

УДК 599.33.591.5

ТРАНСФОРМАЦИЯ ФАУНЫ МЕЛКИХ МЛЕКОПИТАЮЩИХ ВОСТОЧНОЙ ФЕННОСКАНДИИ ПОД ВЛИЯНИЕМ КОНЦЕНТРИРОВАННЫХ РУБОК ЛЕСА

Э.В. Ивантер, Ю.П. Курхинен, И.А. Леонтьев, Е.А. Моисеева

Петрозаводский государственный университет, Петрозаводск

На основании многолетних (1958-2013 гг.) стационарных и экспедиционных исследований, охвативших всю территорию Восточной Фенноскандии (Кольский п-ов, Финляндию, Карелию и Карельский перешеек Ленинградской обл.), анализируются изменения структуры и численности населения мелких млекопитающих под влиянием интенсивной лесозаготовки. Общие для большинства видов реакции на концентрированные рубки лесов заключаются в снижении численности населения, переходе на неритмичную, с резкими непродолжительными подъемами и глубокими длительными депрессиями, популяционную динамику, в образовании нестойкого мозаичного пространственного размещения, а также в нарушении темпов и снижении общей интенсивности репродукции. В сравнительно-экологическом аспекте анализируются общие закономерности воздействия рубок на структуру местообитаний, численность, территориальное распределение и экологические особенности более 10 видов мелких млекопитающих Восточной Фенноскандии. Рассматриваются прогнозы дальнейшей антропогенной трансформации лесной среды и возможности предотвращения ее негативного влияния на лесную фауну.

Ключевые слова: популяция, динамика численности, трансформация лесной среды, лесосеки, биотоп, стация, лесовосстановление, структура и плотность населения.

Для всего достаточно сложного процесса антропогенной трансформации таежных ландшафтов и их животного населения, вызванного интенсивной лесозаготовкой, можно выделить два последовательных этапа. На первом из них происходит фрагментация лесных массивов, сопровождающаяся значительной инсультацией местообитаний лесных животных, а на втором – формирование мозаичного ландшафта, представляющего собой совокупность вырубков, молодняков, производных лиственных и смешанных лесов, а также сравнительно небольших фрагментов сохранившихся хвойных лесов. Соответственно меняется и структура животного населения, в том числе и такого характерного и экологически значимого его компонента как мелкие млекопитающие – землеройки-бурозубки и лесные полевки.

Анализ последовательных изменений видовой структуры, численности и разнообразия биоценологических группировок мелких

млекопитающих в условиях Восточной Фенноскандии показал, что с сокращением размеров фрагментов хвойных лесов сокращается количество видов и их численность, причем наиболее резкий переход (в 2 раза) наблюдается от крупных к небольшим (6-7 га) массивам. При этом рост так называемого «индекса видового богатства», означающий в первую очередь возрастание доминирования наиболее многочисленного вида или видов, свидетельствует о значительном росте «несбалансированности» группировки в пользу одного доминирующего вида, в нашем случае, либо обыкновенной бурозубки (*Sorex araneus* L.), либо рыжей полевки (*Clethrionomys glareolus* Schreb.), или же обоих видов вместе. Характерно, что показатель обилия в небольших и мелких участках сосняков оказался также в 1,5-2 раза ниже, чем в крупных лесных массивах. Заметные изменения наблюдаются при сокращении размеров фрагментов от 20-30 га до 6-7 га. При этом не только снижается показатель учета, но и растет коэффициент его вариации, рассчитанный за 18 лет наблюдений, что также свидетельствует о снижении общей стабильности населения зверьков.

Важно отметить, что, согласно многолетним данным (Ивантер, Макаров, 2001; Курхинен и др., 2006), тренды динамики численности фоновых видов мелких млекопитающих (обыкновенная бурозубка, рыжая и темная полевки) в хвойных лесах разной степени фрагментированности в целом имеют сходную направленность. Тем не менее, размах колебаний (особенно максимумы) даже в слабо фрагментированных сосняках оказался несколько выше, чем на незатронутых вырубками заповедных территориях («Кивач», Костомукшский и Лапландский заповедники). Следует также подчеркнуть, что выявленная нами закономерность, согласно которой дальнейшая фрагментация сосняков (до 6-7 га и особенно до 1-2 га) резко усиливает отклонения в характере количественной динамики популяций мелких зверьков от общих тенденций, проявляется, прежде всего, в ином чередовании «пиков» численности и в размахе ее колебаний.

Характерные различия выявляются и при анализе численности двух фоновых видов (обыкновенной бурозубки и рыжей полевки), которые вместе составляют более 90% суммарного отлова. С сокращением размера массивов показатель обилия обыкновенной бурозубки сокращается, а коэффициент вариации растет. Наблюдаются различия и в самом характере динамики численности. В крупных заповедных лесных массивах «волны» популяционной динамики обыкновенной бурозубки имеют более сглаженный характер, спады численности выражены слабее, чем в небольших по площади сосняках. В мелких же лесных массивах периоды депрессии численности вида проявляются более резко и нередко принимают многолетний характер.

Сходные по характеру тенденции в общих чертах отмечаются и для рыжей полевки, однако уровень численности этого зверька в больших массивах сохранившегося леса оказался несколько выше, а коэффициент вариации и размах колебаний в смежные годы – ниже, чем даже в заповедных сосняках. Это можно объяснить соседством и благотворным стабилизирующим влиянием для вида «резервных» местообитаний типа молодняков и опушечных лент, характерных для мозаичного ландшафта исследуемой территории. Дальнейшая фрагментация сосняков приводит к сокращению показателя обилия рыжей полевки, причем особенно сильно (более чем в 2 раза) в семенных куртинах сосны площадью 1-2 га. Тем не менее, в сосняках разной степени фрагментированности зафиксировано неполное совпадение «волн» динамики численности рыжей полевки. В основном это кается пиков, но в некоторых случаях – и периодов депрессии численности.

Таким образом, фрагментация сосняков, в целом, ведет к обеднению видового состава, сокращению численности видов, усилению нестабильности населения и упрощению структуры биоценологических группировок мелких млекопитающих. Максимальная степень фрагментации (сокращение лесных площадей до 1-2 га) приводит к формированию относительно нестойких и упрощенных сообществ с 1-2 абсолютно доминирующими видами. Характерно, что при сохранении собственной структуры даже мелких массивов сосняков (ярусность, сомкнутый полог, специфичный живой напочвенный покров), широкого заселения семенных куртин сосны зверьками с окружающей территорий молодняков не наблюдалось. В итоге, «острова» сосняков отличались по составу населения и численности мелких млекопитающих от смежных территорий.

Землеройки в целом сильнее реагируют на фрагментацию сосняков: с сокращением площади спелых древостоев сокращается и число видов бурозубок, а также 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 прилегающих территорий, как правило, не отмечается.

Доминирующая повсеместно рыжая полевка несколько легче переносит дробление массивов спелых сосняков, хотя изменения все же значительны. Характерно, что, как и в случае с землеройками, заселения небольших по площади участков сосняков другими видами полевок (темная, экономка) не отмечалось, хотя они и присутствовали на прилегающих территориях производных лесов. Лишь однажды в небольшом массиве сосняка чернично-долгомощного площадью всего 2 га нам удалось обнаружить изолированное поселение лесного лемминга – вида известного своим тяготением к крупным массивам коренных

хвойных лесов Фенноскандии (Ивантер, 1975; Сиивонен, 1979). Зверьки попадались в ловчие канавки регулярно, но не каждый год – обычно лишь в периоды «пиков» численности.

Таблица 1

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

Биотоп	Число лов.-суток	Общая численность	Численность по видам						
			обыкновенная бурозубка	средняя бурозубка	малая бурозубка	рыжая полевка	темная полевка	экономка	лесная мышовка
Спелые сосняки зеленомошные	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 зеленомошные	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)
из них:									
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)	-	-
из них:									
на свежих вырубках	240	21,7	4,6 (21,0)	-		14,2 (66,0)	2,5 (11,0)	-	
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 2

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

			Землеройки-бурозубки			Грызуны			
Биотоп	Число канавко-суток	Экз. на 10 канавко-суток	обыкновенная	средняя	малая	рыжая полевка	темная полевка	экономка	мышовка
Сосняки зеленомошные, спелые	58	1,9	0,7 (36,3)	0,04 (2,1)	0,2 (12,2)	2,2 (40,5)	-	-	0,02 (1,0)
Ельники зеленомошные, спелые	13	1,3	0,6 (53,5)	0,01 (13,0)	0,16 (7,0)	0,33 (26,9)	-	-	-
Открытые вырубki	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)
в т. ч. свежие (до 1 года)	8	0,3	0,16 (50,6)	-	-	-	0,15 (49,4)	-	-
от 1 до 5 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)

Для оценки происходящих после лесозэксплуатации изменений в населении мелких млекопитающих региона нами сопоставлялись основные биоценотические группировки этих животных, населяющие

как коренные, так и трансформированные рубками ландшафты (табл. 1-3). Сравниваемые биотопы условно обозначались как: коренные, возрастом свыше 100 лет; хвойный древостой (еловые и сосновые зеленомошные леса); открытые необлесившиеся вырубki (давность рубки до 5-6 лет); молодняки 6-20 и 21-40 лет и вторичные лиственные и смешанные леса (преимущественно 50-70 лет). Ниже приводятся полученные на основе сводных для региона данных (20 пунктов стационарных и экспедиционных исследований) краткие характеристики основных, населяющих эти биотопы (соответствующие основным сукцессионным рядам трансформирующейся экосистемы), биоценологических группировок мелких млекопитающих.

Таблица 3

Изменение видового разнообразия и численности мелких млекопитающих в сосняке зеленомошном (контроль 1, числитель) и после его вырубki (знаменатель)

Показатель	Биотоп		
	сосняк спелый (контроль 1)	вырубка, лет	
		1-5	6-10
Число видов:			
всего	$\frac{5}{6}$	$\frac{6}{4}$	$\frac{4}{5}$
в среднем за год ($M \pm SE$)	$\frac{2,25 \pm 0,5}{2,5 \pm 0,4}$	$\frac{3,0 \pm 0,5}{2,5 \pm 0,3}$	$\frac{1,7 \pm 0,5}{2,2 \pm 0,5}$
Общая численность	$\frac{8,3}{7,1}$	$\frac{12,7}{6,9}$	$\frac{12,9}{6,4}$
в том числе:			
обыкновенная бурозубка	$\frac{2,4(29)}{2,3(32)}$	$\frac{3,3(26)}{3,7(53)}$	$\frac{2,6(20)}{3,7(58)}$
средняя бурозубка	$\frac{0,1(1)}{0,2(3)}$	$\frac{0}{0}$	$\frac{0}{0,4(7)}$
малая бурозубка	$\frac{0,2(2)}{1,0(14)}$	$\frac{0,3(2)}{0,4(6)}$	$\frac{0,1(1)}{0,4(7)}$
рыжая полевка	$\frac{5,3(67)}{2,8(40)}$	$\frac{0,6(4)}{0}$	$\frac{2,5(2)}{0,6(9)}$
темная полевка	$\frac{0,3(5)}{0,7(10)}$	$\frac{8,2(65)}{2,6(38)}$	$\frac{7,7(59)}{1,3(19)}$
обыкновенная полевка	$\frac{0}{0}$	$\frac{0,1(1)}{0}$	$\frac{0}{0}$
лесная мышовка	$\frac{0}{0,1(1)}$	$\frac{0,1(1)}{0,1(2)}$	$\frac{0}{0}$

Коренные хвойные леса. По результатам учетов мелких млекопитающих можно заключить, что хотя спелые (старше 100 лет) сосняки зеленомошные (своеобразный «контроль») близки по показателям численности и видовому разнообразию зверьков к средним значениям по всем закрытым биотопам, они значительно уступают по этим цифрам 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 полевков. Уже на основе одних этих данных выявляются явные признаки смены видов мышевидных грызунов, сильнее всего заметной в первые 15-20 лет вторичной сукцессии экосистемы на вырубках.

За весь период сукцессии рассматриваемой экосистемы минимальные показатели численности и видового разнообразия землероек и мышевидных грызунов зафиксированы в плотносомкнутом мелколесье (особенно хвойном) 25-45-летнего возраста. Во вторичных 50-70-летних насаждениях вновь наблюдается рост численности мелких зверьков. Для этой группировки отмечено и существенное увеличение видового богатства, но уже не за счет мышевидных грызунов, а за счет землероек.

Открытые вырубки. Приведенные выше данные (табл. 1-3) свидетельствуют о том, что наиболее сильные изменения в структуре биоценологических группировок и численности млекопитающих происходят на вырубках в первые 10-15 лет после сплошной рубки древостоя. Особенно резко проявляются они на свежих вырубках (до 1 года), где постоянное население зверьков вообще отсутствует. Характер и скорость заселения млекопитающими свежих лесосек зависит от целого ряда факторов – степени и способа очистки лесосек, размеров и конфигурации вырубков и т. п. В целом, чем менее заверченный характер имеет удаление древостоя и очистка лесосек (оставление недорубов и крупных куч порубочных остатков, захламленность территории после рубки и др.), тем интенсивнее идет повторное заселение вырубков животными. И наоборот, интенсивные мероприятия по очистке лесосеки и содействию лесовозобновлению (хорошая очистка, размельчение или сжигание порубочных остатков, рыхление и химобработка почвенного покрова и т. д.) отрицательно сказываются на скорости и интенсивности повторного заселения вырубков.

Как показали многолетние наблюдения на Гомсельгском стационаре, непосредственно после рубки численность мелких млекопитающих на территории сведенного леса резко сокращается (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 богатство зверьков существенно возрастает, достигая через 3-4 года после рубки значительно более высоких, чем до проведения рубок значений. При этом наиболее активными

иммигрантами на свежие вырубki оказались прибылые серые полевки. В июне 1987 г., в центре свежей лесосеки, в давилки и конусы попало несколько молодых (неразмножающихся) полевок-экономок. И это несмотря на то, что в ходе рубки здесь был практически полностью уничтожен весь травяно-кустарничковый ярус растительности (основной источник и кормов и убежищ), а до ближайшего леса оставалось не меньше 400 м.

В целом процесс заселения лесосек в первые годы после рубки постепенно ускоряется, но зависит от нескольких достаточно важных факторов, в том числе наличия куч порубочных остатков, общей захламленности, недорубов, а также близости спелого леса. Немаловажную роль играют скорость и характер восстановления растительности, которая, в свою очередь, зависит от гидрологического режима, рельефа, плодородия почв, а также качества и интенсивности лесовосстановительных работ. Это согласуется и с данными предшествующих публикаций, которых, правда, очень немного (Керзина, 1956; Турьева, 1956; Куприянова, 1978; Ельшин, Каратаев, 1988; Gashwiller, 1970; Kirkland, 1977; Soutiere, 1979).

Как показали количественные учеты, численность мелких млекопитающих на открытых и зарастающих вырубках почти во всех случаях оказывается значительно выше, чем в спелых хвойных насаждениях и существенно превышает средние по биотопам значения (табл. 1, 2). Наиболее сильные изменения численности в первые 10 лет после рубки характерны для популяций двух основных видов полевок – рыжей и темной, составляющих основу населения мышевидных грызунов на исследованных вырубках. При этом если первые 7-8 лет после рубки основной «фон» населения лесосек составляла темная полевка, которая наряду с обыкновенной бурозубкой определяла и характер флуктуационных «волн» численности мелких зверьков, то в дальнейшем, по мере восстановления лесной растительности, происходила постепенная «сдача» лидирующих позиций темной полевкой и их «завоевание» рыжей. Не исключая возможности прямых конкурентных отношений между этими видами, мы все же считаем более вероятной причиной смены доминантов антропогенную трансформацию среды в процессе сукцессии самой экосистемы. На начальном ее этапе ресурсы растительных кормов, да и микроклиматические условия рубки дают временное преимущество зеленоядной темной полевке. Зато в дальнейшем восстановление лесной среды постепенно приводит к снижению урожайности зеленой массы и общему ухудшению экологических условий для темной полевки. В результате, преимущество вновь получает рыжая полевка, которая и занимает лидирующее положение по обилию и доле участия в уловах мышевидных грызунов. Все это позволяет с полным основанием говорить о сукцессии биоценологических группировок мышевидных

грызунов как составной части общего процесса трансформации лесного биогеоценоза после вырубki. Что же касается землероек и их признанного лидера – обыкновенной бурозубки, то они, по сравнению с мышевидными грызунами, демонстрируют гораздо большую стойкость к антропогенной трансформации коренных лесов. Отсюда и отсутствие существенных различий по численности зверьков в биотопах с разной степенью антропогенных изменений.

Таблица 4

Численность мелких млекопитающих и некоторые показатели ее многолетней динамики в смежных биотопах: коренных (сосняки) и трансформированных рубками

	Биотоп				
	сосняк черничный спелый	Вырубка 1-11 лет	молодняк 10-21 лет	F- критерий*	P
Общая численность					
M±SE	7,4±1,53	9,3±1,72	8,4±2,50	2,53	0,05
Lim	0-15,6	0-24,6	0-25,4		
CV	0,72	0,91	0,97		
Численность землероек-бурозубок					
M±SE	2,2±0,82	2,3±0,50	3,0±1,4	0,89	ns
Lim	0-7,9	0-7,6	0-13,1		
CV	1,30	1,13	1,53		
Численность мышевидных грызунов					
M±SE	5,2±1,16	7,0±1,30	5,4±1,34	3,21	0,02
Lim	0-14,1	0-18,3	0-12,3		
CV	0,77	0,91	0,83		

* значения F-критерия даны для 5 биотопов.

Фрагментация коренных лесов, как один из начальных этапов антропогенной трансформации среды, приводит не только к кардинальной перестройке всего населения мелких млекопитающих, его структуры, уровня численности и экологической организации, но и к кардинальным изменениям в многолетней популяционной динамике. В табл. 4 приводятся средние за более чем два десятилетия наблюдений

показатели численности зверьков по группам землероек и грызунов на соседних участках, один из которых выполнял функцию «контроля» (спелый сосняк черничный), а два других – «опыта» (вырубка из-под сосняка-черничника и сформированный на соседней вырубке сосново-лиственный молодняк). Их анализ показал, что общая численность как землероек, так и грызунов в трансформированных биотопах достоверно выше, чем в «контроле», но менее стабильна. Размах многолетних колебаний численности мелких зверьков на вырубках и в молодняках также превышает соответствующие показатели для спелых сосняков (соответственно 2,5-, 3- и 1,9-кратный размах колебаний).

В целом же «волны» динамики численности мелких млекопитающих на вырубках и в коренных лесах довольно синхронны, хотя годы отдельных пиков и депрессий могут и не совпадать (например, 1984 и 1991 гг.). Более того, в отдельные «нестандартные» по метеоусловиям периоды вырубки могут выполнять роль так называемых «стаций переживания», по крайней мере, для землероек, представленных и на вырубках и в лесных стациях лишь одной повсеместно доминирующей обыкновенной бурозубкой.

Для грызунов характер происходящих после рубок изменений несколько иной: для них также характерно увеличение численности и видового разнообразия, но, в отличие от землероек (где в роли единоличного лидера безраздельно господствует обыкновенная бурозубка), это происходит за счет нескольких видов. Помимо доминирующей в большинстве стаций рыжей полевки есть еще и не очень сильно уступающие ей по численности виды-содоминанты, такие как темная полевка, лесная мышовка и полевка-экономка.

Молодняки. Характеристика этих биотопов как среды обитания мелких млекопитающих довольно полно дана в работе М.Н. Керзиной (1956). Известно, что молодняки, особенно до смыкания крон, характеризуются двойственной природой: элементы типичные для открытых стаций – развитый травяно-кустарниковый ярус, высокий снеговой покров, нестабильность микроклимата, сочетаются в них с постепенно формирующейся лесной средой. Вместе с тем здесь сохраняются и благоприятные для мелких млекопитающих защитные условия – оставленные на перегнивание кучи порубочных остатков во все сезоны представляют для них неистощимые возможности устройства убежищ и жилищ.

Указанные особенности среды обитания обеспечивают довольно высокую численность и видовое разнообразие мелких млекопитающих: по этому показателю молодняки, как, впрочем, и экологически близкие к ним вторичные лиственные и смешанные насаждения, занимают лидирующее положение (табл. 1, 2). Здесь чаще, чем в других биотопах, встречаются такие малочисленные виды, как крошечная и равнозубая бурозубки, кутора, водяная полевка, регулярно отмечается лесная

мышовка. К тому же, по ряду составляющих среды обитания молодняки отличаются и высокой динамичностью животного населения. В течение каких-нибудь 10-15 лет здесь происходит коренная перестройка экологических условий, переход от открытых стаций к сомкнутому древостою. Результаты многолетних учетов мелких млекопитающих в трех разных по степени сомкнутости крон и составу древостоя участка молодняка свидетельствуют о значительных различиях в численности и соотношению видов в этих условиях (табл. 5). Необходимо отметить и ряд ключевых моментов.

Таблица 5

Численность и соотношение видов мелких млекопитающих в различных по составу и сомкнутости молодняках 10-20 лет
(в скобках – индекс доминирования, % от улова)

Показатель	Несомкнутый лиственный	Сомкнутый лиственный	Сомкнутый сос- ново-лиственный
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)	0,0 (0)	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)	0,0(0)	0,0(0)
Лесная мышовка	0,0 (0)	0,0 (0)	0,07 (1)
Учеты ловчими канавками			
Обыкновенная бурозубка	5,1	5,8	4,0
Средняя бурозубка	0,0 (0)	0,2 (3)	0,5 (12)
Малая бурозубка	0,2 (4)	0,3 (5)	0,1 (2)
Крошечная бурозубка	0,09 (2)	0,0 (0)	0,0 (0)
Водяная кутора	0,2 (4)	0,1 (2)	0,0 (0)
Рыжая полевка	0,09 (2)	0,9 (16)	1,3 (34)
Темная полевка	0,8 (15)	0,1 (2)	0,4 (10)
Водяная полевка	0,0 (0)	0,0 (0)	0,1 (2)
Лесной лемминг	0,09 (2)	0,0 (0)	0,0 (0)
Число видов	9	5	7

Во-первых, выбранный нами в качестве экспериментального участок несомкнутого листового молодняка располагался на злаковой вырубке, где в свое время сформировался мощный травяно-кустарничковый ярус. Именно на таких рубках, составляющих по площади около 50% всех лесосек региона, часто наблюдается длительная, иногда на десятки лет, задержка лесовозобновления (Курхинен и др., 2006). Это, в свою очередь, вызывает задержку восстановления типичного для лесных стаций населения мелких млекопитающих и, в частности, доминирование в уловах

представителей серых полевков.

Во-вторых, серьезное влияние играет сомкнутость крон с точки зрения значения этого фактора для мелких млекопитающих. Проведенные исследования показали, что спектр фиксируемых в уловах видов землероек и грызунов в несомкнутых молодняках на злаковой вырубке в 1,5-2 раза богаче, чем в сомкнутых молодняках без задержки лесовозобновления. Успешное восстановление леса, смыкание крон и формирование древесного полога способствуют росту численности и представленности в уловах средней бурозубки и рыжей полевки (особенно в смешанных хвойно-лиственных молодняках). При этом степень изменчивости показателя отлова мелких млекопитающих по годам в молодняках была выше, чем в спелых сосновых лесах, что особенно характерно для землероек-бурозубок.

Особыми и, в целом, менее благоприятными экологическими условиями отличаются плотносомкнутые молодняки старших возрастных категорий (хвойные – 30-40 лет, лиственные – 20-30 лет), так называемые «жердняки». Данный этап развития древостоя характеризуется обычно частоствольем, высокой сомкнутостью крон, обеднением растительности нижних ярусов, слабым плодоношением хвойных пород, ягод, грибов и, соответственно, ухудшением условий среды для многих видов мелких млекопитающих. Не удивительно, что здесь зарегистрировано наименьшее среди сравниваемых биотопов число видов зверьков и минимальная их численность. Древостои же 21-40-летнего возраста характеризуются не только общей низкой численностью, но и некоторыми особенностями в соотношении видов мелких млекопитающих, в частности, сравнительно высоким индексом попадаемости средней бурозубки и абсолютным преобладанием в уловах рыжей полевки. Наряду с этим наблюдается дальнейшее снижение доли видов от крытых и полуоткрытых стадий и увеличение встречаемости типично лесных форм (рыжая полевка и средняя бурозубка), численность которых все же держится на относительно невысоком уровне.

Вторичные лиственные и смешанные леса (50-70 лет). В качестве опытных участков исследовались березняки и осинники с подростом и вторым ярусом из ели, появившиеся на месте сплошных рубок леса в 30-х годах прошлого столетия. Вторичные лиственные и, особенно, смешанные леса в условиях нашего региона нередко отличаются неравномерным, мозаичным расположением древостоя, отчетливой ярусностью и более богатыми, чем в коренных хвойных лесах, ресурсами травянистых кормов. Все это способствует увеличению численности и видового разнообразия мелких млекопитающих. Как показали проведенные учеты (табл. 1), эти биотопы, наряду с молодняками, занимают по числу видов мелких млекопитающих, да и по их численности, прочное лидирующее

положение. В то же время этот биотоп отличает и чрезвычайно резкое сезонное изменение экологических условий. Если летом – это одно из самых благоприятных и по кормовым и по защитным свойствам местообитание, то для успешной перезимовки мелких зверьков он пригоден в гораздо меньшей степени. Отсюда и весьма характерные для осеннего периода перемещения животных из занимаемых ими в бесснежный сезон спелых лиственных и смешанных лесов на зимовку в более благоприятные в этот период старовозрастные хвойные, сосновые и еловые, леса.

Список литературы

- Ельшин С.В., Каратаев А.Б.* 1988. Сукцессии лесных млекопитающих на вырубках южной тайги // V съезд ВТО. М. С. 275-276.
- Ивантер Э.В.* 1975. Популяционная экология мелких млекопитающих таежного Северо-Запада СССР. Л.: Наука. 244 с.
- Ивантер Э.В., Макаров А.М.* 2001. Территориальная экология землероек-бурозубок (*Insectivora, Sorex*). Петрозаводск: ПетрГУ. 272 с.
- Керзина М.Н.* 1956. Влияние вырубок и гарей на формирование лесной фауны // Роль животных в жизни леса. М.: МГУ. С. 21-304.
- Куприянова И.Ф.* 1978. Биотопические группировки мелких млекопитающих и динамика их численных взаимоотношений на юге Архангельской области // Фауна и экология позвоночных животных. М. С. 114-130.
- Курхинен Ю.П., Данилов П.И., Ивантер Э.В.* 2006. Млекопитающие Восточной Фенноскандии в условиях антропогенной трансформации таежных экосистем. М.: Наука. 208 с.
- Сивонен Л.* 1979. Млекопитающие Северной Европы. М.: Прогресс. 232 с.
- Турьева В.В.* 1956. Фауна мышевидных грызунов различных типов леса и ее изменение под влиянием вырубок // Тр. Коми фил. АН СССР. Вып. 4. С. 112-115.
- Gashwiller J.S.* 1970. Plant and mammal changes on a clearcut in West-Central Oregon // Ecology. Vol. 51. № 6. P. 1018-1026.
- Kirkland G.* 1977. Responses of small mammals to the clearcutting of Northern Appalachian forests // J. Mammal. V. 72. № 3. P. 600-609.
- Soutiere E.G.* 1979. Effects of timber harvesting on marten in Maine // J. Wildlife Manag. V. 43. № 4. P. 856-860.

TRANSFORMATION OF SMALL MAMMALS FAUNA OF EASTERN FENNOSCANDIA UNDER THE INFLUENCE OF INTENSE WOODCUTTING

E.V. Ivanter, Y.P. Kurkhinen, I.A. Leontjev, E.A. Moiseeva

Petrozavodsk State University, Petrozavodsk

Change of structure and population of small mammals under the influence of intense wood exploitation is analyzed on the basis of long-term (1958-2013)

stationary and expeditionary research covering the whole territory of Eastern Fennoscandia (the Kola Peninsula, Finland, Karelia and Karelian Isthmus of Leningrad region). Most species display common reactions to the intense woodcutting. Among them are the following: depopulation, transition to uneven population dynamics with short drastic raises and long profound depressions, formation of unstable mosaic allocation, disturbance of rhythm and decrease of general intensity of reproduction. From comparative and ecological point of view we analyzed common patterns of woodcutting impact on habitat structure, population, allocation and ecological peculiarities of more than ten species of small mammals of Eastern Fennoscandia. We also examined prognosis of further anthropogenic transformation of forest environment and measures to prevent its negative influence on the forest fauna.

Keywords: *population, population dynamics, transformation of forest environment, woodcutting, biotope, station, population structure and animal numbers.*

Об авторах:

ИВАНТЕР Эрнест Викторович – член-корреспондент РАН, доктор биологических наук, профессор, заведующий кафедрой зоологии и экологии. ФГБОУ ВПО «Петрозаводский государственный университет», 185910, Республика Карелия, Петрозаводск, пр. Ленина, д. 33, e-mail: ivanter@petsu.ru

КУРХИНЕН Юрий Павлович – доктор биологических наук, профессор кафедры зоологии и экологии, ФГБОУ ВПО «Петрозаводский государственный университет», 185910, Республика Карелия, Петрозаводск, пр. Ленина, д. 33, e-mail: kurhinenJ@gmail.com

ЛЕОНТЬЕВ Иван Алексеевич – аспирант кафедры зоологии и экологии. ФГБОУ ВПО «Петрозаводский государственный университет», 185910, Республика Карелия, Петрозаводск, пр. Ленина, д. 33, e-mail: ekozoo@petsu.ru

МОИСЕЕВА Елена Анатольевна – кандидат биологических наук, доцент кафедры зоологии и экологии ФГБОУ ВПО «Петрозаводский государственный университет», 185910, Республика Карелия, Петрозаводск, пр. Ленина, д. 33, e-mail: ekozoo@petsu.ru

Ивантер Э.В. Трансформация фауны мелких млекопитающих Восточной Фенноскандии под влиянием концентрированных рубок леса / Э.В. Ивантер, Ю.П. Курхинен, И.А. Леонтьев, Е.А. Моисеева // Вестн. ТвГУ. Сер. Биология и экология. 2014. № 4. С. 219-232.