

ИЗМЕНЕНИЯ В СООБЩЕСТВЕ ПТИЦ ХВОЙНО-ШИРОКОЛИСТВЕННОГО ЛЕСА ЗА 11-ЛЕТНИЙ ПЕРИОД

С.М. Косенко

Государственный природный биосферный заповедник «Брянский лес»

Сообщества птиц в заповедниках могут рассматриваться как эталоны, при помощи которых можно отличать результаты прямых воздействий, вызванных человеческой деятельностью, от косвенного влияния (изменение климата и т.п.) и естественных процессов внутри самих сообществ. Наблюдения за динамикой численности отдельных видов в сообществах могут служить основой для заключений о направленности популяционных трендов видов на региональном уровне (см., например, Holmes, Sherry, 1988). Это особенно важно для России, где пока отсутствует достаточно широкая сеть наблюдений за численностью птиц.

Изучение структуры и организации сообществ гнездящихся птиц в малонарушенных местообитаниях, представляющих основные типы леса в заповеднике «Брянский лес», было начато нами в 1993-1995 гг. (Косенко, Кайгородова, 2000). В дальнейшем у нас не было возможности проводить учеты ежегодно, поэтому 3-летний цикл учетов был повторен в 2004-2006 гг., т.е. через 11 лет – период, соответствующий продолжительности цикла активности Солнца – в старовозрастном хвойно-широколиственном лесу с преобладанием дуба. Интерес к этому типу леса объясняется общим сокращением площади и фрагментацией таких лесов (Косенко, 1998).

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

В растительном покрове заповедника «Брянский лес» господствуют леса, из которых большую часть занимают сосновые леса и их производные (Морозова, 1999). Мы изучали сообщество птиц на учетной пробной площадке (далее также – площад-

ка или ПП) площадью 14,4 га, представляющей собой один из наиболее крупных участков хвойно-широколиственного леса, сохранившихся на территории заповедника к моменту его создания. Она представляет собой комплекс старовозрастного хвойно-широколиственного (ассоциация *Tilio-Carpinetum*) и ольхового (ассоциация *Sphagno squarrosi-Alnetum*) типов леса (рис. 1). Большую часть площадки (около 70%) занимает хвойно-широколиственный лес (сомкнутость 70%, высота 23-26 м) с преобладанием дуба и примесью сосны, ели, березы поникшей и осины. В кустарниковом ярусе (сомкнутость 65%) среди подроста доминируют липа, клен остролистный и ель; встречаются также дуб и ясень. Подлесок сформирован лещиной, крушиной, рябиной и бересклетом бородавчатым. В травяно-кустарничковом ярусе (сомкнутость 30%) содоминируют осока волосистая, сныть, пролесник многолетний, зеленчук желтый, будра плющевидная, копытень, чина весенняя. Моховой покров практически отсутствует (сомкнутость менее 1%). Через площадку протекает ручей, к которому приурочены заболоченные понижения с черноольшаником разнотравно-осоковым, занимающим около 30% площади. В древесном ярусе (сомкнутость 80%, высота 12-15 м) доминирует ольха черная с примесью сосны и березы пушистой. В кустарниковом ярусе (сомкнутость 15%) подрост образован ольхой черной, елью и березой пушистой. В подлеске преобладают крушина, черемуха и калина. Травяно-кустарничковый ярус (сомкнутость 65%) образован осоками (*Carex vesicaria*, *C. elongata*, *C. rostrata* и др.), тростником обыкновенным, тисели-

нумом болотным, цикутой ядовитой, теллиперисом болотным, калужницей болотной. Мхи покрывают до 30% площади; доминируют сфагновые мхи (*Sphagnum palustre*, *S. squarrosum*) и *Cirriphyllum piliferum*. В целом для растительности площадки характерна хорошо выраженная полидоминантная структура с обилием прорывов полога, вывалов и т.п. Какие-либо заметные изменения растительности в 2000-х годах по сравнению 1990-ми гг. не выявлены. В то же время вокруг лесного выдела с площадкой сформировался сомкнутый древостой из березы поникшей на месте вырубок, примыкающих к выделу.

Данные о видовом разнообразии и плотности гнездования птиц получены методом картирования гнездовых территорий. Ежегодно на площадке проводили восемь учетов с середины апреля до середины июня. В соответствии с рекомендациями Bibby *et al.* (1992) минимумом для выделения гнездовой территории служили две регистрации. Близко расположенные гнездовые территории выделяли из совокупности регистраций, когда имелась хотя бы одна пара одновременных регистраций и обе территории подтверждались наблюдениями при других посещениях. При отсутствии одновременных контактов для выделения близко расположенных территорий требовалось не менее двух пар неодновременных регистраций во время одного учета (для видов с малым количеством пригодных посещений или труднообнаруживаемых видов - одна пара неодновременных регистраций). Величину гнездовой территории на границе площадки принимали за 1,0 или 0,5, в зависимости от того, какая часть территории перекрывалась с площадкой.

По характеру пребывания на площадке виды делились на гнездящихся (гнездователей), посетителей и транзитных. Гнездящимися условно принимались виды, встречавшиеся на площадке или одном и

том же месте площадки не менее двух раз за сезон размножения при разных её посещениях. Если обилие вида на площадке исчислялось менее чем половиной гнездовой территории или размер гнездовой территории вида намного превышал размер площадки, то такой вид включался в общий список гнездящихся видов со знаком «+». При расчетах, связанных с численностью, обилие видов, помеченных этим знаком, принималось равным 0. К категории посетителей относили виды, встреченные на площадке или одном и том же месте площадки всего один раз за сезон размножения. Транзитными считались виды, пролетавшие через площадку или низко над ней без остановки. Транзитные виды, а также виды с преимущественно ночной активностью (совы) в настоящем сообщении исключены из рассмотрения.

При характеристике сообщества, понимаемого как совокупность популяций в пределах определенной площади (Ralph, 1981), использованы наиболее простые показатели, имеющие понятный биологический смысл. К ним отнесены видовое богатство (количество видов), плотность гнездования, количество доминантов (видов, доля которых в общем населении составляет более 5%), а также суммарная доля видов-доминантов в населении, которая может служить мерой концентрации доминирования, обратно пропорциональной выравненности. Из индексов видового разнообразия использован индекс Симпсона, который рассчитывается по формуле $D = 1/\sum p_i^2$, где p_i - доля i -го вида от общего числа пар (Одум, 1986).

Стабильность сообщества оценивалась по коэффициенту вариации видового богатства и общей плотности, а также обороту видов. Оборот видов рассчитывался по формуле

$$T (\%) = 100(I + E)/(S_j + S_k),$$

где I и E - количество видов, появившихся

и исчезнувших между годами j и k , соответственно;

S_j и S_k – общее количество видов в годы j и k .

Для оценки общности видового состава сообщества в разные годы рассчитывался так называемый индекс Жаккара (Уитткер, 1980):

$$I = 2S_{jk} / (S_j + S_k)$$

где S_j и S_k – число видов в годы j и k , S_{jk} – число видов, общих для обоих лет.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Видовой состав сообщества и плотность гнездования отдельных видов птиц в 1993-1995 гг. и 2004-2006 гг. показаны в таблице 1.

Видовой состав сообщества и оборот видов

В общей сложности за все годы наблюдений на площадке отмечено 58 видов птиц из 8 отрядов (без учета видов с ночной активностью), в том числе 46 гнездящихся из 8 отрядов. Больше всего видов было из отряда воробьинообразных: соответственно 39 и 32. В течение всех шести лет гнездились 18 видов из 4 отрядов. В 1993-1995 гг. на площадке отмечены 49 видов птиц из 8 отрядов. Из них хотя бы в один год гнездились 40 видов птиц, принадлежащих к 7 отрядам. В течение всех трех лет гнездились 21 вид из 4 отрядов. Ежегодно на площадке отмечались $38,0 \pm 2,6$ видов (здесь и далее – среднее \pm стандартное отклонение), в том числе гнездящихся – $29,0 \pm 2,0$ видов (коэффициент вариации общего количества видов (гнездователей и посетителей) 7,0%, гнездователей – 6,9%). В 2004-2006 гг. отмечено 48 видов птиц из 8 отрядов. Из них гнездились хотя бы в один год 36 видов птиц из 7 отрядов. Ежегодно на площадке отмечались $39,3 \pm 6,1$ видов, в том числе гнездящихся – $30,7 \pm 1,5$ видов (коэффициент вариации общего количества видов (гнездо-

вателей и посетителей) 15,5%, гнездователей – 5,0%). В течение всех трех лет гнездились 24 вида из 4 отрядов. Количество видов на площадке в отдельные годы представлено в таблице 2.

Некоторое сокращение количества отмеченных видов, особенно в категории «гнездователей», за 11 лет произошло, очевидно, за счет опушечных видов, таких как серая и садовая славки, лесной конек, обыкновенная овсянка, обыкновенный жулан, в связи с дальнейшим зарастанием вырубков, примыкающих к площадке. В 2000-х гг. также не отмечены некоторые виды, встречавшиеся в 1990-х гг. чеглок, клинтух, малый пестрый дятел, зеленая пересмешка, обыкновенный соловей. Кроме того, в категории гнездователей «выпали» гнездившиеся в 1990-х гг. ворон, вальдшнеп, седой дятел, пеночка-весничка, белобровик, черноголовая гаичка. С другой стороны, в 2000-х гг. на площадке отмечены ранее не гнездившиеся и даже не посещавшие площадку виды: обыкновенный канюк, змеяя, глухарь, средний и белоспинный дятлы, деряба, московка, хохлатая синица, вяхирь. Кроме того, появилась на гнездовании кедровка. Таким образом, всего в период между 1990-ми и 2000-ми гг. перестали встречаться 10 видов-посетителей и ещё столько же перестали гнездиться. В то же время отмечены 9 ранее не встречавшихся видов-посетителей; 6 «новых» видов появились в категории гнездователей. Оборот видов-гнездователей и посетителей за 11-летний период составил 19,6%, оборот гнездователей – 21,1%. Межгодовой оборот гнездователей и посетителей в 2000-е гг. был заметно выше, чем в 1990-е гг. (16,7-21,3% против 16,5-17,3%), в то время как межгодовой оборот гнездователей – заметно ниже (13,3-14,3 против 17,9-20,0).

Общность видового состава сообщества в 1993-1995 гг. и 2004-2006 гг., измеренная с помощью индекса Жаккара, можно оце-

нить в 80,4% для всех видов (гнездователей и посетителей) или 78,9% для гнездователей.

Плотность гнездования

Общая плотность населения гнездящихся птиц в 1993-1995 гг. была довольно постоянной: 76,7-80,2 пар/10 га, в среднем за 3 года – 78,4 ± 1,4 пар/10 га (коэффициент вариации общей плотности гнездования

2,2%). В 2004-2006 гг. общая плотность варьировала сильнее: 78,5-91,7 пар/10 га, в среднем за 3 года – 86,8 ± 6,4 пар/10 га (коэффициент вариации 8,4%). В целом усредненная общая плотность гнездования в 2000-е гг. была на 10,7% выше, а коэффициент ее вариации почти в 4 раза больше, чем в 1990-е гг.

Таблица 2

Количество видов-гнездователей и посетителей на пробной площадке в сообществе птиц хвойно-широколиственного леса (кв. 95 заповедника «Брянский лес») в разные годы

Категория	Год					
	1993	1994	1995	2004	2005	2006
Гнездователи и посетители	35	40	39	34	46	38
Гнездователи	27	29	31	29	31	32

Из 11 видов, обилие которых на площадке исчислялось не менее чем 5 гнездовыми территориями хотя бы в один из сезонов размножения (см. табл. 1), наибольшие изменения претерпела плотность черноголовой славки: в среднем с 2,5 пар/10 га в 1990-е гг. до 4,9 пар/10 га в 2000-е гг., т.е. она выросла на 90%. Одновременно с этим плотность певчего дрозда выросла в среднем на 82%, пеночки-трещотки – на 69%, черного дрозда – на 50%, мухоловки-пеструшки – на 31%. В то же время средняя плотность гнездования ряда видов сократилась: поползня – на 54% от показателей 1990-х гг., зарянки – на 23%, большой синицы – на 18%. Изменения плотности других видов представляются нам мало-значительными или случайными.

Состав и удельное обилие видов-доминантов

Количество видов-доминантов может рассматриваться как показатель сложности структуры сообщества. Всего 7 видов выступали в качестве доминантов сообщества

хотя бы в один из сезонов размножения. Доминантами во все годы наблюдений были зяблик и зарянка. В 1990-е гг. постоянным доминантом была также пеночка-теньковка; в двух сезонах из трех доминировали пеночка-трещотка и большая синица; в одном сезоне из трех – черноголовая славка и мухоловка-пеструшка. В 2000-е гг. постоянным доминантом, помимо зяблика и зарянки, была также пеночка-трещотка; в двух сезонах из трех доминировали черноголовая славка и пеночка-теньковка; в одном сезоне из трех – мухоловка-пеструшка. Ежегодно в состав доминантов входили от 4 до 6 видов как в 1990-е, так и в 2000-е гг. Из этого можно сделать вывод, что по сложности структура сообщества не претерпела существенных изменений.

Суммарная доля видов-доминантов в населении может служить мерой концентрации доминирования, обратно пропорциональной выравненности. В 1990-е гг. она составляла 60,2-73,3% (в среднем 66,9%), в 2000-е гг. – 57,5-65,4% (в сред-

нем 60,2%), т.е. концентрация доминирования заметно (на 11%) понизилась, что соответствует увеличению выравненности. Например, доля самого многочисленного вида в сообществе – зяблика – снизилась с 32,4-37,2% (в среднем 34,7%) в 1990-е гг. до 29,2-34,1% (в среднем 29,9%) в 2000-е гг.

Видовое разнообразие

Уровень видового разнообразия складывается из видового богатства и выравненности видов по обилию. Взятые по отдельности, эти две составляющие видового разнообразия охарактеризованы выше. В целом же их можно охарактеризовать индексами видового разнообразия, например, индексом Симпсона. В 1990-е годы индекс Симпсона варьировал незначительно по годам: 6,00-6,75, тогда как в 2000-е он был подвержен гораздо большей изменчивости и в целом был выше: 6,79-9,01 (по усредненным за 3 года показателям в 1990-х и 2000-х – соответственно 6,44 и 7,98). Очевидной причиной повышения индекса видового разнообразия в 2000-е стало увеличение выравненности видов по обилию.

Косенко С.М. Сведение и фрагментация дубрав – угроза биологическому разнообразию Деснянского Полесья // Актуальные проблемы создания Деснянско-Старогутского национального природного парка и перспективы их решения. Киев, 1998. С. 37-39.

Косенко С.М., Кайгородова Е.Ю. Структура и организация лесных сообществ гнездящихся птиц заповедника «Брянский лес» // Бюл. Моск. о-ва испытателей природы. Отд. биол., 2000. Т. 105, вып. 1. С. 21-26.

Морозова О. В. Леса заповедника «Брянский лес» и Неруссо-Деснянского полесья (синтаксономическая характеристика). Брянск, 1999. 98 с.

Одум Ю. Экология: В 2-х т. М.: Мир, 1986. Т. 2. 376 с.

Уиттекер Р. Сообщества и экосистемы. М.: Прогресс, 1980. 328 с.

Bibby C.J., Burgess N.D., Hill D.A. Bird census techniques. London: Academic Press, 1992. 257 pp.

Holmes R.T., Sherry T.W. Assessing population trends of New Hampshire forest birds: local versus regional patterns // *Auk*, 1988. V. 105. P. 756-768.

Ralph C.J. Terminology used in estimating numbers of birds // *Studies in Avian Biology*, 1981. No 6. P. 577-578.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Таким образом, в среднем видовое разнообразие и общая плотность населения птиц на площадке в хвойно-широколиственном лесу за 11 лет повысились, несмотря на ослабление опушечного эффекта по краям площадки. Уровень сложности структуры сообщества остался прежним. Для большинства видов птиц появление или исчезновение в сообществе в период между 1990-ми и 2000-ми годами носит случайный характер, т.к. их количество на площадке не превышает одной гнездовой территории, а в ряде случаев речь идет всего лишь об одной или нескольких встречах. Неслучайными явлениями представляются исчезновение из сообщества таких опушечных видов, как серая и садовая славки (вследствие дальнейшего зарастания вырубков, прилегающих к площадке), а также появление москочки в качестве регулярно гнездящегося вида.

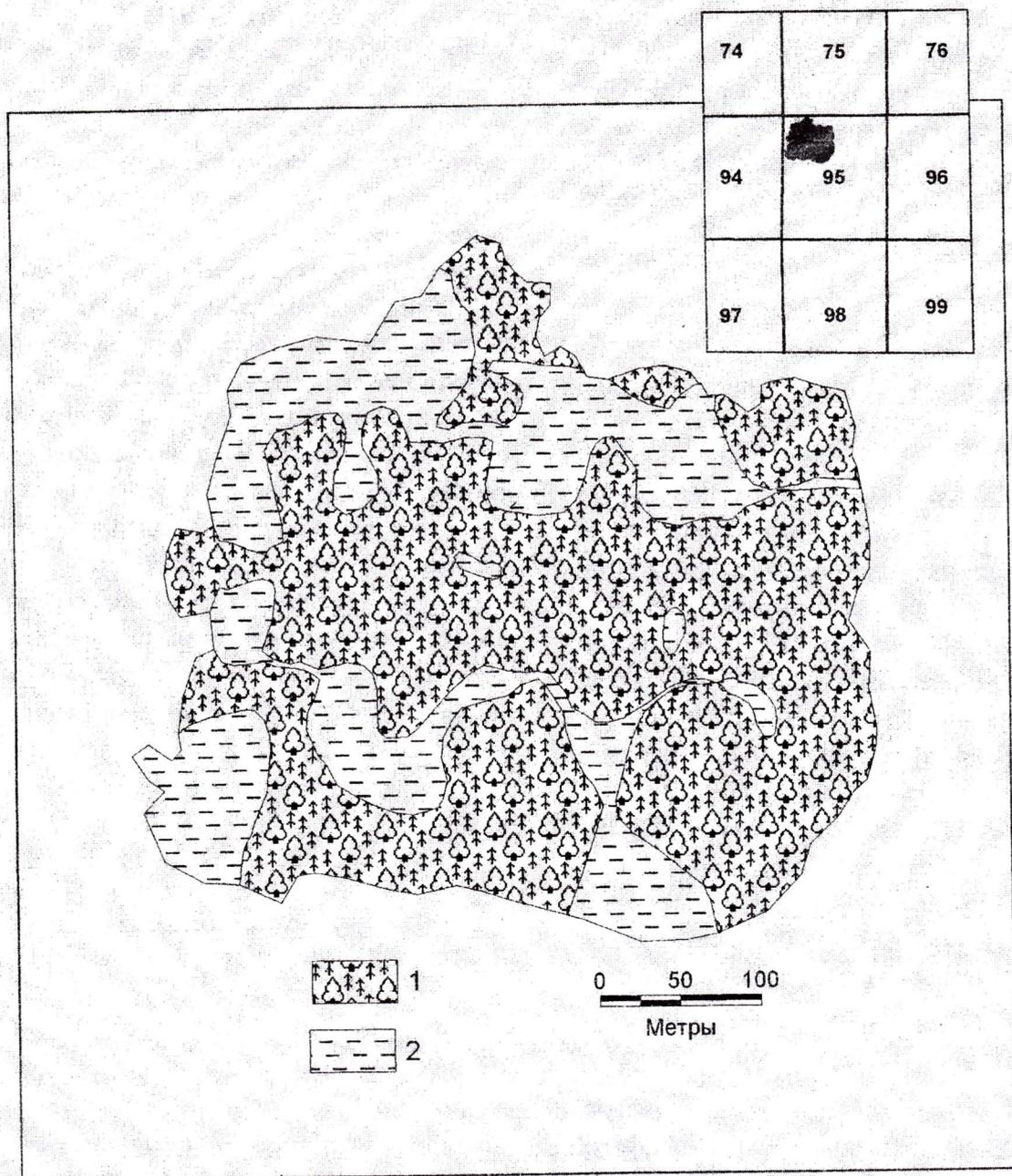


Рис. 1. Местоположение в квартальной сети заповедника «Брянский лес», основные типы леса и растительные ассоциации пробной площадки:

1 – хвойно-широколиственный лес (ассоциация *Tilio-Carpinetum*); 2 – ольховый лес (ассоциация *Sphagno squarrosi-Alnetum*).

Таблица 1

Статус пребывания, количество гнездовых территорий на пробной площадке (ГТ/ПП), средняя плотность гнездования (пар/10 га) и удельная доля (%) видов в общем гнездовом населении в сообществе птиц хвойно-широколиственного леса (кв. 95 заповедника «Брянский лес») в 1993-1995 гг. и 2004-2006 гг.

Вид	ГТ/ПП			Пар/10 га		%		ГТ/ПП			ГТ/10 га		%	
	1993	1994	1995	1993-95	1993-95	1993-95	1993-95	2004	2005	2006	2004-06	2004-06	2004-06	2004-06
Кряква	0	1	2	0,7	0,9	1	0,5	1	п	1	0,5	0,5	0,5	
Цирок-свистунок	0	0	1	0,2	0,3	1	0,5	1	0	1	0,5	0,5	0,5	
Обыкновенный канюк	0	0	0	0,0	0,0	п	+	п	+	+	+	+	0	
Змееяд	0	0	0	0,0	0,0	0	0,0	0	п	0	0,0	0,0	0	
Чеглок	0	п	0	0,0	0,0	0	0,0	0	0	0	0,0	0,0	0	
Глухарь	0	0	0	0,0	0,0	0	0,0	0	п	0	0,0	0,0	0	
Рябчик	1	0	0	0,2	0,3	1	0,5	1	1	0	0,5	0,5	0,5	
Черныш	1	1	1	0,7	0,9	1	0,7	1	1	1	0,7	0,7	0,8	
Белкас	п	п	1	0,2	0,3	1	0,5	1	п	1	0,5	0,5	0,5	
Вальдшнеп	0	п	1	0,2	0,3	0	0,0	0	п	п	0,0	0,0	0	
Вяхрь	0	0	0	0,0	0,0	0	0,0	0	0	0	0,0	0,0	0	
Клинтух	п	1	п	0,2	0,3	0	0,0	0	0	0	0,0	0,0	0	
Обыкновенная кукушка	1	1	1	0,7	0,9	1	0,7	1	1	1	0,7	0,7	0,8	
Седой дятел	0	п	1	0,2	0,3	0	0,0	0	п	0	0,0	0,0	0	
Желна	+	+	+	0,0	0,0	0	0,0	0	п	+	+	+	0	
Пестрый дятел	1	1	1	0,7	0,9	1	0,7	1	1	1	0,7	0,7	0,8	
Средний дятел	0	0	0	0,0	0,0	0	0,0	0	1	0	0,2	0,2	0,3	
Белоспинный дятел	0	0	0	0,0	0,0	п	1	п	1	1	0,5	0,5	0,5	

Вид	ГТ/Ш			Пар/10 га	%	ГТ/Ш			ГТ/10 га	%
	1993	1994	1995			1993-95	2004	2005		
Малый дятел	0	0	п	0,0	0,0	0	0	0	0,0	0
Лесной конек	0	п	п	0,0	0,0	п	п	0	0,0	0
Обыкновенный жулан	0	п	0	0,0	0,0	0	0	0	0,0	0
Обыкновенная иволга	1	п	0	0,2	0,3	0	1	1	0,5	0,5
Сойка	1	2	1	0,9	1,2	1	1	1	0,7	0,8
Кедровка	п	п	0	0,0	0,0	0	1	п	0,2	0,3
Ворон	0	+	п	0,0	0,0	0	п	0	0,0	0
Крапивник	п	1	0	0,2	0,3	1	1	1	0,7	0,8
Зеленая пересмешка	+	0	п	0,0	0,0	0	0	0	0,0	0
Черноголовая славка	6	4	1	2,5	3,2	7	8	6	4,9	5,6
Садовая славка	0	п	+	0,0	0,0	0	0	0	0,0	0
Серая славка	1	1	1	0,7	0,9	0	0	0	0,0	0
Пеночка-весничка	+	+	+	0,0	0,0	0	0	п	0,0	0
Пеночка-теньковка	7	6	7,5	4,7	6,1	5	7	8	4,6	5,3
Пеночка-трещотка	10	11	5	6,0	7,7	13	17	14	10,2	11,7
Желтоголовый королек	0	0	1	0,2	0,3	1	1	1	0,7	0,8
Мухоловка-пеструшка	3	4	7,5	3,4	4,3	5	8	6	4,4	5,1
Мухоловка-белошейка	3	4	4	2,5	3,2	2	6	4	2,8	3,2
Малая мухоловка	п	1	2	0,7	0,9	1	3	п	0,9	1,1
Серая мухоловка	2	1	1	0,9	1,2	4	1	1	1,4	1,6
Зарянка	14	16	11,5	9,6	12,3	12	11	9	7,4	8,5
Обыкновенный соловей	0	0	п	0,0	0,0	0	п	0	0,0	0
Черный дрозд	3	2	3	1,9	2,4	3	4	5	2,8	3,2

Вид	ГТ/ЛП			Пар/10 га	%	ГТ/ЛП			ГТ/10 га	%
	1993	1994	1995			2004	2005	2006		
Белобровик	0	0	1	0,2	0,3	0	п	0	0,0	0
Певчий дрозд	0,5	2	3	1,3	1,6	3	2	5	2,3	2,7
Деряба	0	0	0	0,0	0,0	п	0	0	0,0	0
Длиннохвостая синица	1	п	п	0,2	0,3	1	1	2	0,9	1,1
Черноголовая гайчка	1	1	0	0,5	0,6	п	п	0	0,0	0
Буроголовая гайчка	2	1	п	0,7	0,9	2	2	1	1,2	1,3
Хохлатая синица	0	0	0	0,0	0,0	0	п	1	0,2	0,3
Московка	0	0	0	0,0	0,0	1	2	2	1,2	1,3
Обыкновенная лазоревка	1	2	3	1,4	1,8	2	4	3	2,1	2,4
Большая синица	6	6	5	3,9	5,0	4	5	5	3,2	3,7
Обыкновенный поползень	5	4	4	3,0	3,8	2	2	2	1,4	1,6
Обыкновенная пищуха	1	1	1	0,7	0,9	2	1	1	0,9	1,1
Зяблик	38	36,5	43	27,2	34,7	33	34	45	25,9	29,9
Чиж	0	п	0	0,0	0,0	0	п	п	0,0	0
Обыкновенный клест	п	0	0	0,0	0,0	0	п	0	0,0	0
Обыкновенный снегирь	п	1	1	0,5	0,6	1	1	1	0,7	0,8
Обыкновенная овсянка	п	0	0	0,0	0,0	0	0	0	0,0	0
Всего	110,5	112,5	115,5	78,4	100,0	113	130	132	86,8	100,0

Примечания: "+" – обилие вида на площадке исчисляется менее чем половиной гнездовой территории или размер гнездовой территории вида намного превышает размер площадки; "п" – вид-посетитель.