ниш. По мере развития растительности и изменения пространственной структуры фито-

ценозов значительно изменяется численность отдельных видов птиц.

Изменения населения птиц в процессе восстановительной сукцессии лесных экосистем умеренного пояса Северного полушария обсуждаются рядом авторов (Данилов, 1958; Głowaciński, 1975, 1979, 1981; Владышевский, 1980; Богуйский, Беднорз, 1982; Helle, 1985; Helle, Mõnkkönen, 1986; Southwood et al., 1986; Иноземцев, 1987; Преображенская, Борисов, 1987; Annand, Thompson, 1997; Преображенская, 1998; Freedman, Johnson, 1999; Holmes, Sherry, 2001; DeGraaf, Yamasaki, 2003; Schlossberg, King, 2009; Гриднева, Мельников, 2013; Akresh et al., 2015, и др.). В большинстве работ отмечается, что разнообразие и плотность населения птиц увеличиваются от ранних стадий к более поздним. В ряде случаев при зарастании выруб и гарей показатели возрастают от первой стадии (свежей лесосеки) к кустарникам и несомкнутым молоднякам, затем несколько снижаются, а к припевающим и спелым лесам вновь

возрастают (Johnson, Odum, 1956; Данилов, 1958; Głowaciński, 1975; Преображенская, 1998; Гріднева, Мельников, 2013; Абрамова, 2017; Abramova, 2021). При возобновлении сосновых лесов на стадии молодняков максимум разнообразия и плотности населения птиц может не проследиваться или отмечаться только для одного из показателей (Naaranen, 1965, 1966; Głowaciński, 1979; Богуйский, Беднорз, 1982). В некоторых случаях отмечено снижение плотности населения птиц в климаксом лесу по сравнению с предыдущими стадиями (Helle, Mönkkönen, 1986; Преображенская, 1998).

Исследования сукцессий предоставляют большое количество данных, анализ которых позволяет прогнозировать и контролировать сообщества птиц в разных типах местообитаний. Орнитокомплексы, сменяющиеся в процессе сукцессии лесных экосистем, в разных регионах различаются, поэтому эта тема требует дальнейшего изучения.

В данном исследовании изучались основные характеристики сообществ птиц и особенности экологической структуры орнитокомплексов на разных стадиях демулационной сукцессии сосняков мшистых, а также изменчивость популяций отдельных видов птиц.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Сбор материалов проводился в 2000–2019 гг. в Юго-Западной Беларуси (Брестский, Ивацевичский и Малоритский лесхозы, 52.0–52.5° с.ш., 23.6–25.5° в.д.). Данная территория расположена в подзонах широколиственно-сосновых (Бугско-Полесский округ) и грабово-дубово-темнохвойных лесов (Неманско-Предполесский округ) (Юркевич и др., 1979). Сосна обыкновенная (*Pinus sylvestris*) – важнейшая лесообразующая порода Беларуси (49.7% лесопокрытой площади страны, 50.8% – в Бугско-Полесском округе, 52.3% – в Неманско-Предполесском округе) (Лабоха и др., 2020). В последние годы в Беларуси в целом отмечено уменьшение площади сосняков, в подзоне широколиственно-сосновых лесов она сократилась на 7.4%, что связано с проведением сплошных санитарных рубок в очагах короедного усыхания. В возрастной структуре преобладают средневозрастные леса (45.2–50.2%). Доля молодняков составляет 13.0–18.5%, припевающих насаждений – 26.4–27.8%, в то же время спелые и перестойные насаждения занимают всего 8.5–10.6%. Средний возраст сосняков в подзоне широколиственно-сосновых лесов – 61 год, в подзоне грабово-дубово-темнохвойных лесов – 65 лет, наиболее молодые насаждения в стране – в Бугско-Полесском округе (в среднем 59 лет) (Лабоха и др., 2020). В лесах, находящихся под управлением Министерства лесного хозяйства Республики Беларусь, 39.9% лесопокрытых земель занимают искус-

ственно созданные насаждения сосны (Государственный лесной кадастр..., 2021).

Сосняк мшистый (*Pinetum pleurozium*) – преобладающий тип сосновых лесов, составляет 37.7% лесопокрытой площади сосняков в Бугско-Полесском округе, несколько выше его доля в Неманско-Предполесском округе – 42.4% (в Беларуси в среднем 37.9%). В древостое преобладает сосна обыкновенная (*Pinus sylvestris*), в примеси к ней береза бородавчатая (*Betula pendula*) (до 30%), в подросте – сосна обыкновенная и дуб черешчатый (*Quercus robur*) (Ловчий, 2012). В подлеске произрастают рябина обыкновенная (*Sorbus aucuparia*), крушина ломкая (*Frangula alnus*) и др. В кустарничково-травяном покрове фон составляют черника (*Vaccinium myrtillus*), брусника (*V. vitis-idaea*), марьянник лесной (*Melampyrum sylvaticum*), вереск обыкновенный (*Calluna vulgaris*) и др. В моховом ярусе господствуют *Pleurozium schreberi*, *Dicranum polysetum* и др.

В ряду демулационной сукцессии сосняков мшистых нами выделено шесть стадий развития растительности после сплошной рубки: 1–3 года – травянистая растительность лугового типа (свежая лесосека); 4–9 лет – поросль кустарников, саженцы березы и осины и молодые культуры сосны; 10–20 лет – сплошные заросли кустарников, поросли и подроста; 30–40 лет – молодняк; 60–70 лет – средневозрастной сосновый лес; 80–90 лет – высокостовольный спелый лес из сосны с примесью березы, дуба и других пород. В работах, посвященных изучению орнитокомплексов на разных стадиях сукцессии лесной растительности на месте вырубок или гарей, авторы чаще использовали три или четыре переходных стадии, которые соответствуют возрастным группам, принятым в лесохозяйственной деятельности (Helle, Mönkkönen, 1986; Southwood et al., 1986; Преображенская, 1998; Freedman, Johnson, 1999; Гріднева, Мельников, 2013, и др.), что было признано недостаточным для изучения смены орнитокомплексов (Naaranen, 1965; Głowaciński, 1975).

При изучении динамики населения птиц в сообществах, формирующихся на разных стадиях сукцессии сосняков мшистых на месте вырубок, применяли метод финских линейных трансектов (Равкин, 1967, 1984; Järvinen, Väisänen, 1976; Биби и др., 2000). Птиц учитывали на постоянных, но не строго фиксированных маршрутах путем регистрации всех обнаруженных в полосе учета птиц независимо от их удаленности с одновременным определением расстояния от учетчика до каждой из птиц в момент обнаружения. Учеты проводили в максимально однородных местообитаниях на маршрутах, которые были заложены в экосистемах с искусственным возобновлением путем посадки лесных культур, находящихся на разных стадиях сукцессионного ряда. Трансекты

располагались в центральных частях местообитаний, чтобы, насколько это возможно, устранить опушечный эффект. Первые три стадии сукцессии были прослежены на одних и тех же площадках, более поздние стадии — на участках с одинаковыми типами лесорастительных условий, различающихся только возрастом лесов. В течение периода исследования учеты на каждом маршруте проводили не менее 10 раз с 15.05 по 30.06, когда орнитокомплексы наиболее стабильны и птицы проявляют максимальное предпочтение местообитаниям. Длина трансекты на участках, находящихся на первых четырех стадиях сукцессии (от свежей лесосеки до возраста 10–20 лет), составляла около 1.5 км, в молодняках возраста 30–40 лет — 4 км, в средневозрастных и спелых лесах — 4.7–5.5 км. Ширина полосы учета — 50 м в обе стороны от линии трансекты. Птиц учитывали в ясную погоду в утреннее (спустя 1 ч после восхода) и вечернее (прекращали учет за 1–2 ч до захода солнца) время, когда птицы наиболее активны. Виды, которые регистрировались в ходе учетов менее чем в половине сезонов, были исключены из анализа. Перерасчет обилия птиц на единицу площади вели отдельно по средним дальностям обнаружения (голосу, визуально) (Равкин, 1967; Щеголев, 1977). Доминирующими по обилию считали те виды, доля которых в сообществе птиц составляет 10% и более (Кузякин, 1962). Рассчитывали индексы видового сходства, видового разнообразия и выравнинности (Одум, 1975):

1. Индекс сходства Жаккара:

$$I_J = \frac{C}{A + B} \times 100, \text{ где } A - \text{число видов, имеющих только в первом списке, } B - \text{число видов, имеющих только во втором списке, } C - \text{число видов, общих для двух списков.}$$

2. Индекс видового разнообразия Шеннона (Шеннона–Винера):

$$H = -\sum_{i=1}^S p_i \log_2 p_i, \text{ где } S - \text{число видов, } p_i - \text{доля вида в суммарном обилии: } p_i = \frac{n_i}{N}, \text{ где } n_i - \text{обилие данного вида, } N - \text{суммарное обилие орнитокомплекса.}$$

3. Индекс выравнинности Пиелу:

$$e = \frac{H}{\log S}, \text{ где } H - \text{индекс Шеннона, } S - \text{число видов в биоценозе.}$$

Данные по обилию видов птиц подвергали статистической обработке. Стабильность здесь понимается как в исследовании Ярвинена (Järvinen, 1979): постоянство структуры сообщества от года к году (например, общая плотность, разнообразие, плотность отдельных видов) из года в год. Для определения стабильности популяций от-

дельных видов использовали коэффициент вариации (CV, %) обилия:

$$CV = \frac{\sigma}{k} \times 100, \text{ где } \sigma - \text{среднеквадратическое отклонение обилия вида в разные годы, } k - \text{среднее обилие вида.}$$

Латинские названия птиц приведены по сводке The eBird/Clements checklist of birds of the world (Clements et al., 2022).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Лесное хозяйство Беларуси — одна из динамично развивающихся отраслей национальной экономики. С целью восстановления лесов на местах рубок в регионе в последние 50 лет осуществляется создание лесных культур, что значительно ускоряет сукцессию. При этом на месте сведенного древостоя обычно проводится посадка тех видов деревьев, которые были вырублены. Вырубки сосняков мшистых без лесохозяйственной деятельности возобновляются теми же фитоценозами. Естественное возобновление без мер содействия назначается на участках с наличием жизнеспособных семян главных пород (более 4 тыс. штук на 1 га), а также на участках с неблагоприятными условиями среды (например, избыточным увлажнением, выраженным микрорельефом), где применять иные методы лесовосстановления нецелесообразно. По данным лесоустройства, в Юго-Западной Беларуси под естественное возобновление за 2005–2014 гг. было отведено 0.2% площади вырубок сосновых лесов.

Формирование орнитокомплексов и их смена в лесных культурах отличаются от естественного возобновления ускоренными темпами протекания и более бедным населением животных (Иноземцев, 1987; Преображенская, 1998; Гріднева, Мельников, 2013; Абрамова, 2017, 2022, и др.). Смена сообществ птиц протекает параллельно с сукцессией растительности, которая сопровождается увеличением вертикальной стратификации среды обитания. Например, на свежей лесосеке имеется один ярус (травяно-кустарничковый), находящийся на стадии формирования, на второй стадии — сформированный травяно-кустарничковый ярус и два яруса в процессе развития (кустарничковый и древесный), начиная с четвертой стадии — все три яруса. Наиболее значительные изменения в структуре орнитокомплексов происходят при изменении состава видов-эдикторов и увеличении возраста и высоты древесных растений, что сопровождается усложнением структуры сообщества и появлением новых экологических ниш.

В ходе исследования на разных стадиях сукцессии сосняков мшистых выявлено 52 вида птиц, относящихся к 10 отрядам (табл. 1). В насе-

Таблица 1. Участие представителей различных отрядов в видовом богатстве на разных стадиях восстановительной сукцессии сосняков мшистых

Отряд	Возраст сукцессии, лет					
	1–3	4–9	10–20	30–40	60–70	80–90
Курообразные	$\frac{12.5}{1.8}$	$\frac{6.7}{1.3}$	—	$\frac{4.2}{1.2}$	$\frac{2.4}{1.2}$	$\frac{2.4}{1.2}$
Аистообразные	—	—	—	—	$\frac{2.4}{0.1}$	$\frac{2.4}{0.2}$
Соколообразные	—	—	—	—	$\frac{2.4}{0.1}$	$\frac{2.4}{0.1}$
Ястребообразные	—	—	—	—	$\frac{9.5}{0.8}$	$\frac{9.5}{0.9}$
Ржанкообразные	—	—	—	—	$\frac{2.4}{0.2}$	$\frac{2.4}{0.3}$
Голубеобразные	—	—	—	—	$\frac{2.4}{0.2}$	$\frac{2.4}{0.3}$
Кукушкообразные	—	—	—	—	$\frac{2.4}{0.2}$	$\frac{2.4}{0.2}$
Козодоеобразные	—	—	—	$\frac{4.2}{0.5}$	$\frac{2.4}{0.2}$	$\frac{2.4}{0.3}$
Дятлообразные	—	—	—	$\frac{4.2}{2.6}$	$\frac{7.1}{4.3}$	$\frac{7.1}{4.7}$
Воробьинообразные	$\frac{87.5}{98.2}$	$\frac{93.3}{98.7}$	$\frac{100.0}{100.0}$	$\frac{87.5}{95.6}$	$\frac{66.7}{92.6}$	$\frac{66.7}{91.9}$

Примечание. Для каждого отряда: над чертой — доля от общего количества видов, под чертой — доля от суммарного обилия, %.

лении птиц доминируют представители отряда воробьинообразных (Passeriformes), доля которых на разных стадиях составляет 66.7–100.0% общего количества видов и 91.9–100.0% суммарного обилия (максимум на стадии возраста 10–20 лет). Отряд ястребообразные (Accipitriformes) представлен четырьмя видами, дятлообразные (Piciformes) — тремя видами, курообразные (Galliformes) — двумя видами. Остальные шесть отрядов представлены одним видом.

Виды, которые были зарегистрированы нами на разных стадиях восстановительной сукцессии сосняков мшистых, по обилию были разделены на три группы:

- 1) виды с высоким обилием (50 особей/км² и более);
- 2) виды со средним обилием (10–49 особей/км²);
- 3) виды, обилие которых составляет менее 10 особей/км².

На местах сплошных рубок резко изменяются микроклимат, видовой состав травянистой растительности и беспозвоночных животных. На свежей вырубке было учтено всего восемь видов птиц (табл. 2, рис. 1). В освоении биотопа принимают участие птицы опушек и открытых про-

странств, при условии сохранения пней и наличии в них щелей и полостей здесь встречаются птицы-дуплогнезники, в качестве кормовых стадий вырубки используют дрозды, луговой лунь (*Circus pygargus*) и др. Суммарное обилие составляет 171.7 ± 4.16 особей/км², на долю доминирующих видов приходится 71.2% населения птиц и 37.5% видового состава. Доминантами по обилию являются лесной жаворонок (*Lullula arborea*) (30.6 ± 2.15 особей/км²), лесной конек (*Anthus trivialis*) (34.7 ± 1.99 особей/км²) и луговой чекан (*Saxicola rubetra*) (57.0 ± 0.66 особей/км²) (табл. 2, 3). Изменчивость обилия на первой стадии сукцессии высокая у 87.5% видов, только у одного вида — лесного конька — она характеризуется как средняя (CV = 19.02%). 75.0% видов, гнездящихся в данном биотопе, являются перелетными (из них пять видов — ближние мигранты, один вид — дальний мигрант), их доля в населении орнитокомплекса составляет 88.3%. Оседлый образ жизни ведут серая куропатка (*Perdix perdix*) и обыкновенная овсянка (*Emberiza citrinella*) (табл. 4).

На стадии молодых культур (4–9 лет) появляются птицы кустарниковых зарослей: серая славка (*Sylvia communis*), коноплянка (*Linaria cannabina*), обыкновенный жулан (*Lanius collurio*) и др.

Таблица 2. Параметры межгодовой динамики видов птиц сосняков мшистых на разных стадиях восстановительной сукцессии

Вид	Возраст сукцессии, лет									
	1–3		4–9		10–20		30–40		60–70	
	$\bar{x} \pm x$	CV	$\bar{x} \pm x$	CV	$\bar{x} \pm x$	CV	$\bar{x} \pm x$	CV	$\bar{x} \pm x$	CV
Рябчик	—	—	—	—	—	—	2.2 ± 0.26	45.00	6.4 ± 0.60	32.50
Серая куропатка	3.1 ± 0.41	45.48	2.2 ± 0.35	55.45	—	—	—	—	—	—
Черный аист	—	—	—	—	—	—	—	—	0.8 ± 0.18	78.75
Чеглок	—	—	—	—	—	—	—	—	0.6 ± 0.16	81.62
Обыкновенный осоед	—	—	—	—	—	—	—	—	0.8 ± 0.19	82.50
Перепелятник	—	—	—	—	—	—	—	—	1.4 ± 0.26	64.29
Тетеревятник	—	—	—	—	—	—	—	—	1.2 ± 0.25	71.67
Обыкновенный канюк	—	—	—	—	—	—	—	—	1.0 ± 0.18	62.00
Вальшнеп	—	—	—	—	—	—	—	—	1.1 ± 0.22	70.60
Клинтух	—	—	—	—	—	—	—	—	1.2 ± 0.19	55.83
Обыкновенная кукушка	—	—	—	—	—	—	—	—	1.1 ± 0.22	68.18
Обыкновенный козодой	—	—	—	—	—	—	1.0 ± 0.20	71.00	1.3 ± 0.22	59.23
Вертишейка	—	—	—	—	—	—	—	—	2.3 ± 0.26	39.13
Большой дятел	—	—	—	—	—	—	4.8 ± 0.43	28.80	20.0 ± 1.24	19.35
Желна	—	—	—	—	—	—	—	—	1.1 ± 0.19	60.90
Полевой жаворонок	16.5 ± 1.45	30.40	14.5 ± 1.40	33.45	—	—	—	—	—	—
Лесной жаворонок	30.6 ± 2.15	23.17	33.0 ± 2.17	19.72	10.2 ± 1.26	41.09	6.2 ± 0.79	42.23	12.4 ± 1.30	34.68
Луговой конек	7.6 ± 0.87	37.37	5.0 ± 0.69	47.80	—	—	—	—	—	—
Лесной конек	38.7 ± 1.99	19.52	40.2 ± 2.27	19.52	30.0 ± 2.26	26.00	20.5 ± 1.64	27.68	61.0 ± 2.84	16.11
Белая трясогузка	5.2 ± 0.60	40.00	4.3 ± 0.44	35.58	—	—	—	—	—	—
Крапивник	—	—	—	—	—	—	1.0 ± 0.21	74.00	3.7 ± 0.42	39.19
Рябинник	—	—	—	—	—	—	—	—	6.9 ± 0.56	27.97
Певчий дрозд	—	—	4.7 ± 0.44	30.84	8.0 ± 0.80	33.51	6.8 ± 0.68	33.46	16.3 ± 1.22	22.04
Деряба	—	—	—	—	—	—	2.0 ± 0.34	59.00	2.9 ± 0.44	52.25
Обыкновенная горихвостка	—	—	2.1 ± 0.36	59.52	2.6 ± 0.38	50.77	1.0 ± 0.22	77.00	3.8 ± 0.44	40.00
Зарянка	—	—	5.8 ± 0.62	34.78	13.1 ± 1.28	32.00	19.0 ± 1.72	30.77	32.0 ± 1.91	19.76
Луговой чекан	57.0 ± 0.66	35.22	14.2 ± 1.06	40.17	—	—	—	—	—	—
Серая мухоловка	—	—	—	—	—	—	5.6 ± 0.54	33.57	8.3 ± 0.73	30.21
Мухоловка-пеструшка	—	—	—	—	—	—	1.9 ± 0.30	55.26	16.0 ± 1.28	27.25
									7.1 ± 0.57	27.75
									—	—
									1.0 ± 0.22	75.00
									0.7 ± 0.17	82.50
									1.0 ± 0.22	76.00
									1.5 ± 0.30	68.80
									1.4 ± 0.25	62.14
									1.3 ± 0.22	46.80
									1.5 ± 0.23	54.00
									1.7 ± 0.26	52.94
									1.2 ± 0.21	60.00
									1.6 ± 0.29	62.50
									2.5 ± 0.29	40.81
									23.6 ± 1.47	17.96
									1.3 ± 0.21	56.15
									—	—
									13.2 ± 1.28	31.58
									—	—
									60.3 ± 2.79	16.00
									—	—
									5.4 ± 0.47	30.18
									9.5 ± 0.68	23.89
									17.5 ± 1.14	25.69
									4.8 ± 0.45	32.70
									5.7 ± 0.57	34.74
									32.6 ± 1.78	16.51
									—	—
									9.0 ± 0.75	28.67
									20.0 ± 1.37	22.72

Таблица 2. Продолжение

Вид	Возраст сукцессии, лет											
	1–3		4–9		10–20		30–40		60–70		80–90	
	$\bar{x} \pm x$	CV	$\bar{x} \pm x$	CV	$\bar{x} \pm x$	CV	$\bar{x} \pm x$	CV	$\bar{x} \pm x$	CV	$\bar{x} \pm x$	CV
Малая мухоловка	–	–	–	–	–	–	–	–	1.0 ± 0.20	71.00	1.1 ± 0.23	72.73
Пеночка-весничка	–	–	–	–	4.0 ± 0.37	32.50	3.2 ± 0.36	38.43	15.9 ± 1.50	32.70	17.5 ± 1.57	30.97
Пеночка-теньковка	–	–	–	–	3.0 ± 0.45	30.72	3.9 ± 0.40	35.47	14.8 ± 1.27	27.27	18.0 ± 1.37	25.30
Пеночка-трещотка	–	–	–	–	2.2 ± 0.32	50.90	7.7 ± 0.70	31.43	39.4 ± 1.35	11.90	40.5 ± 1.43	11.60
Черноголовая славка	–	–	–	–	2.3 ± 0.28	42.12	3.4 ± 0.45	46.17	6.2 ± 0.75	41.94	9.1 ± 0.89	34.06
Серая славка	–	–	3.1 ± 0.44	45.03	8.3 ± 0.66	27.59	–	–	–	–	–	–
Славка-мельничек	–	–	–	–	–	–	5.1 ± 0.57	38.62	5.6 ± 0.50	30.71	6.4 ± 0.49	25.31
Желтоголовый королек	–	–	–	–	–	–	–	–	3.0 ± 0.43	49.67	3.4 ± 0.41	41.47
Буроголовая гаичка	–	–	–	–	–	–	14.0 ± 0.96	22.23	39.0 ± 1.88	15.80	39.7 ± 1.91	15.93
Хохлатая синица	–	–	–	–	–	–	2.0 ± 0.32	56.00	4.7 ± 0.41	30.21	6.8 ± 0.49	25.00
Большая синица	–	–	–	–	–	–	14.8 ± 1.31	29.30	25.4 ± 1.40	18.10	25.7 ± 1.27	16.37
Обыкновенный поползень	–	–	–	–	–	–	3.0 ± 0.33	38.00	8.8 ± 0.58	17.68	10.9 ± 0.68	19.05
Обыкновенная пищуха	–	–	–	–	–	–	–	–	5.5 ± 0.43	26.90	5.7 ± 0.41	22.70
Обыкновенный жулан	–	–	2.4 ± 0.35	51.25	1.9 ± 0.36	65.26	–	–	–	–	–	–
Обыкновенная иволга	–	–	–	–	–	–	3.4 ± 0.44	45.00	5.8 ± 0.52	31.20	6.6 ± 0.58	33.67
Сойка	–	–	–	–	–	–	3.9 ± 0.37	32.56	4.6 ± 0.41	30.43	9.0 ± 0.67	25.67
Серая ворона	–	–	–	–	–	–	–	–	3.4 ± 0.36	36.18	4.9 ± 0.38	26.53
Ворон	–	–	2.1 ± 0.36	59.52	2.6 ± 0.38	50.77	1.0 ± 0.22	77.00	1.0 ± 0.21	71.00	1.5 ± 0.27	62.00
Зяблик	–	–	–	–	32.3 ± 1.71	17.80	47.0 ± 2.15	15.03	152.6 ± 2.79	6.02	153.7 ± 3.36	7.16
Зеленушка	–	–	–	–	–	–	–	–	1.0 ± 0.21	71.60	1.2 ± 0.23	67.50
Черноголовый щегол	–	–	1.0 ± 0.21	71.08	2.1 ± 0.40	57.52	–	–	–	–	–	–
Коноплянка	–	–	3.8 ± 0.15	41.32	2.0 ± 0.37	63.50	–	–	–	–	–	–
Обыкновенная овсянка	17.0 ± 1.61	32.82	30.7 ± 1.88	21.52	16.5 ± 1.62	34.00	–	–	–	–	–	–
Количество видов	8		15		15		24		42		42	
Суммарное обилие, особей/км ²	171.7 ± 4.16		167.0 ± 2.89		138.5 ± 3.53		183.4 ± 4.28		541.3 ± 6.12		587.1 ± 7.82	

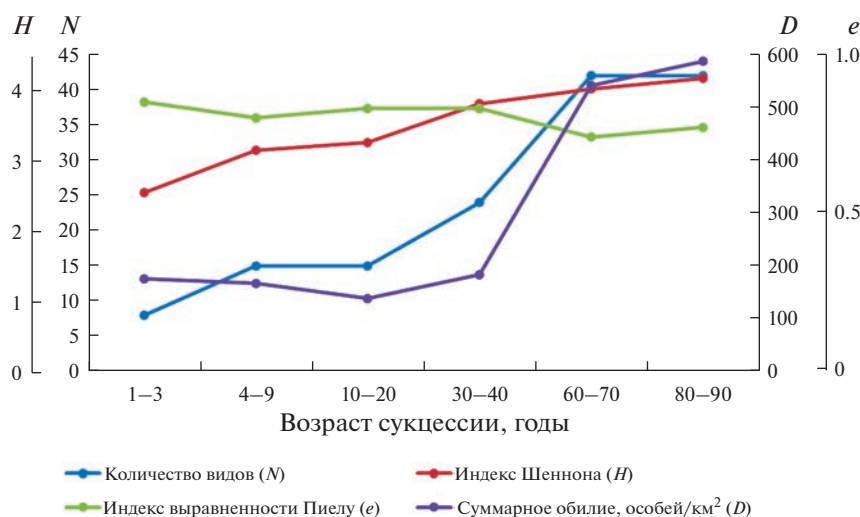


Рис. 1. Параметры орнитокомплексов на разных стадиях сукцессии сосняков мшистых.

(табл. 2, рис. 1). Количество видов возрастает до 15, суммарное обилие незначительно снижается и составляет 167.0 ± 2.89 особей/км². По-прежнему доминируют лесной конек (40.2 ± 2.27 особей/км²) и лесной жаворонок (33.0 ± 2.17 особей/км²), в группу доминирующих видов на этой стадии входит обыкновенная овсянка (30.7 ± 1.88 особей/км²) (табл. 2, 3). Доминирующие виды составляют 20.0% видового состава и 62.2% суммарного обилия птиц. У семи видов, обитающих на стадии молодых культур, отмечен высокий или очень высокий уровень вариации численности (CV от 41.32% у коноплянки до 71.8% у черноголового щегла (*Carduelis carduelis*)), все они относятся к группе видов с низким обилием. Низкая или средняя изменчивость показателя (17.16–22.36%) на этой стадии сукцессии характерна для доминирующих видов. Основу орнитокомплекса на стадии молодых культур составляют гнездящиеся перелетные птицы (66.7% видов, 74.6% суммарного обилия),

доля ближних мигрантов (40.0% видов) несколько больше, чем дальних (26.7% видов) (табл. 4).

В молодых культурах зарегистрировано 15 видов птиц (рис. 1). Из орнитокомплекса выпадает пять видов (серая куропатка, луговой чекан, луговой конек (*Anthus pratensis*), белая трясогузка (*Motacilla alba*), полевой жаворонок (*Alauda arvensis*)), связанных своей жизнедеятельностью с открытыми территориями. В составе орнитокомплекса впервые появляется пять дендрофильных видов: зяблик (*Fringilla coelebs*), славка-черноголовка (*Sylvia atricapilla*), пеночка-теньковка (*Phylloscopus collybita*) (ближние мигранты), пеночка-весничка (*Ph. trochilus*) и пеночка-трещотка (*Ph. sibilatrix*) (дальние мигранты). Суммарное обилие продолжает снижаться и достигает минимальных значений для сукцессионной серии — 138.5 ± 3.53 особей/км². На этой стадии доминируют три вида: лесной конек (30.0 ± 2.26 особей/км², CV = 24.30%), обыкновенная овсянка (16.5 ± 1.62 особей/км², CV = 34.00%) и зяблик

Таблица 3. Динамика доминирования видов птиц на разных стадиях восстановительной сукцессии сосняков мшистых летом (доля от суммарного обилия, %)

Вид	Возраст сукцессии, лет					
	1–3	4–9	10–20	30–40	60–70	80–90
Лесной конек	20.2	24.1	21.7	11.2	11.3	10.3
Луговой чекан	33.2	—	—	—	—	—
Лесной жаворонок	17.8	19.8	—	—	—	—
Обыкновенная овсянка	—	18.4	11.9	—	—	—
Зарянка	—	—	—	10.4	—	—
Зяблик	—	—	23.3	25.6	28.2	26.2
Всего	71.2	62.2	56.9	47.2	39.5	36.5

Таблица 4. Пространственно-временная динамика статуса гнездящихся видов птиц на разных стадиях восстановительной сукцессии сосняков мшистых

Статус	Доля, %	Возраст сукцессии, лет					
		1–3	4–9	10–20	30–40	60–70	80–90
Оседлые	От количества видов	25.0	20.0	13.3	29.2	31.0	31.0
	От суммарного обилия	11.7	20.3	13.4	24.4	22.9	24.0
Перелетные, частично зимующие	От количества видов	—	13.3	20.0	12.5	16.7	16.7
	От суммарного обилия	—	5.1	30.5	29.9	32.7	31.1
Перелетные	От количества видов	75.0	66.7	66.7	58.3	52.4	52.4
	От суммарного обилия	88.3	74.6	56.0	45.7	44.3	44.9
Ближние мигранты	От количества видов	62.5	40.0	20.0	16.7	16.7	16.7
	От суммарного обилия	55.1	61.6	38.5	26.0	21.6	20.9
Дальние мигранты	От количества видов	12.5	26.7	46.7	41.7	35.7	35.7
	От суммарного обилия	33.2	13.1	17.5	19.7	22.7	24.0

(32.3 ± 1.71 особей/км², CV = 17.80%). Их доля в видовом составе равна 20.0%, в суммарном обилии — 56.9% (табл. 3). Наиболее высокие значения коэффициента вариации (42.12–65.26%) отмечены у видов с низкой численностью, обилие которых не превышает 2.0 особей/км² (табл. 2).

На стадии возраста 30–40 лет на месте вырубki развивается сосняк мшистый, в котором доминирует сосна с примесью березы, дуба и других пород. Увеличиваются видовое разнообразие сообщества (24 вида) и суммарное обилие (183.4 особей/км²) (рис. 1). В сообществе птиц растет представительство дендрофильных видов, здесь начинают регистрироваться деряба (*Turdus viscivorus*), славка-завирушка (*Sylvia curruca*), обыкновенный поползень (*Sitta europaea*), крапивник (*Troglodytes troglodytes*), большая синица (*Parus major*), хохлатая синица (*Lophophanes cristatus*), буроголовая гаичка (*Parus montanus*), серая мухоловка (*Muscicapa striata*), мухоловка-пеструшка (*Ficedula hypoleuca*), обыкновенная иволга (*Oriolus oriolus*), сойка (*Garrulus glandarius*), обыкновенный козодой (*Caprimulgus europaeus*), большой дятел (*Dendrocopos major*), рябчик (*Tetrastes bonasia*). Начиная со стадии молодняка перестают встречаться черноголовый шегол, коноплянка, обыкновенный жулан, обыкновенная овсянка и серая славка. На этой стадии доминируют три вида: зяблик (47.0 ± 2.15 особей/км², CV = 15.03%), лесной конек (20.5 ± 1.64 особей/км², CV = 25.83%) и зарянка (*Erithacus rubecula*) (19.0 ± 1.72 особей/км², CV = 30.77%); их доля в видовом составе равна 12.5%, в суммарном обилии — 47.2% (табл. 2, 3). В группу видов с низким обилием на этой стадии входят 19 видов, показатель изменчивости (CV) у них варьирует от 31.25 до 77.00%. Чем меньше обилие вида, тем большую роль играют стохастические вариации, например, у видов со средним обилием

1.0 особей/км² ($n = 3$) CV изменяется от 71.00 до 77.00%. В орнитокомплексе преобладают гнездящиеся перелетные виды (58.3% общего количества видов, 45.7% суммарного обилия), 71.4% из них относятся к дальним мигрантам. На долю оседлых видов (обыкновенный поползень, большая синица, хохлатая синица, буроголовая гаичка, сойка, большой дятел, рябчик) приходится 29.2% разнообразия и 24.4% населения.

Значительное увеличение видового разнообразия и численности птиц отмечается на стадии соснового леса среднего возраста (60–70 лет): зарегистрировано 42 вида, суммарное обилие которых составляет 541.3 ± 6.12 особей/км² (рост в 2.9 раза) (рис. 1). Орнитокомплекс приобретает характерный для данного типа леса облик, увеличивается разнообразие дятлообразных (желна (*Dryocopus martius*), вертишейка (*Jynx torquilla*)) и воробьинообразных (зеленушка (*Chloris chloris*), желтоголовый королек (*Regulus regulus*), обыкновенная пищуха (*Certhia familiaris*) и др.). Средневозрастные леса заселяют черный аист (*Ciconia nigra*) и дневные хищные птицы: тетеревиатник (*Accipiter gentilis*), перепелятник (*A. nisus*), обыкновенный канюк (*Buteo buteo*), чеглок (*Falco subbuteo*), обыкновенный осоед (*Pernis apivorus*). По обилию доминируют лесной конек (61.0 ± 2.84 особей/км²) и зяблик (250.0 ± 6.51 особей/км²), численность которого на этой стадии отличается высокой стабильностью (CV = 6.02%). У видов со средними показателями обилия ($n = 10$) показатель изменчивости варьирует от 10.63 до 34.68%, у видов с обилием менее 10 особей/км² ($n = 30$) — от 17.68 до 82.50%. Особенно велик показатель CV у редких видов (обилие ниже 1.0 особей/км²).

На стадии спелого соснового леса (80–90 лет) видовой состав орнитокомплекса не претерпевает изменений по сравнению с предыдущей стадией,

Таблица 5. Среднее обилие (особей/км²) и коэффициент изменчивости (CV, %) наиболее многочисленных видов, зарегистрированных на трех и более стадиях сукцессии. Приведены коэффициенты корреляции r между средней плотностью и коэффициентом изменчивости (критическое значение r при $a = 0.05$ и $n = 3$ составляет 0.997, при $n = 4 - 0.950$, при $n = 5 - 0.878$, при $n = 6 - 0.811$)

Вид	Возраст сукцессии, лет												<i>r</i>
	1–3		4–9		10–20		30–40		60–70		80–90		
	обилие	CV	обилие	CV	обилие	CV	обилие	CV	обилие	CV	обилие	CV	
Большой дятел							4.8	29.80	20.0	19.35	23.6	17.96	–0.997
Лесной жаворонок	30.6	23.17	33.0	19.72	10.3	41.01	6.2	42.23	12.4	34.68	13.2	31.58	–0.962
Лесной конек	34.7	19.02	40.2	17.16	30.0	24.30	20.5	25.83	61.0	16.47	60.3	13.95	–0.917
Певчий дрозд			4.7	30.84	8.0	33.51	6.8	33.46	16.3	22.04	17.5	25.69	–0.862
Зарянка			5.8	34.78	13.1	32.00	19.0	30.77	32.0	19.76	32.6	16.51	–0.966
Мухоловка-пеструшка							1.9	52.26	16.0	27.25	20.0	22.72	–0.99
Пеночка-трещотка					2.2	50.90	7.70	31.43	39.4	11.90	40.5	11.60	–0.991
Буроголовая гаичка							14.0	22.23	39.0	15.80	39.7	15.93	–0.999
Большая синица							14.8	29.30	25.4	18.10	25.7	16.37	–0.965
Зяблик					32.3	17.80	47.0	15.03	152.6	6.02	153.7	7.16	–0.991
Обыкновенная овсянка	17.0	32.82	30.7	21.52	16.5	34.00							–0.999

суммарное обилие достигает наибольшего значения — 587.1 ± 7.82 особей/км² (табл. 2, рис. 1). В спелом сосновом лесу птицы заселяют все ярусы. Преобладают виды, которые гнездятся и добывают корм в дуплах и кронах деревьев, многие виды гнездятся и добывают корм на земле, на поваленных деревьях или валежнике, встречаются также и те, которые устраивают гнезда на кустарниках и в подлеске. Наиболее стабильно население доминирующих видов — зяблика (153.7 ± 3.36 особей/км², CV = 7.16%) и лесного конька (60.3 ± 2.79 особей/км², CV = 13.95%). Коэффициент вариации видов со средней численностью ($n = 11$) изменяется от 11.60 до 31.58%, изменчивость численности большинства видов с обилием менее 10.0 особей/км² ($n = 29$) велика, как и на предыдущей стадии (например, у чеглока CV = 82.50%) (табл. 2). Установлено, что у наиболее многочисленных видов корреляция между средним обилием и коэффициентом вариации обилия на разных стадиях сукцессии является отрицательной для всех наиболее распространенных видов (табл. 5).

На последних двух стадиях преобладают гнездящиеся перелетные птицы (52.4% общего количества видов, 44.3–44.9% суммарного обилия). Увеличивается доля оседлых птиц — до 31.0% от общего количества видов, — среди которых есть как дуплогнездящиеся, так и открыто гнездящиеся виды. К птицам, зарегистрированным на стадии молодняков, добавляются желтоголовый королек, обыкновенная пищуха, серая ворона, ворон, желна, тетеревиатник, перепелятник. Население оседлых видов и дальних мигрантов является более стабильным, чем ближних мигрантов (рис. 2).

В средневозрастных и спелых сосняках мшистых отмечены два вида птиц, включенных в Красную книгу Республики Беларусь (2015): черный аист и чеглок. Европейскую природоохранную значимость (SPEC — Species of European Conservation Concern) имеют 13 видов птиц, зарегистрированных в ходе исследования: черный аист, обыкновенный козодой, хохлатая синица, коноплянка, лесной жаворонок, пеночка-трещотка и обыкновенная горихвостка (*Phoenicurus phoenicurus*) отнесены ко второй категории, серая куропатка, вертишейка, вальдшнеп (*Scolopax rusticola*), полевой жаворонок, обыкновенный жулан и серая мухоловка — к третьей (European Birds..., 2017).

Изменение показателей орнитокомплексов, сменяющих друг друга в процессе сукцессии сосняков мшистых, указывает на существование двух фаз: относительно короткой фазы кустарниковых зарослей и более длинной фазы настоящего леса (рис. 1). Смена этих фаз происходит примерно с третьей стадии, когда в сообществе птиц появляются виды, тесно связанные с древесными насаждениями. С этого времени количество видов и суммарное обилие возрастают до достижения стадии спелого леса. Наиболее низкие значения индекса видового разнообразия H (2.54) характерны для первой стадии, по ходу сукцессии разнообразие орнитокомплексов увеличивается и достигает максимума на шестой стадии (4.16). Индекс выравненности, напротив, на двух последних стадиях сукцессии несколько снижается.

По ходу сукцессии изменяется распределение гнездящихся птиц по ярусам (табл. 6). На первой стадии представлены только наземно гнездящие-

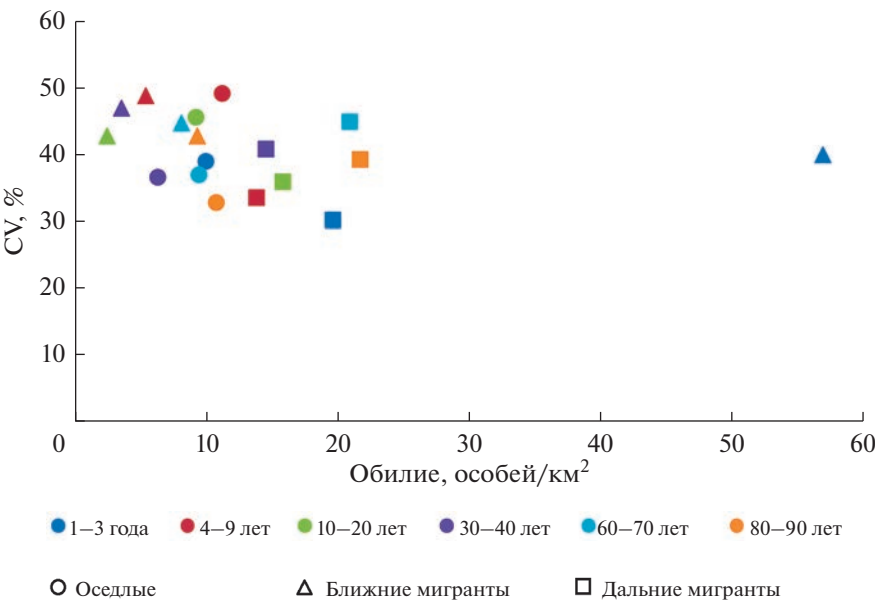


Рис. 2. Взаимосвязь между средним обилием (особей/км²) и коэффициентом вариации обилия (%) у оседлых видов, ближних и дальних мигрантов.

ся виды. Начиная со второй стадии, их участие постепенно снижается, и на пятой и шестой стадиях доля этой группы в видовом разнообразии составляет 21.4%, в суммарном обилии — 32.8–34.0%. На второй–шестой стадиях сукцессии в орнитокомплексах регистрируются от трех до четырех видов птиц, гнездящихся на кустарниках. Количество видов, гнездящихся на деревьях, по мере увеличения возраста основной лесообразу-

ющей породы растет и на последних двух стадиях достигает максимума — 29 видов (69.0% разнообразия, 62.9–63.5% суммарного обилия), в том числе 13 видов-дуплогнездников или полудуплогнездников.

Оценка сходства видового состава сообществ птиц на разных стадиях вторичной сукцессии сосняков мшистых показала, что наибольшее сходство отмечено между сообществами, формирующимися на первых двух стадиях сукцессии (69.6%) и трех последних стадиях (72.7–100.0%) (табл. 7).

В ряде источников литературы рассматриваются смены населения птиц в процессе вторичной сукцессии лесной растительности в других регионах. В сосняках черничных на территории Белорусского Полесья (Лельчицкий и Лунинецкий районы) учтено 11 видов певчих птиц суммарной численностью 2.21 пары на 1 га, в том числе пеночка-весничка 0.80, зяблик 0.37, серая мухоловка 0.22, иволга 0.14, мухоловка-пеструшка 0.14, остальные виды по 0.07 пары на 1 га (Долбик, 1974). Эти данные равны или значительно выше данных, указанных в работе Е.С. Равкина с соавторами (2001), по которым средняя суммарная плотность населения птиц для подкласса мелколиственных лесов равна 669 особей/км².

В сосновых лесах на территории Польши по ходу возобновления после сплошной рубки (Богуйский, Беднорз, 1982) количество гнездящихся видов птиц возрастает с 2 до 30, обилие — с 2.3 до 62.9 пар на 10 га.

Таблица 6. Распределение видов птиц по ярусам гнездования на разных стадиях восстановительной сукцессии сосняков мшистых

Возраст сукцессии, лет	Земля	Кустарники	Деревья
1–3	<u>100.0</u> 100.0	—	—
4–9	<u>60.0</u> 89.8	<u>20.0</u> 5.6	<u>20.0</u> 4.7
10–20	<u>46.7</u> 57.0	<u>26.7</u> 10.5	<u>26.7</u> 32.5
30–40	<u>33.3</u> 34.7	<u>12.5</u> 5.2	<u>54.2</u> 60.1
60–70	<u>21.4</u> 34.0	<u>9.5</u> 3.0	<u>69.0</u> 62.9
80–90	<u>21.4</u> 32.8	<u>9.5</u> 3.8	<u>69.0</u> 63.5

Примечание. Для каждой группы птиц: над чертой — доля от общего количества видов, под чертой — доля от суммарного обилия, %.

Таблица 7. Сходство видового богатства орнитокомплексов на разных стадиях восстановительной сукцессии сосняков мшистых по коэффициенту Жаккара, %

Возраст сукцессии, лет	1–3	4–9	10–20	30–40	60–70	80–90
1–3		69.6	34.8	18.8	12.0	12.0
4–9			66.7	25.6	17.5	17.5
10–20				51.3	35.1	35.1
30–40					72.7	72.7
60–70						100.0

В сосняках черничных Юго-Западной Беларуси на разных стадиях демулационной сукцессии на месте сплошных рубок (Абрамова, 2021) видовое разнообразие птиц увеличивается от 10 до 45 видов, суммарное обилие – от 159.2 до 687.0 особей/км², что несколько выше по сравнению с сосняками мшистыми. Для смены орнитокомплексов в этих двух типа леса характерно, что суммарное обилие птиц на стадии молодых культур (10–20 лет) снижается по сравнению с предыдущей стадией, а к приспевающим и спелым лесам вновь возрастает. Отметим, что орнитокомплекс сосняков мшистых ГНП “Беловежская пуца” (Абрамова, 2007) отличается более высокими показателями по сравнению с вторичными сосняками (в спелом лесу отмечено 43 вида, их суммарное обилие 697.4 особей/км²).

В еловых лесах в ходе сукцессии от свежей рубки до возраста 90–100 лет видовое разнообразие птиц увеличивается от 10 до 59 видов, суммарное обилие – от 230.3 до 689.5 особей/км² (Абрамова, 2017). Основные экологические параметры населения птиц (видовое разнообразие, обилие, биомасса) прогрессивно возрастают от свежей вырубki до спелого леса. Исключение составляет стадия мелколиственного леса (20–30 лет), на которой основные характеристики орнитокомплекса меньше по сравнению с предыдущей и последующей стадиями.

В хвойных лесах южной тайги (Костромская обл.) смена населения птиц в ходе зарастания вырубок носит сходный характер. На вырубках обитает 5–8 фоновых видов с обилием более 0.1 пары на 10 га, на последующих стадиях сукцессии хвойных лесов эти показатели увеличиваются в 2–4 раза (Преображенская, Борисов, 1987). В процессе зарастания вырубок и гарей сосновых лесов были выявлены следующие закономерности: от ранних открытых стадий к поздним видовое богатство и общее разнообразие орнитокомплексов (индекс Шеннона) увеличиваются, а индекс выравненности (Пиелу) снижается (Преображенская, 1998).

Смена орнитокомплексов в ходе демулационной сукцессии на месте рубок прослежена в еловых

лесах Северо-Восточной Финляндии в 1982–1985 гг. (Helle, Mõnkkõnen, 1986). Плотность населения птиц снижается от первой стадии (возраст 8 лет) ко второй (насаждения возраста 25–30 лет), затем несколько возрастает на стадии приспевающего леса (70 лет), а к стадии спелого елового леса (150 лет) вновь снижается. У видов с высокой численностью в приспевающих еловых лесах коэффициент вариации колеблется от 23.9% у лесного конька до 77.1% у чижа, на стадии климакса – от 23.7% у лесного конька до 109.9% у обыкновенной чечетки. Выявлена отрицательная корреляция между изменчивостью и средней плотностью вида для многочисленных видов, у дальних мигрантов (как группы) изменчивость плотности была ниже, чем у ближних мигрантов или оседлых видов. Такие тенденции для изменчивости отдельных видов птиц были выявлены автором при изучении орнитокомплексов на разных стадиях сукцессии сосняков мшистых.

В подзоне средней тайги в Центральной Сибири были изучены изменения населения воробьиных птиц, сопутствующие аллювиальным и пирогенным сериям сукцессии бореальных хвойных лесов (Бурский, 2009). Показано, что в начале пирогенного ряда разнообразие птиц растет за счет добавления видов, характерных для гарей. На стадии мелколиственных молодняков отличия в населении птиц от спелых допозарных древостоев возрастают, с развитием хвойного полога население таежных видов птиц восстанавливается.

Таким образом, основные закономерности изменений населения птиц в ходе сукцессий растительности в изученных лесных экосистемах сходны во всех изученных регионах.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В процессе вторичной сукцессии сосняков мшистых в Юго-Западной Беларуси выделено шесть стадий развития растительности от свежей вырубки до спелого леса 90-летнего возраста. Одновременно с сукцессией растительности протекает и смена орнитокомплексов, это характерно и для других типов леса в различных регионах Евразии.

зии. В ходе сукцессии сосняков мшистых видовое богатство птиц увеличивается от 8 до 42 видов, суммарное обилие — от 171.7 до 587.1 особей/км². Установлены обилие видов и межгодовая изменчивость в течение 11 сезонов.

Среднее обилие видов варьирует в значительных пределах, например, на стадии возраста 80—90 лет среди воробьинообразных — от 1.1 (малая мухоловка) до 153.7 особей/км² (зяблик). В спелом лесу в группу видов с обилием менее 10 особей/км² входит 27 видов (64.2% общего количества), их общее обилие составляет 107.0 особей/км² (18.2% суммарного обилия). Низкое обилие характерно для дневных хищных птиц (от 0.7 особей/км² у чеглока до 1.4 особей/км² у тетеревины), дятлообразных (1.3 особей/км² у желны и 2.5 особей/км² у вертишейки), клинтуха (1.7 особей/км²), обыкновенного козодоя (1.6 особей/км²), вальдшнепа (1.5 особей/км²), обыкновенной кукушки (1.2 особей/км²), черного аиста (1.0 особей/км²). Группу видов со средним обилием составляет 11 видов (26.1% общего количества): пеночка-трещотка, буроголовая гаичка, большая синица, зарянка, большой дятел и др. Их общее обилие составляет 259.2 особей/км² (44.2% суммарного обилия). Высокое обилие отмечено у двух видов: лесного конька и зяблика; их обилие составляет 36.5% суммарного обилия орнитокомплекса.

Наиболее стабильно население видов с высоким обилием, например, у зяблика на последних двух стадиях сукцессии CV равняется 6.02 и 7.16%. У видов со средними показателями обилия изменчивость характеризуется как низкая или средняя (варьирует от 11.90 до 36.20%). Чем меньше обилие вида, тем большую роль играют стохастические процессы. У видов с низким обилием CV варьирует от 17.68 до 82.50%, наиболее высокие значения коэффициента вариации (71.00—82.50%) у видов, обилие которых не превышает 1.0 особей/км².

На всех шести стадиях сукцессии преобладают гнездящиеся перелетные птицы, на долю которых приходится от 75.0% видов на первой стадии до 52.4% на пятой и шестой стадиях. Основу населения птиц на всех стадиях составляют ближние и дальние мигранты, оседлые виды, как правило, немногочисленны, их участие в суммарном обилии не превышает 24.4%. Население оседлых видов и дальних мигрантов является более стабильным, чем население ближних мигрантов.

БЛАГОДАРНОСТИ

В сборе материалов для данной работы помощь оказывал зоолог В.Е. Гайдук, за что автор выражает ему искреннюю благодарность.

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Автор заявляет об отсутствии конфликта интересов в финансовой или какой-либо иной сфере.

СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

Настоящая статья не содержит каких-либо исследований с участием лабораторных животных в качестве объектов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Абрамова И.В., 2007. Структура и динамика населения птиц экосистем юго-запада Беларуси. Брест: БрГУ. 208 с.
- Абрамова И.В., 2017. Сукцессия населения птиц в ходе восстановительной смены еловых лесов в юго-западной части Беларуси // Журн. Белорус. гос. ун-та. География. Геология. № 2. С. 31—39.
- Абрамова И.В., 2022. Динамика обилия видов птиц в ходе сукцессии дубовых лесов юго-западной Беларуси // Зоол. журн. Т. 101. № 11. С. 1232—1242.
- Бибби К., Джонс М., Мардсен С., 2000. Методы полевых экспедиционных исследований. Исследования и учеты птиц. М.: Союз охраны птиц России. 186 с.
- Богуйский З., Беднорз Я., 1982. Вторичная сукцессия сообществ птиц, гнездящихся в сухих сосновых лесах в Польше // XVIII Междунар. орнитол. конгресс: Тез. докл. М.: Наука. С. 134—135.
- Бурский О.В., 2009. Структура населения и динамика популяций воробьиных птиц в центральной Сибири. Автореф. дис. ... докт. биол. наук. М.: ИПЭЭ им. А.Н. Северцова РАН. 30 с.
- Владышевский Д.В., 1980. Экология лесных птиц и зверей (кормодобывание и его биоценотическое значение). Новосибирск: Наука. 264 с.
- Государственный лесной кадастр Республики Беларусь по состоянию на 01.01.2021 г., 2021. Минск: Белгослес. 88 с.
- Гриднева В.В., Мельников В.Н., 2013. Динамика населения птиц в ходе сукцессионных изменений после рубок различного типа в Восточном Верхневолжье // Вестн. ТГУ. Т. 18. № 6. С. 3227—3230.
- Данилов Н.Н., 1958. Изменения в орнитофауне зарастающих вырубок на Среднем Урале // Зоол. журн. Т. 37. № 12. С. 1898—1903.
- Долбик М.С., 1974. Ландшафтная структура орнитофауны Белоруссии. Минск: Наука и техника. 312 с.
- Иноземцев А.А., 1987. Птицы и лес. М.: Агропромиздат. 302 с.
- Красная книга Республики Беларусь. Животные, 2015. Минск: Беларуская энцыклапедыя. 317 с.
- Кузякин А.П., 1962. Зоогеография СССР // Учен. зап. МОПИ им. Н.К. Крупской. Т. 109. Биогеография. Вып. 1. С. 3—182.

- Лабоха К.В., Луферов А.О., Карась А.Н., 2020. Современное состояние сосновых лесов Беларуси // Тр. БГТУ. Сер. 1. № 1. С. 28–38.
- Ловчий Н.Ф., 2012. Кадастр типов сосновых лесов Белорусского Полесья. Минск: Беларус. навука. 221 с.
- Одум Ю., 1975. Основы экологии. М.: Мир. 740 с.
- Преображенская Е.С., 1998. Экология воробьиных птиц Приветлужья. М.: КМК Scientific Press Ltd. 200 с.
- Преображенская Е.С., Борисов Б.И., 1987. Смены птичьего населения в ходе зарастания различных типов вырубок Приветлужья // Влияние антропогенной трансформации ландшафта на население наземных позвоночных животных: Тез. Всесоюз. совещ. Ч. 2. М.: Б. и. С. 157–158.
- Равкин Е.С., Бышнев И.И., Качанов С.К., Равкин Ю.С., Ануфриев В.М. и др., 2001. Пространственное разнообразие летнего населения птиц Восточно-Европейской и Западно-Сибирской равнин // Достижения и проблемы орнитологии Северной Евразии на рубеже веков: Тр. межд. конф. "Актуальные проблемы изучения и охраны птиц Восточной Европы и Северной Азии". Казань: "Новое знание". С. 212–236.
- Равкин Ю.С., 1967. К методике учета птиц лесных ландшафтов // Природа очагов клещевого энцефалита на Алтае. Новосибирск: Наука. С. 66–75.
- Равкин Ю.С., 1984. Пространственная организация населения птиц лесной зоны. Новосибирск: Наука. 264 с.
- Щеголев В.И., 1977. Количественный учет птиц в лесной зоне // Методики исследования продуктивности и структуры видов птиц в пределах их ареалов. Вильнюс: Мокслас. С. 95–102.
- Юркевич И.Д., Голод Д.С., Адерихо В.С., 1979. Растительность Белоруссии и ее картографирование, охрана и использование. Минск: Наука и техника. 248 с.
- Abramova I., 2021. Changes in bird communities throughout secondary bilberry pine forest succession in southwestern Belarus // Modern Problems and Solutions in Environmental Protection – 2021 Post-conference monograph. Białymstok: Wydawnictwo Uniwersytetu w Białymstoku. P. 163–178.
- Akresh M.E., King D.I., Brooks R.T., 2015. Demographic response of a shrubland bird to habitat creation, succession, and disturbance in a dynamic landscape // For. Ecol. Manag. V. 336. P. 72–80.
- Annand E.M., Thompson F.R., 1997. Forest bird response to regeneration practices in central hardwood forests // J. Wildl. Manag. V. 61. P. 159–171.
- Clements J.F., Schulenberg T.S., Iliff M.J., Fredericks T.A., Gerbracht J.A. et al., 2022. The eBird/Clements checklist of Birds of the World: v2022. <https://www.birds.cornell.edu/clementschecklist/download/>.
- DeGraaf R.M., Yamasaki M., 2003. Options for managing early-successional forest and shrubland bird habitats in the northeastern United States // For. Ecol. Manag. V. 185. № 1–2. P. 179–191.
- European Birds of Conservation Concern: Populations, Trends and National Responsibilities, 2017. Cambridge: BirdLife International. 172 p.
- Freedman B., Johnson G., 1999. Selected studies of forestry and bird communities in Nova Scotia and New Brunswick // Biology and Conservation of Forest Birds. Fredericton: Society of Canadian Ornithologists. P. 65–72.
- Głowaciński Z., 1975. Succession of bird communities in the Niepolomice Forest (Southern Poland) // Ecol. Pol. V. 23. № 2. P. 231–263.
- Głowaciński Z., 1979. Some ecological parameters of avian communities in the succession series of a cultivated pine forest // Bull. Acad. Pol. Sci. V. 27. № 3. P. 169–177.
- Głowaciński Z., 1981. Stability in bird communities during the secondary succession of a forest ecosystem // Ecol. Pol. V. 29. № 1. P. 73–95.
- Haapanen A., 1965. Bird fauna of the Finnish forests in relation to forest succession: I // Ann. Zool. Fenn. V. 2. № 3. P. 153–196.
- Haapanen A., 1966. Bird fauna of the Finnish forests in relation to forest succession: II // Ann. Zool. Fenn. V. 3. № 3. P. 176–200.
- Helle P., 1985. Habitat selection of breeding birds in relation to forest succession in Northeastern Finland // Ornis Fenn. V. 62. P. 113–123.
- Helle P., Mönkkönen M., 1986. Annual fluctuations of land bird communities in different successional stages of boreal forest // Ann. Zool. Fenn. V. 23. P. 269–280.
- Holmes R.T., Sherry T.W., 2001. Thirty-year bird population trends in an unfragmented temperate deciduous forest: Importance of habitat change // Auk. V. 118. № 3. P. 589–609.
- Järvinen O., 1979. Geographical gradients of stability in European land bird communities // Oecologia. V. 38. P. 51–69.
- Järvinen O., Väisänen R., 1976. Finnish line transect censuses // Ornis Fenn. V. 53. № 4. P. 115–118.
- Johnson D.V., Odum E.P., 1956. Breeding bird populations in relation to plant succession on the piedmont of Georgia // Ecology. V. 37. P. 50–62.
- Perry R.W., Jenkins J.M.A., Thill R.E., Thompson F.R., 2018. Long-term effects of different forest regeneration methods on mature forest birds // For. Ecol. Manag. V. 408. P. 183–194.
- Schlossberg S., King D.I., 2009. Postlogging succession and habitat usage of shrubland birds // J. Wildl. Manag. V. 73. № 2. P. 226–231.
- Southwood T.R.E., Brown V.K., Reader P.M., Green E.E., 1986. The use of different stages of a secondary succession by birds // Bird Study. V. 33. № 3. P. 159–163.

Bird population dynamics during the regenerative succession of mossy pine woodland in southwestern Belarus

I. V. Abramova*

*Pushkin Brest State University
Cosmonauts Boulevard, 21, Brest, 224016 Belarus*

**e-mail: iva.abramova@gmail.com*

Disturbed forest ecosystems are characterized by significant spatial and temporal changes. As a part of the study on bird communities, changes in bird abundance during the secondary succession of a cleared mossy pine woodland in southwestern Belarus were investigated. The purpose of the work was to determine the inter-annual dynamics of bird species abundance and to assess the variability of individual species abundance during the secondary succession of the mossy pine woodland. The material was collected in 2000–2019. Line transects were set to conduct bird counts in ecosystems at different stages of succession. For the data processing, generally accepted methods of statistical analysis were used. The species diversity of birds was found to increase from 8 to 42 species, the overall abundance from 171.7 to 587.1 birds/km² during the succession (6 stages, from 1 to 90 years in age). The abundance of species (birds/km²) and inter-annual variability during 11 seasons were determined. The coefficient of variation (CV) was the highest (71.00–82.50%) for species whose abundance did not exceed 1.0 birds/km². The average abundance of species varied considerably, e.g., among passerines at the 80–90-year old stage from 1.1 birds/km² (Little Flycatcher) to 153.7 birds/km² (Chaffinch). Bird populations with high abundance turned out to be the most stable, for example at the last two successional stages the CV of the Chaffinch is 6.02 and 7.16%. For species with average abundance the variability is found to be low or medium (varies from 11.90 to 36.20%), for species with low abundance the CV varies from 17.68 to 82.50%. All six stages of succession were dominated by nesting migratory birds, which account for 75.0% of the species in the first stage of succession to 52.4% in the fifth and sixth stages. Near and distant migrants form the basis of the bird community at all stages. Populations of sedentary species and distant migrants are more stable than those of near migrants.