

# ДЯТЛЫ КАК ЭКОСИСТЕМНЫЕ ИНЖЕНЕРЫ: НОВОЕ ПОНИМАНИЕ БИОЦЕНОТИЧЕСКОЙ РОЛИ

В. С. Фридман

Московский государственный университет имени М. В. Ломоносова, Москва, Россия  
vl.friedmann@gmail.com

**Аннотация.** Современная лесная парадигма описывает устойчивость лесных сообществ как баланс между образованием «окон» или «прорывов» лесного полога и восстановлением его элементов в ходе популяционной жизни деревьев и кустарников. Их пространственная структура складывается из совокупности нарушений, находящихся на разных стадиях «зарастания» (мозаично-циклическая концепция организации экосистемы). В развитие обеих концепций реконструируется роль дятловых птиц в данной динамике, в зависимости от видов лесных биомов и степени их нарушенности. Показано, что биоценотическая роль дятлов несводима к обычно упоминаемым «поставщикам дупел» и «санитарам леса»: то и другое – производные главной роли: их участия в воспроизводстве мозаичной структуры лесного полога, с характерной для данного биома архитектурой крон и составом деревьев-средообразователей первого яруса (вертикальное и горизонтальное измерения сложности организации лесного полога). Благодаря этому дятлы участвуют в «посмертии дерева»: плотность подолбов разной площади и глубины, оставшихся от кормодобывания разных видов дятлов, поддерживает скорость разложения мертвой древесины, оптимальную для данного лесного ценоза. И наоборот: устойчивость обитания дятлов на данной территории зависит от обилия мертвой древесины, особенно у специализированных видов – белоспинного *Dendrocopos leucotos*, трехпалого *Picoides tridactylus*, среднего *D. medius*, или их американских аналогов – *P. arcticus*, *P. tridactylus dorsalis*, *P. t. bacatus*, *D. albobarvatus*. Для ее осуществления необходимо все биоразнообразие дятлов, не просто отдельные виды, чем большее число видов дятлов совместно обитает на одной территории, тем сложнее организация лесного полога, воспроизводимая их деятельностью, почему биоразнообразие дятловых растет с увеличением натуральности лесного массива, а в ряду разных типов лесных биомов – от бореальных лесов к влажным тропическим. Дятлы действуют сопряженно с дереворазрушающими грибами, перенося их при долблении. И наоборот: дятлы используют «грибные» разрушения древесины как сигналы для «запуска» гнездостроения или выбора кормового метода, адекватного данному субстрату. Поражение ствола бактериальной и/или грибной инфекцией (от размягчения до образования полостей) – условие успешного осуществления дятлами того и другого. Обсуждается индикаторная роль дятлов (биоразнообразие группы в целом и присутствия отдельных видов, особенно специализированных) в лесных биогеоценозах. Показаны ее нарушения в связи с урбанизацией, «освобождающей» те или иные виды дятлов (даже специализированные) от биоценотических ограничений, заданных А-В).

**Ключевые слова:** дятлы, системная экология, биогеоценология, популяционная биология, жизненные стратегии, территориальное поведение, кормодобывание, гнездостроение, гнездовая сеть, ключевые виды, гар-парадигма

**Благодарности.** Сердечно признателен Владимиру Трофимовичу Бутьеву, в 1980-е годы привлекшему меня к изучению поведения и биологии дятлов, к поиску литературы для готовившихся видовых очерков по дятлам в «Птицах СССР»; Ольге Всеволодовне Смирновой, познакомившей со своими взглядами на динамическую устойчивость лесного сообщества, роль животных – источников нарушений в ее поддержании. Без обсуждения с ними, их вопросов и критики не было бы мысли, изложенной в настоящей статье, оно стало компасом, подсказывающим, на что обратить внимание в собственных наблюдениях и в поиске публикаций по теме.

**Для цитирования:** Фридман В. С. Дятлы как экосистемные инженеры: новое понимание биоценотической роли // Russian Journal of Ecosystem Ecology. 2024. Vol. 9 (1). <https://doi.org/10.21685/2500-0578-2024-1-1>

# WOODPECKERS AS ECOSYSTEM ENGINEERS: A NEW UNDERSTANDING OF THE BIOCEBOTIC ROLE

V. S. Fridman

Moscow Lomonosov University, Russia, Moscow  
vl.friedmann@gmail.com

**Abstract.** The modern gap paradigm describes the sustainability of forest communities as a dynamic process. This is a balance between the formation of "windows" or "breakthroughs" of the forest canopy and the restoration of its elements during the population life of trees and shrubs. The spatial structure of forest communities consists of a set of disturbances that are at different stages of "overgrowth" (this is the so-called mosaic-cyclic concept of ecosystem organization). By developing both concepts, we reconstruct the role of woodpeckers in these dynamics, depending on the types of forest biomes and their disturbance degree. We have shown that: the biocenotic role of woodpeckers cannot be reduced to the commonly mentioned "suppliers of hollows" and "forest orderlies". Both roles are derivatives of the participation of these birds in the reproduction of the mosaic structure of the forest canopy, with the architecture of the crowns characteristic of a given biome and the composition of edificator trees of the 1st tier (vertical and horizontal complexity dimensions of the organization of the forest canopy). Thanks to this, woodpeckers participate in the "after-death of a tree": the density of hollows of different areas and depths, left over from the foraging of different species of woodpeckers, maintains the rate of decomposition of dead wood, optimal for a given forest cenosis. And vice versa: the stability of woodpecker habitat in a given area depends on the abundance of dead wood, especially for specialized species – white-backed *Dendrocopos leucotos*, three-toed *Picoides tridactylus*, middle *D. medius*, or their American analogues – *P. arcticus*, *P. tridactylus dorsalis*, *P. t. bacatus*, *D. albobarvatus*. This biocenotic role to be fulfilled needs the entire biodiversity of woodpeckers, not just individual species. The greater is the number of woodpecker species living in one territory, the more complex is the organization of the forest canopy reproduced by their activities. Therefore, woodpecker biodiversity increases with increasing naturalness of the forest, and in different types of forest biomes – from boreal forests to tropical rainforests. Woodpeckers act in conjunction with wood-destroying fungi, transferring them when chiseling. And vice versa: woodpeckers use wood destruction caused by fungi as signals to "start" nest building or select a feeding method adequate for a given substrate. The defeat of the trunk by bacterial and/or fungal infection, ranging from softening to the formation of cavities, is in many ways a condition for the successful implementation of both. The indicator role of woodpeckers (the biodiversity of the group as a whole and the presence of individual species, especially specialized ones) in forest biogeocenoses is discussed. Violations of this role are shown in connection with urbanization, which "frees" certain species of woodpeckers (even specialized ones) from the biocenotic restrictions set by A-C).

**Keywords:** woodpeckers, ecosystem ecology, population ecology, life strategies, territoriality, feeding behaviour, nest building, nest web, key species, gap-paradigm

**Acknowledgments.** I am sincerely grateful to Vladimir Trofimovich Butyev, who in the 1980s attracted me to the study of the behavior and biology of woodpeckers, to the search for literature for the species essays that were being prepared on woodpeckers in "Birds of the USSR"; Olga Vsevolodovna Smirnova, who introduced her views on the dynamic stability of the forest community, the role of animals as sources of disturbances in its maintenance. Without discussion with them, their questions and criticism, there would not have been the idea presented in this article; it became a compass, telling me what to pay attention to in my own observations and in the search for publications on the topic.

**For citation:** Fridman V. S. Woodpeckers as ecosystem engineers: a new understanding of the biocenotic role. Russian Journal of Ecosystem Ecology. 2024;9(1). (In Russ.). Available from: <https://doi.org/10.21685/2500-0578-2024-1-1>

## Дятлы как ключевые виды лесного ценоза: традиционное представление

Настоящих дятлов п/сем. *Picinae* (с исключением вертишейек и дятелков) традиционно считают ключевыми видами лесных сообществ, англ. *key species*, или экосистемными инженерами (*ecosystem engineers*) [1]. Чаще всего это объясняется двумя функциями:

1) активное долбление дупел, гнездовых и ночевочных (владельцы внегнездовых территорий). Строители дупел чаще всего гнездятся там однократно (или ночуют только одну осень-зиму, даже когда этот участок занят круглогодично), хотя и повторно используют их регулярно, и не только малодолбящие виды (большой пестрый дятел *Dendrocopos major*) [2–4], но и самые специализированные к долблению (трехпалый *P. tridactylus*) [5].

Возникает «фонд» пустующих дупел: несколько следующих лет (4–7, максимально до 10 и 30) их заселяют разные виды птиц-вторичных дуплогнездящих, млекопитающих, общественных насекомых, в тропиках – амфибий и рептилий [4, 6]. Они занимаются также другими дятлами, включая «доделку» и «укрупнение» малодолбящими видами дупел более мелких, как зеленый *Picus viridis* – большого пестрого дятла, золотой *Colaptes auratus* – волосатого *D. villosus* [7]. Виды, гнездящиеся в дятловых дуплах, часто считают зависимыми от присутствия видов, их продуцирующих. Помимо дятлов, к последним относятся долбящие дупла азиатские бородастики *Megalaimidae*, выщипывающие их в гнилой древесине синицы-гаички *Poecile spp.*, гренадерки *Lophophanes cristatus* в умеренных широтах, и «выгрызающие» дупло трогоны *Trogonidae* в тропиках. Совокупность тех и других обозначают как «гнездовую сеть» (англ. *nest web*): см. примеры «сетей» Центра Нечерноземья [3], Беловежской Пущи [4], Южного Приморья [8], Британской Колумбии [9], Атлантического леса в Аргентине [10];

2) роль «санитаров леса» – пресечение вспышек массового размножения «вредителей»: разных видов насекомых-фитофагов, в том числе ксилофагов (короедов, лубоедов, заболонников, древоотцев, златок и усачей, муравьев-древоточцев), голых гусениц и других листогрызущих, тлей и т.д. [2, 11–12].

Она распадается на две составляющие. Первая – пресечение резидентными особями потенциально возможных вспышек «вредителей». Здесь важнее всего виды-специалисты (*D. leucotos*, *P. tridactylus*, *D. medius* и т.д.): лишь они используют кормовые методы, сложные в осуществлении, долгие по времени, но самые уловистые, поскольку лучше всего проникают в субстрат для зондирования и схватывания жертв [13]. Эти методы включают в себя разные виды долбления и сбора с поверхности последнего. Для специализированных видов дятлов структура субстрата (живая или мертвая древесина, развитие корки с ее сложной поверхностью, чечевички и механические повреждения и т.д.) важнее места кормления, в смысле конкретного типа леса и микростадий внутри кроны (особенно белоспинному и трехпалому, 14–15). Для генералистов (это прежде всего *D. major*, *D. villosus*, *D. pubescens*), наоборот, местообитание важнее типа субстрата.

Действительно, оба трехпалых дятла *P. tridactylus*, *P. arcticus* весьма эффективны в контроле численности короедов, белоспинный *D. leucotos* – заболонников, лубоедов и древоотцев, средний *D. medius* и малый пестрый

*D. minor* – голых листогрызущих гусениц (первые два – круглый год, последние – в гнездовое время, гусеницами активно кормят птенцов) [2, 12, 16] и т.д.

### Специализация и жизненные стратегии дятлов: значение для контроля фило- и ксилофагов

Для разных видов дятлов и типов лесных биомов показана достаточность определенной численности вида-специалиста для исключения вспышек массового размножения его «типовых» жертв, скажем, трехпалого в горных ельниках Швейцарии [17]. При меньшем уровне численности; или если лесные массивы данной территории слишком молодые и/или фрагментированные; или когда из-за воздействия рекреации, санитарных рубок, других лесохозяйственных мероприятий обилие мертвой древесины падает ниже порога, поддерживающего поселения данных видов (~20 м<sup>3</sup>/га) [17–19], птицы не могут ликвидировать происходящую вспышку. В этом случае места регулярного кормления владельцев участков «накрывают» не все пространство массива, а они сами слишком привязаны к ним, к постоянным маршрутам каждодневных обследований, чтобы мочь сконцентрироваться в очаге размножения «вредителя» [13].

Так, белоспинный и трехпалый дятлы – индикаторы малонарушенных хвойных или лиственных лесов – встречаются на лесных участках площадью более 100 га с обилием сухостойной древесины не менее 20 м<sup>3</sup>/га. Это в пять раз меньше, чем в малонарушенных лесах, но в пять-десять больше, чем в эксплуатируемых. Такие леса, даже существенно измененные и нарушенные (*seminal forest*), могут быть долговременными рефугиумами биоразнообразия [13]. Показана важность обилия мертвой древесины в местообитаниях среднего дятла, ее роль как зондируемого субстрата наравне с коркой крупноразмерных дубов и грабов, вопреки прежнему мнению о кормлении *D. medius* лишь на живых стволах [20].

Поэтому, кроме уровня численности вида в данной местности, предотвращение вспышек прямо пропорционально жесткости территориальных связей резидентных особей данного вида, их внутри- и межгодовому постоянству. Она максимальна у видов-специалистов, где многолетне-постоянные пары используют многолетне-постоянные же участки обитания: крупные (1–2 км<sup>2</sup>), с крайне стабильным расположением в пространстве как участка в целом, так и «кружева» мест кормлений владельцев. Конфигурация всего участка и областей использования

внутри него здесь сохраняется при смене хозяев (случающейся раз в несколько лет, реже – ежегодно), почему постоянна десятилетиями. См. данные по белоспинному и трехпалому дятлам в сравнении с генералистом большим пестрым [2, 13, 20].

Нетерриториальным особям данных видов (они образуют «подвижный резерв» популяции), напротив, присущи дальние и быстрые перемещения, особенно самкам. Скажем, приток птиц из Карелии поддерживает уязвимую финскую популяцию *D. leucotos*, бывшую в 1990–2000-е гг. на грани вымирания и восстанавливающуюся крайне медленно [21]. Трехпалые дятлы совершают дальние перемещения, в том числе с выходом за пределы лесной зоны: в них могут участвовать и постоянные пары, начинающие размножение в местах остановок [2] и т.д.

У видов-генералистов (в Евразии большой пестрый и желна *Dryocopus martius*, в Неоарктике волосатый и пушистоперый *D. pubescens* дятлы) участки особей-резидентов намного подвижнее. Расположение их самих и функциональных зон внутри (различающихся доминирующим использованием – кормление, токование, поиск места для гнезда, ночлег, строительство гнезд при долговременном обитании и пр.) сильнее варьирует в течение года, между разными стадиями годового цикла, и в разные годы, если птицы используют его несколько лет.

Однако они значимо чаще меняют его расположение в пределах массива, обычно также с распадом пар на осень-зиму, даже когда следующей весной они воссоединяются в прежнем составе. Территориальные и брачные связи этих видов в целом «подвижнее», но это движение «крупномасштабнее»: происходит на меньшие расстояния и случается чаще [2].

Второй, наиболее подробно изученный, аспект «санитарной» роли дятлов в лесных биоценозах (иногда и не только [2]) – концентрация в очаге размножения «вредителей», если вспышка уже произошла. Это делают особи «подвижного резерва» популяции: вместе с другими видами, прежде всего певчих птиц, они активно уничтожают корм, ставший вдруг массовым и легкодоступным. Так мобилизуются все виды дятлов, специалисты и генералисты: благодаря этому численность нетерриториальных особей, приходящих издалека, быстро растет, как в ельниках Подмосковья, погибших от вспышек короледа-типографа, повторяющихся регулярно в области, начиная с 1998 г.

Концентрация дятлов, ликвидирующих очаг, идет наиболее скоро во внегнездовое время, особенно если вспышка совпала с недолгим сезонным весенним перемещением или, подольше,

позднелетних, переходящих в осенние [22, 23]. То же зафиксировано в смешанных или широколиственных лесах Центра Нечерноземья, бореальных и хвойно-широколиственных лесах Северной Америки (особенно когда вспышка массового размножения короедов родов *Ips*, *Dendroctonus* и прочих вызвана нарушением древостоя пожарами, рубками, ветровалами) и, видимо, представляет собой общее явление [2, 12, 24].

Разные виды дятлов кормятся здесь бок о бок, без следования присущим им биотопическим привязанностям и предпочитаемым кормовым методам, не говоря уж о соблюдении территориальных запретов. И наоборот, последние четко прослеживаются у владельцев участков: поэтому разные виды дятлов часто сопровождают многовидовые синичьи стаи, но почти исключительно поодиночке, без кормления разных видов вблизи друг от друга. Однако в очагах массового размножения филло- или ксилофагов виды-специалисты и генералисты ведут себя равно неспециализированно. Пищевые объекты они главным образом высматривают и схватывают с субстрата или выковыривают, неглубоко зондируя разрушающиеся субстраты – древесину, почки, реже – почву или опад на ней. Специализированные же кормовые методы (долбление древесины у пестрых, копанье у зеленых дятлов и пр.) предполагают глубокое проникновение в субстрат и схватывание корма «вслепую», после значительных, долгих подготовительных действий [3].

Вероятность предотвращения вспышки массового размножения отдельных вредителей (короеды, листовертки, пяденицы) положительно связана с уровнем численности видов, специализирующихся на добыче каждого из них, а также – но заметно слабее – с общим уровнем численности всех дятловых птиц и разнообразием населения разных видов по Шеннону [11, 12, 24].

После ликвидации очага дятлы исчезают оттуда, весной мы не видим их гнездования в ближайших массивах. Они не гнездятся в большинстве из тех случаев, когда очаг настолько велик, что служит источником корма в течение нескольких лет, там появляются лишь проходящие особи. Гнездование в ближайших окрестностях, даже когда сделалось регулярным (у трехпалого дятла вокруг короедников в Подмосковье в 2001–2003 гг. и позднее), происходит за счет не «осаживания» таких птиц, но прибытия резидентов из соседних массивов, где вид регулярно гнездится или начал гнездиться в последние годы [22–24].

В меньшинстве случаев отдельные особи из очага все же «оседают» на гнездовании,

и размножаются там на протяжении от одного до пяти сезонов, но потом все равно исчезают. Виды-генералисты так делают значительно чаще, их гнездование продолжается дольше, у специалистов – значительно реже, если только они не гнездились рядом до вспышки, тогда резиденты захватывают ее своими участками. См. данные по *D. villosus*, *D. pubescens*, *P. tridactylus*, *P. arcticus*, прибывшим в короедники в хвойных лесах США [24].

### Обе функции дятлов в малонарушенных лесах неважны

Однако сегодня оказывается, что обе экологические функции дятлов вторичны и производны от главной – участия в воспроизводстве существующих мозаик растительности с типичной для них «архитектурой» крон, с прорывами или окнами между ними. Одновременно они обеспечивают «посмертие» деревьев-средообразователей первого яруса, завершивших жизненный путь, с максимизацией образования мертвой древесины и стабилизации скорости ее разложения на уровне, необходимом для данного ценоза.

Причины этого следующие. Обе ценотические роли дятлов, проанализированные выше, несущественны в малонарушенных лесах, развивающихся в спонтанном режиме (единичных в Европе, малочисленных в Европейской части б. СССР и более обильных в Азиатской). Там зафиксирован максимум сложности структуры ценоза (англ. *naturalness*, дальше переводимое как «нетронутость»: нарушения ее разрушают и упрощают). Она оценивается разнообразием разнотипных мозаик, слагающих лесной полог по вертикали (кроны разной архитектуры с более или менее глубокими «прорывами» между ними) и по горизонтали (парцеллярная мозаика растительности, включая кустарниковый и травянистый ярус, сопряженная с таковой форм рельефа, типов почв и пр.) [13, 19, 25–27].

Это всевозможные разрежения древесного яруса во всем диапазоне их размеров и глубины: от полян и редин через «окна», возникшие из-за выпадения самых старых деревьев первого яруса, до разноразмерных «прорывов» полога, не достигающих до земли, созданных усыханием части ветвей или уничтожением листвы гусеницами, пилильщиками и другими филофагами. Далее, это максимум обилия ( $m^2/ga$ ) и разнообразия форм мертвой древесины, так называемого «посмертия дерева» (сухостой поодиночке и группами, валеж и т.д.). Это разнообразие крон разных видов деревьев-средообразователей первого яруса и высот их расположения друг

относительно друга вследствие смешанности и разновозрастности древостоя, сопряженное с разнообразием форм микро- и мезорельефа, положительных и отрицательных, сообразно различиям их почвенно-влажностных условий [13, 19, 25–27].

В малонарушенных лесах максимально разнообразие форм и размеров «вкраплений» мелколиственных видов деревьев в бореальных лесах или хвойных деревьев широколиственных, к тому же привязанных к соответствующим формам рельефа («пятна» в бывших редирах и «окнах», «полосы» вдоль водотоков и заболачиваний, созданных активностью бобров *Castor fiber*). Напротив, в измененных лесах (рекреационных или коммерческих, *exploited forests*) они точечны и случайно разбросаны по массиву. Та же картина распределения присуща более или менее восстановленным «пятнам» нарушений эндогенного характера – ветровалам, пожарищам, заболачиваниям с гибелью леса и пр. В лесах, развивающихся в спонтанном режиме, они минимальны по площади, точечны и случайно разбросаны по массиву или лентовидно вытянуты вдоль водотоков; в нарушенных, наоборот, крупноразмерны и собраны в группы [13, 19, 25–27].

Хозяйственная эксплуатация (рубки, рекреация, связанные с ней пожары, вспышки «вредителей леса», сенокосы и огороды на вырубках, сбор хвороста или выпас скота) на эндогенную мозаичность лесного массива «накладывает» сеть внешних нарушений, тем большую, чем сильнее нагрузка и разрушительнее использование. Ее «пятна» крупнее, соединены друг с другом, инсуляризуют массив как дорожно-тропичная сеть. Что хуже всего, они не постоянны, но «растут», увеличиваясь и сливаясь друг с другом. Единый массив превращается в «архипелаг», на каждом «острове» которого это дробление с разъединением участков исходных сообществ нарушениями повторяется снова и снова [13, 19, 25–27].

В малонарушенных лесах максимально разнообразие полога «по вертикали»: разновысотность деревьев одного яруса, разнообразие диаметров стволов, измеренных на высоте груди; в зоне бореальных лесов там повышена доля крупнотравяных и старых лиственных деревьев, в зоне широколиственных – темнохвойных. Все пять аспектов с разной стороны характеризуют структурную сложность ценоза, давая возможность количественной оценки «нетронутости» (или наоборот, производности и нарушенности) [19, 29–31].

Современные массивы такого рода (Беловежская пуца, разновозрастные дубравы «Калужских засек» и пр.) испытали хозяйственную

эксплуатацию в прошлом, утратили крупных средообразователей, тура *Bos primigenis* и зубра *Bison bonasus*, почему являют собой лишь некоторое приближение к доагрикультурным лесам, как они выглядят в реконструкциях [26, 28]. Они простирались некогда по всей Восточно-Европейской равнине: лесной полог там был еще разнообразнее и «ажурнее» (больше разноразмерных «прорывов» и «окон» на единицу площади), за счет исключительно высокой разновозрастности и разнородности древостоя, а также включения нелесных участков.

Внутри этого леса «от моря до моря» с севера на юг рос процент площади, занятой «островами» лугово-степных участков, их средний размер и связность между собой, болотных и тундроподобных участков – в обратном направлении. Они создавались средообразующей деятельностью ключевых видов животных, прежде всего исчезнувших зубров и туров, бобров, ныне восстановленных и массовых, и многих других, действующих и сейчас [25]. Средообразующая активность каждого «экосистемного инженера» рождала свое «кружево» нарушений и в своем масштабе пространства, со своей скоростью «зарастания» в ходе вторичных сукцессий. «Накладываясь» наподобие слоев ГИС, включаясь друг в друга как матрешки, «следы» их жизнедеятельности создают максимум эндогенной мозаичности ценоза [25]. Ныне от него сохранились только «осколки», однако достаточные для сложения в непротиворечивую реконструкцию и определения измененности современных лесов сравнением с этим образцом [26]. Количественно последняя оценивается как потеря «натуральности» лесного сообщества [19, 29, 30].

### **В малонарушенных лесах «потребителям» хватает естественных дупел**

После «ранжирования» лесов по нетронутости обнаруживается, что при низком уровне нарушений и развитии леса в спонтанном режиме дятлы как «производители» дупел избыточны, всем потенциальным «жильцам» хватает естественных [4, 6, 9]. Это верно даже для многих нарушенных и производных лесов, отчасти сохранивших природный облик («полуприродные» леса, англ. *seminal forests*). Они достаточно старые (спелые и приспевающие, реже средневозрастные), с вкраплениями мелколиственных пород, где сухостой, крупные и нестандартные деревья не удалены полностью, с промежуточными значениями разнообразия по пяти вышеназванным аспектам архитектуры,

т.е. с известной сохранностью компонентов, «оставшихся» от исходного биогеоценоза [32].

В первых и даже во вторых дятлы как «производители» дупел отнюдь не существенны, природных достаточно [4, 6, 9, 32, 33]. Такие леса также достаточно захлаплены, а часть «потребителей» из гнездовых сетей вполне довольствуется полудуплами и другими нишами/укрытиями [34]. Больше того, сами дятлы для долбления дупел предпочитают именно те деревья и места на них, где всего вероятнее появление и естественных дупел, пусть много медленнее: стволов и участков ствола с наиболее мягкой древесиной (сравнительно с прочими видами деревьев или с другими участками того же ствола/сука) [35], особенно если они или сердцевина ствола размягчены дереворазрушающими грибами или бактериальными гнилями, распространившимися через трещины, морозобоины, сломанные или выгнившие сучки и прочие «ворота» инфекции [36]. От всего этого дятлы сильно зависимы, настолько, что бросят почти завершенное дупло, наткнувшись на внутренний сук, свилеватость или иной участок древесины, не утратившей «здоровой» жесткости [37]. По той же причине поиск места для гнезда территориальными парами разных видов дятлов (а потом – и долбление дупел) происходит в местах с наибольшими шансами отыскать и естественное дупло, именно где внутри участка сконцентрированы сухие, усыхающие, частично поврежденные и/или заселенные грибами деревья [35–37].

Наконец, дятловые дупла слишком «долгоживущи». Птицы выдалбливают их в слишком толстых стволах, расходуя дополнительно силы и время на удлинение их «жизни» в лесу, хотя могли бы выбрать потоньше. Это снижает зависимость от них вторичных дуплогнездников. Самые «долгоживущие» дупла у видов-генералистов: большого пестрого, желны и хохлатой желны *D. pileatus*, волосатого дятла. Наоборот, у эффективных «контролеров» массового размножения филло- и ксилофагов – малого, трехпалого, белоспинного и т.д. – дупла самые «короткоживущие», полезные другим видам только год-два после постройки [4, 7, 38, 39].

Слишком долгоживущие дупла полезны и самим дятлам. Накопление на участках старых дупел учащает повторное гнездование в них. Для всех выдалбливателей – дятлов, поползней и гаичек это выгоднее долбления заново: данные пары раньше гнездятся, у них выше размер кладки и пр. [51]. Однако повторно использовать дупла возможно не везде: нужно многолетнее постоянство участков обитания, в известных владельцу районах которого (там ежегодно подыскивается место для гнезда) копят старые

дупла. Последние не должны удаляться при уходе за лесом, не уничтожаться отдыхающими, не заниматься скворцами и другими «пользователями», которых владельцы не в состоянии вытеснить и пр. Для специализированных видов, вроде трехпалого дятла, первое наблюдается лишь в малонарушенных лесах, где фиксируется необычно высокий (почти четверть!) процент гнездования в старых дуплах, и большой успех размножения подобных пар [5]; для желны, большого пестрого дятла и других генералистов – в более широком спектре лесных ландшафтов, в том числе в «полуприродных» лесах [7, 51]. Так или иначе, лучшее состояние лесного массива, с большим разнообразием видов как дятлов, так и вторичных дуплогнездников, снижает значение долбления ими дупел даже для самих дятлов.

Вследствие всего вышеописанного, «предложение» дятловых дупел на всех континентах есть функция такового дупел естественных, а не независимая величина. По всему миру плотность дятловых дупел значимо выше в климатических и ландшафтных условиях, способствующих образованию гнилей. Это повышенные температура и влажность, а также приречные и особенно пойменные местообитания [6, 8]. Леса Австралийской области, где нет дятлов, бородастиков и прочих выдалбливателей, отличаются их максимальным обилием сравнительно со всеми прочими (даже с Неотропической областью, где больше всего видов дятлов на единицу площади) и высоким разнообразием вторичных дуплогнездников [6].

Долбление дупел критически важно лишь в некоторых лесах: достаточно молодых, с однородными древостоями, где «захламенность» устранена санитарными рубками и рубками ухода, исключившими пользование естественными дуплами [4, 9].

### **Противоречивость роли дятлов как «лесных санитаров»**

Роль дятлов как «санитаров леса» сомнительна по следующим причинам. В лесах, развивающихся в спонтанном режиме, дятлы попросту не нужны в этом качестве: филло- и ксилофаги почти не дают «вспышек» массового размножения, само их наличие – признак нарушения древостоев, потерянной «натуральности». Именно в этих лесах среди дятлов доминируют виды-специалисты, наилучшие «контролеры» подобных вспышек, численность видов-генералистов минимальна, их население сильно меняется по годам, они часто меняют местообитания и пр. [2, 13, 31].

Контроль вспышек массового размножения «вредителей леса» важнее всего в *seminatural forests*: сохраняя природный облик, они достаточно изменены для их регулярного повторения [40]. С ростом антропогенной трансформации древостоев (урбанизация, лесозексплуатация, рекреационная нагрузка) пресечение возникающих вспышек делается все важнее, но гильдия дятлов все хуже способна это осуществить. В ряду уменьшения натуральности лесных биоценозов фаунистический комплекс дятлов меняется: прежде всего выпадают виды-специалисты (чем специализированнее вид, тем раньше при нарастании нарушений), численность оставшихся же снижается, в нем начинают доминировать виды-генералисты, в пределе остаются лишь *D. major* с *D. martius*, в Америке – *D. villosus* и *D. pubescens* [2, 13]. В этих условиях резидентная часть популяций оставшихся видов не может предотвратить вспышку; их «подвижный резерв» популяций может концентрироваться в очаге начавшейся вспышки, но часто не может ее погасить из-за недостаточной численности.

Ограничившись ролями 1 и 2, мы упускаем из виду главное – средообразующую деятельность дятлов. Она участвует в воспроизводстве лесного ценоза с присущей ему эндогенной мозаикой, причем двусторонне. В парцеллах, где древостой остаточен жизнеспособен при данной интенсивности нападений разнотипных «вредителей», разные способы кормодобывания дятлов – долбление, собирание и зондирование на разных видах деревьев, на разных субстратах и в разных микростациях внутри кроны [13] минимизируют риск гибели дерева и появления прорывов полога в ближайшем будущем из-за потери большей части листвы и/или усыхания стволов.

Если жизнеспособность деревьев снижена, это же кормодобывание  $X$  видов дятлов, обитающих на территории  $Y$ , при той же интенсивности нападений дополнительно ослабляет их, «открывая ворота» бактериальным и грибным инфекциям. Они погибают или хотя бы частично сохнут / теряют листву, чем ускоряют образование «окон», а после падения этих стволов или сучьев – разложение, ведь дятлы их продолжают долбить [41, 42]. Понятно, что так одновременно пресекается распространение усыхания по данной причине на ближайшие лесные участки и увеличивается «крупномасштабная» мозаичность ценоза по всем измерениям. Данное возрастание пропорционально биоразнообразию дятловых птиц каждого лесного участка (видовому богатству, взятому с учетом численности разных видов). Именно благодаря этому дятлы заслуживают включения в список

экосистемных инженеров [26], куда больше, чем как «производители дупел» и «санитары леса».

Сходные биоценотические следствия имеет долбление дятлами дупел, тем более что с точки зрения жизненных перспектив данного дерева дупло – «самый крупный и глубокий подолб». Оно повышает риск слома ствола по дуплу (главная причина утраты старых дупел), особенно в случае сухостоя. Как и в долблении с целью кормодобывания [41], здесь дятлы действуют вместе с дереворазрушающими грибами. Их клюв, проникая в субстрат, выступает вектором переноса спор вглубь ствола [42]. И наоборот: по другому преломлению света дятлы различают участки, наиболее пораженные гнилью, и начинают кормление – или изготовление дупел – именно с них [43].

Таким образом, средообразующая деятельность дятлов «отделяет злаки от плевел»: деревья и их куртины, способные жить дальше при данной интенсивности нападений данного разнообразия «лесных вредителей», от стволов усыхающих, превращающихся в мертвую древесину, одновременно повышая жизнеспособность первых и интенсифицируя усыхание, а затем разложение вторых. Обследуя и добывая корм на разных субстратах местности  $Y$ , полноценная гильдия дятлов  $X$  или защитит дерево от «вредителей», если его жизнеспособность выше порога (с увеличением обилия нападающих и/или учащений пожаров, механических повреждений, экстремальной погоды, других нарушений, сегодня – и ослабляющих дерево долговременных изменений климата порог понижается). Или, наоборот, те же воздействия ускорят усыхание и гибель деревьев, у уже мертвых – падение, у упавших – ускорят разложение древесины.

Оба аспекта (особенно второй) зависимы от «покрытия» подолбами дятлов, их плотности и глубины. Это было показано экспериментально, именно из-за связи дятлов с грибами [41]. Дятловое проникновение вглубь древесины, кормовое и гнездостроительное, вместе со сбором пищи с ее поверхности, создают один из «узоров» эндогенной мозаики ценоза, поддерживают контраст между полноценным пологом крон и прорывами или даже «окнами» в месте удавшихся нападений «вредителей». Последние тем точечнее и случайнее распределены по массиву, чем натуральнее лес и/или выше разнообразие видов дятлов, сообитающих в нем. И наоборот, чем сильнее лес изменен и/или нарушен (либо чем меньше разнообразие дятлов, чем сильнее оно изменено по сравнению с потенциальным максимумом), тем подобные нарушения концентрированнее и больше по

площади, превращаясь в очаг вспышки массового размножения.

Поэтому наличное разнообразие дятловых птиц выступает в двух взаимно-дополнительных экосистемных ролях на одной и той же территории и одновременно. На нежизнеспособных участках они пополняют запасы мертвой древесины, критически важные для лесного ценоза и, «обрабатывая» ее вместе с переносом спор дереворазрушающих грибов, ускоряют «посмертные деревья». На жизнеспособных, наоборот, они сохраняют деревья разных ярусов, гарантируют сохранение сомкнутого полога и жизнеспособность листвы также на будущее. А их долбление ускоряет разложение мертвой древесины, образовавшейся на данном участке в предшествующий период, в том числе валежа.

### Заключение

Следовательно, одной и той же активностью дятлы создают разрежения полога или, наоборот, сохраняют ему сомкнутость в будущем. Эта мозаика «санации» vs отмирания лесной растительности участвует в устойчивом воспроизводстве лесного ценоза, с присущей ему парцеллярной и ярусно-оконной структурой растительности, формами микро-, мезорельефа и прочих на равных с поддерживаемой другими видами-средообразователями, вроде кабанов, бобров, роющих животных (барсуков, кротов, рыжих полевок), листо- и хвоегрызущих насекомых, дереворазрушающих грибов [25].

Неслучайно лишь данная роль дятловых птиц важна в малонарушенных лесах, где эндогенная мозаика сложнее и разнообразнее всего [19, 30, 28], баланс образования всех типов «окон» и «прорывов» полога кроны в противоположность их «зарастанию» в ходе восстановительных сукцессий более-менее устойчив, а распределение того и другого по массиву достаточно равномерно [25–26]. Из вышеописанного понятна важность именно разнообразия дятлов, не отдельных их видов для поддержания этой структурной / архитектурной сложности лесного ценоза. Чем больше видов выпало из орнитоконтекста от антропогенных изменений или иных причин, тем чаще образование каких-то видов «прорывов» без компенсации. И наоборот, чем большее число видов дятлов обитает совместно, одновременно обрабатывает разные микростанции разными кормовыми методами, включая противоположные (наиболее специализированные виды долбления, собирания и копания), тем сложнее, мелкомасштабнее возникающие «прорывы» полога и, главное, они меньше по площади и равномернее распределены в массиве.

Это дает наилучшее объяснение индикаторной роли дятлов в лесном биогеоценозе [44]. В ряду лесных биомов чем сложнее лес структурно, выше продуктивность и больше фитомасса, тем больше видов дятлов обитает на данной территории. Поэтому их разнообразие увеличивается от тайги к влажным тропическим лесам – и наоборот, в лесных каждой из данных зон сокращается пропорционально их фрагментированности и нарушенности [45–46]. По той же причине разнообразие дятлов в самых разных лесных сообществах выступает предиктором разнообразия дендрофильной фауны птиц, здоровья леса, запасов его древесины [47–49], участки видов-специалистов, например, белоспинного – разнообразия беспозвоночных, связанных с мертвой древесиной [50].

Показаны комплементарность участия в этом процессе видов с противоположными аспектами естественной истории: генералистов и специалистов (как «собирателей», вроде *D. medius*, «долбильщиков» *D. leucotois* или «землекопов», вроде *P. viridis*); видов с альтернативными жизненными стратегиями, и разных компонент популяционной системы одного вида (постоянное гнездовое население vs «подвижный резерв популяции») в этом процессе. Чем ниже разнообразие видов дятлов, устойчиво обитающих на данной территории, ниже численность видов-специалистов полярных стратегий, тем сильнее равновесие между сторонами их биоценотической активности сдвинуто вправо, учащая риск появления прорывов полога, как «малых» (прореживания кроны после нападения филлофагов), так и крупных («окна» на месте стволов, усохших из-за нападения ксилофагов и выпавших).

Меньшее разнообразие видов дятловых одновременно тормозит метаболизацию мертвой древесины, образующейся в этих «прорывах» и «окнах», и поднимает риск превращения их в очаги заражения соседних спелых древостоев, приводя к омоложению и гомогенизации выживших. И наоборот: большее разнообразие видов дятловых, с преобладанием видов-специалистов, поддерживает устойчивость более разновозрастных древостоев, с более сложной ярусно-оконной динамикой.

Понятно значение для того и другого именно разнообразия дятлов, а не отдельных их видов: чем больше их выпало из орнитокомплекса от антропогенного изменения древостоя и прочих причин, тем больше вероятность образования каких-то видов «прорывов» без компенсации. И наоборот, чем большее число видов обитает совместно, одновременно обрабатывает разные микростанции разными кормовыми методами,

тем сложнее, мелкомасштабнее возникающие прорывы и окна и, главное, они меньше по площади и равномернее в массиве.

Положительная обратная связь между «нетронутостью» лесного массива и полночленностью комплекса населяющих лес видов дятлов, что воссоздана выше, существенно затрудняет практическую работу по восстановлению лесного массива. Всякое его нарушение, особенно фрагментация извне или инсуляризация изнутри, повысит риск выпадения части видов дятлов, особенно специалистов, наиболее важных для воспроизводства эндогенной мозаики. И наоборот, исчезновение этих видов усиливает риск «расползания» точечных нарушений, как ползет прореха на гнилой ткани, увеличивает шансы на превращение их в поляны с долговременными и крупными скоплениями валежа и/или сухостоя.

Подобная «квадратура круга» разрешается урбанизацией, к которой способны все виды дятлов, в том числе редкие и специализированные: белоспинный [52], средний, малый [53, 54], большой острокрылый *D. canicapillus* [55], рыжебрюхий *D. hyperthyrus* [56] и пр. Это не просто спасение для отдельного вида, чьи урбанизированные популяции восстанавливают численность и расширяют ареал, их существование делается независимым от судьб любого лесного участка, используемого здесь и сейчас. Напротив, консервативные популяции тех же видов, жестко привязанные к крупным массивам малонарушенных лесов, сохраняют свою уязвимость, имеют тенденцию к снижению численности, их судьба целиком и полностью связана с «нетронутостью» этих массивов, сколько-нибудь значительное нарушение немедленно ставит ее под угрозу [53]. Содействие урбанизации «диких» видов птиц, в том числе редких или считавшихся урбофобами, подробно обсуждается в других наших работах [57]; здесь существенно, что, раз начавшись, урбанизация повлечет сопряженные изменения поведения, популяционной структуры, и жизненных стратегий вида, позволяющие освоить фрагментированные и нарушенные лесные участки, которых он ранее избегал (вплоть до микрофрагментов).

Этот процесс идет гораздо быстрее и легче, если на лесных «островах» внутри и вокруг растущего города (в рекреационных лесах, городских лесопарках, участках древесной растительности в пригородах и пр.) целенаправленно сохранять крупноразмерные и сухие деревья, особенно с дуплами [4]. Для дятлов, осваивающих урболандшафт, они выступают рефугиумом и одновременно базой операций: там птицы ночуют, восстанавливаются после

контактов со стрессирующей урбосредой – перемещения там, обследования, кормления [58, 59]. Подобные «острова» и сухие деревья на них выступают как бы трамплином, усиливающим проникновение особей соответствующих видов в исходно экстремальную для них среду обитания.

Успешное освоение этой последней было бы сильно замедленно, если бы граница лесных и застроенных территорий была строго линейной, без вдающегося в урболандшафт «клина» таких «островов». И постепенное сокращение их числа, средней площади, рост дистанции между «островами» делает заселение города по-

степенным и плавным процессом, облегчая приспособление к его факторам неблагоприятности. Поэтому для восстановления полнотности комплекса видов дятлов и, тем самым, использования их биоценотической роли в восстановлении нетронутости лесного массива важно усиление мозаичности наличных лесов ближних пригородов (искусственное создание окон, увеличение полидоминантности и разновозрастности древостоев соответствующими сельскохозяйственными мероприятиями, [28]) в сочетании с ростом связности и фрактальности конфигурации природных территорий внутри города и в его ближних пригородах.

### Список литературы

1. Mikusiński G. Woodpeckers: distribution, conservation, and research in a global perspective // *Annales Zoologici Fennici*. 2006. Vol. 43. P. 86–95.
2. Бутьев В. Т., Фридман В. С. Большой пестрый дятел. Сирийский дятел. Средний пестрый дятел. Белоспинный дятел. Трехпалый дятел // *Птицы России и сопредельных регионов. Том Соевобразные-Дятлообразные*. М. : КМК, 2005. С. 328–353, 360–397, 423–434.
3. Фетисов С. А. О гнездовых дуплах и эволюции гнездостроения у дятлов Picidae: Контакты дятлов с другими животными, встречающимися в их дуплах // *Русск. орнит. журн.* 2018. Т. 27, № 1570. С. 817–839.
4. Wesołowski T. «Lifespan» of woodpecker-made holes in a primeval temperate forest: A thirty year study // *Forest ecol. manag.* 2011. Vol. 262 (9). P. 1846–1852.
5. Pakkala T., Tiainen J., Kouki J. The importance of nesting cavity and tree reuse in the three-toed woodpecker *Picoides tridactylus* in dynamic forest landscapes // *Ann. Zool. Fenn.* 2018. Vol. 54 (1–4). P. 175–191.
6. Remm J., Lõhmus A. Tree cavities in forests—the broad distribution pattern of a keystone structure for biodiversity // *Forest Ecol. Manag.* 2011. Vol. 262 (4). P. 579–585.
7. Wiebe K. L., Cockle M. K., Trzcinski M. K. [et al.]. Gaps and runs in nest cavity occupancy: cavity «destroyers» and «cleaners» affect reuse by secondary cavity nesting vertebrates // *Front. Ecol. Evol.* 2020. Vol. 8. P. 205.
8. Поливанов В. М. Экология птиц-дуплогнездников Приморья. М. : Изд-во МОИП, 1981. 171 с.
9. Wesołowski T., Martin K. Holes and Hole-Nesting Birds in European and North American Forests // *Ecology and conservation of forest birds*. Cambridge : Cambridge Univ. Press, 2018. Ch. 4. P. 79–134.
10. Cockle K. L., Martin K., Robledo G. Linking fungi, trees, and hole-using birds in a Neotropical tree-cavity network: Pathways of cavity production and implications for conservation // *Forest Ecol. Manag.* 2012. Vol. 264. P. 210–219.
11. Иноземцев А. А. Роль насекомоядных птиц в лесных биоценозах. Л. : Изд-во ЛГУ, 1978. 265 с.
12. Dickson E. D., Conner R. N., Fleet R. R. [et al.]. *The Role of Insectivorous Birds in Forest Ecosystems*. NY. ; L. : Acad. Press, 396 p.
13. Фридман В. С., Суслов В. В. Нетривиальные формы конкуренции: «шум» и «помехи» как средства борьбы за существование // *Социально-экологические технологии*. 2018. № 4. С. 64–135.
14. Pietrasz K., Sikora D., Chodkiewicz T. [et al.]. Keystone role of Eurasian beaver *Castor fiber* in creating the suitable habitat over the core breeding range for forest specialist species the three-toed woodpecker *Picoides tridactylus* // *Baltic Forestry*. 2019. Vol. 25 (2). P. 223–227.
15. Sætersdal M., Gjerde I., Heegaard E. Woodpeckers in Western Norway: the White-backed Woodpecker is still the most common species // *Ornis Norv.* 2019. Vol. 42. P. 28–35.
16. Rossmann E., Höntsch K., Blaum N. [et al.]. Reproductive success and nestling diet in the Lesser Spotted Woodpecker (*Picoides minor*): the early bird gets the caterpillar // *J. Ornith.* 2007. Vol. 148 (3). P. 323–332.
17. Bütler R., Angelstam P., Ekelund P. [et al.]. Dead wood threshold values for the three-toed woodpecker presence in boreal and sub-Alpine forest // *Biol. Conserv.* 2004. Vol. 119 (3). P. 305–318.
18. Bütler R., Schläpfer R. Wie viel Totholz braucht der Wald? // *Schweiz. Zeitschr. für Forstwesen*. 2004. Bd. 155 (2). S. 31–37.
19. Roberge J. M., Angelstam P., Villard M. A. Specialised woodpeckers and naturalness in hemiboreal forests deriving quantitative targets for conservation planning // *Biol. Conserv.* 2008. Vol. 141 (4). P. 997–1012.
20. Сахвон В. В. Влияние структуры древостоя на выбор мест для гнездования средним пестрым дятлом *Dendrocopos medius* в пойменных дубовых лесах у северо-восточной границы гнездового ареала (Беларусь) // *Вестник БГУ. Сер. 2. Химия, биология, география*. 2015. Вып. 1. С. 64–69.
21. Lehikoinen A., Lehikoinen P., Lindén A. [et al.]. Population trend and status of the endangered White-backed Woodpecker *Dendrocopos leucotos* in Finland // *Ornis Fenn.* 2011. Vol. 88 (4). P. 195–207.

22. Фридман В. С. Реакция популяций трехпалого дятла (*Picoides tridactylus*) на вспышку размножения короеда-типографа на западе Подмосквья: стабильность гнездового населения, мобилизация кочующих неместных птиц в начале зимы // Роль биостанций в сохранении биоразнообразия России : материалы конф., посвящ. 250-летию МГУ и 90-летию ЗБС МГУ. М. : Ойкос, 2001. С. 167–170.
23. Фридман В. С., Еремкин Г. С. Трехпалый дятел (*Picoides tridactylus*) в Подмосквье: популяционные тренды за последние 15 лет (1984–1999 гг.) // Бюлл. МОИП. 2003. Т. 108 (3). С. 3–15.
24. Fayt P., Machmer M. M., Steeger C. Regulation of spruce bark beetles by woodpeckers—a literature review // Forest Ecol. Manag. 2005. Vol. 206 (1–3). P. 1–14.
25. Смирнова О. В. Популяционная организация биоценологического покрова лесных ландшафтов // Успех. совр. биол. 1998. Т. 118, № 2. С. 148–163.
26. Смирнова О. В., Заугольнова Л. Б., Коротков В. Н. Теоретические основы оптимизации функции биоразнообразия лесного покрова (синтез современных представлений) // Лесоведение. 2015. № 5. С. 367–378.
27. Bobiec A., Jaroszewicz B., Keczyński A. [et al.]. The Afterlife of a tree. Warszawa Hajnówka : WWF Poland, 2005. 252 p.
28. Коротков В. Н. Основные концепции и методы восстановления природных лесов Восточной Европы // Russian Journal of Ecosystem Ecology. 2017. Т. 2, № 1.
29. Angelstam P. K. Maintaining and restoring biodiversity in European boreal forests by developing natural disturbance regimes // J. of veget. Sci. 1998. Vol. 9 (4). P. 593–602.
30. Angelstam P., Kuuluvainen T. Boreal forest disturbance regimes, successional dynamics and landscape structures: A European perspective // Ecol. Bull. 2004. Vol. 51. P. 117–136.
31. Angelstam P., Mikusiński G. Woodpecker assemblages in natural and managed boreal and hemiboreal forest a review // Ann. Zool. Fennici. 1994. Vol. 31. P. 157–172.
32. Remm J. Tree-cavities in forests: density, characteristics and occupancy by animals. Tartu : Tartu University Press, 2008. 37 p.
33. Carlson A., Sandström U., Olsson K. Availability and use of natural tree holes by cavity nesting birds in a Swedish deciduous forest // Ardea. 1998. Vol. 86 (1). P. 109–119.
34. Зимин В. Б. Значение фауности древостоя для гнездования птиц // Русский орнитологический журнал. 2011. № 677. С. 1519–1534.
35. Schepps J., Lohr S., Martin T. E. Does tree hardness influence nest-tree selection by primary cavity nesters? // The Auk. 1999. Vol. 116 (3). P. 658–665.
36. Фетисов С. А. О гнездовых дуплах и эволюции гнездостроения у дятлов *Picidae*: Роль фауного древостоя и деревьев с «мяжкой» древесиной для гнездования дятлов // Русский орнитологический журнал. 2017. Т. 26 (1499). С. 3867–3901.
37. Фетисов С. А. О гнездовых дуплах и эволюции гнездостроения у дятлов *Picidae*: свойства древесины и выдалбливание гнездовых дупел // Русский орнитологический журнал. 2017. Т. 26 (1444). С. 1933–1966.
38. Pakkala T., Tiainen J., Piha M. [et al.]. How important are nest cavities made by the Three-toed Woodpecker *Picoides tridactylus* for cavity-nesting forest bird species? // Acta Ornithol. 2018. Vol. 53 (1). P. 69–79.
39. Pakkala T., Tiainen J., Piha M. [et al.]. Hole life: survival patterns and reuse of cavities made by the Lesser Spotted Woodpecker *Dendrocopos minor* // Ardea. 2019. Vol. 107 (2). P. 173–181.
40. Löhmus A., Nellis R., Pullerits M. [et al.]. The potential for long-term sustainability in seminatural forestry: A broad perspective based on woodpecker populations // Env. Manag. 2016. Vol. 57 (3). P. 558–571.
41. Farris K. L., Huss M. J., Zack S. The role of foraging woodpeckers in the decomposition of ponderosa pine snags // The Condor. 2004. Vol. 106 (1). P. 50–59.
42. Jusino M. A., Lindner D. L., Banik M. T. [et al.]. Experimental evidence of a symbiosis between red-cockaded woodpeckers and fungi // Proc. Roy. Soc. B. 2016. Vol. 283, № 1827. P. 20160106.
43. O'Daniels S. T., Kesler D. C., Mihail J. D. [et al.]. Visual cues for woodpeckers: light reflectance of decayed wood varies by decay fungus // The Wilson J. Ornithol. 2018. Vol. 130 (1). P. 200–212.
44. Wübbenhorst J., Südbeck P. Woodpeckers as indicators for sustainable forestry. First results of a study from Lower Saxony // Int. Woodpeck. Symp. Proceedings. 2003. Vol. 48. P. 173–192.
45. Myczko Ł., Rosin Z. M., Skórka P. [et al.]. Urbanization level and woodland size are major drivers of woodpecker species richness and abundance // PloS One. 2014. Vol. 9 (4). P. 94218.
46. Mikusinski G., Angelstam P. European woodpeckers and anthropogenic habitat change // Vogelwelt. 1997. Bd. 118. S. 277–283.
47. Mikusiński G., Gromadzki M., Chylarecki P. Woodpeckers as indicators of forest bird diversity // Conserv. Biol. 2001. Vol. 15 (1). P. 208–217.
48. Drever M. C., Aitken K. E., Norris A. R. [et al.]. Woodpeckers as reliable indicators of bird richness, forest health and harvest // Biol. Conserv. 2008. Vol. 141 (3). P. 624–634.
49. Menon T., Shahabuddin G. Assessing woodpeckers as indicators of bird diversity and habitat structure in managed forests // Biodiv. Conserv. 2021. Vol. 30 (6). P. 1689–1704.
50. Martikainen P., Kaila L., Haila Y. Threatened beetles in White-backed Woodpecker habitats // Conserv. Biol. 1998. Vol. 12 (2). P. 293–301.
51. Wiebe K. L., Koenig W. D., Martin K. Costs and benefits of nest reuse versus excavation in cavity-nesting birds // Ann. Zool. Fenn. 2007. Vol. 44. P. 209–217.

52. Фридман В. С. Депрессия численности и выход из нее белоспинного дятла *Dendrocopos leucotos* в Подмоскowie: полезный опыт для сохранения скандинавских популяций вида // Редкие птицы центра Нечерноземья : матер. VI совещ. М. : МПГУ, 2019. С. 52–59.
53. Фридман В. С. Состояние популяций среднего дятла в Европе: новые и неожиданные изменения // Беркут. 2005. Т. 14, вып. 1. С. 76–98.
54. Фридман В. С., Еремкин Г. С., Захарова Н. Ю. Возвратная урбанизация – последний шанс на спасение уязвимых видов птиц Европы? // Russian Journal of Ecosystem Ecology. 2016. Vol. 1 (4). doi: 10.21685/2500-0578-2016-4-3
55. Дугинцов В. А. К биологии и распространению большого острокрылого дятла *Yungipicus canicapillus* в Верхнем Приамурье // Русский орнитологический журнал. 2021. № 2140. С. 5465–5493.
56. Матвеева О. А., Олишевская Е. П. О встрече рыжебрюхого дятла (*Dendrocopos hyperythrus*) в г. Благовещенск // Агропромышленный комплекс: проблемы и перспективы развития : матер. Всерос. научн.-практ. конф. : в 2 ч. Благовещенск : Дальневосточный государственный аграрный университет, 2021. Ч. 2. С. 472–475.
57. Фридман В. С., Суслов В. В. Города как «арены» микроэволюционных процессов. Изменения поведения и популяционной структуры, отбор генотипов в «городских» популяциях птиц и других позвоночных. М. : URSS, 2022. 360 с.
58. Tomasevic J. A., Marzluff J. M. Use of suburban landscapes by the Pileated Woodpecker (*Dryocopus pileatus*) // The Condor. 2018. Vol. 120, № 4. P. 727–738.
59. Tomasevic J. A., Marzluff J. M. Roosting, reproduction, and survivorship of Pileated Woodpeckers (*Dryocopus pileatus*) in a suburban setting // Avian Conserv. Ecol. 2020. Vol. 15, № 1. P. 13. doi: 10.5751/ACE-01547-150113

## References

1. Mikusiński G. Woodpeckers: distribution, conservation, and research in a global perspective. *Annales Zoologici Fennici*. 2006;43:86–95.
2. But'ev V.T., Fridman V.S. Great Spotted Woodpecker. Syrian woodpecker. Medium Spotted Woodpecker. White-backed woodpecker. Three-toed woodpecker. *Ptitsy Rossii i sopredel'nykh regionov. Tom Sovoobraznye-Dyatlobraznye* = Birds of Russia and adjacent regions. Volume Owls-Woodpeckers. Moscow: KMK, 2005:328–353, 360–397, 423–434. (In Russ.)
3. Fetisov S.A. About nesting hollows and the evolution of nest building in Pisidae woodpeckers: Contacts of woodpeckers with other animals found in their hollows. *Russk. ornit. zhurn.* = Russian Journal of Ornithology. 2018;27(1570):817–839. (In Russ.)
4. Wesolowski T. «Lifespan» of woodpecker-made holes in a primeval temperate forest: A thirty year study. *Forest ecol. manag.* 2011;262(9):1846–1852.
5. Pakkala T., Tiainen J., Kouki J. The importance of nesting cavity and tree reuse in the three-toed woodpecker *Picoides tridactylus* in dynamic forest landscapes. *Ann. Zool. Fenn.* 2018;54(1–4):175–191.
6. Remm J., Lõhmus A. Tree cavities in forests—the broad distribution pattern of a keystone structure for biodiversity *Forest Ecol. Manag.* 2011;262(4):579–585.
7. Wiebe K.L., Cockle M.K., Trzcinski M.K. et al. Gaps and runs in nest cavity occupancy: cavity «destroyers» and «cleaners» affect reuse by secondary cavity nesting vertebrates. *Front. Ecol. Evol.* 2020;8:205.
8. Polivanov V.M. *Ekologiya ptits-duplognezdnikov Primor'ya* = Ecology of hollow nesting birds in Primorye. Moscow: Izd-vo MOIP, 1981:171. (In Russ.)
9. Wesolowski T., Martin K. Holes and Hole-Nesting Birds in European and North American Forests. *Ecology and conservation of forest birds*. Cambridge: Cambridge Univ. Press, 2018;(part 4):79–134.
10. Cockle K.L., Martin K., Robledo G. Linking fungi, trees, and hole-using birds in a Neotropical tree-cavity network: Pathways of cavity production and implications for conservation. *Forest Ecol. Manag.* 2012; 264:210–219.
11. Inozemtsev A.A. *Rol' nasekomoyadnykh ptits v lesnykh biotsenozakh* = The role of insectivorous birds in forest biocenoses. Leningrad: Izd-vo LGU, 1978:265. (In Russ.)
12. Dickson E.D., Conner R.N., Fleet R.R. et al. *The Role of Insectivorous Birds in Forest Ecosystems*. New York; London: Acad. Press, 2012:396.
13. Fridman V.S., Suslov V.V. Non-trivial forms of competition: "noise" and "interference" as a means of struggle for existence. *Sotsial'no-ekologicheskie tekhnologii* = Social and ecological technologies. 2018;(4):64–135. (In Russ.)
14. Pietrasz K., Sikora D., Chodkiewicz T. et al. Keystone role of Eurasian beaver *Castor fiber* 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):223–227.
15. Sætersdal M., Gjerde I., Heegaard E. Woodpeckers in Western Norway: the White-backed Woodpecker is still the most common species. *Ornis Norv.* 2019;42:28–35.
16. Rossmann E., Höntschi K., Blaum N. et al. Reproductive success and nestling diet in the Lesser Spotted Woodpecker (*Picoides minor*): the early bird gets the caterpillar. *J. Ornith.* 2007;148(3):323–332.
17. Büttler R., Angelstam P., Ekelund P. et al. Dead wood threshold values for the three-toed woodpecker presence in boreal and sub-Alpine forest. *Biol. Conserv.* 2004;119(3):305–318.
18. Büttler R., Schläpfer R. Wie viel Totholz braucht der Wald? *Schweiz. Zeitschr. für Forstwesen*. 2004;155(2):31–37.

19. Roberge J.M., Angelstam P., Villard M.A. Specialised woodpeckers and naturalness in hemiboreal forests deriving quantitative targets for conservation planning. *Biol. Conserv.* 2008;141(4):997–1012.
20. Sakhvon V.V. The influence of tree stand structure on the choice of nesting sites by the pileated woodpecker *Dendrocopos medius* in floodplain oak forests near the north-east border of the nesting range (Belarus). *Vestnik BGU. Ser. 2. Khimiya, biologiya, geografiya* = Bulletin of BSU. Series 2: Chemistry, biology, geography. 2015;(1):64–69. (In Russ.)
21. Lehtikoinen A., Lehtikoinen P., Lindén A. et al. Population trend and status of the endangered White-backed Woodpecker *Dendrocopos leucotos* in Finland. *Ornis Fenn.* 2011;88(4):195–207.
22. Fridman V.S. Response of the three-toed woodpecker population to the outbreak of the typograph bark beetle in the west of the Moscow region: stability of the breeding population, mobilization of migratory non-native birds in early winter. *Rol' biostantsiy v sokhranenii bioraznoobraziya Rossii: materialy konf., posvyashch. 250-letiyu MGU i 90-letiyu ZBS MGU.* = The role of the biological station in the conservation of Russian biodiversity: proceedings of the conference, dedicated to 250th anniversary of MSU and 90th anniversary of the ZBS MSU. Moscow: Oykos, 2001:167–170. (In Russ.)
23. Fridman V.S., Eremkin G.S. Three-toed woodpecker (*Picoides tredactylus*) in the Moscow region: population trends over the past 15 years (1984–1999). *Byull. MOIP* = Bulletin of Moscow Society of Naturalists. 2003;108(3):3–15. (In Russ.)
24. Fayt R., Machmer M.M., Steeger S. Regulation of spruce bark beetles by woodpeckers—a literature review. *Forest Ecol. Manag.* 2005;206(1–3):1–14.
25. Smirnova O.V. Population organization of biocenotic cover of forest landscapes. *Uspekhi. sovr. biol.* = Achievements of modern biology. 1998;118(2):148–163. (In Russ.)
26. Smirnova O.V., Zaigol'nova L.B., Korotkov V.N. Theoretical foundations for optimizing the function of forest cover biodiversity (synthesis of modern concepts). *Lesovedenie* = Forest science. 2015;(5):367–378. (In Russ.)
27. Bobiec A., Jaroszewicz B., Keczynski A. et al. *The Afterlife of a tree.* Warszawa Hajnówka: WWF Poland, 2005:252.
28. Korotkov V.N. Basic concepts and methods for restoring natural forests in Eastern Europe. *Russian Journal of Ecosystem Ecology.* 2017;2(1). (In Russ.)
29. Angelstam P.K. Maintaining and restoring biodiversity in European boreal forests by developing natural disturbance regimes. *J. of veget. Sci.* 1998;9(4):593–602.
30. Angelstam R., Kuuluvainen T. Boreal forest disturbance regimes, successional dynamics and landscape structures: A European perspective. *Ecol. Bull.* 2004; 51:117–136.
31. Angelstam P., Mikusiński G. Woodpecker assemblages in natural and managed boreal and hemiboreal forest a review. *Ann. Zool. Fennici.* 1994; 31:157–172.
32. Remm J. *Tree-cavities in forests: density, characteristics and occupancy by animals.* Tartu: Tartu University Press, 2008:37.
33. Carlson A., Sandström U., Olsson K. Availability and use of natural tree holes by cavity nesting birds in a Swedish deciduous forest. *Ardea.* 1998;86(1):109–119.
34. Zimin V.B. The importance of tree stand size for bird nesting. *Russkiy ornitologicheskii zhurnal* = Russian journal of ornithology. 2011;(677):1519–1534. (In Russ.)
35. Schepps J., Lohr S., Martin T.E. Does tree hardness influence nest-tree selection by primary cavity nesters? *The Auk.* 1999;116(3):658–665.
36. Fetisov S.A. On nesting hollows and the evolution of nest building in Pisidae woodpeckers: The role of the fault forest stand and trees with "soft" wood for nesting woodpeckers. *Russkiy ornitologicheskii zhurnal* = Russian journal of ornithology. 2017;26(1499):3867–3901. (In Russ.)
37. Fetisov S.A. On nesting hollows and the evolution of nest building in Pisidae woodpeckers: properties of wood and hollowing out nesting hollows. *Russkiy ornitologicheskii zhurnal* = Russian journal of ornithology. 2017;26(1444):1933–1966. (In Russ.)
38. Pakkala T., Tiainen J., Piha M. et al. How important are nest cavities made by the Three-toed Woodpecker *Picoides tridactylus* for cavity-nesting forest bird species? *Acta Ornithol.* 2018;53(1):69–79.
39. Pakkala T., Tiainen J., Piha M. et al. Hole life: survival patterns and reuse of cavities made by the Lesser Spotted Woodpecker *Dendrocopos minor.* *Ardea.* 2019;107(2):173–181.
40. Löhmus A., Nellis R., Pullerits M. et al. The potential for long-term sustainability in seminatural forestry: A broad perspective based on woodpecker populations. *Env. Manag.* 2016;57(3):558–571.
41. Farris K.L., Huss M.J., Zack S. The role of foraging woodpeckers in the decomposition of ponderosa pine snags. *The Condor.* 2004;106(1):50–59.
42. Jusino M.A., Lindner D.L., Banik M.T. et al. Experimental evidence of a symbiosis between red-cockaded woodpeckers and fungi. *Proc. Roy. Soc. B.* 2016;283(1827):20160106.
43. O'Daniels S.T., Kesler D.C., Mihail J.D. et al. Visual cues for woodpeckers: light reflectance of decayed wood varies by decay fungus. *The Wilson J. Ornithol.* 2018;130(1):200–212.
44. Wübbenhorst J., Südbeck P. Woodpeckers as indicators for sustainable forestry. First results of a study from Lower Saxony. *Int. Woodpeck. Symp. Proceedings.* 2003; 48:173–192.
45. Myczko Ł., Rosin Z.M., Skórka P. et al. Urbanization level and woodland size are major drivers of woodpecker species richness and abundance. *PloS One.* 2014;9(4):94218.

46. Mikusinski G., Angelstam P. European woodpeckers and anthropogenic habitat change. *Vogelwelt*. 1997; 118:277–283.
47. Mikusiński G., Gromadzki M., Chylarecki P. Woodpeckers as indicators of forest bird diversity. *Conserv. Biol.* 2001;15(1):208–217.
48. Drever M.C., Aitken K.E., Norris A.R. et al. Woodpeckers as reliable indicators of bird richness, forest health and harvest. *Biol. Conserv.* 2008;141(3):624–634.
49. Menon T., Shahabuddin G. Assessing woodpeckers as indicators of bird diversity and habitat structure in managed forests. *Biodiv. Conserv.* 2021;30(6):1689–1704.
50. Martikainen P., Kaila L., Haila Y. Threatened beetles in White-backed Woodpecker habitats. *Conserv. Biol.* 1998;12(2):293–301.
51. Wiebe K.L., Koenig W.D., Martin K. Costs and benefits of nest reuse versus excavation in cavity-nesting birds. *Ann. Zool. Fenn.* 2007; 44:209–217.
52. Fridman V.S. Population depression and emergence from it of the white-backed woodpecker *Dendrocopos leukotos* in the Moscow region: useful experience for the conservation of Scandinavian populations of the species. *Redkie ptitsy tsentra Nechernozem'ya: mater. VI soveshch.* = Rare birds of the center of the Non-Black Earth Region: proceedings of VI meeting. Moscow: MPGU, 2019:52–59. (In Russ.)
53. Fridman V.S. Status of woodpecker populations in Europe: new and unexpected changes. *Berkut = Berkut*. 2005;14(1):76–98. (In Russ.)
54. Fridman V.S., Eremkin G.S., Zakharova N.Yu. Is recurrent urbanization the last chance to save Europe's vulnerable bird species? *Russian Journal of Ecosystem Ecology*. 2016;1(4). (In Russ.). doi: 10.21685/2500-0578-2016-4-3
55. Dugintsov V.A. On the biology and distribution of the great woodpecker *Yungypicus canicapillus* in the Upper Amur region. *Russkiy ornitologicheskiy zhurnal* = Russian journal of ornithology. 2021;(2140):5465–5493. (In Russ.)
56. Matveeva O.A., Olishevskaya E.P. About the meeting of the red-bellied woodpecker (*Dendrocopos choperithrus*) in Blagoveshchensk. *Agropromyshlennyy kompleks: problemy i perspektivy razvitiya: mater. Vseros. nauchn.-prakt. konf: v 2 ch.* = Agro-industrial complex: problems and development prospects: proceedings of All-Russian scientific-practical conference in two parts. Blagoveshchensk: Dal'nevostochnyy gosudarstvennyy agrarnyy universitet, 2021;(part 2):472–475. (In Russ.)
57. Fridman V.S., Suslov V.V. *Goroda kak «areny» mikroevolyutsionnykh protsessov. Izmeneniya povedeniya i populyatsionnoy struktury, otbor genotipov v «gorodskikh» populyatsiyakh ptits i drugikh pozvonochnykh* = Cities as "arenas" of microevolutionary processes. Changes in behavior and population structure, selection of genotypes in "urban" populations of birds and other vertebrates. Moscow: URSS, 2022:360. (In Russ.)
58. Tomasevic J.A., Marzluff J.M. Use of suburban landscapes by the Pileated Woodpecker (*Dryocopus pileatus*). *The Condor*. 2018;120(4):727–738.
59. Tomasevic J.A., Marzluff J.M. Roosting, reproduction, and survivorship of Pileated Woodpeckers (*Dryocopus pileatus*) in a suburban setting. *Avian Conserv. Ecol.* 2020;15(1):13. doi: 10.5751/ACE-01547-150113