

УДК 630*181.351; 630*182.21 (129.9) DOI 10.21685/2500-0578-2021-4-2

СМЕНИ ОРНИТОЦЕНОЗОВ В ЛЕСАХ, НАРУШЕННЫХ ПОЖАРАМИ, КОРоеДАМИ И САНИТАРНЫМИ РУБКАМИ

В. В. Гриднева¹, Г. П. Шмелева²

¹ независимый исследователь, Россия, Н. Новгород

² Ивановский государственный университет, Россия, 153025, Иваново, ул. Ермака, 37/7

¹ gridnevavv@mail.ru, ² galinapavlovna3@mail.ru

Аннотация. Актуальность и цели. Пространственно-временная динамика орнитоценозов связана с целым комплексом естественных и антропогенных факторов, в биогеоценологии понимаемых как экологические градиенты (термин введен Р. Х. Уиттекером). Биоразнообразие орнитоценозов в лесах поддерживается за счет нарушений и последующих сукцессий. Естественные нарушения в эксплуатируемых лесах нежелательны с экономической точки зрения, но являются важным фактором сохранения биоразнообразия в целом и разнообразия лесных орнитоценозов в частности. Поскольку критерии сохранения биоразнообразия лесов четко не сформулированы, важные для птиц экологические градиенты выравниваются из-за теоретически мало обоснованных методов ведения лесного хозяйства с широким применением санитарных рубок. Цель работы заключалась в сравнении вклада санитарных рубок и предшествующих им естественных нарушений в инициацию и ход сукцессий лесных орнитоценозов. *Материалы и методы.* В основных типах вторичных эксплуатируемых гемибореальных восточно-европейских лесов (сосняках-беломошниках и смешанных хвойно-мелколиственных) проведены учеты птиц по методике картирования гнездовых территорий на модельных площадках. Подобраны площадки, репрезентативно отражающие сукцессионные смены лесных сообществ после характерных естественных нарушений (пожары, *Ips typographus*) и после санитарных рубок. Для выявления сукцессионных градиентов в лесных орнитоценозах применен метод неметрического многомерного шкалирования (nMDS). *Результаты.* Отслежены закономерности пирогенных и биогенных сукцессий орнитоценозов. Подтверждены топические связи регионально редких видов с лесными пожарами (*Tringa nebularia*, *Circaetus gallicus*) и рубками (*Circus cyaneus*), а также распространением короеда-типографа (*Picoides tridactylus*). Сукцессионные смены сообществ птиц после санитарных рубок усечены и замедлены по сравнению с естественными деструкционно-демутационными. Увеличение доли *Pinus sylvestris* после санитарных рубок из-за посадки хвойных (в том числе и *Picea abies*, избирательно повреждаемой короедом) формирует орнитоценозы с типичными боровыми доминантами (*Anthus trivialis*, *Phylloscopus collybita*, *Parus major*). Для этих сообществ характерна высокая выровненность населения птиц (индекс Пиелу). Выявлены взаимосвязи разнообразия орнитоценозов вторичных лесов с мозаичностью и ярусностью гнездовой станции, площадью нарушения. Отмечено длительное опустошающее воздействие регулярных пожаров, санитарных рубок и замаскированных под них лесозаготовок на сообщества лесных птиц. *Заключение.* Полученные результаты позволяют считать санитарные рубки в нарушенных лесах дополнительным фактором, снижающим разнообразие орнитоценозов на всех уровнях и замедляющим сукцессионные процессы. Изученные естественно восстанавливающиеся короедники и гари динамичны, специфичны и разнообразны. Сохранённый лесной облик отличает их от санитарных вырубок, заселяемых пионерными видами птиц.

Ключевые слова: гемибореальные орнитоценозы, биоразнообразие, сукцессии, нарушения, санитарные рубки, пожары, короед-типограф

Для цитирования: Гриднева В. В., Шмелева Г. П. Смены орнитоценозов в лесах, нарушенных пожарами, короедами и санитарными рубками // Russian Journal of Ecosystem Ecology. 2021. Vol. 6 (4). <https://doi.org/10.21685/2500-0578-2021-4-2>

CHANGES OF ORNITHOCENOSES IN FORESTS DISTURBED BY FIRES, BARK BEETLES AND SALVAGE LOGGING

V. V. Gridneva¹, G. P. Shmeleva²

¹ independent researcher, N. Novgorod, Russia

² Institute of Mathematics, Information technology and Science Ivanovo State University, 37/7 Ermaka street, Ivanovo, 153025, Russia

¹ gridnevavv@mail.ru, ² galinapavlovna3@mail.ru

Abstract. *Background.* The spatial and temporal dynamics of ornithocenoses is associated with a complex of natural and anthropogenic factors, named ecological gradients (terms introduced by R. H. Whittaker). The biodiversity of forest ornithocenoses is formed by disturbances and successions. Natural disturbances in managed forests are economically impractical, but important as factors for the protection of biodiversity and diversity of forest ornithocenoses. Standards for the protection of forest biodiversity are not clearly formulated, and ecological gradients important for birds are erased due to theoretically unfounded methods of forestry often using salvage logging. *The research goal* of the study is to compare the contribution of salvage logging and its preceding natural disturbances to the initiation and course of successions of forest ornithocenoses. *Materials and methods.* The key types of managed secondary hemiboreal Eastern European forests (scots pine and mixed forests) were studied. Birds were counted using the method of mapping nesting territories on model sites. Sites that represent successional shifts after typical natural disturbances (fires, bark beetles) and after rescue logging were selected. The method of nonmetric multidimensional scaling (nMDS) was used to identify succession gradients. *Results.* The patterns of pyrogenic and biogenic successions of ornithocenoses were tracked. Successional changes of bird communities after salvage logging are truncated and slowed down in comparison with natural destructive-demutation processes. The relationships of the avian diversity with the mosaic structure, vertical heterogeneity and the area of disturbance are revealed. The long-term devastating impacts of regular fires, salvage logging, and commercial felling disguised salvage logging on forest bird communities are found. *Conclusions.* Salvage logging in disturbed forests is an additional factor that reduces the diversity of ornithocenoses at all levels and slows down the succession processes. The forests ornithocenoses, naturally recovering after bark beetle invasions or forest fires, possess highly dynamic, unique and diverse character. Preserved natural structure of these forests differs them from salvage logging, populated predominantly by pioneer bird species.

Keywords: hemiboreal ornithocenoses, biodiversity, succession, disturbances, salvage logging, fires, bark beetle

For citation: Gridneva V.V., Shmeleva G.P. Changes of ornithocenoses in forests disturbed by fires, bark beetles and salvage logging. *Russian Journal of Ecosystem Ecology*. 2021;6(4). (In Russ.). Available from: <https://doi.org/10.21685/2500-0578-2021-4-2>

Введение

Лесные экосистемы, согласно современным взглядам, одновременно характеризуются как континуальными, так и дискретными свойствами: процессы развития и смены лесных сообществ во времени и в пространстве непрерывны, при этом лес дискретен за счет мозаики сукцессионных сообществ [1]. Именно сукцессионная система [2] является минимальной самовоспроизводящейся биогеоценотической единицей, устойчивой к колебаниям климатических, гидрологических, геологических факторов и способной эволюционировать. Сукцессии запускаются деструкционными процессами, которые в естественных условиях связаны не только с эндогенными абиотическими факторами, но и с видами-эдификаторами, присутствующими в самой экосистеме [1].

Система лесного хозяйства нацелена на предупреждение пожаров и регулирование численности эдификаторов. Лесное хозяйство трансформирует естественные сукцессии в антроподинамические – в управляемых лесах сильное влияние на процесс демутации оказывают такие лесохозяйственные мероприятия, как посадки монокультур. Посадки приводят к распространению одновидовых хвойных лесонасаждений, характеризующихся неустойчивостью и низким биоразнообразием. Для одно-

возрастных хвойных монокультур весьма характерна деструкционная динамика, связанная с ксилофагами. Есть мнение, что данный тип динамики тоже является вариантом демутации – возврата нарушенного посадками лесного сообщества в естественное состояние [3]. Остальные же деструкционные процессы в управляемых лесах сильно редуцированы из-за изъятия древесины – основной цели лесного хозяйства.

Разнообразие и устойчивость орнитоценозов в эксплуатируемых лесах напрямую связаны с характером и степенью нарушений. С постепенными естественными процессами усыхания в лесах связаны сапроксильные насекомые и специализированные на них виды птиц. В управляемых лесах их местообитания нарушены рубками ухода – прочистками и прореживаниями [4].

При пожарах, буреломах, ветровалах, заболачивании смены орнитоценозов характеризуются не постепенностью, а специфической динамикой малых (до 200 м) и обширных разрывов [5]. Имитация естественной динамики выборочными и оконными рубками для сохранения разнообразия орнитоценозов управляемых лесов не всегда результативна [6]. Вспышки численности ксилофагов во вторичных лесах [7] сопровождаются малоизученной специфической динамикой населения птиц, отличающейся от равновесной динамики орнитоценозов.

Отдельно стоит выделить санитарные рубки в нарушенных лесах, которые могут носить как выборочный, так и сплошной характер. Они снижают биоразнообразие, уничтожая сообщества, связанные с мертвой древесиной, согласно требованиям по очистке лесосек [8]. Демутация после них значительно замедлена в сравнении с другими видами рубок [9]. Выравнивание парцеллярной мозаики и посадка хвойных монокультур усугубляют проблему. Проводить санитарные рубки в лесах Российской Федерации для профилактики распространения нарушений на окружающие лесные массивы (за исключением заповедных территорий) требует законодательство. Но зачастую такие санитарные мероприятия несвоевременны, а значит бессмысленны. Это порождает противоречивые мнения специалистов лесного хозяйства и экологов о научной обоснованности их назначения и природоохранной пользе [8, 10]. Для некоторых видов, связанных с нарушениями, эти рубки могут быть неблагоприятны – весь вопрос в подходах к оценке «экосистемной значимости» и «хозяйственной ценности» этих видов. В случае санитарных рубок естественная деструкция предшествует антропогенной. Имеет смысл сопоставить вклад в трансформацию лесных сообществ самих санитарных рубок и предшествующих им естественных нарушений, используя в качестве индикаторной группы орнитоценоз.

Сравнение смен орнитоценозов в подобных условиях необходимо для научного обоснования рекомендаций к проведению санитарных рубок, соответствующих стандартам FSC (Лесного попечительского совета) в части условий сохранения разнообразия птиц лесных особо охраняемых природных территорий и ключевых орнитологических территорий России.

Цель работы заключалась в сравнении вклада санитарных рубок и предшествующих им естественных нарушений в инициацию и ход сукцессий лесных орнитоценозов. В связи с этим были рассмотрены вопросы: 1) сопоставления смен орнитоценозов после пожаров и вспышек короеда-типографа (*Ips typographus* L.) со сменами, происходящими на санитарных вырубках после данных нарушений; 2) разработки рекомендации к проведению санитарных рубок, сохраняющих разнообразие птиц.

Материал и методы

Регион исследования – нечерноземный центр Восточно-европейской равнины (Владимирская, Ивановская, Нижегородская и Костромская области Российской Федерации). Гемибореальные леса там значительно трансформированы предыдущей лесозаготовкой и повсеместно вторичны (рис. 1).



Рис. 1. Расположение стационаров в Восточном Верхневолжье (картосхема на основе [11])

Fig. 1. Location of stations in the Eastern Upper Volga region (map chart based on [11])

Основная причина назначения санитарных рубок в исследуемых лесах – вспышки численности сапроксильных насекомых, а ключевой эдификатор деструкционной динамики – короед-типограф. Вспышка его численности, начавшаяся после засухи 2010 г., до сих пор имеет крупноочаговый характер. Для специфических сообществ зандровых сосняков характерны регулярные пожары, также сопровождающиеся санитарными рубками [12, 13].

Материал был собран в 2006–2020 гг. Подобранные пробные площадки репрезентативно отражают характерные нарушения в двух типах эксплуатируемых лесов. Обследованы сукцессионные орнитоценозы естественно распадающихся гарей и короедников, а также демутации после санитарных и псевдосанитарных вырубок (в Клязьминском заказнике и зоне охраны ландшафтов Плесского музея-заповедника).

Использована методика абсолютного картирования гнездовых территорий птиц на пробных площадях [14]. Наличие гнездования при отсутствии возможности обнаружения гнезда подтверждали по критериям The EBCC Atlas of European breeding birds [15]. Картирование гнездовых территорий проводили в весенне-летние сезоны на однородном участке, относящемся к нарушению. На каждой площадке определялось количество пар всех гнездящихся видов птиц.

Мы сочли, что усреднение учетных данных за ряд лет приводит к упущению сукцессионного перехода, а для количественных показателей биоразнообразия (видового богатства, суммарной плотности гнездования и индексов разнообразия населения Шеннона и выравнимости Пиелу) еще и искажает оценку истинной емкости местообитаний. Поэтому для анализа были использованы только типичные пробы орнитоценозов в гнездовые сезоны без количественных и качественных выбросов из-за погодных условий и популяционных циклов.

Отследить сукцессионный ряд, начиная с момента нарушения, иногда не было возможности. Поэтому был применен перенос пространственной динамики сообществ на их временную последовательность. Так, старовозрастный сосняк обследовался и в гнездовые сезоны, предшествовавшие пожару в нем, за счет чего удалось выстроить полный временной ряд, но орнитоценоз ненарушенного смешанного леса и начала его заселения короедом оценили, подобрав в том же лесном массиве площадки, еще не затронутые короедом,

и площадки, заселенные короедом позже основных.

Сукцессии расчищенных сплошными санитарными рубками гарей изучали параллельно на нескольких площадках, соответствующих разным этапам демутации посадок – это обусловлено замедленностью сукцессионных процессов там и регулярными повторными пожарами, прерывающими многолетние ряды.

Этапы демутации выделяли на основании важных для смены орнитоценоза характеристик гнездового биотопа – доли открытого пространства, сомкнутости крон, проективного покрытия травостоя, а также распространения кустарника, мелколиственного и хвойного подраста, старовозрастных деревьев, мертвой древесины. Характеристики местообитаний (площадь, ярусность, мозаичность, заболоченность, интенсивность пала, выраженность опушки, целостность лесной подстилки) оценивались в баллах от 0 до 4.

Площадки в сосняках, поврежденных пожаром и короедом, обследовались ежегодно, поскольку сукцессионные процессы там очень динамичны и орнитоценоз сменяется с высокой скоростью. Сплошные санитарные рубки, напротив, обследовали через каждые 5 лет из-за отсутствия значимых для птиц изменений в структуре сообщества по причине замедленности сукцессионных процессов.

В зависимости от масштабов нарушения каждая из 11 площадок занимала от 4,5 до 30 га. При их подборе по возможности придерживались оптимальной учетной площади: для сообществ птиц открытых лесных пространств – 30 га, сосняков – 20 га, смешанных лесов – 10 га. Общая площадь, охваченная картированием, составила 200 га, с учетом повторных гнездовых сезонов – 800 га.

С учетом повторных проб на тех же площадках (при существенной сукцессионной трансформации сообщества) в анализ вошли данные о составе и структуре 20 модельных орнитоценозов (табл. 1).

Для выявления сукцессионных градиентов, влияющих на лесные орнитоценозы, был использован метод многомерного неметрического шкалирования [16]. Анализ проведен на основе корреляционной матрицы, рассчитанной исходя из плотности гнездования видов в рассматриваемых сообществах. Сукцессионные этапы выделяли на основе вариативной шкалы графических результатов ординации. Расчёты проведены в пакете STATISTICA 13.3 от StatSoft.

Таблица 1

Table 1

Характеристика стадий сукцессии и модельные годы площадочных учетов

Characteristics of succession stages and model years of area counts

Типы леса	Смешанные										Сосняки									
	–		Ксилофаги								–		Пожар				Пал			
Естеств. деструкция																				
Лесохозяйственная деструкция	Сан. рубка					–					Сан. рубка				–					
Этап сукцессии	Без ксилофагов	Недавняя рубка	Закустаривание/подрост	Недавняя рубка	Вейниковая пустошь	Едиичное осыпание хвой ели	Массовое осыпание хвой	Загнивание/отслаивание коры	Вывал/закустаривание	Недавняя рубка	Вейниковая пустошь	Пожар/недавняя рубка	Пустошь/подрост	Повторный пожар	Горельник	Распавшийся горельник	Недавний низовой пал	Давний низовой пал	Вывал/закустаривание	До пожаров
Стационар	2	1	1	2	2	2	2	2	2	3	3	4	4	4	4	4	4	4	4	4
Этап сукцессии	∞	1	2	1	2	1	2	3	4	1	2	1	2	3	1	2	1	2	3	∞
№ (* – в повторности)	1	2*	3*	4*	5*	6	7*	8*	9*	10	11	12	13	14	15*	16*	17*	18*	19*	20*
Площадь (га)	10	4,6	4,6	8,1	8,1	4,2	9,2	9,2	9,2	15	30	30	30	30	22	22	15	15	15	22
Год обследования	2020	2008	2018	2010	2020	2020	2016	2018	2020	2010	2015	2007	2007	2011	2011	2013	2011	2013	2015	2010

Примечание. Номера стационаров как на рис. 1. Этапы сукцессии пронумерованы в порядке очередности после нарушения, знаком ∞ леса до нарушений.

Результаты

Выявленный видовой состав птиц типичен для эксплуатируемых лесов – общий список насчитывает 40 видов (табл. 2). В ненарушенных участках на гнездовании был регулярен также желтоголовый королек (*Regulus regulus* L.). Кроме этого отмечены спорадично гнездящиеся виды – чирок-свистун (*Anas crecca* L.), серый журавль (*Grus grus* L.), осоед (*Pernis apivorus* L.), вертишейка (*Jynx torquilla* L.), зеленая пересмешка (*Hippolais icterina Vieillot*), ворон (*Corvus corax* L.), скворец (*Sturnus vulgaris* L.), тростниковая овсянка (*Emberiza schoeniclus* L.); инвазивные виды – кедровка (*Nucifraga caryocatactes* L.), вьюрок (*Fringilla montifringilla* L.), клест-еловик (*Loxia curvirostra* L.); виды с неподтвержденным гнездованием – малый дятел (*Picoides minor* L.), белоспинный дятел (*Dendrocopos leucotos Bechstein*), седой дятел (*Picus canus Gmelin*), обыкновенная (*Cuculus canorus* L.) и глухая кукушки (*Cuculus optatus Gould*), а также многочисленные виды-посетители – тетерев (*Lyrurus tetrrix* L.), сизая чайка (*Larus canus* L.),

черный коршун (*Milvus migrans Boddaert*), обыкновенный канюк (*Buteo buteo* L.), серая ворона (*Corvus cornix* L.) и др. Нетипичные гнездовые сезоны, в которые регистрировались встречи большинства вышеперечисленных видов, при математическом анализе отсеивались, но, анализируя видовой состав, их следует упомянуть.

Гнездовая авифауна делится на 2 группы – лесные виды и виды открытых пространств. Последние (в табл. 2 выделены цветом) связаны с нарушениями. Среди них особо стоит выделить перепела (*Coturnix coturnix* L.) и полевого луня (*Circus cyaneus* L.) – по нашим наблюдениям эти виды в эксплуатируемых лесных массивах связаны именно с антропогенными нарушениями. Большой улит (*Tringa nebularia Gunnerus*) и змееяд (*Circaetus gallicus Gmelin*) связаны в лесах с пирогенными нарушениями. Лесные виды, гнездящиеся на нарушенных территориях – наиболее массовые на Восточно-европейской равнине. Среди них стоит выделить виды, связанные с деструкционными процессами – трехпалого дятла (*Picoides tridactylus* L.) и желну (*Dryocopus martius* L.).

Таблица 2

Table 2

Плотность гнездования (пар/га) птиц в сукцессионных местообитаниях

Nesting density (pairs / ha) of birds in successive habitats

Типы леса	Смешанные								Сосняки												
	Фактор деструкции	–				Ксилофаги				–				Пожар				Пал			
		Сан. рубка				–				Сан. рубка				–				–			
Этап сукцессии	Без ксилофагов	Антропогенная деструкция	Демутация	Антропогенная деструкция	Демутация	1	2	3	4	Антропогенная деструкция	Демутация	Антропогенная деструкция	Демутация	Повторная деструкция	1	2	1	2	3	До пожара	
																					1
№ (* – в повторности)	1	2*	3*	4*	5*	6	7*	8*	9*	10	11	12	13	14	15*	16*	17*	18*	19*	20*	
<i>Coturnix coturnix</i>	–	–	–	0,12	–	–	–	–	–	–	–	0,03	–	–	–	–	–	–	–	–	
<i>Circus cyaneus</i>	–	–	–	–	0,12	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	
<i>Vanellus vanellus</i>	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	0,07	–	–	–	–	–	–	
<i>Gallinago gallinago</i>	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	0,03	–	–	–	–	–	–	–	0,07	
<i>Tringa nebularia</i>	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	0,03	–	0,03	–	0,05	–	–	–	–	
<i>Tringa ochropus</i>	0,10	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	0,05	–	0,07	–	–	–	
<i>Dendrocopus major</i>	0,10	–	–	–	0,12	–	–	–	–	–	–	–	0,03	–	–	0,05	–	–	0,07	0,05	
<i>Picoides tridactylus</i>	–	–	–	–	–	0,24	–	–	–	–	–	–	–	–	0,05	0,05	–	–	–	–	
<i>Dryocopus martius</i>	–	–	–	–	–	0,24	–	–	–	–	–	–	–	–	–	0,05	–	–	0,07	–	
<i>Alauda arvensis</i>	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	0,03	–	–	–	–	–	–	–	–	
<i>Lullula arborea</i>	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	0,07	0,03	–	–	–	–	–	–	–	
<i>Anthus trivialis</i>	–	0,22	–	0,12	0,12	–	0,11	0,11	0,11	0,07	0,03	0,03	0,07	–	0,27	0,18	0,33	0,20	0,33	0,18	
<i>Motacilla flava</i>	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	0,03	–	–	–	–	–	–	–	
<i>Motacilla alba</i>	–	–	–	0,12	–	–	–	–	0,11	–	–	–	–	–	–	0,05	–	–	0,07	–	
<i>Troglodytes trogl.</i>	0,20	0,22	0,22	0,12	0,12	–	–	–	0,33	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	
<i>Turdus merula</i>	–	–	–	–	0,12	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	
<i>Turdus iliacus</i>	–	0,22	–	–	–	–	–	–	0,11	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	0,14	
<i>Turdus philomelos</i>	0,20	0,43	0,22	–	–	0,24	0,11	0,11	–	–	0,03	–	–	–	–	–	0,07	–	–	0,09	
<i>Turdus viscivorus</i>	–	–	–	–	–	–	–	–	–	0,07	–	–	0,03	–	–	–	–	0,13	–	0,07	0,05
<i>Erithacus rubecula</i>	0,10	0,43	0,22	0,37	–	–	–	0,22	0,22	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	0,18	
<i>Saxicola rubetra</i>	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	0,10	–	–	–	–	–	–	–	–	
<i>Oenanthe oenanthe</i>	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	0,03	–	–	–	–	–	–	–	–	
<i>Muscicapa striata</i>	–	–	–	–	–	–	0,11	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	0,07	–	
<i>Ficedula hypoleuca</i>	–	–	–	–	–	–	–	–	0,11	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	0,09	
<i>Ficedula parva</i>	0,10	–	–	–	–	0,71	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	
<i>Phylloscopus trochil.</i>	–	–	0,22	–	0,12	–	–	0,11	0,11	–	–	–	0,10	–	–	0,05	0,13	0,07	–	0,14	
<i>Phylloscopus collyb.</i>	0,10	–	–	0,12	–	–	0,22	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	0,05	
<i>Phylloscopus sibil.</i>	0,20	–	–	–	–	0,48	–	–	–	–	0,03	–	–	–	–	–	–	–	–	–	
<i>Sylvia artricapilla</i>	0,10	0,22	–	–	–	–	–	–	0,11	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	
<i>Sylvia borin</i>	–	–	0,22	–	–	–	–	–	0,11	–	–	–	0,03	–	–	–	–	–	–	–	
<i>Regulus regulus</i>	0,10	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	0,09	
<i>Poecile montanus</i>	0,10	–	–	–	–	–	–	0,22	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	0,07	0,18	
<i>Parus major</i>	0,10	–	–	–	0,12	0,24	–	–	0,11	–	–	–	–	–	–	–	–	–	0,07	0,05	
<i>Sitta europaea</i>	0,10	–	–	–	–	0,24	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	0,05	
<i>Certhia familiaris</i>	0,10	–	–	–	–	0,24	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	
<i>Lanius collurio</i>	–	–	–	–	–	–	–	–	0,11	–	–	–	–	0,03	–	–	–	–	–	0,07	–
<i>Lanius excubitor</i>	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	0,03	–	–	–	–	–	–	–	
<i>Fringilla coelebs</i>	0,30	–	0,65	0,25	–	0,24	0,33	0,22	0,22	0,07	0,10	–	–	–	–	0,05	0,20	0,40	0,27	0,22	
<i>Carduelis spinus</i>	0,10	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	0,13	–	–	
<i>Carpodacus erithr.</i>	–	–	–	–	0,12	–	–	–	–	–	–	–	0,03	–	–	–	–	–	–	–	
<i>Emberiza citrinella</i>	–	–	–	–	–	–	–	0,11	–	–	–	–	0,03	0,07	–	–	0,05	–	–	0,07	–

П р и м е ч а н и е. Систематика и латинские наименования – по IOC World Bird List 11.1 [17].

Пирогенные сукцессии орнитоценозов сосняков очень разнонаправлены. **Низовые пожары** в сосняках повреждают сплошной почвенный покров мхов (*Bryidae*), плаунов (*Lycopodium sp.*) и лишайников (*Cladonia sp.*), приводят к уничтожению кустарников и подлеска, ослабляют деревья верхнего яруса. Дятлы используют сосновые леса после низового пожара только как кормовую стацию. Гнездовой орнитоценоз в первый год после пала заметно обеднен, но через год сообщество возвращается к типичному набору птиц вторичных сосновых лесов – доминантами всегда остаются лесной конек (*Anthus trivialis L.*) или пеночка-теньковка (*Phylloscopus collybita Vieillot*). Орнитоценоз незначительно перестраивается при отмирании поврежденных деревьев, вываливании сухостоя, разрастании кустарника, поэтапном восстановлении травяного, мохового и лишайникового покровов.

Сосняки, поврежденные **верховым пожаром** до прекращения роста, заселяются птицами только после появления там вейника (*Calamagrostis epigejos (L.) Roth*). Одновременно с травянистой растительностью погибшие стволы заселяютсяксилофагами, что увеличивает численность дятлов как в нарушенном биотопе, так и в окружающих лесных массивах. В Балахнинской низменности после пожаров 2003 г. отмечена гнездовая инвазия трехпалого дятла (*Picoides tridactylus L.*), закончившаяся с угасанием вспышки короеда-типографа через 4 года еще до полной расчистки гарей. После пожаров 2010 г. трехпалый дятел уже не отмечался – очевидно, агрегированное гнездование нивелировалось из-за большой доступности местообитаний, заселенных короедом в исследуемом и соседних регионах.

При вываливании стволов на гарях начинают гнездиться большой улит, белобровик (*Turdus iliacus L.*), обыкновенная овсянка (*Emberiza citrinella L.*), при формировании сплошного частого березового подростка начинает доминировать пеночка-весничка (*Phylloscopus trochilus L.*). Естественное возобновление гарей – процесс длительный, а вероятность достижения поздних этапов сукцессии без специальных лесохозяйственных мероприятий крайне низка. Естественные сукцессии в отсутствии повторных пожаров приводят к формированию смешанного леса с преобладанием ели (*Picea abies (L.) H. Karst*), а не сосны (*Pinus sylvestris L.*), и типичному лесопушечному орнитоценозу вторичных лесов.

Сукцессии, заикленные **повторными** пирогенными воздействиями, формируют сообщества вейниковых и вересковых (*Calluna vulgaris (L.) Hull*) пустошей. Для них характерен специфический орнитоценоз с доминиро-

ванием лесного жаворонка (*Lullula arborea L.*) и водно-болотных птиц – бекаса (*Gallinago gallinago L.*). Повторное пирогенное воздействие иногда инициирует сукцессии, предельно близкие к первичным. В таком случае орнитоценоз начальных этапов составляют пустынные (удод (*Upupa epops L.*), обыкновенная каменка (*Oenanthe oenanthe L.*)) и пионерные, требовательные к открытому грунту (чибис (*Vanellus vanellus L.*), белая трясогузка (*Motacilla alba L.*)) виды.

Биогенные сукцессии орнитоценозов смешанных лесов обусловлены в основном деятельностью насекомых-фитофагов. Воздействие на птиц грибных и микробиологических лесопатогенов не поддается прямой оценке, но предположительно сходно с оконно-ветровой динамикой и рубками ухода.

В естественно высыхающих короедниках в первые годы вспышки (при единичных елях с осыпающейся хвоей) высока плотность гнездования дятлов, малой мухоловки (*Ficedula parva Pallas*), поползня (*Sitta europaea L.*) и пищухи (*Certhia familiaris L.*). Осыпание хвои приводит к появлению в сообществе лесного конька, серой мухоловки (*Muscicapa striata Pallas*), замене пеночки-трещотки (*Phylloscopus sibilatrix Bechstein*) пеночкой-теньковкой. Исчезают кронногнездящиеся виды (кедровка, клест-еловик), но певчий дрозд (*Turdus philomelos Brehm*) продолжает гнездиться на молодых хвойных.

Загнивание стволов с отслаиванием коры при сохранении на корню сопровождается разрастанием кустарников и подростка – здесь гнездятся опушечные виды (жулан (*Lanius collurio L.*), садовая славка (*Sylvia borin Boddaert*), мухоловка-пеструшка (*Ficedula hypoleuca Pallas*), пухляк (*Poecile montanus C. von Bald.*)). После выпадения ели с выворотнем возрастает численность крапивника (*Troglodytes troglodytes L.*) и зарянки (*Erithacus rubecula L.*), при их обламывании – белобровика (*Turdus iliacus L.*) и ополовника (*Aegithalos caudatus L.*), в завалах появляются рябчик (*Bonasa bonasia L.*) и вертишейка (*Jynx torquilla L.*).

Антропогенные сукцессии нарушенных эксплуатируемых лесов вклиниваются в естественные деструкции и демуляции. Удаление мертвой древесины с использованием техники сопровождается значительным повреждением почвы и остальной растительности, за этим следует боронование и посадка.

Наиболее негативное влияние на орнитоценоз сплошные санитарные рубки оказывают в сосняках. Сукцессия там крайне замедлена – длительное время гнездятся лишь белая трясогузка, луговой чекан (*Saxicola rubetra L.*) и обыкновенная овсянка. Когда под санитарные рубки маскируют лесозаготовки, нарушение еще заметней. Целена-

правленное уничтожение всех гнездопригодных участков – остатков нетронутого патогенами сообщества – опустошает орнитоценоз.

При этом сообщества птиц после санитарных рубок на обширных гарях старовозрастных боров с большим количеством карстовых понижений, сухостоя, валежа, порубочных остатков и последующей посадкой характеризуются большим видовым богатством, наличием таких специфичных редких видов, как лесной жаворонок, серый сорокопут (*Lanius excubitor* L.) и сравнительно высокой суммарной плотностью гнездования. При сохранении сосновой посадки, что происходит крайне редко из-за повторных выгораний, скорость сукцессии там выше. Посадки сосны на гарях монотонны и неустойчивы, им требуется регулярный грамотный уход и интенсивные противопожарные меры. Там доминирует специфический вид дроздов – деряба (*Turdus viscivorus* L.).

Санитарные рубки короедников в разновозрастных еловых посадках, как и санитарные рубки в сосняках, приводят к заметному обед-

нению орнитоценоза. Но при санитарной рубке короедника в естественном вторичном смешанном лесу всегда сохраняются жизнеспособные молодые ели и неповрежденная сосна, имеются лиственные деревья и подрост, быстро разрастаются кустарники. Сукцессия после выборочных санитарных рубок формирует леса с увеличением доли сосны в подросте и верхнем ярусе. Это повышает разнообразие орнитоценоза, сложенного неморальными опушечными видами (черный дрозд (*Turdus merula* L.), чечевица (*Carpodacus erythrinus* Pall.)) при доминировании боровых видов – лесного конька, пеночки-теньковки, большой синицы (*Parus major* L.).

Альфа-разнообразие орнитоценозов недавно нарушенных участков леса снижено в сравнении и с исходным, и с последующими сукцессионными сообществами. Санитарные же рубки после нарушения приводят к дополнительному и весьма длительному снижению показателей разнообразия (табл. 3, 4).

Таблица 3

Table 3

Биоразнообразие орнитоценозов смешанных лесов на разных этапах сукцессии

Biodiversity of mixed forests ornithocenoses at different stages of succession

Естественная деструкция Лесохозяйственная деструкция	Этап сукцессии	Ксилофаги								
		Санитарная рубка				–				
		До короеда	Антропогенная деструкция	Демутация	Антропогенная деструкция	Демутация	1	2	3	4
		3	–1	1	0	2	–3	–1	0	1
№ (* – в повторности)		1	2*	3*	4*	5*	6	7*	8*	9*
Видовое богатство		16	6	6	9	8	5	7	12	3
Суммарная плотность гнездования (пар/га)		2,10	1,75	1,75	1,22	0,96	2,63	0,88	1,10	1,76
Индекс Шеннона		2,46	0,62	0,61	0,62	0,86	0,83	0,49	0,73	1,19
Индекс Пиелу		0,87	0,97	0,95	0,94	1,00	0,95	0,95	0,97	0,96












Примечание. Этапы сукцессии пронумерованы в соответствии с основной осью вариации многомерного неметрического шкалирования (nMDS) – см. рис. 2.

Таблица 4

Table 4

Биоразнообразие орнитоценозов сосняков на разных этапах сукцессии

Biodiversity of pine ornithocenoses at different stages of succession

Естественная деструкция	Пожар					Пал					
	Санитарная рубка										
Лесохозяйственная деструкция											
Этап сукцессии	Антропогенная деструкция	Демутация	Антропогенная деструкция	Демутация	Повторная деструкция	1	2	1	2	3	
	–1	0	0	2	–2	0	0	0	–1	0	
											
№ (* – в повторности)	10	11	12	13	14	15*	16*	17*	18*	19*	20*
Видовое богатство	4	10	10	9	2	3	6	4	12	14	6
Суммарная плотность гнездования (пар/га)	0,21	0,19	0,41	0,45	0,10	0,37	0,58	0,93	0,80	1,30	1,56
Индекс Шеннона	0,24	0,37	1,02	1,01	0,21	0,38	1,99	1,20	1,94	1,91	2,60
Индекс Пиелу	1,00	0,96	0,96	0,96	0,99	0,98	0,94	0,25	0,24	0,21	0,41

Примечание. Этапы сукцессии пронумерованы в соответствии с основной осью вариации многомерного неметрического шкалирования (nMDS) – рис. 2.

Так, видовое богатство нарушенных территорий мало – в зависимости от нарушения и степени трансформации на них может гнездиться от 2 до 12 видов птиц. А в течение первого года после пожаров и рубок птицы гнездятся там лишь спорадично. Сплошные санитарные вырубki, особенно в сосняках-беломошниках, одновременно может заселять всего несколько (от 1 до 4) видов птиц. При учете большой длительности существования данных сообществ и тенденции к их распространению на все большие площади лесных территорий санитарные рубки сейчас – главный фактор обеднения лесных орнитоценозов. Напротив, в ходе естественной сукцессии гарей и короедников видовое богатство быстро возрастает из-за усложнения мозаичной и ярусной структуры сообщества.

Опустошающее воздействие санитарных рубок и быстрое возрастание емкости местообитания в ходе естественной демутации отражает и суммарная плотность гнездования. Помимо

ярусности и мозаичности, велико влияние на этот показатель экотонного эффекта, заключающееся в предпочтительном заселении птицами опушки на границе нарушенной территории и леса.

Площадь нарушения специфически влияет на суммарную гнездовую плотность – при обширных нарушениях (более 20 га) она снижена, а при малых (менее 2 га) каждый вид птиц представлен лишь одной гнездящейся парой. Для нарушенных лесных территорий, независимо от площади и стадии сукцессии, характерна сильная выровненность населения (равномерность распределения). Исключение составляют пройденные низовыми пожарами сосняки, выровненность которых сравнительно невелика (см. табл. 4).

Бета-разнообразие лесных орнитоценозов, связанное с деструкционно-демутационными градиентами, иллюстрирует ординационная диаграмма (см. рис. 2).

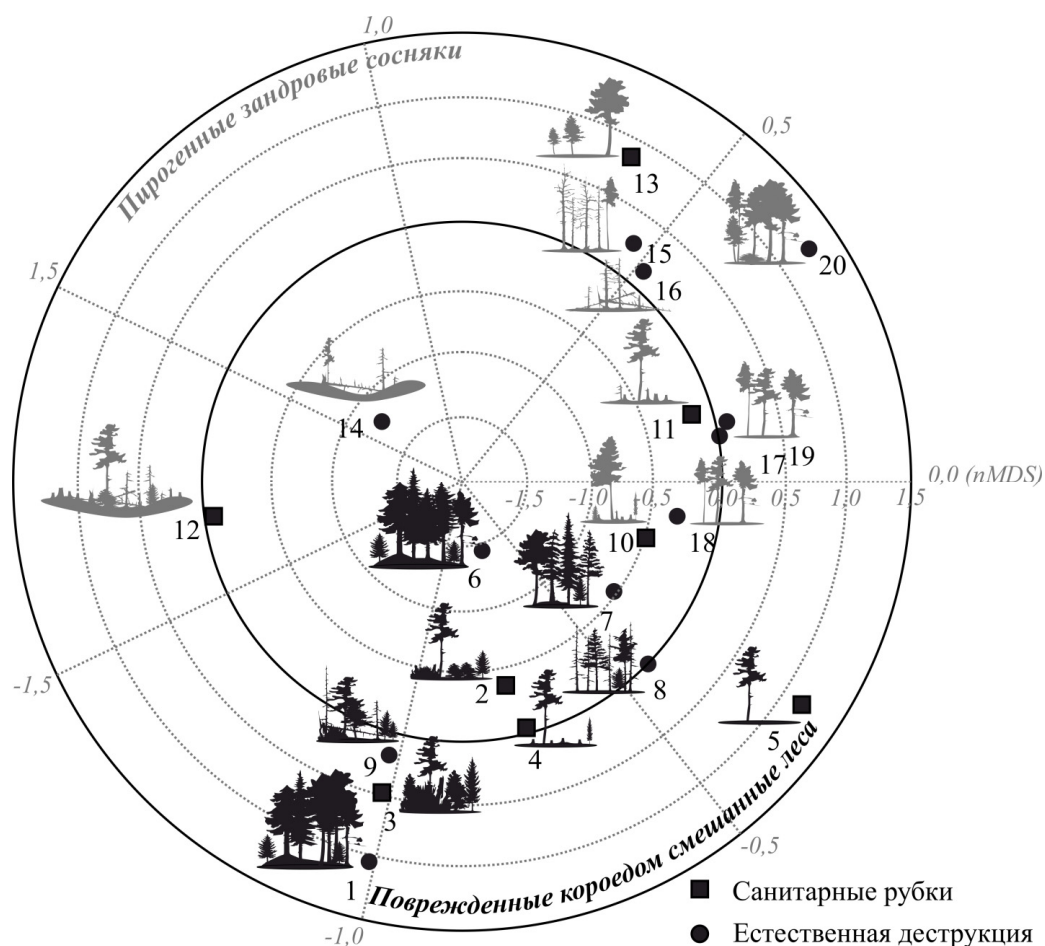


Рис. 2. Ординация (nMDS) гемибореальных орнитоценозов, связанных с естественными (пожары и короед) и антропогенными (санитарные рубки) нарушениями. Нумерация и пиктограммы сообществ как в табл. 2–4

Fig. 2. Ordination (nMDS) of hemiboreal ornithocenoses associated with natural (fires and bark beetles) and anthropogenic (salvage logging) violations. Community numbering and pictograms as in Tables 2-4

Демутации орнитоценоза после нарушений, связанных с короедом, сильно удалены от пирогенных смен. При этом антроподинамическая сукцессия короедников в смешанном лесу приближает орнитоценозы к борovým сообществам, а естественная сукцессия обширных санитарных вырубок сосняков приближает их к сообществам птиц смешанных лесов. Ось вариации, отражающая наиболее значимую главную компоненту (радиальная), четко разделила деструкционные и демутационные процессы, на ней прослеживаются реальные этапы сукцессии (приведены в табл. 3 и 4).

Орнитоценозы недавних санитарных рубок располагаются на нулевой шкале оси, соответствующей самому началу вторичных сукцессионных процессов. Сообщества птиц, сформированные деструкционными процессами, располагаются на отрицательных отметках основной шкалы, демутационным процессам соответствуют ее положительные значения. Максимальные значения фактора, отложенного по данной оси вариации, соответствуют орнитоценозам вторичных лесов, давно не испытываю-

щих нарушения, включая и длительно существующие пустоши на санитарных вырубках.

Примечательно, что орнитоценоз в самом начале усыхания поврежденных короедом деревьев и ненарушенный лес максимально дистанцированы относительно данной шкалы, хотя структура этих сообществ типично лесная. Основные отличия выражены в высокой численности трехпалого дятла и желны, специализированных на деструкционных процессах, и в отсутствии скрытно живущих дендрофильных видов, исчезающих задолго до начала осыпания хвои.

Вторая ось (окружность) разделяет сообщества сосняков и смешанных лесов и характерные для их равновесной динамики деструкционные процессы. Ее нулевым значениям соответствует антропогенная демутация с увеличением роли сосны в формировании верхнего яруса и подроста, которой с отрицательным знаком противопоставлена естественная демутация, формирующая хвойно-мелколиственные молодняки с подростом ели. Максимальным значениям нарушенности соответствуют близ-

кие к первичным пустошные сукцессии гарей с повторными пирогенными воздействиями, способные зарастать под березовым подростом как елью, так и сосной. Шкала разделяет динамику обширных пирогенных нарушений леса (положительные значения) и оконные нарушения в поврежденных ксилофагами древостоях (отрицательные значения).

Итак, на первый взгляд кажется очевидным, что санитарные рубки – существенная причина снижения разнообразия орнитоценозов на всех уровнях. Ведь на участках связанной с ними сукцессионной мозаики крайне снижено альфа-разнообразие орнитоценозов (количество видов, функциональных групп, их обилие и соотношение). Альфа-разнообразие сукцессионных сообществ птиц после рассмотренных нарушений возрастает медленно. Исключение составляют некоторые начальные этапы пирогенных смен – за счет привлекательности больших открытых площадей и обогащения органикой. Бета-разнообразие лесных орнитоценозов, выраженное в деструкционно-демутационных градиентах, снижается из-за санитарных мероприятий. Все разнообразие естественных нарушений и последующих направлений сукцессий подменяется рубкой и монотонными регулируемыми посадками. Тем не менее стоит подчеркнуть, что выборочные санитарные рубки в сравнении со сплошными меньше влияют на бета-разнообразие сообществ птиц в лесах умеренной зоны.

Различия сукцессионных смен по типам инициальных факторов нарушения и степени их воздействия переводят биоразнообразие лесных орнитоценозов на следующие уровни. Так, **гамма-разнообразие** на пространствах лесной зоны сейчас включает еще и отличия сообществ естественных и эксплуатируемых лесов. Управляемые сукцессии ведут к формированию орнитоценозов вторичных лесов разных типов – монодоминантных хвойных посадок, пирогенных сосняков, смешанных хвойно-мелколиственных и хвойно-широколиственных. Важным элементом устойчивости первых двух своеобразных сообществ являются как раз санитарные рубки. При этом естественные факторы обуславливают зонально-подзональное разнообразие лесных орнитоценозов, а антропогенный фактор способен как дополнительно увеличивать, так и снижать разнообразие населения птиц облесенных ландшафтов в зависимости от подхода к рубкам.

В наземных сообществах птиц умеренной зоны Европы именно антропогенная динамика длительное время обуславливает **эпсилон-разнообразие**. Кроме лесных оно включает и

сообщества агроценозов, выработок, техногенных зон, урбоценозов. Управляемые сукцессии там специфичные циклические, а не односторонние к лесным сообществам. В связи с этим гемибореальные орнитоценозы богаты интразональными видами, ранее гнездившимися в сукцессионных биотопах от пустынь до тундр. Климатические же зональные орнитоценозы – понятие гипотетическое: как правило, биоразнообразие птиц поддерживается за счет разнообразия антропогенных отклонений от естественного хода сукцессии.

Обсуждение

Орнитоценоз зарекомендовал себя как удобный (заметный и легко учитываемый) индикаторный объект для оценки воздействия санитарных рубок. Характеристики сообщества птиц неоднократно использовались как качественные и количественные параметры в классических исследованиях сукцессионной динамики и антропогенной трансформации лесов [18–21]. При этом даже среди орнитологов принято игнорировать вклад орнитоценозов в лесные сукцессии. Регуляторный вклад лесных птиц в ускорение демутаций и замедление деструкций недооценен, поскольку затруднена его прямая оценка.

До недавнего времени [3] теоретиками лесного хозяйства и лесной экологии (в основной массе специализирующимися на дендрологии) не придавалось значения и средообразующей деятельности других животных – бобра (*Castor fiber* L.) и крупных стадных копытных, вымерших или значительно снизивших численность из-за охотничьего перепресса на популяции в доагрикультурную эпоху. На рубеже 2000-х гг. сложилось обоснованное и уже широко распространенное мнение, что именно животные иницировали большую часть сукцессионных смен и были эдификаторами в естественных равновесных доантропоценовых экосистемах [22–25].

Повышение видового и генетического разнообразия непионерной растительности в ходе сукцессии обусловлено зоохорным привнесением диаспор из близлежащих популяций. Мутуалистическое распространение птицами плодов и семян растений занимает центральное место в равновесной динамике, так как благодаря способности к полету именно они могут легко преодолевать значительные дистанции и естественные преграды. Запасают (скаттерхоардинг) и поедают (эндозоохория) плоды чаще оседлые птицы, наиболее уязвимые в экстремальных условиях – их выпадение из экосистем значительно снижает скорость сукцессии. Под-

твердить значимость процессов диспергирования диаспор птицами и оценить их количественно удалось в островных экосистемах [26–28].

Для континентальных же лесов имеются многочисленные отрывочные качественные данные, согласно которым ключевые позднесукцессионные диспергаторы – врановые. В нашем исследовании кедровка (*Nucifraga caryocatactes*) исчезла на гнездовании из лесных массивов сразу после заселения короедом, но одновременно с этим гнездилась в местообитаниях с высоким разреженным подростом ели. Этот вид в Сибири является эффективным диспергатором семян кедровой сосны (*Pinus sibirica*) и играет важную роль в ее возобновлении [29]. Сойка (*Garrulus glandarius* L.) – характерный вид-посетитель санитарных вырубок. Она разносит желуди из пойм в нарушенные плакорные леса, формируя подлесок и привнося широколиственный компонент в раннесукцессионные сообщества [30]. К мутуалистическому эндозоохорному распространению птицами-карпофагами имеет адаптации (форма, размер, цвет, химический состав, прочные семенные оболочки, сроки и циклы плодоношения) большинство плодовых [31]. Плодоядными птицами с целью запасаания и эндозоохорно формируется подлесок в молодых лесах [32]. На сплошных санитарных рубках данные виды отсутствуют ввиду уничтожения гнездовых и кормовых стадий, что дополнительно замедляет сукцессии.

Уничтожение пожарами в рассматриваемых лесных массивах гнездовых местообитаний колониальных (серая цапля (*Ardea cinerea* L.)) и одиночных (скопа (*Pandion haliaetus* L.)), орлан-белохвост (*Haliaeetus albicilla* L.)) кронногнездящихся околородных птиц ведет к исчезновению уникальных парцеллярных сукцессий. Данные виды существенно изменяют локальную почвенную мезофауну и травянистую растительность вокруг своих гнезд [33, 34].

В условиях нарастающей антропогенной динамики изучаемых территорий важна зонтичная роль краснокнижных ястребообразных – беркута (*Aquila chrysaetos* L.) и большого подорлика (*Clanga clanga* Pallas), а также черного аиста (*Ciconia nigra* L.). Для гнездования они используют малонарушенные леса. Вокруг гнезд данных видов законодательно выделена охранная зона с запретом рубок. Обоснование ее расширения [35] может стать важным этапом сохранения остатков позднесукцессионных сообществ. Присутствие данных видов птиц может служить индикатором равновесной динамики лесных орнитоценозов, а размеры их гнездовых территорий (площадью от нескольких десятков до сотни км²) с поймами рек, бо-

лотами, гарями, полянами, опушками) можно принимать за минимальную единицу целостности равновесного зонального лесного орнитоценоза [36], подлежащего сохранению от интенсивных рубок и более тщательному обоснованию там санитарных.

Птицы, использующие дупла, выворотни, ветровальные пни, буреломные стволы, завалы в пройденных санитарными рубками лесах имеют сниженную численность. Скрытногнездящиеся виды, такие как крапивник (*Troglodytes troglodytes* L.), до сих пор вполне обычны, несмотря на очевидную субоптимальность для них эксплуатируемых лесов. Это ранние маркеры дисбаланса динамики источник-сток в деструкционных сообществах [37]. Естественные леса пополняют популяции связанных с локальными нарушениями видов птиц, а управляемые санитарными рубками поглощают, являясь «экологическими ловушками».

Выдалбливание полостей и дупел дятлами, особенно желной [38] – важный момент для экологии многих видов лесных млекопитающих (насекомоядных, грызунов, хищных, рукокрылых) и птиц (гусеобразных, голубеобразных, совообразных, ракшеобразных, стрижеобразных, воробьинообразных), большинство которых сейчас редки. Деревья с дуплами используются минимум первые десять лет [39] и не должны вырубаться с мнимыми санитарными целями.

В норме листогрызущие насекомые регулируются насекомоядными птицами, а ксилофаги – дятлами [40]. Массовые вспышки численности фитопатогенных насекомых вызывают их специфическую динамику. Трехпалый дятел – маркер деструкционных процессов, его гнездование носит инвазивный характер. При наличии постоянных равновесных диффузных популяций возникают и недолговечные гнездовые концентрации этого вида в лесах, поврежденных короедом [41]. В неморальной зоне трехпалый дятел связан со средопреобразующей деятельностью бобров [42]. В недавно поврежденных пожаром сосняках было отмечено питание трехпалого дятла соком флоэмы, что описано и для Финляндии [43]. Это иногда может приводить к угнетению отдельных куртин живых деревьев.

Трехпалый дятел – протектор (зонтичный вид) для деструкционной динамики хвойных, не позволяющий пятнам повреждений исчезнуть или перерасти с парцеллярного масштаба на масштаб сплошных нарушений. В широколиственных лесах [44, 45] эта функция отведена белоспинному дятлу (*Dendrocopos leucotos* Bechstein). Естественное гнездовое местообита-

ние пары дятлов площадью 50–100 га [46] оптимально для устойчивой неинвазивной динамики сапроксильных видов.

Заключение

Вследствие параллельности хода деструкционных и демутационных процессов орнитоценозы неразработанных короедников и гарей очень динамичны – их видовая и доминантная структура перестраиваются ежегодно. Они специфичны за счет связанных с ксилофагами и

раннесукцессионных видов птиц. В местообитаниях, формируемых естественными деструкциями, гнездятся лесные виды, что существенно отличает их от сплошных санитарных вырубок, заселяемых массовыми пионерными видами птиц (рис. 3). Естественная сукцессия формирует устойчивые и разнообразные смешанные лесные сообщества со сложным микрорельефом, подстилкой и дренированием, длительным сохранением органики в мертвой древесине, разновозрастным подлеском и высоким разнообразием орнитоценозов.



Рис. 3. Связанные с естественными сукцессиями в гемибореальных лесах виды птиц: трехпалый дятел (*Picoides tridactylus*) специализируется на короеде-типографе, чиж (*Spinus spinus*) привносит лиственный компонент (ольха, береза) в хвойные леса; кедровка (*Nucifraga caryocatactes*) делает запасы семян дуба и кедровой сосны в ельниках; крапивник (*Troglodytes troglodytes*) предпочитает гнездиться в древесных завалах; садовая славка (*Sylvia borin*) населяет кустарники, разросшиеся в разрывах лесного полога. Иллюстрация В. В. Гридневой

Fig. 3. Bird species associated with natural successions in hemiboreal forests: the three-toed woodpecker (*Picoides tridactylus*) specializes in the engraver bark beetle, the siskin (*Spinus spinus*) brings the deciduous component (alder, birch) to coniferous forests; nutcracker (*Nucifraga caryocatactes*) stocks oak and cedar pine seeds in spruce forests; wren (*Troglodytes troglodytes*) prefers to nest in tree heaps; warbler (*Sylvia borin*) inhabits shrubs that grow in the breaks of the forest canopy. Illustration by V. V. Gridneva

Санитарные мероприятия – это дополнительный фактор в уже нарушенных лесных массивах. Они значительно снижают разнообразие лесных орнитоценозов и замедляют сукцессионные смены. Такую трансформацию вызывает целенаправленная замена доминирующих древесных растений и подроста хозяйственно ценными видами в определенных онтогенетических стадиях, изъятие сухостоя, валяжа и инклюзивных деревьев, сглаживание микрорельефа. Применение санитарных рубок не всегда оправданно, но всегда сопровождается уничтожением сапротоксильных сообществ и вытеснением специализированных на них видов птиц, типичным примером которых является трехпалый дятел.

В современных восточно-европейских лесах все еще нет дефицита элементов деструкционной мозаики. Следовательно, для узкоспециализированных видов пока не актуальны риски, связанные с санитарными рубками. Но при управлении конкретной лесной территорией с приоритетом сохранения биоразнообразия необходим более дифференцированный подход к их назначению.

Проводимые санитарные рубки должны отвечать ряду требований, главное из которых – своевременность и согласованность с биологией лесопатогенных организмов. Ветровалы и буреломы расчищаются в основном с предупредительной и профилактической целью, а зачастую просто для удобства лесопользователей. При должном лесопатологическом контроле возможно сохранение этих ценных местообитаний без риска для лесных массивов. Необоснованное изъятие усохших, фаутовых, отломанных, дуплистых, искривленных, разветвленных и многоствольных деревьев важно ограничить. Сжигание крупных порубочных остатков может быть заменено окорением. Тонкие ветви, не несущие в себе критических фитопатогенов, могут быть складированы на лесосеке для поддержания разнообразия сапротоксильных лесных сообществ и как укрытия.

Максимальное сохранение подроста и остатков фитоценоза, ограничение передвиже-

ния техники для сохранения целостности корневых систем, почвенного слоя и естественного дренирования должны быть приоритетней площадей проведенных санитарных мероприятий. Кроме этого, требуется продуманный подход к лесовосстановлению. Формирование мозаичности в ходе лесовосстановительных мероприятий должно иметь приоритет над удобством линейных посадок, повторных рубок ухода и перспективных лесозаготовок. Предупреждение повторных пожаров не должно сводиться только к опашке – важно сохранение естественных водно-болотных и листовенных разрывов в лесном пологе. Практика маскирования лесозаготовок санитарными рубками губительна для лесных сообществ. Площади данных нарушений всегда значительны, опустошительный эффект максимален среди всех видов нарушений, а лесовосстановление проводится формально и только дополнительно снижает скорость сукцессионных процессов и вероятность достижения позднесукцессионных этапов.

Уничтожаемые масштабными нарушениями и последующими санитарными рубками остатки малонарушенных лесов имеют наибольшую экосистемную ценность как позднесукцессионные рефугиумы, поддерживающие донорские популяции редких видов птиц. Устойчивость лесных экосистем во времени и в пространстве со всем сложным многообразием взаимосвязанных компонентов обеспечивается популяционной динамикой по типу источник-сток, являющейся неотъемлемой частью деструкционно-демутационной динамики сообществ.

Антропогенная динамика может быть частью устойчивых лесных экосистем только при сохранении равновесных лесов как стабильного источника биоразнообразия. В заповедных лесах пока представлен далеко не полный спектр естественных нарушений, поэтому именно рационализация лесного хозяйства может стать ключом к достижению устойчивости лесных сообществ и стабильности популяций лесных видов птиц.

Список литературы

1. Смирнова О. В., Алейников А. А. Проблемы и актуальные направления биогеоценологии и экологии экосистем // Антропогенная трансформация природной среды. 2017. № 3. С. 10–12.
2. Жерихин В. В. Усечение сукцессий: возможный механизм диверсификации биомов // Избранные труды по палеобиологии и филогенетике. М. : КМК, 2003. С. 173–188.
3. Линдеман Г. В. Зоогенные сукцессии в лесах // Успехи современной биологии. 2003. Т. 124, № 4. С. 307–317.
4. Thorn S., Chao A., Georgiev K. [et al.]. Estimating retention benchmarks for salvage logging to protect biodiversity // Nature Communications. 2020. № 11 (1). P. 1–8.
5. Kuuluvainen T., Aakala T. Natural Forest Dynamics in Boreal Fennoscandia: a Review and Classification // Silva Fennica. 2011. № 45 (2). P. 823–841.

6. Forsman J., Reunanen P., Jokimäki J., Monkkonen M. The effects of small-scale disturbance on forest birds: A meta-analysis // *Canadian Journal of Forest Research*. 2010. № 40 (3). P. 1833–1842.
7. Иванчина Л. А., Залесов С. В. Влияние типа леса на устойчивость еловых древостоев Прикамья // *Пермский аграрный вестник*. 2017. № 1 (17). С. 38–43.
8. Thorn S., Bässler C., Brandl R. [et al.]. Impacts of salvage logging on biodiversity: A meta-analysis // *Journal of Applied Ecology*. 2018. № 55 (1). P. 279–289.
9. Гриднева В. В. Трансформации подтаежных орнитоценозов в условиях современной лесозексплуатации : автореф. дис. ... к.б.н. Н. Новгород, 2019. 20 с.
10. Кабанец А. Г., Чуvasов Е. В., Сычиков А. В. Практика рубок ухода и санитарных рубок на Дальнем Востоке России: законное прикрытие незаконных рубок: обзор. Владивосток : Всемирный фонд дикой природы (WWF), 2016. 32 с.
11. Карта лесов РФ, окрашенная по преобладающим группам пород деревьев и сомкнутости древесного полога / сост.: С. А. Барталев, Д. В. Ершов, А. С. Исаев [и др.]. М. : ИКИ РАН, 2004. 1 с.
12. Sitbon T., Gossmann F., Lacaze B. Cartographie De l'occupation du sol à partir d'une classification orientée objet d'une image Pléiades: exemple d'une zone forestière de Russie après les incendies de l'été 2010 // *Photo interprétation European Journal of Applied Remote Sensing*. 2018. № 2 (1). P. 13–72.
13. Борисова Е. А., Курганов А. А., Марков Д. С. Озеро Большие Рассохи Ивановской области // *Самарская Лука: проблемы региональной и глобальной экологии*. 2019. № 4 (28). С. 130–136.
14. Гудина А. Н. Методы учета гнездящихся птиц: Картирование территорий. Запорожье : Дикое Поле, 1999. 241 с.
15. Keller V., Herrando S., Voříšek P. [et al.]. *European Breeding Bird Atlas 2: Distribution, Abundance and Change*. Barcelona : European Bird Census Council & Lynx Edicions, 2020. 960 p.
16. Шитиков В. К., Розенберг Г. С. Рандомизация и бутстреп: статистический анализ в биологии и экологии с использованием R. Тольятти : Кассандра, 2014. 314 с.
17. IUCN World Bird List (v11.1) / ed. by F. Gill, D. Donsker, P. Rasmussen. 2021. doi:10.14344/IUCN.ML.11.1
18. Johnston D. W., Odum E. P. Breeding bird populations in relation to plant succession on the Piedmont of Georgia // *Ecology*. 1956. № 37 (1). P. 50–62.
19. Naapanen A. Bird fauna of the Finnish forests in relation to forest succession // *Annales Zoologici Fennici*. 1965. № 2 (1). P. 153–196.
20. Naapanen A. Bird fauna of the Finnish forests in relation to forest succession // *Annales Zoologici Fennici*. 1966. № 3 (1). P. 176–200.
21. Morrison M. L. Bird Populations as Indicators of Environmental Change // *Current Ornithology*. 1986. № 3 (1). P. 429–451.
22. Bengtsson J., Nilsson S. G., Franc A., Menozzi P. Biodiversity, disturbances, ecosystem function and management of European forests // *Forest Ecology and Management*. 2000. № 132 (1). P. 39–50.
23. Vera F. *Grazing Ecology and Forest History*. New York : CAB International, 2000. 506 p.
24. Bunzel-Drüke M., Böhm C., Ellwanger G. [et al.]. *Naturnahe Beweidung und Natura 2000* / ed. by O. Zimball. Duderstadt : Heinz Sielmann Stiftung, 2015. 235 s.
25. Смирнова О. В., Торопова Н. А. Потенциальная растительность и потенциальный экосистемный покров // *Успехи современной биологии*. 2016. № 136 (2). С. 199–211.
26. Nogales M., González-Castro A., Rumeu B. [et al.]. Contribution by vertebrates to seed dispersal effectiveness in the Galápagos Islands: a community-wide approach // *Ecology*. 2017. № 98 (8). P. 2049–2058.
27. Olesen J., Damgaard C., Fuster F. [et al.]. Disclosing the double mutualist role of birds on Galápagos // *Scientific Reports*. 2018. № 57 (8). P. 1–11.
28. Pesendorfer M., Baker Ch., Stringer M. [et al.]. Oak habitat recovery on California's largest islands: Scenarios for the role of corvid seed dispersal // *Journal of Applied Ecology*. 2018. № 55 (3). P. 1185–1194.
29. Сташкевич Н. Ю., Шишкин А. С. Зоогенный фактор возобновления сосны кедровой сибирской в горно-таежных лесах Восточного Саяна // *Сибирский экологический журнал*. 2014. № 21 (2). С. 313–318.
30. Евстигнеев О. И., Мурашев И. А., Романов М. С. Сойка (*Garrulus glandarius*) и зоохория в лесных сообществах (на примере Неруссо-Деснянского полесья) // *Russian Journal of Ecosystem Ecology*. 2018. № 3 (1). С. 1–18.
31. Нечаев В. А., Нечаев А. А. Дикорастущие ягодные растения и птицы-карпофаги в таежной зоне юга Дальнего Востока России // *Сибирский экологический журнал*. 2012. № 19 (1). С. 97–106.
32. Evstigneev O. I., Korotkov V. N., Murashev I. A., Voevodin P. V. Zoochory and peculiarities of forest community formation: a review // *Russian Journal of Ecosystem Ecology*. 2017. № 2 (1). P. 1–16.
33. Недосекин А. А. Влияние колониальных поселений серой цапли на ее гнездовые местообитания в Европейском центре России : автореф. дис. ... к.б.н. М., 2003. 20 с.
34. Нагайцева Ю. Н. Влияние скопы на биогеоценозы ее гнездовых местообитаний // *Русский орнитологический журнал*. 2005. № 293 (14). С. 635–642.
35. Карякин И. В., Николенко Э. Г., Бакка С. В. Параметры особо защитных участков леса для хищных птиц – какими они должны быть, чтобы обеспечить сохранение гнездовых участков? // *Пернатые хищники и их охрана*. 2017. № 35 (1). С. 74–175.

36. Romanov M., Evstigneev O. Habitats of diurnal raptors and the Black Stork in relation to the spatial structure of forest cover // *Russian Journal of Ecosystem Ecology*. 2016. № 1 (1). P. 1–20.
37. Jokimäki J., Solonen T. Habitat associations of old forest bird species in managed boreal forest characterized by forest inventory data // *Ornis Fennica*. 2011. № 88 (2). P. 57–70.
38. Zawadzki G. Black woodpecker as an indicator species for multifunctional permanently sustainable forest management // *Sylvan*. 2020. № 164 (1). P. 604–615.
39. Pakkala T., Tiainen J., Piha M., Kouki J. 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*. 2018. № 413. P. 70–75.
40. Белов Д. А. Комплекс энтомофагов открыто живущих и минирующих членистоногих в городских насаждениях Москвы. Структура и особенности // *Вестник МГУЛ*. 2012. № 92 (9). С. 58–66.
41. Фридман В. С., Ерёмкин Г. С. Трёхпалый дятел (*Picoides tridactylus*) в Подмоскowie: популяционные тренды за последние 15 лет // *Бюллетень Московского общества испытателей природы. Отдел биологический*. 2003. № 108 (3). С. 3–15.
42. Pietrasz K., Chodkiewicz T., Sikora D. [et al.]. Keystone Role of Eurasian Beaver in Creating the Suitable Habitat over the Core Breeding Range for Forest Specialist Species the Three-Toed Woodpecker *Picoides tridactylus* // *Baltic forestry*. 2019. № 25 (2). P. 223–227.
43. Pakkala T., Kouki J., Piha M., Tiainen J. Phloem sap in fire-damaged Scots pine trees provides instant foraging opportunities for Three-toed Woodpeckers *Picoides tridactylus* // *Ornis Svecica*. 2017. № 27 (4). P. 144–149.
44. Roberge J-M., Mikusiński G., Svensson S. The white-backed woodpecker: Umbrella species for forest conservation planning? // *Biodiversity and Conservation*. 2008. № 17 (10). P. 2479–2494.
45. Хохлова Т. Ю., Яковлева М. В., Артемьев А. В. Белоспинный дятел *Dendrocopos leucotos* в Карелии // *Русский орнитологический журнал*. 2020. № 1904 (29). С. 1387–1393.
46. Martikainen P., Kaila L., Haila Y. Threatened Beetles in White-Backed Woodpecker Habitats // *Conservation Biology*. 1998. № 12 (2). P. 293–301.

References

1. Smirnova O.V., Aleynikov A.A. Problems and topical directions of biogeocenology and ecology of ecosystems *Antropogennaya transformatsiya prirodnoy sredy* = Anthropogenic transformation of the natural environment. 2017;(3):10–12. (In Russ.)
2. Zherikhin V.V. Succession truncation: a possible mechanism for biome diversification. *Izbrannye trudy po paleobiologii i filotsenogenetike* = Selected articles on paleobiology and phylogenetics. Moscow: KMK, 2003: 173–188. (In Russ.)
3. Lindeman G.V. Zoogenic successions in forests. *Uspekhi sovremennoy biologii* = Achievements of modern biology. 2003;124(4):307–317. (In Russ.)
4. Thorn S., Chao A., Georgiev K. [et al.]. Estimating retention benchmarks for salvage logging to protect biodiversity. *Nature Communications*. 2020;(11):1–8.
5. Kuuluvainen T., Aakala T. Natural Forest Dynamics in Boreal Fennoscandia: a Review and Classification. *Silva Fennica*. 2011;(45):823–841.
6. Forsman J., Reunanen P., Jokimäki J., Monkkonen M. The effects of small-scale disturbance on forest birds: A meta-analysis. *Canadian Journal of Forest Research*. 2010;(40):1833–1842.
7. Ivanchina L.A., Zalesov S.V. Influence of the forest type on the sustainability of spruce stands in the Kama region *Permskiy agrarnyy vestnik* = Perm Agrarian Bulletin. 2017;(1):38–43. (In Russ.)
8. Thorn S., Bässler C., Brandl R. [et al.]. Impacts of salvage logging on biodiversity: A meta-analysis. *Journal of Applied Ecology*. 2018;(55):279–289.
9. Gridneva V.V. Transformation of subtaiga ornithocenoses under the conditions of modern forest exploitation. PhD abstract. Nizhniy Novgorod, 2019:20. (In Russ.)
10. Kabanets A.G., Chuvasov E.V., Sychikov A.V. *Praktika rubok ukhoda i sanitarnykh rubok na Dal'nem Vostoke Rossii: zakonnoe prikrytie nezakonnykh rubok: obzor* = The practice of thinning and salvage logging in the Russian Far East: legal cover for illegal felling: an overview. Vladivostok: Vsemirnyy fond dikoy prirody (WWF), 2016:32. (In Russ.)
11. Bartalev S.A., Ershov D.V., Isaev A.S. [et al.]. (comp.). *Karta lesov RF, okrashennaya po preobladayushchim gruppam porod derev'ev i somknutosti drevesnogo pologa* = Forest map of the Russian Federation, colored according to the prevailing groups of tree species and the closeness of the tree canopy. Moscow: IKI RAN, 2004:1. (In Russ.)
12. Sitbon T., Gossmann F., Lacaze B. Cartographie De l'occupation du sol à partir d'une classification orientée objet d'une image Pléiades: exemple d'une zone forestière de Russie après les incendies de l'été 2010. *Photo interprétation European Journal of Applied Remote Sensing*. 2018;(2):13–72.
13. Borisova E.A., Kurganov A.A., Markov D.S. Lake Bolshiye Rassokhi, Ivanovo region. *Samarskaya Luka: problemy regional'noy i global'noy ekologii* = The Samara Bend: problems of regional and global ecology. 2019;(4): 130–136. (In Russ.)

14. Gudina A.N. *Metody ucheta gnezdyashchikhysya ptits: Kartirovanie territoriy* = Methods for counting nesting birds: Area Mapping. Zaporozh'e: Dikoe Pole, 1999:241. (In Russ.)
15. Keller V., Herrando S., Voříšek P. [et al.]. *European Breeding Bird Atlas 2: Distribution, Abundance and Change*. Barcelona: European Bird Census Council & Lynx Edicions, 2020:960.
16. Shitikov V.K., Rozenberg G.S. *Randomizatsiya i butstrep: statisticheskiy analiz v biologii i ekologii s ispol'zovaniem R* = Randomization and Bootstrap: Statistical Analysis in Biology and Ecology Using R. Tol'yatti: Kassandra, 2014:314. (In Russ.)
17. Gill F., Donsker D., Rasmussen P. (ed.). *IOC World Bird List (v11.1)*. 2021. doi:10.14344/IOC.ML.11.1
18. Johnston D.W., Odum E.P. Breeding bird populations in relation to plant succession on the Piedmont of Georgia. *Ecology*. 1956;(37):50–62.
19. Haapanen A. Bird fauna of the Finnish forests in relation to forest succession. *Annales Zoologici Fennici*. 1965;(2):153–196.
20. Haapanen A. Bird fauna of the Finnish forests in relation to forest succession. *Annales Zoologici Fennici*. 1966;(3):176–200.
21. Morrison M.L. Bird Populations as Indicators of Environmental Change. *Current Ornithology*. 1986;(3):429–451.
22. Bengtsson J., Nilsson S.G., Franc A., Menozzi P. Biodiversity, disturbances, ecosystem function and management of European forests. *Forest Ecology and Management*. 2000;(132):39–50.
23. Vera F. *Grazing Ecology and Forest History*. New York: CABI Publishing, 2000:506.
24. Bunzel-Drüke M., Böhm C., Ellwanger G. [et al.]. *Naturnahe Beweidung und Natura 2000*. Duderstadt: Heinz Sielmann Stiftung, 2015:235.
25. Smirnova O.V., Toropova N.A. Potential vegetation and potential ecosystem cover. *Uspekhi sovremennoy biologii* = Achievements of modern biology. 2016;(136):199–211. (In Russ.)
26. Nogales M., González-Castro A., Rumeu B. [et al.]. Contribution by vertebrates to seed dispersal effectiveness in the Galápagos Islands: a community-wide approach. *Ecology*. 2017;(98):2049–2058.
27. Olesen J., Damgaard C., Fuster F. [et al.]. Disclosing the double mutualist role of birds on Galápagos. *Scientific Reports*. 2018;(57):1–11.
28. Pesendorfer M., Baker Ch., Stringer M. [et al.]. Oak habitat recovery on California's largest islands: Scenarios for the role of corvid seed dispersal. *Journal of Applied Ecology*. 2018;(55):1185–1194.
29. Stashkevich N.Yu., Shishikin A.S. Zoogenic factor for renewing Siberian cedar pine in the mountain-taiga forests of the Eastern Sayan. *Sibirskiy ekologicheskiy zhurnal* = Siberian journal of ecology. 2014;(21):313–318. (In Russ.)
30. Evstigneev O.I., Murashev I.A., Romanov M.S. Jay (*Gargulus glandarius*) and zoochory in forest communities (on the example of the Nerusso-Desna woodland). *Russian Journal of Ecosystem Ecology*. 2018;(3):1–18. (In Russ.)
31. Nechaev V.A., Nechaev A.A. Wild berry plants and carpophagous birds in the taiga zone of the south of the Russian Far East. *Sibirskiy ekologicheskiy zhurnal* = Siberian journal of ecology. 2012;(19):97–106. (In Russ.)
32. Evstigneev O.I., Korotkov V.N., Murashev I.A., Voevodin P.V. Zoochory and peculiarities of forest community formation: a review. *Russian Journal of Ecosystem Ecology*. 2017;(2):1–16.
33. Nedosekin A.A. Influence of colonial settlements of the gray heron on its nesting habitats in the European center of Russia. PhD abstract. Moscow, 2003:20. (In Russ.)
34. Nagaytseva Yu.N. Influence of the osprey on the biogeocenoses of its nesting habitats *Russkiy ornitologicheskiy zhurnal* = Russian journal of ornithology. 2005;(293):635–642. (In Russ.)
35. Karyakin I.V., Nikolenko E.G., Bakka S.V. Parameters of specially protected forest areas for birds of prey - what should they be like to ensure the preservation of nesting areas? *Pernatye khishchniki i ikh okhrana* = Feathered predators and their protection. 2017;(35):74–175. (In Russ.)
36. Romanov M., Evstigneev O. Habitats of diurnal raptors and the Black Stork in relation to the spatial structure of forest cover. *Russian Journal of Ecosystem Ecology*. 2016;(1):1–20.
37. Jokimäki J., Solonen T. Habitat associations of old forest bird species in managed boreal forest characterized by forest inventory data. *Ornis Fennica*. 2011;(88):57–70.
38. Zawadzki G. Black woodpecker as an indicator species for multifunctional permanently sustainable forest management. *Sylvan*. 2020;(164):604–615.
39. Pakkala T., Tiainen J., Piha M., Kouki J. 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*. 2018;(413):70–75.
40. Belov D.A. Complex of entomophages of openly living and mining arthropods in urban plantings of Moscow. Structure and features. *Vestnik MGUL* = Bulletin of Moscow State Forest University. 2012;(92):58–66. (In Russ.)
41. Fridman V.S., Eremkin G.S. Three-toed woodpecker (*Picoides tredredtilus*) in the Moscow region: population trends over the past 15 years. *Byulleten' Moskovskogo obshchestva ispytateley prirody. Otdel biologicheskii* = Bulletin of Moscow Society of Naturalists : Biological Series. 2003;(108):3–15. (In Russ.)
42. Pietrasz K., Chodkiewicz T., Sikora D. [et al.]. Keystone Role of Eurasian Beaver in Creating the Suitable Habitat over the Core Breeding Range for Forest Specialist Species the Three-Toed Woodpecker *Picoides tridactylus*. *Baltic forestry*. 2019;(25):223–227.
43. Pakkala T., Kouki J., Piha M., Tiainen J. Phloem sap in fire-damaged Scots pine trees provides instant foraging opportunities for Three-toed Woodpeckers *Picoides tridactylus*. *Ornis Svecica*. 2017;(27):144–149.



44. Roberge J-M., Mikusiński G., Svensson S. The white-backed woodpecker: Umbrella species for forest conservation planning? *Biodiversity and Conservation*. 2008;(17):2479–2494.
45. Khokhlova T.Yu., Yakovleva M.V., Artem'ev A.V. White-backed woodpecker *Dendrokopos leukotos* in Karelia *Russkiy ornitologicheskiy zhurnal* = Russian journal of ornithology. 2020;(1904):1387–1393. (In Russ.)
46. Martikainen P., Kaila L., Haila Y. Threatened Beetles in White-Backed Woodpecker Habitats. *Conservation Biology*. 1998;(12):293–301.