

ЭРНЕСТ ВИКТОРОВИЧ ИВАНТЕР

доктор биологических наук, профессор, член-корреспондент РАН, заведующий кафедрой зоологии и экологии, декан эколого-биологического факультета, Петрозаводский государственный университет (Петрозаводск, Российская Федерация)

ivanter@petrsu.ru

ЮРИЙ ПАВЛОВИЧ КУРХИНЕН

доктор биологических наук, профессор кафедры зоологии и экологии эколого-биологического факультета, Петрозаводский государственный университет (Петрозаводск, Российская Федерация)

kurhinen@petrsu.ru

ВЛИЯНИЕ ИНТЕНСИВНОЙ ЛЕСОЭКСПЛУАТАЦИИ НА НАСЕЛЕНИЕ МЕЛКИХ МЛЕКОПИТАЮЩИХ ВОСТОЧНОЙ ФЕННОСКАНДИИ*

В итоге многолетних (1958–2015 годы) исследований, охвативших всю территорию Восточной Фенноскандии, выявлены существенные изменения структуры и численности населения мелких млекопитающих под влиянием интенсивной лесоэксплуатации. Анализируются общие закономерности воздействия рубок на структуру местообитаний, численность, территориальное распределение и экологические особенности 11 видов мелких млекопитающих региона. Установлено, что общие для большинства видов реакции на концентрированные рубки сводятся к снижению общей численности популяций, переходу на неритмичную, с резкими непродолжительными подъемами и глубокими длительными депрессиями, популяционную динамику и образованию нестойкого мозаичного пространственного размещения, а также к нарушению темпов и снижению интенсивности репродукции.

Ключевые слова: популяция, динамика численности, трансформация среды, биотоп, лесовосстановление, организация и плотность населения

Изучение экологических последствий массовых рубок леса, приводящих к сведению на больших площадях коренных таежных древостоев, их фрагментации и формированию мозаичного ландшафта, продолжает вызывать у исследователей большой интерес. По отношению к таежной фауне Голарктики эта проблема несколько лучше разработана на более удобных (в методическом плане) объектах – беспозвоночных. Активно ею занимались и на североамериканском континенте, причем не только на птицах, но и на некоторых млекопитающих. В Европе териологические исследования в этой области чаще публикуются в виде кратких обзоров и, как правило, либо вообще не касаются таежной зоны, либо связаны исключительно с экзотическими группами, например летучими мышами. Работ, относящихся к таежной Скандинавии, немного, причем они носят в основном обзорный характер и не опираются на конкретный экспериментальный материал [15]. Что же касается отечественных публикаций, посвященных этой проблеме [1], [2], [4], [6], [7], [9], [10], [12], то большинство из них относятся ко второй половине XX века и страдают теми же недостатками, что и многие перечисленные выше работы зарубежных коллег, и прежде всего излишней конкретикой, кратковременностью на-

блюдений и преобладанием констатации в ущерб анализу и объяснению причин.

Цель настоящего сообщения – восполнить этот пробел результатами многолетних исследований (1958–2015 годы), выполненных в Восточной Фенноскандии (Кольский п-ов, Карелия, Финляндия и Карельский перешеек Ленинградской области) и сочетавших работу на полевых стационарах (Гомельгский, Ладожский, заповедник «Кивач») с широкими экспедиционными обследованиями.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Основным объектом исследований послужила весьма важная в биоценотическом плане группа мелких млекопитающих – землеройки-буровушки и лесные мышевидные грызуны (рыжие и серые полевки, лесные лемминги, мышовки и др.). Эти животные, занимая особое место в структуре трофических связей таежных экосистем и являясь основными потребителями растительности и беспозвоночных нижнего яруса леса, служат одновременно важнейшим объектом потребления многих хищников. В составе этой группы есть и стенобионтные таежные виды, чутко реагирующие на трансформацию коренных лесов, и эврибионтные виды-убикисты, менее чувствитель-

ные к рубкам и распространенные практически по всем таежным регионам и местообитаниям. Это делает их удобным и достаточно чувствительным экологическим индикатором состояния таежных экосистем [5].

Учеты численности зверьков заключались в расстановке параллельных, на расстоянии 25 м друг от друга, линий давилок (капканчиков Геро) по 25–50 шт. в каждой. Они равномерно распределялись по всем обследуемым биотопам (и модельным участкам) и действовали по 2–4 суток. Приманкой служили кусочки смоченного в растительном масле ржаного хлеба. За показатель обилия принимали число зверьков, попавших за сутки работы в 100 ловушек (на 100 ловушко-суток), и выраженную в процентах долю данного вида в общем улове ловушками (относительное обилие в населении мелких млекопитающих, или индекс доминирования). Учет и отлов канавками проводился с помощью 30-метровых траншей, имевших по три металлических конуса, сужающихся к горловине и врытых таким образом, что верхний край их находился ровень с дном канавки. Показатель обилия – число зверьков, попавших в конусы за 10 суток работы одной канавки (на 10 канавко-суток), и относительное количество зверьков данного вида, выраженное в процентах от общего числа добытых (индекс доминирования, %). Общий объем проведенных учетов превышает 455 000 ловушко-суток и 7800 канавко-суток.

В одном из наиболее исследованных в экологическом отношении Кондопожском районе Карелии, в пределах ландшафта одного типа (сельговый среднезаболоченный с преобладанием сосновых лесов) было выделено 4 категории коренных сосновых лесов в соответствии со степ-

пенью их фрагментации: крупные массивы сосновых (Гомельгский стационар, массив 25–30 га), на той же территории небольшие (6–7 га) участки и совсем мелкие (по 1–2 га) островки соснового леса. Для сравнения использовались данные учетов млекопитающих, полученные в крупных массивах сосновых заповедника «Кивач» (общей площадью около 3 тыс. га). На всех этих участках работы велись одновременно, в равных объемах и по единой методике, а сравниваемые территории разделяли всего 20 км. При этом все фрагменты сосновых обладают здесь близкими характеристиками рельефа, почв, исходного типа растительности и окружены сходными по структуре экосистемами (производные лиственные и смешанные насаждения). Это позволило осуществить сравнительный анализ данных за большой временной ряд (более 30 лет) синхронных наблюдений.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Анализ изменений видовой структуры и разнообразия биоценотических группировок мелких млекопитающих показал, что с сокращением размеров фрагментов хвойных лесов сокращается и количество видов, зафиксированных в среднем за год наблюдений (фактически это индекс видового богатства), причем наиболее резкий переход (в 2 раза) наблюдался от крупных к небольшим (6–7 га) массивам (рис. 1).

Тренды динамики численности мелких млекопитающих в сосновых различной степени фрагментированности в целом имеют сходную направленность. При этом следует отметить два аспекта. Во-первых, размах колебаний (особенно максимумы) даже в слабо фрагментированных сосновых (20–30 га) оказался несколько шире,

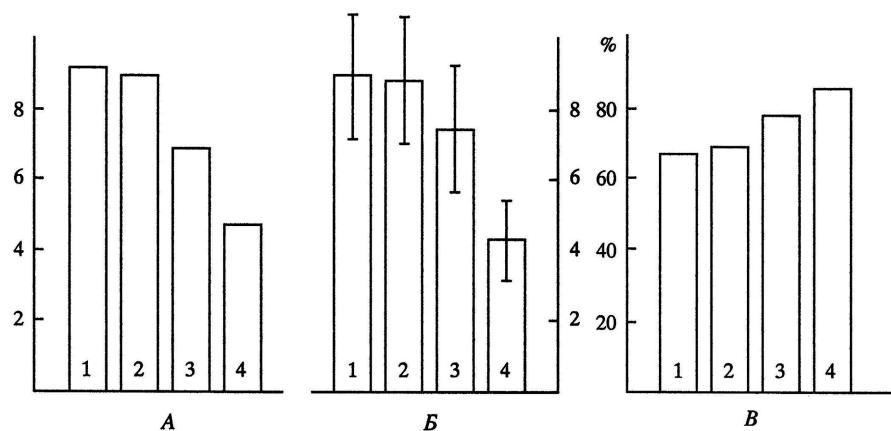


Рис. 1. Численность мелких млекопитающих и ее динамика в сосновых разной степени фрагментации:

А – суммарная, Б – среднестатистическая численность, В – коэффициент вариации, %.

1 – заповедные территории, 2 – крупные массивы 30 га и более, 3 – небольшие массивы 6–7 га, 4 – мелкие выделы до 2 га.

По оси абсцисс – число видов, по оси ординат – индекс Паркера – Бергера

чем на заповедной территории; во-вторых, закономерность, согласно которой дальнейшая фрагментация сосновок (до 6–7 га и особенно до 1–2 га) резко усиливает отклонения в характере количественной динамики популяций мелких млекопитающих от общих тенденций, характерных для крупных лесных массивов. Это проявляется прежде всего в ином чередовании пиков обилия и в размахе колебаний.

Особенно четкие различия наблюдаются при анализе численности двух фоновых видов (обыкновенной бурозубки и рыжей полевки), которые вместе составляют более 90 % суммарного отлова. С сокращением размеров лесных фрагментов показатель обилия обыкновенной бурозубки сокращается, а коэффициент вариации растет.

Наблюдаются различия и в динамике численности. В крупных таежных массивах заповедника волны популяционной динамики обыкновенной бурозубки имеют более сглаженный характер и спады численности выражены слабее, чем в небольших по площади сосновках. В мелких лесных массивах периоды депрессии численности видов выражены более резко и нередко принимают многолетний характер.

Сходные тенденции в общих чертах отмечены и для других видов, в частности рыжей полевки, однако уровень численности этого зверька в больших массивах опытного участка оказался несколько выше, а коэффициент вариации и размах колебаний в смежные годы – ниже, чем даже в сосновках заповедника. Это можно объяснить соседством и влиянием в целом благоприятных для вида резервных местообитаний типа молодняков и опушечных лент, характерных для мозаичного ландшафта опытного участка. На популяцию рыжей полевки это, по-видимому, оказывает стабилизирующее влияние. Дальнейшая фрагментация сосновок приводит к сокращению показателя обилия рыжей полевки, причем особенно сильно (в 2 раза) в семенных куртинах сосны площадью 1–2 га.

В сосновках разной степени фрагментарности зафиксировано неполное совпадение волн динамики численности рыжей полевки. В основном это касается пиков, но в некоторых случаях – и периодов депрессии численности. Таким образом, фрагментация сосновок в целом приводит к обеднению видового состава, сокращению численности видов, усилинию нестабильности населения и упрощению структуры сообществ мелких млекопитающих. Максимальная степень фрагментации (сокращение площадей до 1–2 га) приводит к формированию довольно нестабильных и упрощенных сообществ с 1–2 абсолютно доминирующими видами. Характерно, что при

сохранении собственной структуры даже мелких массивов сосновок (ярусность, сомкнутый полог, специфичный живой напочвенный покров) широкого заселения семенных куртин сосны зверьками с окружающих территорий молодняков не наблюдалось. В итоге острова сосновок существенно отличались по составу населения и численности мелких млекопитающих от смежных территорий.

Землеройки сильнее реагируют на фрагментацию сосновок: с сокращением площади спелых древостоев сокращается и число видов бурозубок, и их общая численность. В конечном счете на небольшом лесном фрагменте остается всего один вид (обыкновенная бурозубка), заселяющий его с минимальной плотностью. В этой ситуации подселения новых видов землероек с прилегающими территориями, как правило, не отмечается.

Доминирующая повсеместно рыжая полевка несколько легче переносит дробление массивов спелых сосновок, хотя изменения все же значительны. Характерно, что, как и в случае с землеройками, заселения небольших по площади участков сосновок другими видами полевок (темная, экономка) не наблюдалось, хотя они и присутствовали на прилегающих территориях производных лесов. Лишь однажды в небольшом массиве сосновка чернично-долгомошного площадью всего 2 га нам удалось обнаружить изолированное поселение лесного лемминга – вида, известного своим тяготением к крупным массивам коренных хвойных лесов Фенноскандии [3], [11]. Зверьки попадались в ловчие канавки регулярно, но не ежегодно – обычно лишь в периоды пиков численности.

В процессе дальнейшей антропогенной трансформации таежных лесов, через некоторое время после начала их фрагментации, формируется ландшафт, представляющий собой мозаику лесных биотопов, находящихся на разных этапах вторичной сукцессии после сплошных рубок. В этой связи большой интерес представляет изучение экологических последствий для животных формирования именно такого мозаичного ландшафта.

Как показали учеты мелких млекопитающих, их результаты с достаточной точностью отражают совпадение волн динамики численности в опыте и контроле: годы пиков и депрессий почти синхронны, одинакова и средняя амплитуда колебаний обилия зверьков в смежные годы. В то же время средний показатель численности (табл. 1), как и крайние его значения в трансформированном рубками ландшафте, оказался в годы пиков в 1,3–1,5 раза выше, чем на заповедной тер-

ритории. Если же обратиться к сравнению этих показателей отдельно для групп землероек и мышевидных грызунов, то различия между опытом и контролем оказались еще более значительными. Количество видов землероек, фиксируемых при учетах на ловушко-линиях в среднем за год, было в заповеднике в 1,5 раза выше, чем в опыте, средняя же амплитуда колебаний численности землероек и коэффициент вариации показателя учета, наоборот, ниже (соответственно в 2 и 1,3 раза). Это косвенно указывает на то, что экологические условия в крупных таежных массивах для землероек более благоприятны.

Еще значительнее различия между контролем и опытом для мышевидных грызунов. Количество видов этой группы млекопитающих, фиксируемых в среднем за год учетов давилками, оказалось значительно (в 1,6 раза) и достоверно ($p < 0,05$) выше, чем в заповеднике, в основном за счет регулярного присутствия в уловах зеленоядных видов серых полевок рода *Microtus* (темная, экономка). Причем особенно характерно это для ранних этапов вторичной сукцессии лесной экосистемы.

Динамика численности мышевидных грызунов (при общем совпадении волн) также различалась: в годы пиков, как и депрессий, численность в опыте была в 1,3–1,5 раза выше, чем в контроле (за исключением депрессии 1988 года, катастрофической для всех районов и видов мелких млекопитающих). Некоторый спад численности мышевидных грызунов в 1983–1985 годах в трансформированном ландшафте Гомельского стационара не носил столь ярко выраженного характера депрессии, как на заповедной территории.

Для сравнения видового состава мелких млекопитающих по районам нами рассчитывался индекс Паркера – Бергера, представляющий соотношение n_{max}/N , где n_{max} – оценка значимости доминирующего вида, а N – сумма оценок значимости. Фактически он характеризует степень доминирования наиболее многочисленного в

сообществе вида и одновременно степень неравновесности, несбалансированности самого сообщества, что как раз важно выяснить в данном случае. Несмотря на кажущуюся простоту этого показателя, некоторые исследователи относят индекс Паркера – Бергера к числу лучших для оценки специфики видового состава сообществ животных [19]. Значения этого индекса для группы мышевидных грызунов достоверно выше в контроле, что лишний раз подчеркивает некоторую упрощенность группировок мышевидных грызунов заповедной территории (абсолютное доминирование рыжей полевки составило 94 % от суммарного улова данной группы зверьков). В трансформированном рубками ландшафте доминирование этого вида выражено менее резко (в среднем 66 % от улова мышевидных грызунов), более того, в отдельные годы рыжая полевка даже уступала первенство одному из видов серых полевок.

Один из показателей видового разнообразия сообществ – индекс Симпсона, рассчитываемый по формуле: $I = 1 - E(n_i/N)$, где n_i – оценка значимости одного вида, N – сумма оценок значимости всех видов. Поскольку в данном случае этот индекс вычислялся только на основе относительных показателей (1 экз. на 100 ловушко-суток), он используется здесь лишь как способ грубого сравнения видового разнообразия биоценотических комплексов мелких млекопитающих экспериментальной и контрольной территорий.

Если брать всю группу мелких млекопитающих, то различия в показателях видового разнообразия между опытом и контролем незначительны (соответственно 0,55 и 0,46). При сравнении же отдельных групп видов (землеройки и мышевидные грызуны) различия вновь оказываются существенными: индекс видового разнообразия землероек в заповеднике примерно в 3 раза выше, чем в опыте (0,21 и 0,07), а для мышевидных грызунов, напротив, значения индекса Симпсона в трансформированном рубками ландшафте в 5,4 раза выше ($p < 0,01$). Таким образом, трансфор-

Численность мелких млекопитающих на экспериментальном (I) и контролльном (II) участках за 11 лет исследований, экз. на 100 ловушко-суток

Участок	Исследованная группа	Численность			Размах колебаний численности в смежные годы, $M \pm SE$
		суммарная	средняя, $M \pm SE$	CV, %	
I. Гомельский стационар	Мелкие млекопитающие из них:	9,1	9,5 ± 1,8	64	2,1 ± 0,2
	буровушки	3,1	3,1 ± 0,8	88	3,6 ± 1,0
	мышевидные грызуны	6,0	6,4 ± 1,2	63	2,1 ± 0,4
II. Заповедник «Кивач»	Мелкие млекопитающие из них:	7,2	7,1 ± 1,2	55	2,1 ± 0,3
	буровушки	2,9	2,7 ± 0,6	71	1,8 ± 0,2
	мышевидные грызуны	4,3	4,4 ± 0,9	68	3,2 ± 0,9

Таблица 1

мация таежных лесов приводит к сокращению видового разнообразия землероек-буровузубок, но к росту видового разнообразия мышевидных грызунов.

Возвращаясь к анализу особенностей динамики численности (обилия) мелких млекопитающих на экспериментальной и контрольной территориях, следует отметить, что в обоих случаях основной фон создают доминирующие виды – обыкновенная буровузубка и рыжая полевка, составляющие в опыте соответственно 33 и 43 % от улова, в контроле соответственно 35 и 56 %. Волны флюктуации численности обыкновенной буровузубки в заповеднике имеют более сглаженный вид с менее выраженными пиками и депрессией численности по сравнению с опытом (рис. 2). Для рыжей полевки соотношение иное: при примерно равных показателях обилия зверьков, в опыте периоды депрессий и пиков выражены значительно слабее, чем в лесах заповедника, а депрессия 1983–1985 годов вообще отсутствовала.

Мозаичность территории опытного участка с наличием опушечных зон, недорубов, семенных куртин, вырубок и молодняков обеспечивает не только лучшую выживаемость полевок в годы депрессии, но и возможность выселения части популяции из оптимальных стаций во временные (в годы подъема численности зверьков), что сглаживает колебания. И все же основные отличия в структуре сообществ мелких млекопитающих и динамике их общей численности между опытом и контролем обусловлены, на наш взгляд, не только реакцией доминирующих видов (которые на обоих участках одни и те же – обыкновенная буровузубка и рыжая полевка), но и видов, занимающих по степени доминирования 3–6-е места. На заповедной территории это, прежде всего, темная полевка (3,1 %), а также равнозубая, малая и средняя буровузубки, соответственно 1,8, 1,6 и 1,5 %, в опыте – темная полевка и полевка-экономка (15,8 и 6,3 %). Численность этих видов и ее динамика по годам в опыте и контроле кардинально различаются. Так, обилие средней и малой буровузубок в контроле в 2–3 раза выше, а численность темной полевки и экономки, напротив, на трансформированной рубками территории в среднем в 6 и более раз выше.

Флюктуации численности этих видов в значительной степени влияют на состав группировок и динамику всего населения мелких млекопитающих. Например, если в заповедных лесах темная полевка регистрируется не ежегодно и ее доля в уловах лишь однажды превысила отметку 3 % (1987 год), то в трансформированном рубками ландшафте этот вид практически ежегодно

встречается в уловах мышевидных грызунов, а в отдельные годы – уверенно доминировал (1981, 1982). Если полевка-экономка в опыте – обычный вид, предпочитающий вырубки, то в заповеднике она – редкий вид, встреченный в уловах давилками лишь в 1987 году (год, соответствовавший пику численности этого вида в опыте). Напротив, равнозубая буровузубка – вид, свойственный только лесам заповедника, на экспериментальной территории ни разу не регистрировалась.

Одним из наиболее надежных и точных критериев характеристики населения мелких млекопитающих может служить сезонная динамика их численности, которая также демонстрирует существенные различия между опытом и контролем.

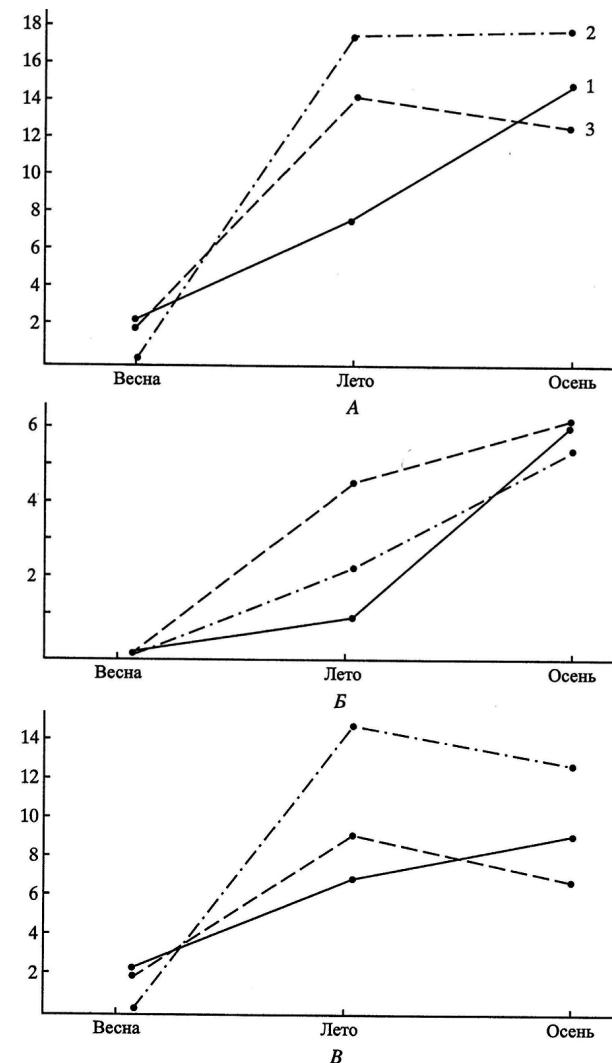


Рис. 2. Сезонная динамика численности мелких млекопитающих в смежных – коренных и трансформированных рубками биотопах.

А – все виды, Б – обыкновенная буровузубка, В – рыжая полевка. 1 – спелый сосняк черничный, 2 – вырубка (1–10 лет), 3 – сосново-лиственничный молодняк (10–20 лет). По оси абсцисс – сезоны года, по оси ординат – численность, экз. на 100 ловушко-суток

лем (см. рис. 2), особенно для одного из фоновых видов – обыкновенной бурозубки. По данным учетов, численность этого вида в трансформированном рубками ландшафте наиболее быстро растет весной и в первой половине лета, в результате чего различия между опытом и контролем в июле достигают 10 и более кратных величин, к осени соотношение выравнивается. В таком же направлении, но слабее варьирует численность рыжей полевки. По нашему мнению, наблюдаемые различия в сезонной динамике обусловлены в среднем несколько более ранними сроками наступления весенних фенологических явлений (снеготаяние, вегетация травяной растительности) на территории преобладающих на опытном участке вырубок и молодняков, что соответственно стимулирует относительно более быстрый рост численности зверьков в начале лета [8].

Для характеристики происходящих после рубки изменений видовая структура и численность биоценотических группировок млекопитающих оценивались на сериях экосистем. Условно они обозначены как открытые (необлесившиеся) вырубки (давность рубки до 5–6 лет), молодняки 6–20 и 21–40 лет, вторичные лиственные и смешанные леса (преимущественно 50–70 лет), старовозрастные хвойные леса (контроль, свыше 100 лет). Как указывалось выше, при условии корректного подбора серий можно оценить те из-

менения, которые происходят с группировками животных в ходе вторичной сукцессии экосистем после рубки леса. При этом априори предполагается, что изменения в биоценотических группировках млекопитающих этих биотопов повторяют ожидаемые в ходе сукцессии экосистемы процессы в течение ближайших 100–120 лет.

На основе сводных для региона данных (20 пунктов стационарных и экспедиционных наблюдений) (табл. 2–4) можно дать общую характеристику биоценотических группировок млекопитающих основных сукцессионных стадий экосистем на вырубках. По этим данным можно заключить, что хотя спелые (старше 100 лет) сосняки зелено-мошные (контроль) близки по уровню численности и видовому разнообразию мелких млекопитающих к средним значениям по всем биотопам, но значительно уступают по этим показателям вырубкам с давностью рубки от 1 до 10–15 лет, причем эти различия (достигающие 30-кратной величины) особенно четко проявляются в группе мышевидных грызунов, в первую очередь серых полевок. Уже на основе этих данных выявляются довольно явные признаки смены видов (сукцессии) мышевидных грызунов, сильнее всего заметной в первые 15–20 лет вторичной сукцессии экосистемы на вырубках.

За весь период сукцессии экосистемы минимальные показатели численности и видового раз-

Численность (в числителе, экз. на 100 ловушко-суток) и доля в уловах (в знаменателе, %) фоновых видов мелких млекопитающих в коренных и трансформированных рубками биотопах средней тайги Восточной Фенноскандии

Биотопы	Число ловушко-суток	Общая численность	Численность по видам						
			обыкновенная бурозубка	средняя бурозубка	малая бурозубка	рыжая полевка	темная полевка	полевка-экономка	лесная мышовка
Спелые сосняки зелено-мошные	7640	4,8	1,7/35,5	0,06/1,0	0,06/1,0	2,8/60,9	0,14/2,5	–	0,04/0,05
Спелые ельники зелено-мошные	3795	4,6	1,6/34,5	0,08/1,2	0,08/1,2	2,8/62,0	0,02/0,8	–	–
Открытые вырубки:	7031	8,9	3,7/41,3	0,01/0,1	0,1/1,1	1,9/22,5	2,3/26,1	0,8/8,0	0,07/1,0
свежие (до 1 года)	725	1,0	0,4/37,7	–	–	0,5/50,5	–	0,1/13,0	–
от 1 до 5 лет	6306	9,8	4,1/41,1	0,01/0,1	0,1/1,2	2,1/22,3	2,6/26,2	0,8/8,2	0,05/1,0
Молодняки:									
6–20 лет	9551	7,4	2,8/39,0	0,04/0,6	0,12/1,5	2,9/39,0	1,0/14,0	0,4/5,0	0,04/0,5
20–40 лет	3004	2,7	0,6/23,0	0,1/4,0	–	–	–	–	–
Вторичные лиственные и смешанные леса (50–80 лет)	4891	4,8	2,2/46,0	0,02/0,4	0,1/3,0	2,1/43,0	0,06/1,0	0,1/3,0	0,03/0,4
Семенные куртины	1140	4,1	1,6/38,0	–	0,1/2,0	2,3/58,0	0,1/2,0	–	–
Недорубы:	1655	7,1	2,8/39,0	–	–	3,8/55,0	0,4/5,0	–	–
на свежих вырубках	240	21,7	4,6/21,0	–	–	14,2/66,0	2,5/13,0	–	–
прочие	1415	4,7	2,5/53,0	–	–	2,2/47,0	–	–	–
Экотоны (лес – вырубка)	960	11,7	3,0/26,0	0,1/1,0	0,1/1,0	4,7/39,5	2,9/25,2	0,9/8,1	–

Таблица 3

Численность фоновых видов мелких млекопитающих в коренных и трансформированных рубками биотопах по данным учетов канавками
(в числителе – экз. на 10 канавко-суток, в знаменателе – % от улова)

Биотопы	Число канавко-суток	Экз. на 10 канавко-суток	Бурозубки			Грызуны			
			обыкновенная	средняя	малая	рыжая полевка	темная полевка	полевка-экономка	
Спелые сосновки зелено-мощные	58	1,9	0,7/36,3	0,04/2,1	0,2/12,2	2,2/40,5	–	–	0,02/1,0
Спелые ельники зелено-мощные	13	1,3	0,6/53,5	0,01/13,0	0,16/7,0	0,33/26,9	–	–	–
Открытые вырубки:									
свежие (до 1 года)	77	1,5	0,7/47,5	–	0,13/9,3	0,5/32,0	0,03/3,1	0,01/1,0	0,07/5,9
от 1 до 5 лет	8	0,3	0,16/50,6	–	–	–	0,15/49,4	–	–
от 5 до 10 лет	70	1,6	0,8/47,7	–	0,13/8,9	0,4/1,9	0,03/2,2	0,02/1,1	0,02/1,1
Молодняки:									
6–20 лет	127	1,6	1,0/64,5	0,03/1,1	0,1/7,4	0,3/9,5	–	–	–
20–30 лет (смешанные)	29	1,5	0,6/39,0	0,01/3,1	0,01/3,1	0,7/45,5	–	–	–
30–40 лет (хвойные)	7	0,3	–	0,16/50,0	0,16/50,0	–	–	–	–
Вторичные лиственные и смешанные леса (40–70 лет)	18	1,5	0,4/24,1	0,07/3,8	0,4/24,1	0,4/24,1	0,07/3,8	–	0,3/20,1
Семенные куртины	46	2,3	0,7/30,7	0,1/4,0	0,5/23,1	0,5/23,1	–	–	–
Недорубы	35	1,8	1,2/66,0	0,1/5,1	0,2/11,8	0,2/11,8	–	–	0,03/1,7

Таблица 4

Изменение видового разнообразия и численности мелких млекопитающих в сосновке зелено-мощной (в числителе) и после его вырубки (в знаменателе)

Показатель	Биотоп		
	сосняк спелый (контроль 1)	вырубка, лет	
		1–5	6–10
Число видов:			
всего	5/6	6/4	4/5
в среднем за год ($M \pm SE$)	$2,2 \pm 0,5 / 2,5 \pm 0,4$	$3,0 \pm 0,5 / 2,5 \pm 0,3$	$1,7 \pm 0,5 / 2,2 \pm 0,5$
Общая численность	8,3/7,1	12,7/6,9	12,9/6,4
в том числе:			
обыкновенная бурозубка	2,4(29)/2,3(32)	3,3(26)/3,7(53)	2,6(20)/3,7(58)
средняя бурозубка	0,1(1)/0,2(3)	0(0)/0(0)	0(0)/0,4(7)
малая бурозубка	0,2(2)/1,0(14)	0,3(2)/0,4(6)	0,1(1)/0,4(7)
рыжая полевка	5,3(67)/2,8(40)	0,6(4)/–	2,5(2)/0,6(9)
темная полевка	0,3(5)/0,7(10)	8,2(65)/2,6(38)	7,7(59)/1,3(19)
лесная мышовка	0(0)/0,1(1)	0,1(1)/0,1(2)	0(0)/0(0)

Примечание. В скобках дан индекс доминирования, % от улова.

нообразия всех исследованных групп (землеройки-бурозубки и лесные полевки) зафиксированы в плотносомкнутых молодых древостоях (особенно хвойных) 25–45-летнего возраста. Во вторичных насаждениях 50–70-летнего возраста вновь наблюдается рост численности мелких млекопитающих. Для них отмечен существенный рост видового разнообразия, но уже не за счет мышевидных грызунов, а за счет землероек (рис. 3).

Как показали учеты, наиболее сильные изменения в структуре биоценотических группиро-

вок и численности мелких млекопитающих происходят на вырубках в первые 10–15 лет после сплошной рубки древостоя. При этом особенно резко проявляются они на свежих вырубках (до 1 года), где постоянное население млекопитающих вообще отсутствует. Характер и скорость заселения млекопитающими свежих лесосек зависит от целого ряда факторов – степени и способа очистки лесосек, размеров и конфигурации вырубок и т. п. В целом, чем менее завершенный характер имеет удаление древостоя и очистка

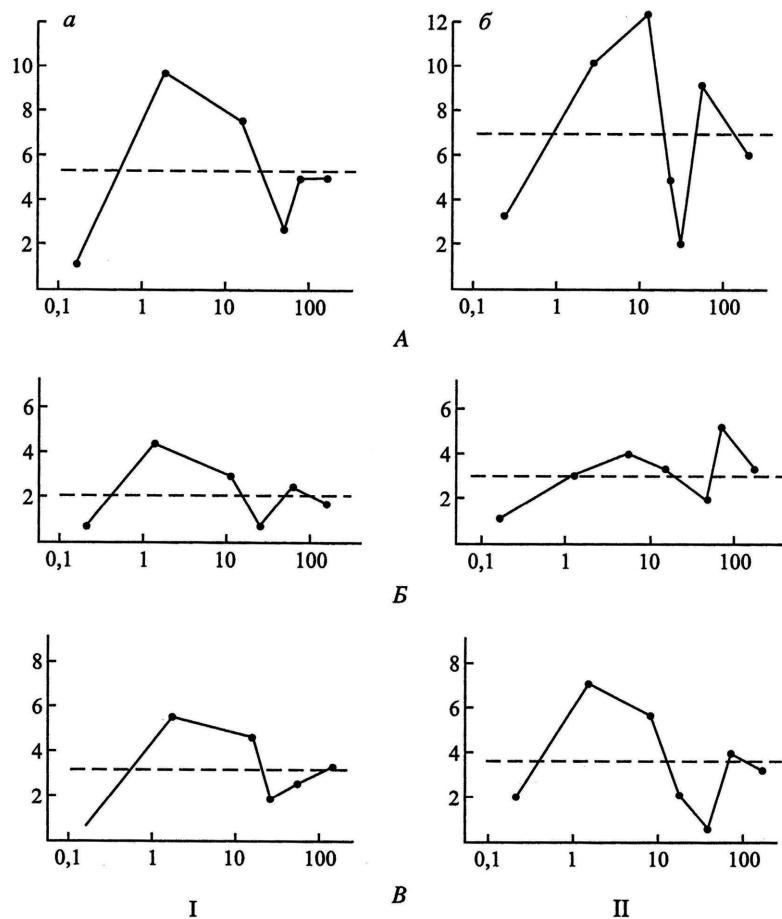


Рис. 3. Изменения численности (I) и видового разнообразия (II) мелких млекопитающих в процессе восстановления экосистем после рубки сосняков. А – все виды, Б – землеройки, В – мышевидные грызуны. По оси абсцисс – давность рубки, годы, в шкале десятичных логарифмов, по оси ординат – а – численность, экз. на 100 ловушко-суток, по оси ординат б – число видов

лесосек (оставление недорубов, слабая очистка, оставление крупных куч порубочных остатков и т. п.), тем интенсивнее идет повторное заселение вырубок животными. И наоборот, интенсивные мероприятия по очистке и содействию лесовозобновлению (хорошая очистка, размельчение или сжигание порубочных остатков, рыхление и химобработка напочвенного покрова и т. п.) отрицательноказываютсянаскорости повторного заселения вырубок.

Результаты исследований показывают, что непосредственно после рубки численность и число видов мелких млекопитающих резко сокращаются (на свежих вырубках отлавливались единичные рыжие полевки, но и те – ближе к периферии лесосек и возле недорубов). Однако уже со 2-го года численность и видовое разнообразие зверьков существенно возрастают, достигая через 3–4 года после рубки значительно более высоких, чем до проведения рубок, значений. Иногда в качестве фактора, дополнительно влияющего на восстановление населения животных, называ-

ют также способ и степень очистки лесосек [7], [8], [14].

Как уже упоминалось, после сплошной рубки на лесосеках практически не остается постоянно-го населения млекопитающих. Возможно лишь посещение и времененная концентрация представителей растительноядных видов возле куч порубочных остатков. Неудивительно поэтому, что отловы мелких млекопитающих на свежей вырубке (~6 месяцев), проведенные в сентябре 1997 года в Пудожском районе Карелии, вообще не дали никаких результатов, за исключением ловушек, поставленных непосредственно в крупные кучи порубочных остатков. Здесь пятью ловушками за 2 суток отловили всего несколько рыжих полевок. Вполне очевидно, что эти зверьки представляли часть небольшого населения данного вида, постоянно обитавшего в спелом ельнике, черничном еще до рубки. Зверьки питались в основном семенами ели из шишек с крон и ветвей срубленных елей, собранных в кучи. При этом на вырубке с практически уничтоженным травя-

но-кустарничковым ярусом других источников корма не было. Такая же ситуация наблюдалась в 1986 году на свежих вырубках на западе Карелии (окрестности д. Совдозеро, Суоярвский р-н) и в 1987 году в центральной части южной Карелии (окрестности д. Крошнозеро, Пряжинский р-н).

Имеет значение и степень (интенсивность) очистки лесосек (рис. 4). Как показали наблюдения, при очистке слабой интенсивности, с оставлением порубочных остатков на месте в кучах и валах, видовое разнообразие зверьков в первые 2–3 года после рубки восстанавливалось быстрее и в среднем было несколько выше, чем на вырубках с полной очисткой. В случаях когда сохраняются отдельные участки леса (недорубы, семенные куртины), они могут служить времененным пристанищем для лесных млекопитающих и даже пунктами их последующей вторичной иммиграции, но вряд ли – источниками этой иммиграции. Последнее утверждение основывается на результатах стационарных исследований, где под нашим наблюдением находилась территория сосняка черничного как в течение 3 лет до, так и в течение 8 лет после сплошной его вырубки.

В первые месяцы после рубки зверьки на открытых участках отсутствовали, однако их численность в небольшом по площади недорубе (1000 m^2) составляла около 25 экз. на 100 ловушко-суток. В основном это были рыжие полевки, численность которых оставалась высокой даже на 2-й год после рубки. Однако на 3-й год (к весне) ситуация резко изменилась: рыжая полевка исчезла, ее место заняли темная полевка и экономка, причем с гораздо меньшей численностью, чем на окружающих недорубах лесосеках. Таким образом, если говорить о собственно недорубах, каковыми являются, как правило, небольшие по площади участки тонкомера ели и неликвидной лиственной древесины, то их значение в качестве

объектов поселения и сохранения аборигенной лесной териофауны весьма невелико. Однако свое значение они имеют как объекты первоочередного заселения при последующей вторичной иммиграции лесных млекопитающих, идущей, как правило, от стены крупных лесных массивов.

На фоне недорубов особое значение имеют семенные куртины хвойных пород. В ходе стационарных исследований зафиксировано четкое отличие структуры биоценотических группировок мелких млекопитающих в крупных семенных куртинах сосны от таковой на окружающих куртинах вырубках. В частности, доля лесных видов (средняя бурозубка, рыжая полевка) оказалась здесь выше, чем на окружающих вырубках. Более того, на территории одной из крупных семенных куртин – объекта наших постоянных наблюдений – зафиксировано немногочисленное, но, по-видимому, постоянное поселение лесного лемминга – типично таежного, сибирского вида [3], [8], [11].

Наиболее активными иммигрантами свежих вырубок оказались молодые серые полевки. В июне 1987 года в центре свежей вырубки в дивилки и конусы отловлены несколько молодых (неразмножающихся) полевок-экономок. Здесь в ходе рубки был практически уничтожен травяно-кустарничковый ярус растительности, отсутствовали источники корма, до ближайшей стены леса было не менее 400 м. Таким образом, процесс заселения вырубок в первые годы после рубки зависит от нескольких факторов, в том числе наличия куч порубочных остатков, недорубов, а также близости спелого леса. Немаловажную роль играет скорость восстановления растительности, которая, в свою очередь, зависит от гидрологического режима, рельефа, плодородия почв. При глубоких нарушениях напочвенного покрова, огневой очистке лесосек, их заболачивании на

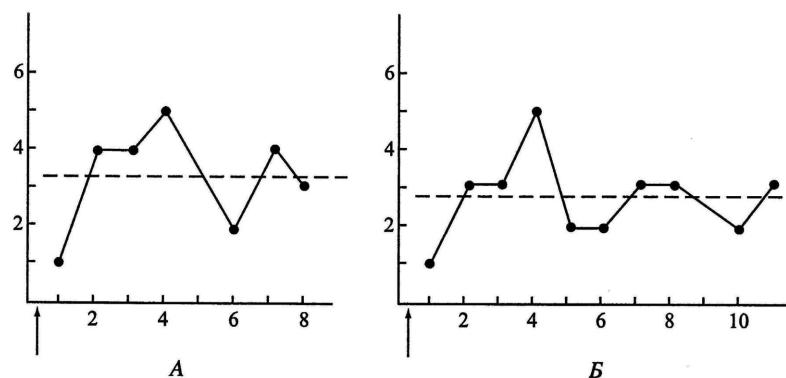


Рис. 4. Изменение числа видов мелких млекопитающих на злаковых вырубках с различными способами очистки.
А – очистка путем сбора и оставления порубочных остатков на месте, Б – очистка с вывозом и частичным сжиганием порубочных остатков. Пунктирные линии – средние значения. По оси абсцисс – годы со времени вырубки, по оси ординат – число видов

фоне бедных непродуктивных почв повторное заселение вырубок может значительно замедляться.

Как следует из наблюдений на стационарах, основными источниками иммиграции мелких млекопитающих являются массивы невырубленных суходольных и пойменных (водоохраных) лесов. Мелкие же недорубы в основном имеют значение лишь как объекты первичного заселения, но отнюдь не как источники иммиграции. Однако крупные семенные куртины уже на ранних этапах заселения привлекают в качестве временных биотопов многих охотничих животных (заяц-беляк, лось, медведь, рябчик, тетерев, глухарь и др.) и одновременно могут обеспечивать сохранение поселений отдельных видов мелких лесных млекопитающих (рыжая полевка, лесной лемминг).

Вторая стадия – собственно открытые (необлесившиеся) вырубки, с давностью рубки от 1 до 5–7 лет. Здесь формируется травяно-кустарничковый ярус растительности, который может достигать значительного развития, особенно на злаковых вырубках. Часто наблюдается активное плодоношение ягодных кустарников, особенно на микроповышениях и периферии вырубок. Открытые вырубки характеризуются специфичным температурным режимом и влажностью приземных слоев воздуха, спецификой снежного покрова. Создаются в целом благоприятные, хотя и менее стабильные, чем в хвойных лесах, условия среды обитания мелких млекопитающих, численность и видовое разнообразие которых здесь выше, чем под пологом спелых хвойных лесов (табл. 5).

Численность мелких млекопитающих на открытых и застраивающих вырубках значительно

выше, чем в спелых хвойных насаждениях, и превышает средние по биотопам значения. Наиболее сильные изменения численности в первые 10 лет после рубки характерны для популяций двух основных видов полевок – рыжей и темной, составляющих основу уловов мышевидных грызунов на злаковых вырубках. Это подтверждается результатами более чем десятилетних исследований на сплошной злаковой (вейниково-луговиковой) вырубке площадью 8 га. Сплошная рубка сосняка зеленомошного (черничный и чернично-травяной типы) проведена в конце 1979 года (осень – зима) и сопровождалась интенсивной очисткой лесосеки (сбор в кучи, частичный вывоз или сжигание порубочных остатков). Учеты мелких млекопитающих проводились давилками и ловчими канавками в первые 10 лет после рубки – в мае, июле и сентябре – октябре, а в отдельные годы – и в феврале. Ценность таких наблюдений повышалась благодаря находящемуся в непосредственной близости почти идеальному контролю – крупному (более 20 га) массиву спелых сосняков зеленомошной группы, которые соответствовали вырубленному в 1979 году массиву сосняков. Учеты в сосняке проводились параллельно и с использованием точно таких же методов, как и в опыте (вырубка). В итоге удалось проследить весь процесс трансформации биоценотических группировок мелких млекопитающих в течение первого десятилетия после рубки, то есть в период наиболее сильных изменений. В течение первых 7–8 лет основной фон населения вырубки составляла темная полевка, которая наряду с обычной бурозубкой определяла и характер волн флюктуации численности зверьков. В процессе восстановления лесной растительности

Численность и соотношение видов мелких млекопитающих на вырубках различного типа

Таблица 5

Показатель	Тип вырубки		
	Вейниково-луговиковая	Луговиково-кустарничковая	Осоково-сфагновая
Общая численность	12,7/6,6	8,4/ –	4,3/2,0
в том числе:			
обыкновенная бурозубка	2,9(23)/3,7(56)	2,2(26)/ –	1,2(23)/0,4(20)
средняя бурозубка	0(0)/0,2(3)	0(0)/ –	0,1(2) /0(0)
малая бурозубка	0,2(2)/0,4(7)	0(0)/ –	0,2(5)/0,3(15)
рыжая полевка	1,6(12)/0,3(4)	2,4(29)/ –	0,8(19)/0,2(10)
темная полевка	7,6(62)/1,9(29)	3,7(44)/ –	2,0(46)/1,0(50)
обыкновенная полевка	0,07(1)/0(0)	0(0)/ –	0(0)/0(0)
лесная мышовка	0,07(1)/0,1(1)	0,08(1)/ –	0(0)/0(0)
лесной лемминг	0(0)/0(0)	0(0)/ –	0(0)/ 0,1(1)

Примечание. В числителе – экз. на 100 ловушко-суток, в знаменателе – экз. на 10 конусо-суток, в скобках – индекс доминирования, % от улова. Прочерк – учеты не проводили.

происходила постепенная сдача позиций темной полевкой и их завоевание рыжей.

Наиболее значительные изменения структуры населения мышевидных грызунов произошли после депрессии 1988 года, то есть через 9 лет после рубки. В дальнейшем восстановление лесной среды в процессе вторичной сукцессии приводит к ухудшению экологических условий для темной полевки. В результате преимущественно получает рыжая полевка, которая занимает лидирующее положение по обилию и доле участия в уловах мышевидных грызунов. Фактически с полным основанием можно говорить о сукцессии биоценотических группировок мышевидных грызунов как составной части лесных экосистем на вырубках.

Процессы аналогичного характера (на начальном этапе – рост численности серых полевок, а затем спад и завоевание доминирующих позиций лесными полевками рода *Clethrionomys*) зафиксированы и в ряде других регионов таежного Севера Европейской России [2], [12], а также в Скандинавии [16]. Однако есть и особенности, в том числе связанные с различными отношениями рыжей и темной полевок к опушкам. В итоге создается впечатление, что первая из них активно мигрирует на вырубку, а часть населения второй вытесняется на периферию вырубки конкурентом, то есть полевкой-экономкой, обилие которой на лесосеке в несколько раз выше средней.

Выявленные различия в спектре и соотношении населяющих различные биотопы видов становятся еще очевиднее при сопоставлении средней буровушки, рыжей и темной полевок. Для последних двух видов соотношение обилия в сравниваемых местообитаниях прямо противоположно: для рыжей полевки зафиксировано почти десятикратное превосходство численности в сосняках (над вырубками), для темной же – наоборот. Так, рыжая полевка абсолютно доминирует в уловах мышевидных грызунов в сосняке (88 %), темная полевка – на вырубке (97 %).

Установлено также, что структуру населения млекопитающих ранних стадий сукцессии леса определяет тип вырубки. Последний же зависит от комплекса экологических условий формирования фитоценоза после рубки: рельефа, типа почв, гидрологических характеристик, исходного типа лесного биогеоценоза. Еще полвека назад основатель динамической типологии лесов И. С. Мелехов (1966) справедливо отмечал, что специфика структуры фитоценозов на вырубках различных типов должна влиять и на состав населяющих эти вырубки позвоночных животных. Между тем структура биоценотических группировок и осо-

бенности динамики численности млекопитающих на вырубках разных типов в сравнительном аспекте не изучены. Те немногие работы, которые имеются, написаны по материалам, полученным в основном на вырубках из-под ельников, для регионов же сосновых лесов подобных работ нет вообще.

Не менее важно ответить на вопрос о том, различаются ли по населению мелких млекопитающих вырубки различных типов. В наших исследованиях наиболее полно представлены 3 типа вырубок, население которых сравнивалось на протяжении 11 лет в ходе массовых учетов мелких млекопитающих, проводимых одновременно в течение 3 сезонов (весна, лето, осень) и в равных объемах (см. табл. 5). В итоге установлено, что все три типа вырубок существенно различаются между собой по численности мелких млекопитающих, ее динамике и соотношению видов. Так, численность мелких млекопитающих на вейниково-луговиковой вырубке выше, чем на луговиково-кустарничковой и осоково-сфагновой, соответственно в 1,5 и 3 раза. При этом во всех трех случаях доминирует темная полевка, однако доля участия этого вида, как и других видов в уловах, резко меняется в зависимости от типа вырубки.

На фоне сокращения спектра видов (по сравнению со злаковой вырубкой) в биоценотических группировках заболоченных лесосек в 1,5–2 раза выше доля участия малой буровушки, причем в отдельные сырьи годы этот вид здесь даже доминировал. Последнее обстоятельство представляет особый интерес в свете многолетней дискуссии о степени гидрофильности этого вида. Кроме того, на периферии осоково-сфагновой вырубки довольно регулярно отлавливались лесные лемминги или фиксировались характерные следы их пребывания.

В итоге полученные нами данные позволяют с уверенностью говорить о специфике биоценотических группировок вырубок разных типов в период их активного формирования, в частности в первые 6–8 лет после рубки. Более того, формирование характерных фитоценозов на вырубках разных типов определяет специфику биоценотических группировок млекопитающих и на этих вырубках, и на участках формирующихся здесь молодняков (табл. 6). Иными словами, еще задолго до рубки за счет своеобразия типа вырубаемого леса задаются и особенности сукцессии биоценотических группировок мелких млекопитающих.

Отчетлива и смена доминантов: если в коренном сосновом лесу постоянно численно домини-

Таблица 6
Численность и соотношение видов мелких млекопитающих в различных
по составу и сомкнутости молодняках 10–20 лет

Показатель	Несомкнутый лиственний	Сомкнутый лиственний	Сомкнутый сосново-лиственний
Учеты ловушко-линиями			
Общая численность	8,5	13,8	8,4
Обыкновенная бурозубка	5,6 (66)	2,5 (18)	3,1 (37)
Средняя бурозубка	0,06 (0,4)	–	0,07 (1)
Малая бурозубка	0,06 (0,4)	0,1 (1,0)	0,07 (1)
Рыжая полевка	1,1 (13)	10,5 (76)	4,4 (52)
Темная полевка	1,6 (19)	0,7 (5)	0,7 (8)
Полевка-экономка	0,1 (1,1)	–	–
Лесная мышовка	–	–	0,07 (1)
Учеты ловчими канавками			
Общая численность	6,6	7,4	6,4
Обыкновенная бурозубка	5,1(70)	5,8(72)	4,0(40)
Средняя бурозубка	–	0,2 (3)	0,5 (12)
Малая бурозубка	0,2 (4)	0,3 (5)	0,1 (2)
Крошечная бурозубка	0,09 (2)	–	–
Водяная кутора	0,2 (4)	0,1 (2)	–
Рыжая полевка	0,09 (2)	0,9 (16)	1,3 (34)
Темная полевка	0,8 (15)	0,1 (2)	0,4 (10)
Водяная полевка	–	–	0,1 (2)
Лесной лемминг	0,09 (2)	–	–
Число видов	9	5	7

Примечание. В скобках – индекс доминирования, % от улова.

рут рыжая полевка, то на вырубке преобладают представители рода серых полевок (темная или экономка). Между тем все вырубки Южной Карелии, где в отлавах грызунов доминировала рыжая полевка, появились на месте рубок ельников (или соседствовали с ними). Характерно, что все они были захламлены и слабо очищены от порубочных остатков, тогда как злаковые вырубки, где доминировала, например, темная полевка, были хорошо очищены. Возможно, именно эти факторы повлияли и на видовой состав полевок. Что же касается злаковых вырубок, то они нормально функционируют не в качестве временных, а как своего рода резервные стации мышевидных грызунов. Высокая численность последних (особенно представителей рода *Microtus*) обеспечивает дополнительную гарантию выживания популяций как хищников (миофаги), так и их жертв (полевки) в условиях нестабильного климата таежной зоны Восточной Фенноскандии. Последнее положение подтверждается и тем, что в отдельные, нестандартные по погодным условиям годы мы фиксировали довольно высокую зимнюю численность полевок именно на вырубках (при почти нулевой численности в окружающих лесах). Есть

и промежуточные варианты, например сравнительно небольшие изменения, касающиеся конкретных соотношений видов при сохранении основных доминантов.

Тем не менее в рамках этого широкого спектра можно выделить ряд общих закономерностей. При сплошной рубке высокопроизводительных сосновых лесов в средней и южной тайге Восточной Фенноскандии, особенно сосняков черничных и чернично-травяных, а также сосново-еловых лесов, сопровождающейся формированием злаковых вырубок с мощным травянистым ярусом, наблюдается отчетливая смена видов мышевидных грызунов. Она характеризуется сменой доминанта (рыжая полевка) в хвойном лесу на представителей рода *Microtus* на вырубке (темная полевка, полевка-экономка). Обычно доминирование нового вида сохраняется 6–8 лет после рубки, а в отдельных случаях, при задержке лесовозобновления, и дольше. Характерный пример – вырубка Восточная Гомельского стационара, где население рыжей полевки полностью сменилось на популяцию темной, причем первая практически исчезла в первые 3–4 года после рубки. Аналогичные изменения могут проис-

ходить при рубке ельников, особенно в случае формирования злаковых вырубок.

Гораздо реже может происходить смена видов в рамках рода *Clethrionomys*. При рубке же низкопроизводительных сухих и заболоченных сосняков (лишайниковые, долгомошные, осоково-сфагновые) и их пирогенных вариантов никакой смены видов вообще не происходит, как не наблюдается и сколько-нибудь заметного роста численности. При рубке сосняков зеленомошных невысокой производительности (IV–V классы бонитета) и формировании кустарничково-зеленомошных вырубок и их пирогенных вариантов (кустарничково-зеленомошные, кустарничково-зеленомошные паловые, кипрейно-паловые) смены доминирующих видов полевок также не происходит, хотя могут наблюдаться изменения в их соотношении (например, увеличение доли *Microtus*) и одновременно увеличение численности и доли в уловах малой бурозубки и лесной мышовки. Тем не менее прежний доминант (рыжая полевка) сохраняется. Такая ситуация характерна для сосняков зеленомошной группы северной тайги Восточной Фенноскандии и хвойных лесов таежной зоны Русской равнины [7], [18]. Мозаичность ландшафта, структура и состав соседствующих со свежей вырубкой биоценозов могут существенно влиять на последующие изменения в структуре группировок мелких млекопитающих. Как удалось установить в процессе стационарных исследований, наличие совершенно разных источников иммиграции полевок несомненно определяет как четкое доминирование темной полевки в одном случае, так и стойкое преобладание полевки-экономки в другом случае, когда расстояние между обоими объектами всего 4 км.

Лесохозяйственные мероприятия на вырубках существенно влияют на характер и скорость сукцессионных процессов, протекающих в биотических группировках мелких млекопитающих. Оставление порубочных остатков на месте в кучах и валах, а также создание лесных культур хвойных пород, как это произошло на одном из объектов стационарных наблюдений (вырубка Западная), обеспечило сравнительно более высокую долю участия рыжей полевки и сократило период доминирования представителя рода *Microtus*. Формирование же мощного травяного покрова на хорошо очищенной злаковой вырубке (Восточная) определило полное и довольно длительное доминирование представителя серых полевок.

В группе землероек после рубки леса в абсолютном большинстве случаев мы констатируем лишь некоторое перераспределение доли участия

видов (например, некоторое увеличение этого показателя для малой бурозубки). В исключительных случаях (заболоченная вырубка экспериментальной территории) есть основания говорить и о смене видов землероек.

Таким образом, на сплошных открытых (необлесившихся) вырубках наблюдается общее увеличение численности мелких млекопитающих, а также перераспределение видов в пользу представителей открытых стаций (полевки рода *Microtus*). Вырубки очень динамичны по экологическим условиям, численности и видовому составу мелких млекопитающих. На структуру их населения влияют давность рубки, тип вырубки, конфигурация и площадь лесосек, породный состав вырубленного древостоя. Обычно вырубки характеризуются менее стабильным населением зверьков, демонстрирующих здесь более резкие колебания численности по годам и в течение сезона по сравнению со спелыми сосняками-зеленомошниками, хотя средний показатель учета на вырубках выше. Это справедливо как для мелких млекопитающих в целом, так и для отдельных экологических групп (землеройки, мышевидные грызуны).

Установленные выше закономерности подтверждают выявленную ранее зависимость направления вторичной сукцессии лесных фитоценозов от комплекса ландшафтных условий конкретной территории того или иного типа ландшафта. Помимо чисто теоретического значения этот вывод имеет и прогностический аспект: зная комплекс ландшафтных условий конкретной территории (коренная формация, доминирующий тип коренного биогеоценоза, степень заболоченности территории, рельеф, почвенные и гидрологические условия, степень мозаичности местообитаний), можно с высокой долей вероятности предвидеть ход последующих после рубки хвойных лесов изменений в структуре биоценотических группировок и численности мелких млекопитающих, а также численности миофагов. Учитывая важное лесохозяйственное значение, например, темной полевки на вырубках Восточной Фенноскандии, возможность такого прогноза имеет серьезное практическое значение.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Анализируя полученные результаты, необходимо особо подчеркнуть, что неизбежно наступающий после промышленных рубок процесс трансформации и восстановления лесной биоты отличается крайней сложностью и неоднозначностью. Он затрагивает все ее составляющие компоненты, в том числе и такие характерные,

каким является население мелких млекопитающих – землероек-буровузбок и лесных, в том числе рыжих и темных, полевок. В результате сплошной рубки хвойных лесов происходят значительные изменения и в динамике численности, и в видовом разнообразии как всего населения мелких млекопитающих, так и отдельных их групп: землероек и мышевидных грызунов. Эти изменения особенно заметны в первые пять лет после рубки. На лесосеках не только увеличивается общая численность мелких млекопитающих (прежде всего за счет мышевидных грызунов), но и меняется характер ее изменений: увеличивается варьирование и частота колебаний в смежные годы, усиливается несбалансированность видовых группировок землероек (рост индекса Паркера – Бергера) и др. При некотором сокращении видового разнообразия землероек существенно и статистически достоверно возрастает видовое богатство мышевидных грызунов.

Все изложенное выше вполне согласуется с гипотезой альтернативных жертв, сформулированной для Финляндии Х. Хенттоненом [16] и поддерживаемой многими исследователями в Скандинавии. Согласно этой гипотезе, формирование мозаичного антропогенного ландшафта способствует поддержанию высокой численности мышевидных грызунов и их потребителей. В годы депрессий мышевидных грызунов пресс хищников может перемещаться на альтернативные жертвы, например на лесных тетеревиных птиц, снижая успешность их размножения.

Гипотеза Хенттонена, по крайней мере в отношении причин поддержания высокой численности полевок в мозаичном антропогенном ландшафте, подтверждается и для Карелии, но с одним важным дополнением. Впрочем, в наших условиях ее действие ограничено территорией Приладожья и Заонежья. Здесь характерны ландшафты с преобладанием относительно высокобонитетных ельников и сосновок, после рубки которых формируются злаковые лесосеки с высокой численностью полевок. В северной тайге, где формируются крайне бедные грызунами лишайниковые, брусличные и осоково-сфагновые вырубки, эта гипотеза не работает.

Фрагментация коренных хвойных лесов, как один из начальных этапов антропогенной трансформации, приводит к кардинальным изменениям в динамике численности мелких млекопитающих. Дальнейшая радикальная трансформация лесов, и прежде всего сплошная рубка, вызывают не менее значительные изменения популяций, касающиеся как уровня численности, так и ее

многолетней динамики. Исследования показывают, что общая численность как землероек, так и грызунов в трансформированных биотопах в среднем достоверно выше, чем в контроле, но менее стабильна. Размах многолетних колебаний на вырубках и в молодняках также гораздо больше, чем в спелых сосновках (соответственно 2,5; 3 и 1,9-кратные колебания).

В целом же популяционные волны мелких млекопитающих на вырубках и в сосновках довольно синхронны, хотя годы отдельных пиков и депрессий могут и не совпадать (например, 1984 и 1991 годы). Более того, в отдельные нестандартные по метеоусловиям периоды вырубки могут выполнять роль стаций переживания, по крайней мере, для землероек. При достаточно высокой численности этих зверьков на вырубках в лесных местообитаниях она оказалась практически нулевой. Вместе с тем необходимо подчеркнуть, что поддержание численности землероек на лесосеках и в молодняках примерно на одном уровне с облесенным контролем происходит, как правило, за счет лишь одного доминирующего вида – обыкновенной буровузбоки, тогда как население остальных представителей этой группы зверьков заметно сокращается. Этим обусловлено и увеличение показателя несбалансированности сообщества – индекса Паркера – Бергера, составившего в сосновках 0,91, на вырубках 0,96 и в молодняках 0,97.

В процессе 30-летних комплексных исследований удалось выявить определенную специфику трендов изменений численности и смены доминантов мелких млекопитающих после сплошной рубки коренных лесов разных типов. При этом в таежных лесах Восточной Фенноскандии один и тот же тип фитоценоза в разных ландшафтных условиях может иметь разную направленность вторичной сукцессии. Помимо структуры фитоценоза, на специфику сукцессии биоценотических группировок мелких млекопитающих после рубки хвойных лесов констелляционное воздействие оказывает целый ряд факторов: ландшафтные условия местности (например, характер рельефа), особенности вторичной сукцессии растительности на вырубках различных типов, место территории в ареале рассматриваемых видов, способ рубки и очистки лесосек. Выявляется довольно широкий спектр вариантов трансформации биоценотических группировок млекопитающих после рубки лесов разных типов: от полной смены доминирующих видов (фактически полная сукцессия видового состава) до полного отсутствия такой ротации, а также экологические факторы, контролирующие этот процесс.

* Работа выполнена при поддержке Программы стратегического развития ПетрГУ на 2012–2016 гг.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Динесман Л. Г. Влияние диких млекопитающих на формирование древостоев. М.: Наука, 1961. 167 с.
2. Ельшин С. В., Карапаев А. Б. Сукцессии лесных млекопитающих на вырубках южной тайги // V съезд ВТО. М.: Наука, 1988. С. 275–276.
3. Ивантер Э. В. Популяционная экология мелких млекопитающих таежного Северо-Запада СССР. Л.: Наука, 1975. 246 с.
4. Ивантер Э. В. Млекопитающие. Животный мир Карелии. Петрозаводск: Карелия, 2008. 296 с.
5. Ивантер Э. В., Коросов А. В. Млекопитающие как биологические индикаторы экологических нарушений // Проблемы экологической токсикологии. Петрозаводск: Изд-во ПетрГУ, 1998. С. 82–93.
6. Калинин М. В. Экология охотничьих зверей и птиц сосновых вырубок: Автореф. дисс. ... канд. биол. наук. Л.: ЛГУ, 1973. 23 с.
7. Керзина М. Н. Влияние вырубок и гарей на формирование лесной фауны // Роль животных в жизни леса. М.: Изд-во МГУ, 1956. С. 21–304.
8. Курхинен Ю. П., Данилов П. И., Ивантер Э. В. Млекопитающие Восточной Фенноскандии в условиях антропогенной трансформации таежных экосистем. М.: Наука, 2006. 208 с.
9. Ларин Б. А. Влияние интенсивных рубок леса на продуктивность охотничьих угодий // Труды ВНИО. 1955. Вып. 14. С. 137–144.
10. Наумов С. П., Руковский Н. Н. Влияние рубки леса и его возобновления на полевок рода Clethrionomys и Microtus // Новые проблемы зоологической науки. Ставрополь, 1979. Ч. 2. С. 303–306.
11. Сивонен Л. Млекопитающие Северной Европы. М.: Прогресс, 1979. 232 с.
12. Туровева В. В. Фауна мышевидных грызунов различных типов леса и ее изменения под влиянием рубок // Труды Коми фил. АН СССР. 1956. Вып. 4. С. 112–115.
13. Duffendorfer J. E., Gaines M. S., Holt R. D. Habitat fragmentation and movements of three small mammals (*Sigmodon*, *Microtus* and *Peromyscus*) // Ecology. 1978. Vol. 76. № 3. P. 827–829.
14. Gashwiller J. S. Plant and mammal changes on a clearcut in West-Central Oregon // Ecology. 1970. Vol. 51. № 6. P. 1018–1026.
15. Hansson Z. Landscape ecology of boreal forest // Trend Ecol. and Evol. 1992. Vol. 7. P. 299–302.
16. Henttonen H., Kaijusalo A., Tast J., Viitala J. Interspecific competition between small rodents in Subarctic and boreal ecosystems // Oikos. 1977. Vol. 29. P. 581–590.
17. Keith J. S., Smith D. J., Morris J. K. Dynamics of snowshoe hare population in fragmented habitat // Canad. J. Zool. 1993. Vol. 71. P. 1385–1392.
18. Lindzey A. Response of the white-footed mouse (*Peromyscus leucopus*) to the transition between disturbed and undisturbed habitats // Canad. J. Zool. 1989. Vol. 67. № 2. P. 505–512.
19. May R. M. Island biogeography and the design of wildlife reserves // Nature. 1975. Vol. 254. № 5497. P. 177–178.
20. Morris D. Tests of density-dependent habitat selection in a patchy environment // Ecol. Monogr. 1987. Vol. 57. № 4. P. 269–281.

Ivanter E. V., Petrozavodsk State University (Petrozavodsk, Russian Federation)
 Kurkhinen Yu. P., Petrozavodsk State University (Petrozavodsk, Russian Federation)

INTENSIVE FOREST CUTTING INFLUENCE ON SMALL MAMMALS' POPULATION IN EASTERN FENNOSCANDIA

As a result of intensive forest exploitation, significant changes in the structure and numerical strength of small mammals inhabiting the territory of Eastern Fennoscandia were registered. The data were obtained in the course of the extended research conducted in 1958–2015. The effect of forest cuttings on the structure, numerical strength, and territorial distribution of the small mammals' population was studied. Ecological characteristics of 11 small mammal species of the region were analyzed. It was established that the general effect of concentrated forest cuttings led to the decrease in mammal population, transfer to the negative trends in population dynamics and species' settlements, depreciation in reproductive activity.

Key words: population, dynamics of population strength, environment transformation, biotypes, forest restoration, organization and population density

REFERENCES

1. Динесман Л. Г. *Vliyanie dikikh mlekopitayushchikh na formirovaniye drevostoev* [The impact of wild mammals on forest stands]. Moscow, Nauka Publ., 1961. 167 p.
2. Ельшин С. В., Карапаев А. Б. *Succession of forest mammals on southern taiga clearings* [Suktsessii lesnykh mlekopitayushchikh na vyrobkakh yuzhnay taygi]. V congress VTO. Moscow, Nauka Publ., 1988. P. 275–276.
3. Ивантер Э. В. *Populyatsionnaya ekologiya melkikh mlekopitayushchikh taezhnogo Severo-Zapada SSSR* [Population ecology of small mammals of the North-West USSR taiga]. Leningrad, Nauka Publ., 1975. 246 p.
4. Ивантер Э. В. *Mlekopitayushchie Karelii* [Mammals of Karelia]. Petrozavodsk, Kareliya Publ., 2008. 296 p.
5. Ивантер Э. В., Коросов А. В. *Mammals as biological indicators of environmental violations* [Mlekopitayushchie kak biologicheskie indikatory ekologicheskikh narusheniy]. *Problemy ekologicheskoy toksikologii*. Petrozavodsk, PetrGU Publ., 1998. P. 82–93.

6. Kalinin M. V. *Ekologiya okhotnich'ikh zverey i ptits sosnovykh vyrubok: Avtores. diss. ... kand. biol. nauk* [Ecology of hunting animals and birds of pine cuttings. The author's abstract dis. ... cand. biol. sciences]. Leningrad, LGU Publ., 1973. 23 p.
7. Kerzina M. N. The impact of the felling and slash areas on the formation of forest fauna [Vliyanie vyrubok i garey na formirovaniye lesnoy fauny]. *Rol' zhivotnykh v zhizni lesa*. Moscow, MGU Publ., 1956. P. 21–304.
8. Kurkinen Yu. P., Danilov P. I., Ivantsev E. V. *Mlekopitayushchie Vostochnoy Fennoscandii v usloviyakh antropogennoy transformatsii taehnykh ekosistem* [Mammals of Eastern Fennoscandia under conditions of taiga ecosystems anthropogenic transformation]. Moscow, Nauka Publ., 2006. 208 p.
9. Larin B. A. The effect of intensive logging on the productivity of the hunting grounds [Vliyanie intensivnykh rubok lesa na produktivnost' okhotnich'ikh ugodiy]. *Trudy VNIO*. 1955. Issue 14. P. 137–144.
10. Naumov S. P., Rukovskiy N. N. The effect of logging and its regeneration on voles of Clethrionomys and Microtus genus [Vliyanie rubki lesa i ego vozobnovleniya na polevok roda Clethrionomus i Micromys]. *Novye problemy zoologicheskoy nauki*. Stavropol, 1979. Part 2. P. 303–306.
11. Sivonen L. *Mlekopitayushchie Severnoy Evropy* [Mammals of Northern Europe]. Moscow, Progress Publ., 1979. 232 p.
12. Tur'eva V. V. The fauna of mouse-like rodents of different forest types and its changes under cutting influences [Fauna myshevidnykh gryzunov razlichnykh tipov lesa i ee izmeneniya pod vliyaniem vyrubok]. *Trudy Komi fil. AS USSR*. 1956. Issue 4. P. 112–115.
13. Duffendorfer J. E., Gaines M. S., Holt R. D. Habitat fragmentation and movements of three small mammals (Sigmodon, Microtus and Peromyscus) // *Ecology*. 1978. Vol. 76. № 3. P. 827–829.
14. Gashwiller J. S. Plant and mammal changes on a clearcut in West-Central Oregon // *Ecology*. 1970. Vol. 51. № 6. P. 1018–1026.
15. Hansson Z. Landscape ecology of boreal forest // *Trend Ecol. and Evol.* 1992. Vol. 7. P. 299–302.
16. Henttonen H., Kaijula A., Tast J., Viitala J. Interspecific competition between small rodents in Subarctic and boreal ecosystems // *Oikos*. 1977. Vol. 29. P. 581–590.
17. Keith J. S., Smith D. J., Morris J. K. Dynamics of snowshoe hare population in fragmented habitat // *Canad. J. Zool.* 1993. Vol. 71. P. 1385–1392.
18. Lindzey A. Response of the white-footed mouse (*Peromyscus leucopus*) to the transition between disturbed and undisturbed habitats // *Canad. J. Zool.* 1989. Vol. 67. № 2. P. 505–512.
19. May R. M. Island biogeography and the design of wildlife reserves // *Nature*. 1975. Vol. 254. № 5497. P. 177–178.
20. Morris D. Tests of density-dependent habitat selection in a patchy environment // *Ecol. Monogr.* 1987. Vol. 57. № 4. P. 269–281.

Поступила в редакцию 25.11.2015