

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

ЕЛЕНА АНАТОЛЬЕВНА МОИСЕЕВА

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

ecozoo@petrsu.ru

О ВОЗДЕЙСТВИИ АНТРОПОГЕННОЙ ТРАНСФОРМАЦИИ ТАЕЖНЫХ ЭКОСИСТЕМ НА НАСЕЛЕНИЕ ЛЕСНЫХ МЫШЕВИДНЫХ ГРЫЗУНОВ*

В итоге многолетних (1958–2015 годы) стационарных и экспедиционных исследований, выполнявшихся на территории Восточной Финноскандии, выявлены характерные изменения структуры и численности населения лесных мышевидных грызунов под влиянием интенсивных рубок леса. Анализируются общие закономерности воздействия промышленной лесозексплуатации на структуру местообитаний, численность, территориальное распределение и экологические особенности мелких грызунов региона. Установлено, что 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 и воспроизводства популяций.

Ключевые слова: мышевидные грызуны, популяция, динамика численности, трансформация среды, биотоп, лесовозобновление, организация и плотность населения, типы вырубок, сукцессии

К числу наиболее важных факторов, воздействующих на таежные экосистемы Северной Евразии, относятся интенсивные рубки леса. Их активное влияние на природные комплексы началось уже довольно давно: в Скандинавских странах и Финляндии – во второй половине XIX века, в Карелии – в 1930-е годы. Промышленное освоение лесных ресурсов с применением тяжелой техники достигло пика в середине XX века. Все это не могло пройти мимо профессионального внимания экологов, однако оно было сосредоточено преимущественно на явлении трансформации самих лесных древостоев, тогда как судьба обитающих здесь животных, и в частности мелких лесных грызунов (а они всегда были и остаются весьма существенными компонентами лесного биоценоза), подчас не входила в их поле зрения.

Исследования в этом направлении проводились, были и публикации [4], [13], [15], [20], [30], [31], [32], [34], но все же вопросов оставалось не меньше, чем ответов. Это и определило главную цель настоящей работы – вос-

полнить образовавшийся пробел по крайней мере в отношении изучения мелких лесных грызунов, и прежде всего рыжих (представителей рода *Clethrionomys*) и серых (*Microtus*) полевков, тем более что эти зверьки вместе с землеройками-бурозубками (*Sorex*) представляют основу животного населения любого лесного ландшафта, а изучены совершенно недостаточно.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

В настоящем сообщении рассматриваются итоги многолетних (1958–2015) исследований, выполнявшихся по неоднократно описанной нами методике [7], [8], [12], [18], сочетавшей работу на полевых стационарах (Ладожский, Гомсельгский, Кончезерский, Картешский, Каскеснаволоок, Агробаза, заповедники «Кивач» и «Костомукшский») с широкими экспедиционными обследованиями, охватившими значительную часть так называемой Восточной Финноскандии. К этой территории мы относим восточную часть Балтийского кристаллического щита: Кольский

п-ов, Финляндию, Карелию и Карельский перешеек Ленинградской области.

Учеты зверьков проводили двумя основными методами: ловушко-линиями и ловчими канавками. Первый заключался в расстановке параллельных, на расстоянии 25 м друг от друга, линий давилок (капканчиков Геро) по 25–50 шт. в каждой. Их равномерно распределяли по всем обследуемым биотопам (и модельным участкам), действовали они 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 давилками (относительное обилие в населении мелких млекопитающих, или индекс доминирования). Учет и отлов канавками осуществляли с помощью 30-метровых траншей, имевших по три металлических конуса, сужающихся к горловине и врытых таким образом, что их верхний край находился вровень 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 превысил за период исследований 470 000 ловушко-суток и 8500 канавко-суток, а общее число добытых и учтенных грызунов составило более 8900 экз.

Кроме того, в одном из наиболее исследованных в экологическом отношении Кондопожском районе Карелии (на территории Гомсельгского стационара), в пределах ландшафта одного типа (сельговый среднезаболоченный с преобладанием сосняков) было выделено 4 категории коренных сосновых лесов в соответствии со степенью их фрагментации: крупные массивы (25–30 га), относительно небольшие участки (6–7 га) и совсем мелкие (по 1–2 га) островки соснового леса. Для сравнения использовались данные учетов зверьков, полученные в крупных массивах нефрагментированных сосняков 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 сосняков обладали здесь близкими характеристиками рельефа, почв, исходного типа растительности и были окружены сходными по структуре экосистемами (производные лиственные и смешанные насаждения). Это позволило осуществить достаточно корректный сравнительный анализ данных за большой временной ряд (более 30 лет) синхронных наблюдений.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Рыжая полевка (*Clethrionomys glareolus* Shreb.) – один из наиболее распространенных

и многочисленных видов в населении мелких млекопитающих региона, а среди лесных грызунов и вовсе абсолютный доминант. Средний многолетний показатель его учета (табл. 1) составил за весь период наблюдений 1,54 экз. на 100 ловушко-суток (с долей уловов от всех мелких млекопитающих, равной 39,6 %, а в группе грызунов – 79,2 %). В отловах же канавками рыжая полевка значительно уступает по численности лидирующей там обыкновенной бурозубке (1,1 против 5,6 на 10 канавко-суток, с индексом доминирования 9,1 % против 46 % у бурозубки), сохраняя при этом доминирующее положение среди грызунов. Кстати, в отловах канавками ее обгоняют и другие виды землероек – средняя и малая, что объясняется, как известно, характерными особенностями разных методов учета: если ловушечный отражает в основном уровень численности зверьков, а также реакцию зверьков на приманку, то канавочный – их подвижность и характер перемещений.

Таблица 1

Сводные данные о численности и соотношении видов лесных мышевидных грызунов в Приладожье (1966–2014 годы)

Вид	Учеты ловушко-линиями			Учеты ловчими канавками		
	абсолютное число, экз.	экз. на 100 ловушко-суток	доля вида в уловах, %	абсолютное число, экз.	экз. на 10 канавко-суток	доля вида в уловах, %
Рыжая полевка	5845	1,55	79,5	871	1,1	44,0
Красная полевка	180	0,05	2,5	17	0,02	0,9
Темная полевка	1123	0,31	15,3	298	0,38	15,0
Полевка-экономка	65	0,02	0,9	41	0,05	2,0
Лесной лемминг	7	0,002	0,1	162	0,21	8,2
Лесная мышовка	131	0,03	1,7	589	0,75	29,9
Всего	7357	1,962	100,0	1978	2,51	100,0

Что же касается реакции рыжей полевки на концентрированные рубки хвойных лесов, то в целом она сугубо отрицательная. На свежих лесосеках возрастом до 1 года численность этой полевки сокращается в 5 раз. Правда, в первые 3–4 года после рубки показатель учета заметно возрастает, однако продолжает (причем в 1,5 раза) уступать таковому в старовозрастных хвойных лесах. Тем не менее через 5–6 лет после рубки численность вида восстанавливается (табл. 2). Очень сильные изменения происходят с индексом доминирования рыжей полевки, особенно при

Таблица 2

Изменение численности и соотношения фоновых видов мышевидных грызунов
в коренных и трансформированных рубками леса биотопах

Биотоп	Рыжая полевка			Темная полевка			Полевка-экономка		
	I	II	III	I	II	III	I	II	III
А. Учеты на ловушко-линиях									
Сосняки зеленомошные, спелые	2,8	60	94	0,14	2,5	5	0	0	0
Ельники зеленомошные, спелые	2,8	62	98	0,02	0,4	0,7	0	0	0
Открытые вырубки	1,9	22	37	2,3	26	45	0,8	8	16
Молодняки 6–20 лет	2,9	39	66	10	14	23	0,4	5	9,1
21–40 лет	2,0	72	100	0	0	0	0	0	0
Вторичные древостои 50–70 лет	2,1	43	92	0,06	1	2,6	0,1	3	4,4
Семенные куртины	2,3	58	96	0,1	2	4,2	0	0	0
Недорубы	3,8	55	89	0,4	5	9,4	0	0	0
Экотоны (лес–вырубка)	4,7	39	55	2,9	25	34	0,9	8	10,6
В. Учеты ловчими конусами									
Сосняки зеленомошные, спелые	2,2	40	95	0,6	10	26	0	0	0
Ельники зеленомошные, спелые	1,0	27	100	0	0	0	0	0	0
Открытые вырубки	0,1	2	5	1,4	32	76	0,1	3	5,4
Молодняки 6–20 лет	0,5	9	40,6	0,6	14	49	0	0	0
20–30 лет (смешанные)	2,0	45	77	0,6	10	23	0	0	0
30–40 лет (хвойные)	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Вторичные древостои 50–70 лет	1,1	24	50	0	0	0	0,2	4	9,1
Семенные куртины	1,6	23	59	0,8	14	29,6	0	0	0
Недорубы	0,7	12	70	0,2	3	20	0	0	0

Примечания. I – численность (экз. на 100 ловушко-суток – А, на 10 конусо-суток – В); II – % от улова мелких млекопитающих; III – % от улова мышевидных грызунов.

расчетах этого показателя в уловах мышевидных грызунов. Наблюдения за динамикой численности видов в биотопах сукцессионного ряда с различной давностью рубки (от 1 до 25 лет) доказали позитивную связь между этим показателем и индексом доминирования вида (коэффициент корреляции +0,95, $p = 0,05$). Учитывая высокую численность рыжей полевки в недорубах и опушечных зонах, можно констатировать, что трансформация коренных лесов и формирование мозаичного антропогенного ландшафта в целом позитивно сказываются на состоянии ее популяции.

В антропогенном ландшафте пики и депрессии численности рыжей полевки не столь четко выражены, как на заповедной территории. Здесь обычно наблюдается более быстрый рост ее поголовья в начале лета, но резкое снижение ближе к осени. Полученные данные показывают, что этот вид сравнительно легко переносит такие последствия рубок, как фрагментации хвойных лесов. Более того, в массивах сосняков экспериментальной территории (слабая степень фрагментации) численность рыжей полевки в среднем оказалась несколько выше, а коэффициент вариации – ниже, чем в нефрагментированных лесах (рис. 1). Сильная степень фрагментации (до мелких массивов)

сокращает численность зверьков и нарушает ее стабильность (рост CV). Тем не менее в мелких участках сосняков (семенные куртины), даже окруженных молодняками и зарастающими вырубками с высокой долей участия других полевок, рыжая полевка абсолютно доминирует.

Реакция рыжей полевки на концентрированную рубку хвойных лесов зависит также от породного состава вырубаемого древостоя (типа леса) и характера последующей сукцессии растительности. В средней тайге (Южная Карелия) при рубке высокопроизводительных сосняков и ельников и формировании злаковых типов вырубков происходит значительное снижение численности и индекса доминирования рыжей полевки. Близкий тип изменений численности рыжей полевки характерен также для вырубков в северной тайге Карелии. Он также преобладает при рубках хвойных лесов в таежных регионах к востоку от Карелии.

На чисто злаковых очищенных вырубках (вейниково-луговиковые) обилие и индекс доминирования рыжей полевки значительно ниже, чем на заболоченных или кустарничково-злаковых лесосеках. При этом имеет значение даже способ и степень очистки лесосек. На плохо очищенных

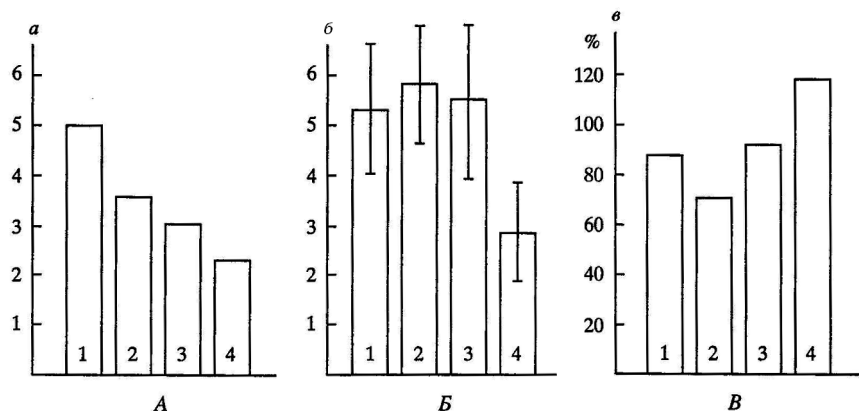


Рис. 1. Численность рыжей полевки и ее динамика в сосняках различной степени фрагментации: А – суммарная, Б – среднестатистическая численность, В – коэффициент вариации. По осям а, б и в дана численность, экз. на 100 ловушко-суток. 1 – заповедные территории, 2 – крупные массивы (>30 га), 3 – небольшие массивы (6–7 га), 4 – мелкие выделы до 2 га

вырубках численность этого вида и представленность его в уловах зверьков выше.

Большое значение имеет также близость стены леса и наличие недорубов и семенных куртин. Заселение вырубок рыжей полевкой идет в первую очередь из недорубов, даже маленьких по площади. И в дальнейшем эти участки захламленного хвойного леса служат своеобразным «резерватом», гарантирующим сохранение популяции зверьков, особенно в годы с резкими изменениями погодных условий, увеличивающими гибель полевок в открытых стациях.

При анализе данных по изменениям численности рыжей полевки во время трехлетнего эксперимента (рис. 2) прослеживаются некоторые ее особенности, связанные с рубкой леса. Прежде всего, уровень численности вида на открытых и зарастающих лесосеках все эти годы был ниже, чем на контроле (в коренном лесу) и участках на более поздних стадиях сукцессии. При этом амплитуда многолетних колебаний численности зверьков в молодняках и недорубах, как правило, была более резко выражена, чем в зрелых сосняках. Промежуточное положение между контролем и опытом занимают 40–50-летние древостой.

Сезонная динамика численности рыжей полевки в бесснежный период в молодняках (рис. 3) характеризуется более резким, чем в контроле, нарастанием численности зверьков к июлю – августу и высоким ее уровнем в середине лета. К осени показатель учета рыжей полевки в молодняках оказывается ниже, чем в сосняке-зеленомошнике. Снижение же численности зверьков в молодняках в период межсезонья, возможно, связано с ухудшением экологических условий в этом биотопе в переходные периоды.

На открытой злаковой вырубке рыжие полевки отсутствовали в начале сезона, но в небольшом количестве появлялись к осени (молодые расселяющиеся животные).

Анализ возрастной структуры населения показывает, что с увеличением давности рубки доля зимовавших особей возрастает от 0 на вырубках до 33 % в сомкнутых молодняках (что, возможно, связано со снижением здесь зимней смертности зверьков). Сомкнутые древостой вообще характеризуются более высокой долей зимовавших рыжих полевок (17,2–33,3 %), чем открытые вырубки

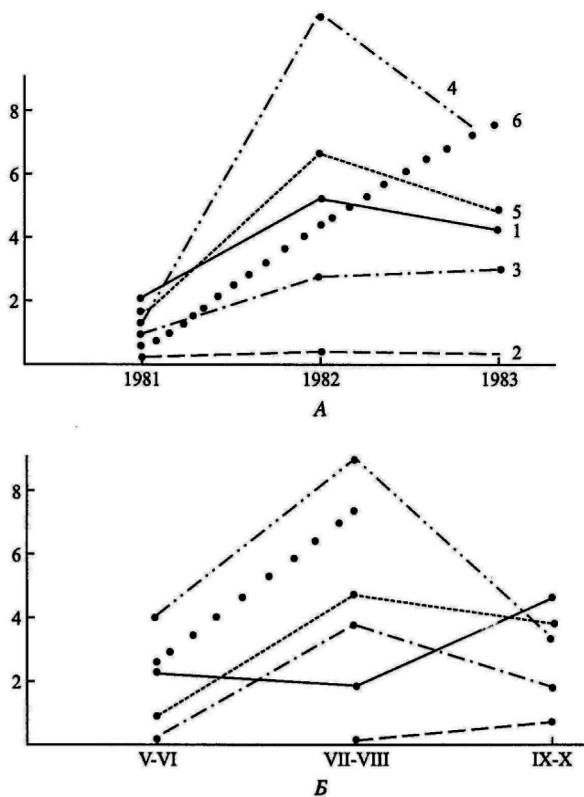


Рис. 2. Изменение численности рыжей полевки, экз. на 100 ловушко-суток (ось ординат) в различных биотопах по годам (А) и в течение бесснежного периода (Б): 1 – сосняк зеленомошный, 2 – открытая вырубка, 3 – молодняк 6–15 лет, 4 – молодняк 16–20 лет, 5 – древостой 50–70 лет, 6 – недорубы и семенные куртины

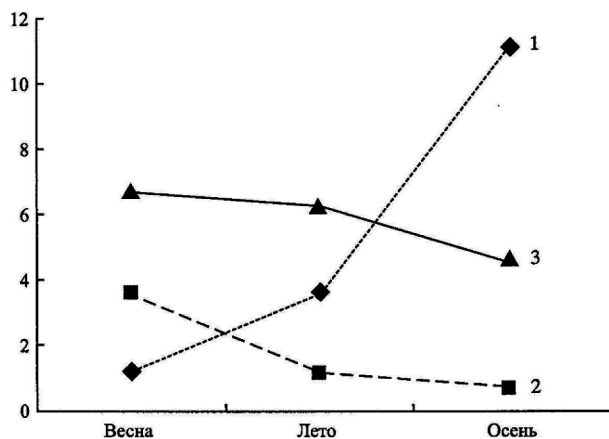


Рис. 3. Сезонные изменения численности (в экз. на 100 ловушко-суток) фоновых видов полевок на одной из вырубок (средние многолетние данные): 1 — рыжая полевка, 2 — темная полевка, 3 — полевка-экономка

и молодняки 5–10 лет (0–7,6 %). Доля участвующих в размножении самок (из числа прибылых ранних выводков) в молодняках выше, но снижение численности вида к концу сезона может указывать на повышенную смертность зверьков или перемещение части животных в коренные хвойные леса.

Статистически достоверное преобладание самцов среди прибылых зверьков отмечено только в недорубах и семенных куртинах. Очевидно, это связано с тем, что именно в эти биотопы мигрирует наиболее подвижная часть популяции, тем более, что среди взрослых особей (составляющих почти 30 % всех отловленных в недорубах рыжих полевок) преобладают самки (около 55 %). Средняя величина выводка у рыжих полевок несколько выше в стациях с благоприятными условиями жизни — молодняки 16–20 лет, старовозрастные сосняки, вторичные древостои 40–50 лет.

Анализ данных по другим регионам показал, что сходная реакция рыжей полевки (как и большинства остальных представителей наших лесных полевок) на сплошную рубку леса наблюдается и в других частях лесной зоны Европейской России [15], [24], а также в Швеции [31] и Польше [29].

Таким образом, в первые годы после концентрации рубки леса происходит снижение численности и доминирования рыжей полевки, особенно заметное на злаковых вырубках. В дальнейшем, по мере восстановления лесной растительности, численность вида возрастает. Лишь в жердняках (древостои возрастом 20–40 лет) отмечен минимальный показатель численности рыжей полевки при высоком индексе доминирования в отловах грызунов. Амплитуда колебаний численности вида в смежные годы, а также от весны к лету и осени в молодняках была несколько выше, чем на контроле (старовозрастные со-

сняки). Сохранение при рубке семенных куртин, недорубов, а также успешное лесовосстановление способствуют более быстрому заселению вырубок рыжей полевкой, особенно при формировании незлаковых типов лесосек и оставлении на них порубочных остатков.

Красная полевка (*Clethrionomys rutilus* Pall.). По нашим данным, современная область распространения этого вида, повсеместно тяготеющего к темнохвойным лесам, по-прежнему охватывает всю территорию Восточной Фенноскандии, но с начала 1970-х годов красная полевка стала здесь чрезвычайно редким видом и встречается не каждый год и главным образом спорадически. Особенно сильно сократилась численность этого вида в последние десятилетия. Если каких-то 30–40 лет назад красная полевка достаточно регулярно встречалась и в Карелии [7], и в Финляндии [33], правда, в основном в виде немногочисленных и разрозненных мозаичных поселений, то теперь сборы и вовсе ограничиваются случайными поимками единичных особей (заповедник «Кивач», дер. Гомсельга, Каскеснаволок и Карку). Аналогичная тенденция к отступлению этого вида на исходные позиции к востоку прослеживается и в Финляндии [31]. Все это позволяет однозначно подтвердить изложенное нами ранее мнение [18], согласно которому по крайней мере юг Финляндии и юго-запад Карелии уже не входят в область сплошного ареала красной полевки. Выяснена и одна из причин ее отступления на восток. У красной полевки как сибирского вида, проявляющего явное предпочтение к спелым темнохвойным лесам, она больше, чем у других видов мелких грызунов, связана с весьма характерными для нашего региона широкомасштабными промышленными рубками коренных хвойных древостоев (табл. 3).

Тем не менее главную и непосредственную причину современной крайне низкой и чрезвычайно изменчивой численности красной полевки на всей территории Восточной Фенноскандии следует искать не столько в значительном сокращении площадей коренных хвойных лесов, сколько в самой непростой истории расселения этого сибирского вида на запад, а также в его неоднозначных взаимоотношениях с доминирующим в Европе аборигеном — рыжей полевкой, о чем еще полвека назад писала Н. В. Башенина [3]. Не исключено также, что быстрое активное расселение вида на запад, сменившееся недавно таким же массовым отступлением к востоку, связано и с многократно описанными нами [9], [10], [11] весьма характерными популяционными процессами, протекающими на периферии видовых ареалов, приводящими к формированию там областей с минимальной плотностью дисперсно распределенного и весьма неустойчивого по годам населения животных. Так, быстрый рост численности и пространственное расширение

Таблица 3

Численность красной полевки
в коренных и трансформированных сплошными рубками биотопах средней тайги
Восточной Финноскандии

Биотоп	Учеты ловушко-линиями			Учеты ловчими канавками		
	число ловушко-су- ток	экз. на 100 ловушко- суток	доля вида в уловах, %	число канавко-суток	экз. на 10 канавко-суток	доля вида в уловах, %
Спелые сосняки-зеленомошники	7640	–	–	58	0,2	10,0
Спелые ельники-зеленомошники	3795	0,02	0,8	13	–	–
Открытые вырубki (от 1 до 5 лет)	7030	0,01	0,2	77	0,5	32,0
Молодняки:						
6–20 лет	9551	–	–	127	0,2	14,0
20–40 лет	3004	2,0	70,0	36	0,2	10,0
Вторичные лиственные и смешанные леса	4841	–	–	18	–	–
Семенные куртины	1140	–	–	46	0,3	14,0
Недорубы	1655	0,06	0,4	35	0,06	3,0

центральных популяций политипического вида, приведшие когда-то к перенаселению и массовой эмиграции зверьков за границы ареала, могли смениться восстановлением оптимальной плотности и полной потерей стимула к выселению за границы ареала. Возможно и совместное действие названных факторов.

Переходя к вопросу о влиянии на популяции красной полевки системы интенсивного промышленного лесопользования, следует подчеркнуть, что, как уже указывалось, среди объектов нашего исследования этот вид наиболее чувствителен к воздействию промышленных рубок и, со-

ответственно, лучше других отвечает понятию «вид – индикатор крупных массивов хвойных лесов» (см. табл. 3). Предпочитая почти исключительно коренные темнохвойные лесные массивы и избегая любых вторичных растительных формаций, красная полевка должна быть отнесена к типичному лесному виду с однозначной отрицательной реакцией на происходящие процессы.

Темная полевка (*Microtus agrestis* L.). В изученном регионе, где этот вид находится на северной периферии ареала, по численности и доминированию в населении лесных мышевидных грызунов он занимает твердое второе место,

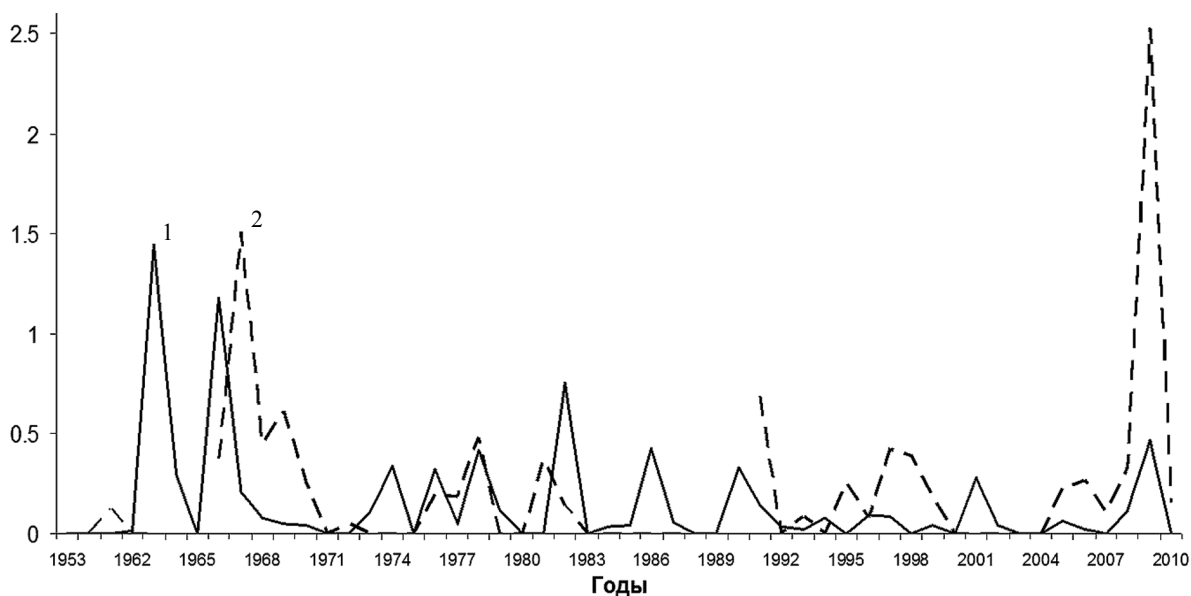


Рис. 4. Динамика численности темной полевки в Карелии по данным учетов ловушко-линиями (1; экз. на 100 ловушко-суток) и канавками (2; экз. на 10 канавко-суток)

уступая лишь рыжей полевке. Результаты учетов показали, что его численность колеблется по годам в пределах 0,01–2,0 (рис. 4) и составляет в среднем за все годы учетов (1958–2015) 0,33 экз. на 100 ловушко-суток (7,6 % в уловах ловушками) (см. табл. 1). Канавочные учеты этого вида дали средний показатель 0,38 экз. на 10 канавко-суток (индекс доминирования 3,2 %) с колебаниями от 0 до 1,6 (0–12,7 %). Сопоставление этих данных с соответствующими показателями учетов численности вида в других частях ареала [2], [5], [17], [22] позволяет говорить о сравнительно невысокой плотности населения вида, характерной для Восточной Фенноскандии, особенно в его северной части. Это можно объяснить сужением экологического ареала темной полевки вблизи северной границы распространения и, в частности, более тесной ее связью с антропогенным ландшафтом, который занимает здесь весьма ограниченные площади.

Вместе с тем рассматриваемый вид заселяет территорию региона неравномерно. Наибольшая его численность отмечена в местах, сильно затронутых хозяйственной деятельностью человека, а на севере и востоке ареала он встречается sporadически и обычно в небольшом количестве. Особенности биотопической приуроченности темной полевки отражают данные табл. 2. В исследованном регионе она наиболее многочисленна в сельскохозяйственных угодьях и по окраинам населенных пунктов, а также на зарастающих лесосеках с неубранными стволами поваленных деревьев, обрубками бревен, разбросанными порубочными остатками, хворостом и гниющими пнями. Довольно часто встречается также на сырых луговинах, по захламленным опушкам травяных хвойных и лиственных лесов, по краям болот, в лиственном и смешанном мелколесье и т. п. В пределах этих местообитаний она выбирает влажные захламленные участки с зарослями высоких травянистых растений и кустарников. В южных частях региона темная полевка распространена более равномерно и населяет многие лесные станции, хотя и с меньшей плотностью, чем луговые и полевые угодья. На севере же она более стеноотопна и встречается главным образом в экотонных участках – на лесосеках, по обочинам дорог и в сельскохозяйственных угодьях, избегая закрытых стадий и особенно монотонных хвойных насаждений.

Характер стациального размещения зависит также от сезона и численности зверьков (см. рис. 3). В годы наиболее высоких пиков (1951, 1957, 1963, 1966, 1967, 1982, 1990, 2009) население полевок широко растекается и они встречаются почти во всех биотопах. В большей степени это характерно для молодых расселяющихся зверьков, тогда как зимовавшие более консервативны и придерживаются лишь наиболее благоприятных мест обитания. Совершенно иная картина

наблюдается при стойких депрессиях численности (1953–1960, 1970–1972, 1979–1981, 1991–1996, 2000–2008). В этих случаях популяция состоит из отдельных разрозненных поселений, приуроченных к станциям переживания, которыми в наших условиях служат поросшие кустарником и высоким разнотравьем и сильно захламленные каменные гряды, межи и прочие «неудобные земли» на полях и сенокосах. В небольшом количестве они также сохраняются на посевах трав, опушках, лесных полянах, молодых вырубках и в понижениях, где есть заросли кустарников, высокой травостой и ягодники.

Сезонные изменения биотопического размещения темной полевки сводятся в основном к перераспределению численности. Весной и в начале лета плотность населения полевок минимальная, и зверьки концентрируются в немногих лучших местообитаниях, чаще всего в пределах антропогенного ландшафта, по травяным опушкам и лесным пожням. Летом отдельные поселения постепенно сливаются и зверьки более или менее равномерно заселяют все подходящие биотопы. Осенью эта дисперсия особенно хорошо выражена, но к зиме полевки вновь концентрируются в немногочисленных поселениях и их распространение приобретает очаговый характер. В это время они часто отлавливаются в стогах, на усадьбах и в хозяйственных постройках, безраздельно господствуя в населении мелких млекопитающих антропогенного ландшафта. Таким образом, зимой, весной и в начале лета, а также во все сезоны в годы стойких депрессий численности для темных полевок Восточной Фенноскандии характерен мозаичный тип поселений, а в июле–октябре – диффузный, равномерный. И поскольку перестройка типа поселения носит здесь как сезонный, так и годовой циклический характер при сохранении сети постоянных элементарных поселений, свойственный данной популяции тип пространственной структуры можно по классификации [25], [26] отнести к пульсирующему.

Особого внимания заслуживает вопрос о территориальных отношениях темной полевки с полевкой-экономкой. На сырых лугах, в мелколесье по берегам водоемов, на болотах и сырых участках антропогенного ландшафта их экологические ниши наиболее полно совпадают, что ведет к конкуренции. В наиболее яркой форме территориальный антагонизм, приводящий к четкой пространственной разобщенности этих двух видов, мы наблюдали в 1960–1990-х годах в окрестностях полевых стационаров в Прионежском (агробаза Института биологии КарНЦ РАН) и Питкярантском (дер. Карку) районах Карелии. В более благоприятных, влажных, с густым и сочным травостоем, местах здесь всегда количественно преобладала более крупная и сильная полевка-экономка, а в более сухих и менее кормных – темная полевка. Вместе с тем отчетливая

территориальная конкуренция и вызванное ею количественное доминирование экономки были заметны в основном лишь в годы ее высокой численности, а в остальное время зверьки обоих видов вполне мирно уживались и одинаково часто отлавливались в одних и тех же местах. К аналогичному выводу о зависимости биотопического распределения темной полевки от численности экономки как более сильного конкурента приходит по наблюдениям в Северной Финляндии и Дж. Таст [35], [36]. Так, по его данным, в годы высокой численности экономки темная полевка исчезает почти из всех антропогенных местобитаний и большинства торфяников, а во время очень высоких пиков – даже из светлых травянистых лесов. Между тем в годы низкой численности экономки темная полевка вновь занимает эти места обитания и живет бок о бок с немногочисленными особями вида-конкурента.

Согласно проведенным исследованиям [18], отношение темной полевки к сплошным концентрированным рубкам леса в целом гораздо терпимее, чем других обитателей таежных экосистем. В отдельных биотопах сукцессионного ряда (вырубки, особенно злаковых типов) она составляет до 45 % (учеты давилками) – 76 % (учеты канавками, см. табл. 2). Анализ данных многолетних учетов показывает, что на вырубках происходит заметное увеличение численности темной полевки, создающей здесь в течение нескольких лет основной фон населения мышевидных грызунов. В последующие годы по мере восстановления древесного полога и угнетения нижних ярусов растительности обилие и индекс доминирования темной полевки постепенно сокращаются. Коэффициент корреляции между давностью рубки (от 1–2 до 25 лет) и индексом доминирования вида составил $-0,95$ ($p < 0,05$), то есть изменения идут в противоположном по сравнению с рыжей полевкой направлении. Характер взаимоотношений темной и рыжей полевки, демонстрирующих совершенно разную реакцию на рубку леса, неоднократно обсуждался в литературе. При этом предполагалась возможность конкуренции между этими видами на ранних стадиях вторичной сукцессии лесных экосистем [31], [33]. По материалам исследований в Финляндии [35], [36], рыжая полевка может испытывать конкурентное давление со стороны темной полевки, особенно в годы высокой численности последней. Не исключая конкуренцию, определяющим фактором мы все же считаем резкое изменение экологических условий на вырубках, дающее временное преимущество темной полевке. В Карелии летом это типично зеленоядный вид, зимой в его рационе значительное место занимают кора и побеги древесных пород [7]. Увеличение фитомассы травянистых кормов и количества подраста на вырубках благоприятно сказывается на кормовой базе и, соответственно, на обилии

темной полевки. Нами установлена достоверная корреляционная связь между фитомассой травяно-кустарничкового яруса растительности и численностью темной полевки ($+0,89$, $p < 0,01$). В дальнейшем восстановление лесной среды в процессе вторичной сукцессии растительности ведет к ухудшению экологических условий для темной полевки. В результате преимущество получает рыжая полевка, которая вновь занимает лидирующее положение среди населения лесных грызунов.

Подснежные учеты зверьков в феврале на открытой злаковой вырубке и в сосняке-зеленомошнике показали, что темная полевка в период высокой численности предпочитает селиться на открытых вырубках не только летом, но и зимой (1,3 экз. на 100 ловушко-суток, 21 % в уловах мелких млекопитающих). Однако доминирование темной полевки в отловах грызунов характерно только для территории злаковых (луговиковых, вейниково-луговиковых) вырубков. Правда, они составляют значительную часть всех вырубков региона [18].

На вырубках иных типов темная полевка может не преобладать в уловах, хотя ее обилие и индекс доминирования здесь повышаются. Очевидно, только типом растительности на вырубках и можно объяснить некоторые закономерные географические различия численности и доминирования определенных видов мелких млекопитающих в разных регионах таежной зоны России. В одних регионах доминирует темная полевка (или другие представители рода *Microtus*), в других наблюдается только рост ее численности при сохранении доминирования за лесными (рыжими) полевками. Вполне естественно, что разные исследователи выбирали в качестве контроля различные типы леса, а в качестве опыта – разные типы вырубков. Не исключено, что в пределах разных регионов может наблюдаться широкий спектр различных реакций одного и того же вида животного на рубку леса, в зависимости от характера лесного биоценоза, типа вырубки, почв, рельефа и др., как это и установлено нами в Восточной Фенноскандии.

Темная полевка хорошо приспособлена к жизни на вырубках. В годы пиков численности она активно осваивает не только оптимальные для нее злаковые (вейниково-луговиковые) вырубки, но и заболоченные, осоково-сфагновые (в том числе зимой). По нашим наблюдениям, на злаковых вырубках зимой полевки устраивают подснежные гнезда в центральной части дернины злаков, постепенно выедают живые части растений, а отмершие стебли и листья используют как теплоизолятор. Летом зверьки устраивают норы в заросших травянистой растительностью отвалах почвы из-под гусениц трелевочных тракторов. Почва здесь рыхлая, она как бы приподнята над остальной поверхностью. В условиях повышен-

ного поверхностного стока на открытых лесосеках такие норы практически не затопляются.

Численность темной полевки на вырубках испытывает не столь сильные колебания по годам, как в спелых сосняках (коэффициент вариации СУ соответственно 107 и 188 %). Летне-осенняя численность этого вида на вырубках обычно в 5–10 раз превышает весеннюю, при этом особенно быстрый рост происходит в первой половине лета (в среднем за 11 лет наблюдений – девятикратный). Впрочем, бывают и исключения из этого правила. На одном из экспериментальных участков вырубки (злаковый тип, очистка – сбор порубочных остатков в валы и кучи, есть лесные культуры ели) было зафиксировано значительное, в 4 раза, сокращение численности темной полевки от весны к осени. Однако это, скорее всего, было связано с отмеченной здесь достаточно высокой численностью других видов полевок – экономки и рыжей. При этом последняя, в отличие от темной, не только не сократила численность к концу бесснежного сезона, а напротив, увеличила ее в 8 раз. В этих условиях темная полевка смогла достичь достаточно высокой численности только на краю вырубки – на границе с лесом, что для данного вида в целом нехарактерно. Это можно объяснить не чем иным, как вытеснением темной полевки с территории вырубки другими видами полевок – эконожкой и рыжей, что косвенно подтверждает вероятность обострения их конкурентных отношений при высокой численности последних.

В сомкнутых древостоях по краю рубок (хвойные недорубы, участки частоствольных молодняков) темная полевка встречается не постоянно и в небольшом количестве, в основном лишь в годы пиков численности и ближе к осени, в периоды массового расселения молодых. Антропогенная трансформация ландшафта в целом позитивно сказывается на состоянии ее популяций, ее численность здесь значительно выше, чем в крупных массивах не затронутых рубками хвойных лесов. В среднем за 11 лет исследования превышение достигло семикратной величины, а в слабо фрагментированных сосняках – даже десятикратной. Помимо прочего, это связано и с более благоприятной для успешного воспроизводства возрастной структурой обитающего на вырубках поголовья: в период массового размножения зимовавшие и половозрелые прибылые зверьки составляли здесь до половины всего населения, тогда как в сомкнутых хвойных насаждениях их либо не было вовсе, либо их количество не превышало 10 %; остальные 90 % представляли лишь молодые расселяющиеся животные. Таким образом, в условиях периферии ареала вырубки служат для популяции темных полевок важнейшей стадией размножения. Недалеко именно здесь, на вырубках, было отловлено

подавляющее большинство (84 %) беременных самок этого вида.

Итак, вызванная массовыми рубками фрагментация хвойных лесов и формирование мозаичного антропогенного ландшафта, в целом, позитивный для темной полевки процесс. Особенно благоприятно сказываются на существовании этого вида формирующиеся на хорошо очищенных лесосеках злаковые вырубки, составляющие наряду с селхозугодьями основные места его обитания в Восточной Фенноскандии. В этих условиях темная полевка проявляет себя как типичный обитатель открытых пространств, хорошо приспособленный к освоению и заселению злаковых рубок. Выполняя важнейшую функцию первопоселенца, необходимого первичного звена в осуществлении процесса лесовосстановления, этот вид при благоприятных условиях (очистка лесосек, отсутствие конкурентов, мощный травяно-кустарничковый ярус) может достигать очень высокой численности (в отдельные годы – до 18–20 экз. на 100 ловушко-суток) и тем самым подготавливает условия для дальнейшего заселения рубок другими видами животных, и прежде всего хищниками-миофагами – лесной куницей, горностаем, лисицей, лесным хорьком и др. В дальнейшем, по мере восстановления лесной растительности и формирования исконной таежной фауны, происходит снижение как численности, так и индекса доминирования темной полевки и на смену ей приходят новые, более характерные обитатели спелого леса: рыжие полевки, землеройки-бурозубки, а также целый ряд более крупных охотничьих видов, таких как лютяга, белка, лесная куница, заяц-беляк, рысь, барсук, медведь, лось и т. д.

Полевка-экономка (*Microtus oeconomus* Pall.) – весьма характерный представитель мышевидных грызунов Карелии. Однако по уровню численности этот вид значительно уступает здесь большинству его популяций из других частей видового ареала. Средний многолетний (1956–2015) показатель учетов этого вида в Карелии составил 0,28 экз. на 100 ловушко-суток и 0,12 на 10 канавко-суток (см. табл. 1), тогда как в средней полосе и в южнотаежной зоне России полученные результаты учетов этого вида превышают их в 5 и даже 10 раз [14]. Лишь в Ленинградской и Свердловской областях, а также в Латвии и Белоруссии полевка-экономка столь же малочисленна, как и в Карелии [1], [19], [21].

Низкий уровень численности вида на территории таежного Северо-Запада России можно связать с ограниченным распространением подходящих биотопов и малой их кормностью. Травянистые болота и поросшие осокой берега лесных водоемов – основные места обитания полевки-экономки в таежной зоне [14] – занимают в Карелии незначительные площади (в большинстве здесь преобладают бедные травянистой

растительностью моховые болота). Сочная водно-болотная растительность, представленная в основном редкими зарослями, тянущимися узким пунктиром вдоль ручьев, таежных рек и по берегам травянистых озер, способна прокормить сравнительно небольшое поголовье зверьков. Росту их численности препятствуют также резкие перепады уровня воды, ведущие к сокращению кормности и ремизности угодий.

В условиях Карелии, как и всего ареала, полевка-экономка – один из наиболее стенотопных видов мелких грызунов. Она предпочитает увлажненные участки, приуроченные к берегам водоемов, сырые ольшаники, луга, осоково-пушицевые кочкарники, заросли кустарников по границе с моховыми болотами и, особенно, лиственное мелколесье в долинах рек и ручьев. В этих станциях она преимущественно и ловилась (табл. 4). По гидрофильности полевка-экономка близка к водяной полевке, но в отличие от нее редко селится у открытой воды и часто встречается в глубине леса, придерживаясь влажных и сильно захламленных участков. В целом же характерная черта биотопического размещения экономок – практическое отсутствие ее в сомкнутых хвойных древостоях, даже в сильно фрагментированных (см. табл. 2). Численность экономок была здесь значительно стабильнее, чем во втором по численности этого вида биотопе – несомкнутому лиственному молодняке на злаковой вырубке (коэффициент вариации 129 % против 346 % соответственно).

В дальнейшем, по мере старения вырубки, численность полевки-экономки продолжает оставаться довольно высокой (рис. 5). Этим она отличается от темной полевки, которая на данной вырубке исчезала уже через 5 лет. Более того, полевка-экономка не только быстро восстановила численность после глубокой депрессии всего населения мелких млекопитающих, но и усилила свои позиции в группе мышевидных грызунов. Одной из причин этого можно считать «подпитку» населения экономок на вырубке иммигрантами из ближайших мест – пойменных ивняков и заливного луга с мощным травяно-кустарничковым ярусом.

Таким образом, сплошные концентрированные рубки леса могут весьма позитивно сказываться на численности и распространении даже такого стенотопного вида, как полевка-экономка, особенно в тех случаях, когда свежие вырубки появляются вблизи источников расселения (пойменные луга, ивняки и др.). На таких участках численность экономок в отдельные годы достигала весьма высоких показателей (до 14 экз. на 100 ловушко-суток). При этом экономки вполне успешно выдерживают совместное обитание с другими видами лесных полевок (рыжая, темная). Учитывая, что в этих условиях экономки могут заселять вырубки довольно продолжительное время (по крайней мере 8–10 лет), можно предполагать, что промышленное освоение лесов за последние полвека увеличило размеры территории, заселенной эконожкой, прежде всего за счет

Биотопическое размещение лесной мышовки в Карелии

Таблица 4

Биотоп	Число ловушко-суток / канавко-суток	Добыто зверьков	На 100 ловушко-суток / на 10 канавко-суток	% от улова	Коэффициент верности биотопу
Учет ловушками					
Сосняки лишайниковые	9390	4	0,04	3,42	+0,33
Сосняки зеленомошные	52788	22	0,04	1,69	+0,44
Ельники зеленомошные и травяно-зеленомошные	104521	24	0,02	0,78	–0,64
Лиственные и смешанные леса	96064	27	0,03	0,81	–0,18
Лиственное мелколесье	34150	2	0,01	0,15	–0,73
Зарастающие вырубки	24494	7	0,03	0,53	+0,65
Луга и другие сельскохозяйственные угодья	30916	8	0,03	0,68	–0,02
Всего	352323	94			
Учет канавками					
Сосняки лишайниковые	110	3	0,27	2,9	–0,13
Сосняки зеленомошные	3990	311	0,78	7,77	+0,05
Ельники зеленомошные и травяно-зеленомошные	1104	41	0,37	2,70	–0,5
Лиственные и смешанные леса	478	12	0,25	1,78	–0,19
Лиственное мелколесье	1670	56	0,34	3,34	–0,05
Зарастающие вырубки	86	1	0,12	2,00	–0,36
Луга и другие сельскохозяйственные угодья	402	12	0,30	2,50	–0,13
Всего	7840	436			

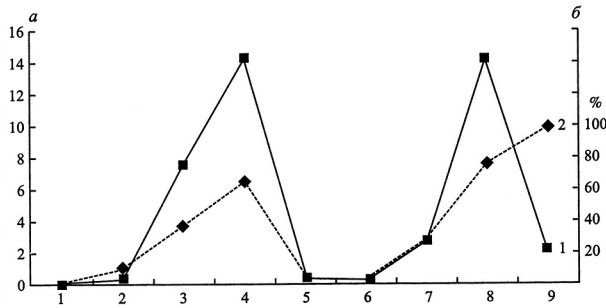


Рис. 5. Изменения численности (1) и индекса доминирования (2) полевки-экономки в связи с давностью рубки. По оси абсцисс — давность рубки, лет; по оси ординат а — численность, экз. на 100 ловушко-суток, по оси ординат б — индекс доминирования, %

примыкающих к прибрежным местообитаниям открытых и зарастающих вырубок.

Сезонные и годовые изменения биотопического размещения полевки-экономки в условиях Карелии не очень значительны. Это связано с общим низким уровнем численности зверьков, сосредотачивающихся обычно в немногих оптимальных станциях переживания. Кроме того, весенние затопления, служащие во многих местах главной причиной сезонных перемещений полевки-экономки [14], [35], [36] и др., не достигают в Карелии значительных масштабов и играют второстепенную роль. Во второй половине лета экономки становятся более эвритопными и заселяют большее число станций, а зимой и в начале вегетационного периода, как и вообще в годы низкой численности, сосредотачиваются в немногих наиболее благоприятных местах.

Особо следует сказать об отношении полевки-экономки к сельскохозяйственным и другим окультуренным участкам. Вопреки установившемуся в литературе мнению о синантропизме только сибирских экономок и отсутствии этой особенности у полевок, населяющих европейскую часть России [14], в Карелии полевки-экономки весьма охотно селятся на огородах, засеянных полях и сенокосных лугах, расположенных у водоемов, а поздней осенью и весной часто попадают в стогах сена и различных постройках человека. По свидетельству Дж. Таста [35], [36], еще более синантропны полевки-экономки Лапландии. Здесь они являются типичными обитателями культурного ландшафта и замещают отсутствующих в местных поселках крыс и мышей. В то же время вырубкам, даже сырым, они в условиях Лапландии явно избегают.

В целом для полевок-экономок Карелии характерен мозаичный тип поселений, представляющих обычно ленточные вкрапления, приуроченные к долинам рек, сырым низинам и заболоченным берегам травянистых озер. Поскольку мозаичный тип поселения в данном случае отличается стабильностью и образован устойчивыми мерусами (термин В. Е. Флинта),

можно говорить об инсультном типе пространственной структуры популяции полевок-экономок Карелии [25], [26].

Ранее мы уже указывали на характерные различия в биотопическом размещении полевки-экономки и темной полевки, обусловленные их конкурентными отношениями. В Карелии это проявляется в своеобразном разграничении сфер влияния. Полевка-экономка, как более сильный и стенотопный вид, выбирает лучшие, более влажные и захлащенные, участки с богатым травяным покровом и зарослями кустарника, а темная — менее требовательная к местообитанию — расселяется значительно шире, не избегая сухих с однообразной растительностью мест, в том числе травяных лесов на водоразделах. О территориальной конкуренции этих видов в зоне березовых лесов, где их экологические ниши наиболее полно совпадают, пишет, по наблюдениям в Северной Финляндии, Дж. Таст [35], [36].

Многолетняя динамика численности полевки-экономки показана по данным двух видов учета — ловушками и канавками. При этом выявлена совершенно уникальная картина: стабильно низкая численность вида на протяжении 60-летнего периода при наличии всего одного, но зато чрезвычайно высокого ее подъема в 1963 году. В этот год величина уловов превысила средние многолетние показатели почти в 40 раз, тогда как за все остальное время колебания численности экономки не превышали 2–3-кратной величины. Напомним, что тот же 1963 год был рекордным по отловам и для многих других видов мелких млекопитающих Карелии, в том числе доминирующих по всему региону — обыкновенной бурозубки и рыжей полевки [7]. Сходство в характере популяционной динамики у полевки-экономки и рыжей полевки отмечал также А. Н. Формозов [27], однако он усматривал и существенные отличия. Такие отличия есть и в Карелии. Они касаются в основном амплитуды колебаний численности, более широкой у полевки-экономки, и количества подъемов, более частых у рыжей полевки. Еще менее синхронны изменения численности экономки и темной полевки. Так, у темной полевки наивысшая численность за все годы исследований зарегистрирована в 1968 году при полной депрессии численности полевки-экономки, а у последней — в 1963 году, когда численность темной полевки также заметно возросла. Если присовокупить к этому территориальную разобщенность двух названных видов (они занимают или разные биотопы, или разные участки биотопа), то причины описанных явлений следует искать в конкурентных отношениях между ними. Эту точку зрения одним из первых высказал А. Н. Формозов: «...очевидно, два вида лесных серых полевок, сходных по величине и привязанности к травянистым местам леса, являются антагонистами и делят между собой сход-

ные биотопы, избегая близкого соседства одна с другой» [27: 56].

Лесная мышовка (*Sicista betulina* Pall.) – единственный представитель надсемейства тушканчикообразных, обитающий преимущественно в таежной зоне, значительно севернее своих более теплолюбивых сородичей. Распространена лесная мышовка только в южной половине исследуемого региона, приблизительно до широты г. Беломорска ($64^{\circ}30'$), при этом в большинстве пунктов наблюдений она немногочисленна. В среднем в наших сборах мышевидных грызунов на ее долю приходится 7,7 % (четвертое место по численности), но эта величина зависит от способа отлова: при учетах канавками она значительно возрастает (29,9 %), а при учетах давилками – падает (1,7 %). Средний многолетний показатель учета в южной Карелии – 0,03 экз. на 100 ловушко-суток и 0,75 на 10 канавко-суток (см. табл. 1). Таким образом, в Карелии, расположенной у северо-западных границ распространения лесной мышовки, численность этого вида ниже, чем в большинстве других мест ареала [16], [28].

Различается численность мышовки и в пределах изучаемого региона. Так, в северных районах Карелии в отловах ловушками этот вид вообще отсутствует, в центральных показатель его численности составляет 0,01 экз. на 100 ловушко-суток (доля в отловах мелких млекопитающих 0,2 % и 0,2 на 10 канавко-суток (1,3 %), а в южных 0,03 (0,9 %) и 0,75 (6,2 %) соответственно. Показатели обилия вида изменяются и в зависимости от ландшафтных условий района и года исследований. Например, в учетах мелких млекопитающих в северо-восточном Приладожье доля лесной мышовки колебалась в сборах канавками от 0 в 1967, 1989 и 2004 годах до 18,3, 21,4 и 34,3 % в 1980, 2000 и 2002 годах. В учетах ловушко-линиями показатель относительной численности мышовок варьировал в том же регионе от 0 до 5,9 %. В самом восточном, Пудожском, районе Карелии индекс обилия зверьков этого вида менялся при учетах канавкам от 0 до 2,7 %, ловушками – от 0 до 0,9 %. В южном, Лахденпохском, районе в июне – сентябре 1951 года сотрудник лаборатории зоологии Карельского филиала АН СССР С. А. Орлова поймала в ловушки 155 лесных мышовок, что от общего числа отловленных грызунов составило 21,8 %. Таким образом, по направлению к югу и юго-востоку Карелии плотность популяции лесной мышовки заметно увеличивается.

В условиях Восточной Фенноскандии лесная мышовка обитает в разных биотопах (см. табл. 4), но тяготеет к лиственным насаждениям, придерживаясь разреженных участков с богатым травяным ярусом и достаточным количеством убежищ в виде старых пней, куч валежника, упавших стволов и т. д. Не избегает она и хвойных, в особенности сосновых, лесов, но концентрируется

здесь по опушкам, долинам ручьев и другим увлажненным участкам с богатым лиственным подлеском и хорошим травостоем. Явное предпочтение, судя по коэффициенту верности биотопу, оказывает этот вид черничным, багульниково-черничным и зеленомошным соснякам, хотя оптимальными для лесных грызунов эти биотопы не назовешь, прежде всего вследствие однообразной и неустойчивой кормовой базы. Правда, это относится к растительным кормовым ресурсам, менее важным для насекомоядных мышовок, предпочитающих животный корм, а он здесь в избытке. К тому же представители данного вида почти не сталкиваются в этих местообитаниях с пищевой конкуренцией со стороны других насекомоядных видов мелких млекопитающих (таких как землеройки-бурозубки, например), в той или иной мере избегающих биотопы данного типа.

Свежие вырубki мышовки заселяют неохотно, но со второго-третьего года по мере зарастания лиственными молодняками на лесосеках складываются более благоприятные, хотя и нестабильные защитные и кормовые условия, и эти биотопы становятся для мышовок более привлекательными. По данным наших учетов, численность мышовок на зарастающих вырубках в несколько раз превышает таковую в спелых сосняках (0,3 на 10 канавко-суток и 0,07 на 100 ловушко-суток против 0,06 и 0,03 соответственно). При этом индекс доминирования этого вида возрастает на лесосеках в 6, тогда как в коренных лесах всего в 2 раза. Как и следовало ожидать, особенно сильное увеличение численности и доли участия мышовки в уловах зафиксировано во вторичных лиственных и смешанных лесах.

Как показали исследования, лесная мышовка охотнее заселяет увлажненные участки злаковых вырубok, а также хорошо прогреваемые лесосеки на грядах (сельгах) с многочисленными выходами скальных пород, но избегает заболоченных осоково-сфагновых лесосек. Из возобновляющихся молодняков 16–20 лет она отдает предпочтение как неоднородным, смешанным насаждениям, так и монотонным лиственным и хвойным лесам. Гетерогенность биоценоза, появление осветленных участков в результате рубок ухода и собранные в кучи порубочные остатки привлекают зверьков. Таким образом, омоложение лесов в результате интенсивной эксплуатации, как и формирование на вырубках лиственных и смешанных молодняков, способствует росту численности лесной мышовки, показатель учета которой в трансформированных рубками лесонасаждениях выше, чем в спелых хвойных лесах.

Согласно полученным данным (см. табл. 4), к лиственным и смешанным лесам, по крайней мере в условиях северной периферии ареала, мышовка достаточно индифферентна, и это несмотря на богатый травяной покров, разнообразие

растительной и животной пищи, обилие валежника и старых пней, что для других видов мелких млекопитающих делает эти формации более привлекательными, чем коренные древостои. Не привлекают мышовок и зеленомошные ельники, хотя именно этот биотоп занимает по численности других мелких млекопитающих одно из первых мест. Половина пойманных в ельниках лесных мышовок оказались сеголетками, тогда как в других типах местообитаний доля последних не превышала 30 %. И если для большинства других представителей *Micro mammalia* зеленомошные и травяно-зеленомошные ельники вполне могут рассматриваться в качестве стадий переживания, то для лесной мышовки они служат скорее стацией расселения молодняка после периода массового размножения вида.

На лугах, пашнях и других сельскохозяйственных угодьях представители данного вида отлавливаются в основном во второй половине лета, во время массового расселения молодняка, но иногда живут здесь постоянно на участках возле межей и каменных гряд, поросших кустарником и молодыми деревцами. Тяготение лесных мышовок к зарастающим вырубкам и гарям и другим компонентам культурного ландшафта – сенокосным лугам, кустарникам с полянами трав по берегам ручьев и речек, а также к разнообразным листовым и смешанным лесным насаждениям, где они преимущественно придерживаются разреженных участков с богатым травяным ярусом на влажной, но не слишком сырой почве, с достаточным количеством убежищ в виде старых пней, куч валежника и пр., отмечается по всему ареалу вида. Именно эти биотопы обеспечивают наилучшие для зверьков экологические условия и характеризуются более высокой и устойчивой численностью популяции.

Лесной лемминг (*Myopus shisticolor* Lill.). Этот везде малочисленный вид даже при стационарных исследованиях фиксируется в регионе не ежегодно. Средний многолетний показатель численности составляет для Карелии (см. табл. 1) 0,002 экз. на 100 ловушко-суток (0,1 % в уловах грызунов) и 0,2 экз. на 10 канавко-суток (8,2 %). В сравнении с данными из других частей ареала эти показатели выглядят невысокими. Основные местообитания – хвойные зеленомошные леса, преимущественно ельники и, несколько меньше, сосняки. При этом главную роль играет присутствие зеленых мхов и развитие моховой подушки, а сомкнутость и состав древостоя, дренированность почвы, освещенность, наличие подлеска и т. п. отступают на второй план. Менее благоприятные экологические условия находят лемминги в листовых и смешанных лесах, зарастающих кустарником луговинах, в листовом мелколесье. Даже в годы подъема численности они не живут здесь постоянно, а появляются только в период расселения молодняка. Совершенно не

ловились лесные лемминги в лишайниковых и скальных сосняках, на открытых вырубках и по окраинам болот. В то же время в Карелии не менее важными стадиями, чем ельники, служат для лесного лемминга зеленомошные сосняки, особенно с мощным моховым и кустарничковым покровом. На севере же высокая численность леммингов наблюдается в местообитаниях с полным доминированием сосняков. В сильно трансформированном рубками ландшафте лемминги ловились достаточно регулярно, причем особенно часто в сосняке черничном и даже на краях заболоченной вырубки.

Характерной чертой экологии вида, как известно, является относительно небольшая подвижность животных, стремление ограничить свою деятельность небольшим участком с оптимальными кормовыми и защитными свойствами. Отсюда кружевной характер распределения зверьков в пределах биотопа и редкая их отлавливаемость вне периода расселения. Малую подвижность лемминги компенсируют активной деятельностью в границах небольшой территории. Здесь во множестве встречаются тропинки и ходы, прогрызенные в моховой подстилке, характерные поеди и поковки, помет и т. п.

Наши исследования убедительно показывают, что сохранение малочисленной, но стабильной, как в нашем случае, популяции лесного лемминга возможно даже при глубокой антропогенной трансформации ландшафта, но при обязательном условии сохранения на вырубках небольших массивов хвойных лесов с мощным моховым и кустарничковым ярусом.

АНАЛИЗ И ОБСУЖДЕНИЕ

Итак, как показывают результаты исследований, 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. Как уже упоминалось, после сплошной рубки на лесосеках практически не остается постоянного населения зверьков. Возможно лишь посещение и временная концентрация их возле куч порубочных остатков. Неудивительно поэтому, что отловы мышевидных грызунов на свежей вырубке (~6 месяцев) в Кондопожском районе вообще не давали никаких результатов, за исключением ловушек, поставленных непосредственно в крупные кучи порубочных остатков. В итоге 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 из еловых шишек с крон и ветвей срубленных деревьев, собранных в кучи. При этом на вырубке с практически уничтоженным травяно-кустарничковым ярусом других источников корма не было. Такая же ситуация наблюдалась на свежих вырубках на западе Карелии (окрестности д. Совдозеро, Суоярвский р-н) и в центральной части республики (окрестности д. Крошнозеро, Пряжинский р-н).

Имеет значение и степень (интенсивность) очистки лесосек. 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 временным 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 рубки.

В первые месяцы после рубки зверьки на открытых участках отсутствовали, однако их численность в небольшом по площади недорубе (1000 м²) 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 эконока, причем с гораздо меньшей численностью, чем на окружающих недорубы 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 приобретают семенные куртины хвойных пород. В ходе стационарных исследований зафиксировано четкое отличие структуры биоценотических группировок мелких грызунов в крупных семенных куртинах сосны от таковой на окружающих куртинах вырубках. В частности, доля лесных видов (и прежде всего рыжей полевки) оказалась здесь выше, чем на окружающих лесосеках. Более того, на территории одной из наиболее крупных семенных куртин – объекта наших постоянных

наблюдений – зафиксировано немногочисленное, но, по-видимому, постоянное поселение лесного лемминга – типично таежного, сибирского вида.

Наиболее активными иммигрантами свежих вырубок оказались молодые серые полевки. В начале лета в центре одной из находившихся под наблюдением свежих вырубок в давилки и конусы попало несколько молодых (неразмножающихся) полевок-экономок. Здесь в ходе рубки был практически полностью 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, а также их заболачивании, на фоне бедных непродуктивных почв повторное заселение вырубок может значительно замедляться.

Как следует из наблюдений на стационарах, основными источниками иммиграции мелких грызунов являются массивы невырубленных суходольных и пойменных (водоохранных) лесов. Мелкие же недорубы в основном имеют значение лишь как объекты первичного заселения, но отнюдь не как источники массовой иммиграции. Однако крупные семенные куртины уже на ранних этапах заселения вполне могут обеспечивать сохранение поселений таких видов, как рыжая полевка и 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 кустарничков, 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 для мелких зверьков, численность и видовое разнообразие которых здесь гораздо выше, чем под пологом спелых хвойных лесов (см. табл. 2).

В целом численность мелких лесных грызунов на открытых и зарастающих 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-луговой) вырубке площадью 8 га. Ценность таких наблюдений повышалась благодаря находящемуся в непосредственной близости почти идеальному контролю – крупному (более 20 га) массиву спелых сосняков зеленомошной группы, которые соответствовали вырубленному 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 определяла и характер волн флуктуации численности зверьков. В процессе восстановления лесной растительности происходила постепенная смена 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 преимущество вновь 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 полевков, а затем спад и завоевание доминирующих позиций лесными полевками рода *Clethrionomys*) зафиксированы и в ряде других регионов таежного Севера Европейской России [2], [15], а также в Скандинавии [31]. Однако есть и особенности, в том числе связанные с различным отношением рыжей и темной полевки 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 бурозубки, рыжей и темной полевки. 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 – на-

оборот. 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 и 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 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 особенности 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 изпод 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 вырубков, население которых сравнивалось на протяжении 11 лет в ходе массовых учетов мелких зверьков, проводимых одновременно в течение 3 сезонов (весна, лето, осень) и в равных объемах (рис. 6). В итоге установлено, что все три типа вырубков существенно различаются между собой по численности мелких млекопитающих, ее динамике и соотношению видов. Так, численность мелких млекопитающих на вейниково-луговой вырубке выше, чем на лугово-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.

В итоге полученные нами данные позволяют с уверенностью говорить о специфике биоценотических группировок вырубков 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 (см. табл. 2). Иными словами, еще задолго до рубки за счет своеобразия типа вырубаемого леса задаются и особенности сукцессии биоценотических группировок мелких грызунов.

Отчетлива и смена доминантов: если в коренном сосновом лесу постоянно численно доминирует рыжая полевка, то на вырубке преобладают представители рода серых полевки (темная или экономка). Между тем все вырубки Южной Каре-

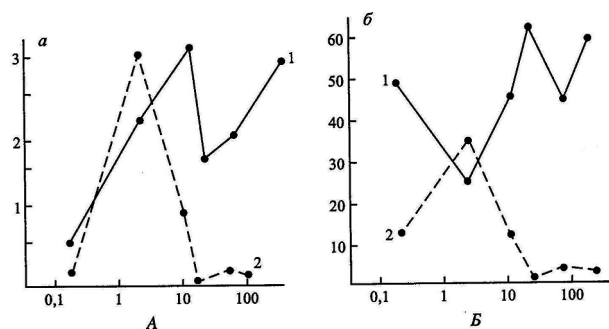


Рис. 6. Изменение численности (А) и индекса доминирования (Б) лесных (1) и серых (2) полевков в процессе восстановления экосистемы после рубки сосняков.

По оси абсцисс дана давность рубки (годы) в шкале десятичных логарифмов, по оси ординат а – численность, экз. на 100 ловушко-суток, по оси ординат б – индекс доминирования, %

лии, где в отловах грызунов доминировала рыжая полевка, появились на месте рубок ельников (или соседствовали с ними). Характерно, что все они были захламлиены 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 полевков. Что же касается злаковых вырубок, то они нормально функционируют не в качестве временных, а как своего рода резервные станции 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 полевков 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 вырубков с мощным травянистым ярусом, наблюдается отчетливая смена видов мышевидных грызунов (см. рис. 6). 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. Харак-

терный пример – вырубка Восточная Гомсельгского стационара, где население рыжей полевки полностью сменилось на популяцию темной, причем первая практически исчезла в первые 3–4 года после рубки. Аналогичные изменения могут происходить при рубке ельников, особенно в случае формирования злаковых вырубков.

Гораздо реже происходит смена видов в рамках рода *Clethrionomys*. При рубке же низкопроизводительных сухих и заболоченных сосняков (лишайниковых, долгомошных, осоково-сфагновых) 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 вырубков и их пирогенных вариантов (кустарничково-зеленомошных, кустарничково-зеленомошных паловых, кипрейно-паловых) смены доминирующих видов полевков 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 [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 полевков 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 биотопических 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 полевков.

В группе землероек после рубки леса в абсолютном большинстве случаев мы констатируем лишь некоторое перераспределение доли участия видов (например, некоторое увеличение этого по-

казателя 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 стадий (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 биоценологических группировок и численности мелких млекопитающих. Учитывая важное лесохозяйственное значение, например, темной полевки на вырубках Восточной Финляндии, возможность такого прогноза имеет серьезное практическое значение.

Итак, фрагментация коренных хвойных лесов, как один из начальных этапов антропогенной трансформации, приводит к кардинальным из-

менениям в динамике населения мелких лесных грызунов. Дальнейшая радикальная трансформация лесов, и прежде всего сплошные рубки, вызывают не менее значительные изменения популяций, касающиеся как уровня численности, так и ее многолетней динамики. Исследования показывают, что общая численность зверьков 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 сосняках (соответственно 2,5; 3 и 1,9-кратные изменения).

В целом же популяционные волны мелких млекопитающих на вырубках и в коренных сосняках довольно синхронны, хотя годы отдельных пиков и депрессий могут и не совпадать (например, 1984 и 1991 годы). Более того, в отдельные нестандартные по погодным условиям периоды вырубки могут выполнять роль стадий переживания.

В процессе почти полувековых 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 Финляндии один и тот же тип фитоценоза в разных ландшафтных условиях может иметь разную направленность вторичной сукцессии. Помимо структуры растительности, на специфику сукцессии биоценологических группировок мелких млекопитающих после рубки хвойных лесов констелляционное воздействие может оказывать целый ряд факторов: ландшафтные условия местности (например, характер рельефа), особенности вторичной сукцессии фитоценоза на вырубках различных типов, место территории в ареале рассматриваемых видов, способ рубки и очистки лесосек и др. В результате выявляется довольно широкий спектр вариантов трансформации биоценологических группировок зверьков 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 в рамках реализации комплекса мероприятий по развитию научно-исследовательской деятельности на 2012–2016 гг.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Айрапетьянц А. Э. Насекомоядные и грызуны // Звери Ленинградской области. Л., 1970. С. 150–165.
2. Ануфриев В. М. Темная (пашенная) полевка // Фауна европейского Северо-Востока России. Млекопитающие. Т. II. Ч. 1. СПб.: Наука, 1994. С. 254–263.
3. Башенин Н. В. Материалы к экологии мелких млекопитающих зоны европейской тайги // Ученые записки Пермского педагогического института. 1968. Т. 52. С. 3–44.
4. Ельшин С. В., Каратаев А. Б. Сукцессии лесных млекопитающих на вырубках южной тайги // V съезд ВТО. М.: Наука, 1988. С. 275–276.
5. Жигарев И. А. Мелкие млекопитающие рекреационных лесов Подмосковья. М.: Прометей, 2004. 232 с.
6. Заблוצкая Л. В. Материалы по экологии основных видов мышевидных грызунов Приокско-Террасного заповедника и смежных лесов // Труды Приокско-Террасного заповедника. 1957. Вып. 1. С. 170–240.

7. Ивантер Э. В. Популяционная экология мелких млекопитающих таежного Северо-Запада СССР. Л.: Наука, 1975. 246 с.
8. Ивантер Э. В. Экологическая структура и динамика населения мелких млекопитающих Приладожья // Фауна и экология млекопитающих Северо-Запада СССР. Петрозаводск, 1983. С. 72–99.
9. Ивантер Э. В. К разработке концепции периферических популяций политипического вида // Популяционная экология животных. Томск: Изд-во ТГУ, 2006. С. 32–46.
10. Ивантер Э. В. Периферические популяции политипического вида как форпосты эволюционного процесса // Чарльз Дарвин и современная наука. СПб.: Нестор-История, 2010. С. 276–282.
11. Ивантер Э. В. Еще раз о периферических популяциях политипического вида и их роли в микроэволюционном процессе // Теоретические проблемы экологии и эволюции, VI. Любимцевские чтения. Тольятти: Кассандра, 2015. С. 150–154.
12. Ивантер Э. В., Макаров А. И. Территориальная экология землероек-бурозубок (*Insectivora, Sorex*). Петрозаводск: Изд-во ПетрГУ, 2001. 272 с.
13. Калинин М. В. Экология охотничьих зверей и птиц сосновых вырубок: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л.: ЛГУ, 1973. 23 с.
14. Карасева Е. В. Экологические особенности млекопитающих – носителей лептоспиры и их роль в природных очагах лептоспироза // Фауна и экология грызунов. Вып. 10. М., 1971. С. 45–53.
15. Керзина М. Н. Влияние рубок и гарей на формирование лесной фауны // Роль животных в жизни леса. М.: Изд-во МГУ, 1956. С. 21–304.
16. Кулик И. Л., Тупикова Н. В., Никитина Н. А., Карасева Е. В., Суворова Л. Г. Материалы по экологии лесной мышовки (*Sicista betulina* Pall.) // Сборник трудов Зоологического музея МГУ. 1968. Т. 10. С. 146–160.
17. Куприянова И. Ф. Биотопические группировки мелких млекопитающих и динамика их числовых взаимоотношений на юге Архангельской области // Фауна и экология позвоночных животных. М.: Изд-во МГПИ, 1978. С. 114–130.
18. Курхинен Ю. П., Данилов П. И., Ивантер Э. В. Млекопитающие Восточной Фенноскандии в условиях антропогенной трансформации таежных экосистем. М.: Наука, 2006. 208 с.
19. Лапинь И. М. Биология и паразитофауна мелких лесных млекопитающих Латвийской ССР. Рига, 1963. 135 с.
20. Ларин Б. А. Влияние интенсивных рубок леса на продуктивность охотничьих угодий // Труды ВНИО. 1955. Вып. 14. С. 137–144.
21. Михолап О. Н., Терехович В. Ф. Динамика численности мышевидных грызунов в лесных биотопах Белоруссии // Экология позвоночных животных Белоруссии. Минск, 1965. С. 34–41.
22. Попов И. Ю. Структура и динамика населения мелких млекопитающих в связи с сукцессиями растительности в Европейской южной тайге: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1998. 17 с.
23. Сиивонен Л. Млекопитающие Северной Европы. М.: Прогресс, 1979. 232 с.
24. Турьева В. В. Фауна мышевидных грызунов различных типов леса и ее изменения под влиянием рубок // Труды Коми филиала АН СССР. 1956. Вып. 4. С. 112–115.
25. Флинт В. Е. Типы пространственной структуры у мелких млекопитающих // Популяционная структура вида у млекопитающих. М.: Изд-во МГУ, 1970. С. 161–163.
26. Флинт В. Е. Пространственная структура популяций мелких млекопитающих. М.: Наука, 1977. 182 с.
27. Формозов А. Н. Мелкие грызуны и насекомоядные Шарьинского района Костромской области в период 1930–1940 гг. // Материалы по грызунам. М.: Изд-во МОИП, 1948. № 3. С. 3–110.
28. Шенброт Г. И., Соколов В. Е., Гептнер В. Г., Ковальская Ю. М. Тушканчиковобразные. Млекопитающие России и сопредельных регионов. М.: Наука, 1995. 573 с.
29. Banach F., Kozakewicz M. Tentative comparison of small mammals communities in poor pine stand of various // Bull. Acad. Poll. Sci. Ser. Sci. boil. 1980. Vol. 28. № 1–2. P. 43–48.
30. Glowacki Z. Some ecological parameters of avian communities in the successional series of a cultivated pine forest // Bull. Acad. Pol. Sci. Ser. Sci. boil. 1979. Vol. 27. № 3. P. 169–177.
31. Henttonen H., Kaikusalo A., Past J., Viitala J. Interspecific competition between small rodents in Subarctic and boreal ecosystems // Oikos. 1977. Vol. 29. P. 581–590.
32. 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.
33. Larsson N. Small rodent abundance in relation to reforestation measures and natural habitat variables in Northern Sweden // Bull. OEPP. 1977. Vol. 7. № 2. P. 397–409.
34. Pernetta J. C. Population ecology of British shrews in grass lands // AZetatheriologica. 1977. Vol. 22. P. 279–296.
35. Tast J. Influence of the root vole, *Microtus oeconomus* (Pallas), upon the habitat selection of the field vole, *Microtus agrestis* (L.), Northern Finland // Suomal. Tiedeakat. Timituks. 1968. S. A. Vol. 4. № 136. P. 24.
36. Tast J. Influence of the root vole, *Microtus oeconomus* (Pall.) in man-made habitats in Finland // Ann. Zool. Fenn. Vol. 5. P. 62–72.

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

ON THE IMPACT OF ANTROPOGENIC TRANSFORMATION OF TAIGA ECOSYSTEMS ON FOREST RODENTS

Multiple characteristic changes in the structure and numerical strength of the forest rodents under the influence of intensive forest cutting were revealed on the territory of Eastern Fennoscandia as a result of the long-term (1958–2015 years) stationary and

expeditionary research. The general patterns of the impact of industrial forest exploitation on the structure of the habitat, quantity, spatial distribution, and ecological characteristics of small rodents in the region were analyzed. It was established that concentrated tree cutting practices lead to the reduction of some forest species; decrease in the population strength in different species; transition to erratic changes in the rodents' numerical strength with subsequent, deep and long-term population depressions; development of unstable mosaic spatial distributions; and sharp decrease in the reproduction level.

Key words: rodents, population, population dynamics, transformation of the environment, habitat, reforestation, organization and population density, types of cutting, succession

REFERENCES

1. Ayrapet'yants A. E. Insectivorous and rodents [Nasekomoyadnye i gryzuny]. *Zveri Leningradskoy oblasti*. Leningrad, 1970. P. 150–165.
2. Anufriev V. M. Dark (plow) vole [Temnaya (pashennaya) polevka]. *Fauna evropeyskogo Severo-Vostoka Rossii. Mlekopitayushchie*. Vol. II. Part 1. St. Petersburg, Nauka Publ., 1994. P. 254–263.
3. Bashenina N. V. Materials on small mammals' ecology of European taiga zone [Materialy k ekologii melkikh mlekopitayushchikh zony evropeyskoy taygi]. *Uchenye zapiski Permskogo pedagogicheskogo instituta* [Scientific notes of the Perm pedagogical Institute]. 1968. Vol. 52. P. 3–44.
4. El'shin S. V., Karataev A. B. Succession of forest mammals on southern taiga clearings [Suktsessii lesnykh mlekopitayushchikh na vyrubkakh yuzhnoy taygi]. *V s'ezd VTO*. Moscow, Nauka Publ., 1988. P. 275–276.
5. Zhigarev I. A. *Melkie mlekopitayushchie rekreatsionnykh lesov Podmoskov'ya* [Small mammals of Moscow region recreational forests]. Moscow, Prometey Publ., 2004. 232 p.
6. Zablotskaya L. V. Materials on the ecology of small rodents as the main species in the Prioksko-Terrasny nature reserve and adjacent forests [Materialy po ekologii osnovnykh vidov myshevidnykh gryzunov Prioksko-Terrasnogo zapovednika i smezhnykh lesov]. *Trudy Prioksko-Terrasnogo zapovednika* [Proc. Prioksko-Terrasny nature reserve]. 1957. Issue 1. P. 170–240.
7. Ivanter E. V. *Populyatsionnaya ekologiya melkikh mlekopitayushchikh taezhnogo Severo-Zapada SSSR* [Population ecology of small mammals of the North-West of USSR taiga]. Leningrad, Nauka Publ., 1975. 246 p.
8. Ivanter E. V. Ecological structure and population dynamics of small mammals in the Ladoga Lake area [Ekologicheskaya struktura i dinamika naseleniya melkikh mlekopitayushchikh Priladozh'ya]. *Fauna i ekologiya mlekopitayushchikh Severo-Zapada SSSR*. Petrozavodsk, 1983. P. 72–99.
9. Ivanter E. V. On the concept development pertaining peripheral populations of polytypic species [K razrabotke kontseptsii perifericheskikh populyatsiy politipicheskogo vida]. *Populyatsionnaya ekologiya zhivotnykh*. Tomsk, Izd-vo TGU, 2006. P. 32–46.
10. Ivanter E. V. Peripheral populations of polytypic species as outposts of the evolutionary process [Perifericheskie populyatsii politipicheskogo vida kak forposty evolyutsionnogo protsesssa]. *Charl'z Darvin i sovremennaya nauka*. St. Petersburg, Nestor-Istoriya Publ., 2010. P. 276–282.
11. Ivanter E. V. Once more about polytypic species of peripheral populations and their role on the micro evolutionary process [Eshche raz o perifericheskikh populyatsiyakh politipicheskogo vida i ikh roli v mikroevolyutsionnom protsesse]. *Teoreticheskie problemy ekologii i evolyutsii, VI. Lyubishchevskie chteniya*. Tolyatti, Kassandra Publ., 2015. P. 150–154.
12. Ivanter E. V., Makarov A. I. *Territorial'naya ekologiya zemleroek-burozubok (Insectivora, Sorex)* [Territorial ecology of shrews-shrews]. Petrozavodsk, Izd-vo PetrGU, 2001. 272 p.
13. Kalinin M. V. *Ekologiya okhotnich'ikh zverey i ptits osnovnykh vyrubok: Avtoref. 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.
14. Karaseva E. V. Ecological features of mammals – carriers of leptospires *grippotyphosa* and their role in natural centers of leptospirosis [Ekologicheskie osobennosti mlekopitayushchikh – nositeley leptospiry i ikh rol' v prirodnykh ochagakh leptospiroza]. *Fauna i ekologiya gryzunov*. Issue 10. Moscow, 1971. P. 45–53.
15. Kerzina M. N. The impact of felling and slash areas on the formation of forest fauna [Vliyanie vyrubok i garey na formirovanie lesnoy fauny]. *Rol' zhivotnykh v zhizni lesa*. Moscow, MGU Publ., 1956. P. 21–304.
16. Kulik I. L., Tupikova N. V., Nikitina N. A., Karaseva E. V., Suvorova L. G. Materials on the ecology of the forest mouse *Sicista betulina* [Materialy po ekologii lesnoy myshovki (*Sicista betulina* Pall.)]. *Sbornik trudov Zoologicheskogo muzeya MGU*. 1968. Vol. 10. P. 146–160.
17. Kupriyanova I. F. Habitat groups of small mammals and dynamics of its numerical relations in the South of Arkhangel'sk region [Biopicheskie gruppirovki melkikh mlekopitayushchikh i dinamika ikh chislovykh vzaimootnosheniy na yuge Arkhangel'skoy oblasti]. *Fauna i ekologiya pozvonochnykh zhivotnykh*. Moscow, Izd-vo MGPI, 1978. P. 114–130.
18. Kurkhinen Yu. P., Danilov P. I., Ivanter E. V. *Mlekopitayushchie Vostochnoy Fennoskandii v usloviyakh antropogennoy transformatsii taezhnykh ekosistem* [Mammals of Eastern Fennoscandia under conditions of taiga ecosystems anthropogenic transformation]. Moscow, Nauka Publ., 2006. 208 p.
19. Lapin I. M. *Biologiya i parazitofauna melkikh lesnykh mlekopitayushchikh Latviyskoy SSR* [Biology and parasitofauna of small forest mammals in Latvian Soviet Socialist Republic]. Riga, 1963. 135 p.
20. Larin B. A. The effect of intensive logging on the productivity of hunting grounds [Vliyanie intensivnykh rubok lesa na produktivnost' okhotnich'ikh ugodiy]. *Trudy VNIO*. 1955. Issue 14. P. 137–144.
21. Mikhola O. N., Terekhov V. F. Numerical dynamics of mouse rodents in forest biotopes of Belarus [Dinamika chislenosti myshevidnykh gryzunov v lesnykh biotopakh Belorussii]. *Ekologiya pozvonochnykh zhivotnykh Belorussii*. Minsk, 1965. P. 34–41.
22. Popov I. Yu. *Struktura i dinamika naseleniya melkikh mlekopitayushchikh v svyazi s suktessiyami rastitel'nosti v Evropeyskoy yuzhnoy tayge: Avtoref. diss. ... kand. biol. nauk* [Structure and dynamics of small mammal communities in connection with the successions of vegetation in southern European taiga: Author's Abstract of candidate diss.]. Moscow, 1998. 17 p.
23. Siivonen L. *Mlekopitayushchie Severnoy Evropy* [Mammals of Northern Europe]. Moscow, Progress Publ., 1979. 232 p.

24. Tur'eva V. V. The fauna of mouse-like rodents of different forest types and its changes under cutting influence [Fauna myshevidnykh gryzunov razlichnykh tipov lesa i ee izmeneniya pod vliyaniem vyrubok]. *Trudy Komi filiala AS USSR*. 1956. Issue 4. P. 112–115.
25. Flint V. E. Types of spatial structure for small mammals [Tipy prostranstvennoy struktury u melkikh mlekopitayushchikh]. *Populyatsionnaya struktura vida u mlekopitayushchikh*. Moscow, MGU Publ., 1979. P. 161–163.
26. Flint V. E. *Prostranstvennaya struktura populyatsiy melkikh mlekopitayushchikh* [Spatial structure of populations of small mammals]. Moscow, Nauka Publ., 1977. 182 p.
27. Formozov A. N. Small rodents and insectivorous of Sharyinsky region of Kostroma region during 1930–1940 [Melkie gryzuny i nasekomoyadnye Shar'inskogo rayona Kostromskoy oblasti v period 1930–1940 gg.]. *Materialy po gryzunam*. Moscow, Izd-vo MOIP, 1948. № 3. P. 3–110.
28. Shenbrot G. I., Sokolov V. E., Geptner V. G., Koval'skaya Yu. M. *Tushkanchikoobraznye. Mlekopitayushchie Rossii i sopredel'nykh regionov* [Toscanamare. Mammals of Russia and adjacent regions]. Moscow, Nauka Publ., 1995. 573 p.
29. Banach F., Kozakewicz M. Tentative comparison of small mammals communities in poor pine stand of various // *Bull. Acad. Poll. Sci. Ser. Sci. boil.* 1980. Vol. 28. № 1–2. P. 43–48.
30. Glowacki Z. Some ecological parameters of avian communities in the successional series of the cultivated pine forest // *Bull. Acad. Pol. Sci. Ser. Sci. boil.* 1979. Vol. 27. № 3. P. 169–177.
31. Henttonen H., Kaikusalo A., Past J., Viitala J. Interspecific competition between small rodents in Subarctic and boreal ecosystems // *Oikos*. 1977. Vol. 29. P. 581–590.
32. 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.
33. Larsson N. Small rodent abundance in relation to reforestation measures and natural habitat variables in Northern Sweden // *Bull. OEPP*. 1977. Vol. 7. № 2. P. 397–409.
34. Pernetta J. C. Population ecology of British shrews in grass lands // *AZctatheriologica*. 1977. Vol. 22. P. 279–296.
35. Tast J. Influence of the root vole, *Microtus oeconomus* (Pallas), upon the habitat selection of the field vole, *Microtus agrestis* (L.), Northern Finland // *Suomal. Tiedeakat. Timituks*. 1968. S. A. Vol. 4. № 136. P. 24.
36. Tast J. Influence of the root vole, *Microtus oeconoimus* (Pall.) in man-made habitats in Finland // *Ann. Zool. Fenn.* Vol. 5. P. 62–72.

Поступила в редакцию 24.02.2016