

© Ю.П. КУРХИНЕН, Э.В. ИВАНТЕР

juri.kurhinen@helsinki.fi, ivanter@petrsu.ru

УДК 574

СУКЦЕССИЯ БИОЦЕНОТИЧЕСКИХ ГРУППИРОВОК МЕЛКИХ МЛЕКОПИТАЮЩИХ ПОСЛЕ РУБКИ СОСНОВЫХ ЛЕСОВ ВОСТОЧНОЙ ФЕННОСКАНДИИ

АННОТАЦИЯ. Фенноскандия относится к числу наиболее освоенных человеком регионов таежной Евразии. При этом самой распространенной и интенсивной формой антропогенной трансформации таежных лесов является лесопользование (в т.ч. лесоэксплуатация). В статье проанализирован ход сукцессии биоценологических группировок мелких млекопитающих после рубки леса. Прослежена вторичная сукцессия биоценологических группировок мелких млекопитающих за 120 лет (от момента рубки сосновых лесов до этапа формирования спелого древостоя). Установлено, что в большинстве случаев на вырубках из-под сосняков зеленомошной группы типов леса происходит смена доминант в составе уловов мышевидных грызунов по отношению к хвойному лесу: если на «контроле» доминирует вид рода *Clethrionomys* (например, рыжая полевка), то на вырубке — представитель рода *Microtus* (темная полевка, или экономка). Исключения из этого правила касаются, в первую очередь, сукцессионных процессов при рубке сосняков других групп типов леса.

SUMMARY. Fennoscandia is among the most reclaimed regions of Eurasian taiga. In this case, the most widespread and intense form of human transformation of taiga forests is forest use (including forest exploitation). The article analyzes the process of succession of small mammals' communities after forest felling. Secondary succession of small mammals' communities has been observed for 120 years (from the time of felling pine forests to the stage of formation of mature forests. It has been found that in most cases on the clearances of pine forests of moss type there is a change of predominant species concerning the constituents of mouse-like rodents catch in relation to coniferous forest: on the "control" site there is predominance of a species of *Clethrionomys* genus (for example, red-backed mouse), but on the clearance site — a representative of *Microtus* genus (field vole). Exceptions from this rule concern primarily successional processes during felling pine forests of other forest types groups..

КЛЮЧЕВЫЕ СЛОВА. Биоценологические группировки, мелкие млекопитающие, рубка леса, сукцессия.

KEY WORDS. Small mammals communities, logging, succession.

Введение. Фенноскандия относится к числу наиболее освоенных человеком регионов таежной Евразии. При этом самой распространенной и интенсивной формой антропогенной трансформации таежных лесов региона является лесопользование. Для адекватного понимания закономерностей динамики видового разнообразия и структуры видовых сообществ мелких млекопитающих, а также долгосрочного прогнозирования последствий сплошных рубок для экосистем

биома тайги необходим детальный, методически выверенный анализ сукцессионных процессов не только в фитоценозах, но и в зооценозах, в том числе — изучение закономерностей динамики видового разнообразия и структуры видовых сообществ мелких млекопитающих.

Материал и методика. Применялся методический подход, названный нами в свое время «сериальным» [1]. Он заключается в оценке изменений видового состава и численности животных на сериях участков биоценозов, отражающих основные этапы вторичной сукцессии [2]; [3]; [4], [5], [6]; [7], [8]. Начиная с 1980 г. были организованы стационарные исследования в подзоне средней тайги Карелии. Основной ключевой участок исследований площадью 17 тыс. га расположен в 40 км к северу от г. Петрозаводска (62° с. ш., 34° в. д.). В его пределах выделены контрольные (спелые хвойные леса) и серия опытных участков (20, в том числе несколько вариантов открытых типов вырубок). Подбор опытных участков осуществлялся при строгом соблюдении заранее установленных принципов: идентичность по расположению относительно форм рельефа, близости водоема и т.п., а также достаточная площадь (не менее 5 га).

В качестве контроля выбраны массивы сосняков зеленомошных, преимущественно черничного и чернично-травяного типов. Размеры «контроля» — около 30 га (крупный массив, слабая фрагментация) и 6 га (фрагментированный участок). Кроме того, в качестве постоянных участков под наблюдением находились семенная куртина сосны (около 1 га, имеет общую с контролем исходную структуру) и несколько хвойных недорубов. Опытные участки фактически представляют собой «серию» экосистемы сосняка зеленомошного на различных стадиях вторичной сукцессии после рубки. Все 15 опытных участков (трансформированные рубками биотопы) объединены нами в несколько групп, соответствующих качественно различным по структуре местообитаний животных стадиям сукцессии биогеоценоза. Это: 1) открытые вырубки (давность рубки до 4-5 лет, несколько вариантов вырубок разных типов); 2) молодняки 6-20 лет (преимущественно сосновые и сосново-лиственные молодняки разного состава и густоты); 3) плотносомкнутые древостои 20-40 лет; 4) вторичные лиственные и смешанные леса, появившиеся на месте сплошных рубок. При организации учетных работ на стационарных участках соблюдались принципы *синхронности по времени* и *идентичности по объему учетов* на всех контрольных и опытных участках. Определение типов леса и типов вырубок производилось по геоботанической и лесоводственной классификации, модифицированной для условий Карелии [9]; [10], [11]. При подборе участков использовались консультации специалистов (С.С. Зябченко, А.Д. Волков, А.Н. Громцев, А.М. Шелехов). Учет численности мелких млекопитающих проводился двумя способами во все сезоны года и одновременно во всех сравниваемых биотопах: а) с помощью ловушек Геро на стандартных линиях [12]; б) с помощью ловчих конусов, снабженных пятиметровыми направляющими дорожками [7]. Общий объем учетов — более 70 тыс. ловушко-суток и 1500 конусо-суток. Отловлено и стандартным способом обработано более 5000 зверьков 17 видов.

Результаты. Для сравнения ранних сукцессионных стадий видовых группировок следует сначала дать характеристику «контроля» — участков, не затронутых рубками и являющихся «генетическими предшественниками» вырубок. К сожалению, действительно не затронутых рубками участков коренных

сосновых лесов уже крайне мало даже в российской части Фенноскандии. Тем не менее, для того, чтобы полнее характеризовать видовое богатство высоковозрастных (почти не затронутых рубками) хвойных лесов, стоит привести результаты довольно уникальных исследований мелких млекопитающих на крайнем востоке Фенноскандии, на границе Карелии и Архангельской области, проведенных нами в конце 1990-х гг. на участках хвойных лесов, которые в настоящее время уже вырублены. Эти данные подтверждают наличие в массивах высоковозрастных сосняков и ельников богатого разнообразия видов мелких млекопитающих. Так, к северу от д. Колодозеро (Пудожский р-н — восточная часть Карелии), в массиве девственного сосняка зеленомошного с примесью лиственницы за одни сутки учетов трапиковыми живоловками отловлено 112 зверьков 8 видов (в том числе красные полевки и равнозубые бурозубки). В девственных ельниках Андомской возвышенности (граница Карелии и Вологодской области, возраст древостоя более 200 лет) при высокой общей численности (18 экз. на 100 ловушко-суток) в уловах землероек преобладала обычно малочисленная в Фенноскандии средняя бурозубка и присутствовала равнозубая бурозубка). В уловах мышевидных грызунов была обычная красная. Эти три вида более других соответствуют понятию «вид — индикатор девственных таежных лесов Европы».

Особенно радикально меняется структура биоценологических группировок мелких млекопитающих в первые годы после рубки.

По сравнению со спелыми сосняками в первый год после рубки значительно сокращается обилие и число фиксируемых в уловах видов мелких млекопитающих. Однако в последующие годы эти показатели значительно возрастают, достигая высоких значений примерно через 10-15 лет после сплошной рубки (рис. 1).

Особенно сильные изменения видового разнообразия в первые годы после рубки зафиксированы для мышевидных грызунов (рис. 1, 2), а в составе последних — для численности и соотношения в уловах представителей двух основных групп мышевидных грызунов — лесных (*Clethrionomys*) и серых полевков (*Microtus*, рис. 2), и особенно — темной полевки [13].

Можно заключить, что хотя высоковозрастные (старше 100 лет) сосняки зеленомошные («контроль») близки по показателям численности и видовому разнообразию к средним значениям по всем биотопам, но значительно уступают по этим показателям вырубкам с давностью рубки от 1 до 10-15 лет. Эти различия между спелыми хвойными лесами и вырубками также особенно четко проявляются для группы мышевидных грызунов (рис. 1, внизу). Особенно значительные (примерно 30-кратные) различия в численности между «контролем» и вырубками зафиксированы для серых полевков (рис. 2). Уже на основе этих данных (рис. 2) выявляются довольно явные признаки смены видов (сукцессии) мышевидных грызунов, более всего заметной в первые 15-20 лет вторичной сукцессии экосистемы на вырубках.

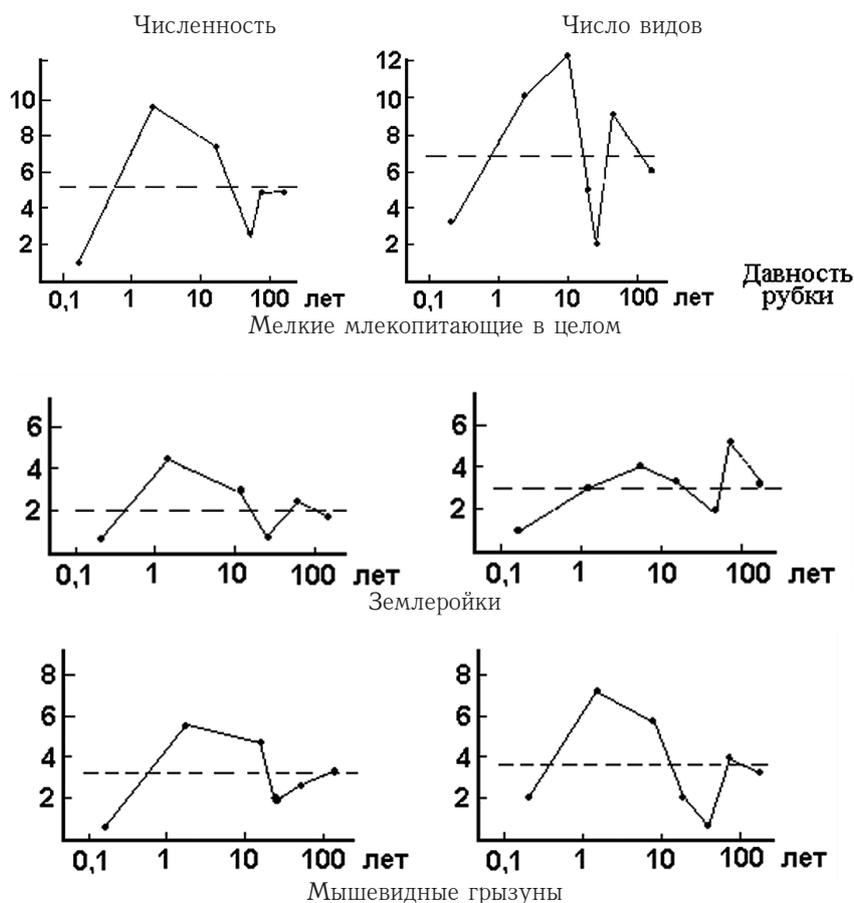


Рис. 1. Изменение численности (слева, экз. на 100 лов.-сут.) и видового разнообразия (справа, число видов) мелких млекопитающих (вверху), а также землероек и мышевидных грызунов в процессе восстановления лесной экосистемы после рубки сосняков. Пунктиром показаны средние по всем биотопам значения. Видовое разнообразие дается суммарно по результатам учета и давилками и ловчими конусами. Давность рубки дается в масштабе шкалы десятичных логарифмов

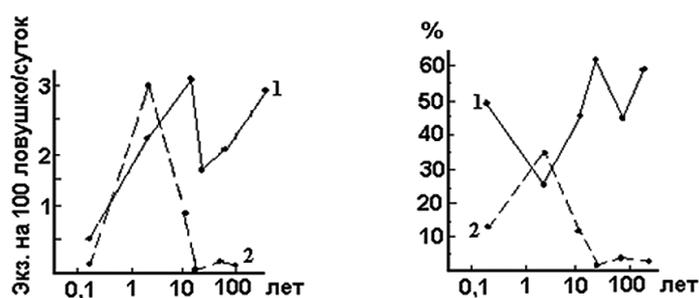


Рис. 2. Изменение численности (слева) и индекса доминирования (справа) представителей рода лесных полевков (*Clethrionomys*, 1) и серых полевков (*Microtus*, 2) в процессе восстановления лесной экосистемы после рубки сосняков. По горизонтали — давность рубки (лет, шкала десятичных логарифмов)

Заключение. Установлено, что в течение первых 7-8 лет после сплошной рубки сосновых лесов Восточной Фенноскандии основной «фон» населения вырубок злаковых типов составляет, наряду с обыкновенной бурозубкой, темная полевка. Различия в спектре и соотношении видов, населяющих сосняки и вырубки, особенно очевидны в отношении средней бурозубки, рыжей и темной полевок. Для последних двух видов соотношение обилия в сравниваемых биотопах прямо противоположно: для рыжей полевки зафиксировано почти десятикратное превосходство численности в сосняках (над вырубками) для темной полевки — наоборот. Рыжая полевка абсолютно доминирует в составе уловов мышевидных грызунов в сосняке (88%), темная полевка — на вырубке (97%). Помимо чисто теоретического, эти закономерности имеют и прогностический аспект: зная комплекс ландшафтных условий конкретной территории (коренная формация, доминирующий тип коренного биогеоценоза, степень заболоченности, 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, а также численности хищников-миофагов. Учитывая важное лесохозяйственное значение, например, темной полевки на вырубках Восточной Фенноскандии [14], возможность такого прогноза имеет и серьезное практическое значение.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Курхин Ю.П., Данилов П.И., Ивантер Э.В. Млекопитающие Восточной Фенноскандии в условиях антропогенной трансформации таежных ландшафтов / Отв. ред. Э.В. Ивантер; Ин-т леса КарНЦ РАН. М.: Наука, 2006. 208 с.
2. Керзина М.Н. Смена населения наземных позвоночных на вырубках и гарях // Бюллетень Московского общества испытателей природы. 1952. Т. 57. Вып. I. С. 22-25.
3. Керзина М.Н. Влияние вырубок и гарей на формирование лесной фауны // Роль животных в жизни леса. М.: Изд-во МГУ, 1956. С. 21-304.
4. Турьева В.В. Фауна мышевидных грызунов различных типов леса и ее изменение под влиянием вырубок // Труды Коми филиала АН СССР. Вып.4. Сыктывкар, 1956. С. 112-115.
5. Ельшин С.В., Каратаев А.Б. Сукцессии лесных млекопитающих на вырубках южной тайги // V съезд ВГО. 1988. С. 275-276.
6. Курхин Ю.П. О лесохозяйственном значении полевок в Карелии // Вопросы экспериментальной ботаники и зоологии. Оперативно-информационные материалы. Петрозаводск, 1981. С. 18-20.
7. Курхин Ю.П. Изменение среды обитания, характера размещения и численности растительноядных млекопитающих в связи с лесозаготовкой // Фауна и экология птиц и млекопитающих Северо-Запада СССР. Петрозаводск, 1983. С. 100-109.
8. Курхин Ю.П. Влияние сплошных концентрированных рубок на численность и биотопическое размещение таежных млекопитающих в лесных ландшафтах южной Карелии // Структура и динамика лесных ландшафтов Карелии. Петрозаводск, 1985. С. 101-106.
9. Воронова В.С. К вопросу о классификации растительности вырубок Карелии // Возобновление леса на вырубках и выращивание сеянцев в питомниках. Петрозаводск, 1964. С. 23-32.
10. Воронова В.С., Раменская М.Л., Ронконен Н.И. Лесовозобновление на вырубках Северной Карелии в связи с особенностями ландшафта // Ученые записки Карельского пединститута. 1966. Т. 19. С. 3-8.

11. Ронконен Н.И. Вырубки и естественное возобновление на них // Лесовосстановление в Карельской АССР и Мурманской области. Петрозаводск, 1975. С. 36-65.
12. Кучерук В.В., Тупикова Н.В., Евсеева В.С., Заклинская В.А. Опыт критического анализа методики количественного учета грызунов и насекомоядных при помощи ловушко-линий // Организация и методы учета птиц и вредных грызунов. М., 1963. С. 52-62.
13. Ивантер Э.В., Курхинен Ю.П., Соколов А.В. Экология темной полевки (*Microtus agrestis* L.) в коренных и антропогенных ландшафтах Восточной Фенноскандии // Экология. 2013. № 3. С. 7-12.
14. Myllymaki, A. Cutbreaks and damage by the *Fieldvole*, *Nicrotus agrestis* (L.), since World War 2 in Europe // Eppro Bull. 1977. № 2. Pp. 177-207.

REFERENCES

1. Kurhinen, Ju.P., Danilov, P.I., Ivanter, Je.V. *Mlekopitajushhie Vostochnoj Fennoskandii v uslovijah antropogennoj transformacii taezhnyh landshaftov* [Mammals of Eastern Fennoscandia under anthropogenic transformation of taiga landscapes / Ed. by Je.V. Ivanter. Moscow: Nauka, 2006. 208 p. (in Russian).
2. Kerzina, M.N. Changing of terrestrial vertebrates population on forest clearings and burnt areas. *Bjulleten' Moskovskogo obshhestva ispytatelej prirody — Bulletin of Moscow Society of Naturalists*. 1952. V. 57. Issue 1. Pp. 22-25. (in Russian).
3. Kerzina, M.N. Influence of forest clearings and burnt areas on formation of forest fauna // *Rol' zhivotnyh v zhizni lesa* [The role of animals in the forest life]. Moscow, 1956. Pp. 21-304. (in Russian).
4. Tur'eva, V.V. Fauna of mouse-like rodents of different forest types and its change under the influence of forest clearings // *Trudy Komi filiala AN SSSR* [Works of the Komi Branch of the USSR Academy of Sciences]. Syktyvkar, 1956. № 4. Pp. 112-115. (in Russian).
5. El'shin, S.V., Karataev, A.B. Forest mammals succession on forest clearings of southern taiga. *V s'ezd VGO — 5th Conference of All-Union Geographic Society*. 1988. Pp. 275-276. (in Russian).
6. Kurhinen, Ju.P. On the forestry importance of voles in Karelia // *Voprosy jeksperimental'noj botaniki i zoologii. Operativno-informacionnye materialy* [Issues of Experimental Botany and Zoology. Operational and informational materials]. Petrozavodsk, 1981. Pp. 18-20. (in Russian).
7. Kurhinen, Ju.P. Change of habitat, distribution pattern and population of herbivorous mammals due to forest exploitation // *Fauna i jekologija ptic i mlekopitajushhih Severo-Zapada SSSR* [Fauna and ecology of birds and mammals of the North-West of the USSR]. Petrozavodsk, 1983. Pp. 100-109. (in Russian).
8. Kurhinen, Ju.P. Impact of continuous concentrated forest clearings on the population and habitat distribution of taiga mammals in forest landscapes of southern Karelia // *Struktura i dinamika lesnyh landshaftov Karelii* [Structure and dynamics of forest landscapes of Karelia]. Petrozavodsk, 1985. Pp. 101-106. (in Russian).
9. Voronova, V.S. On the classification of vegetation of Karelia forest clearings // *Vozobnovlenie lesa na vyrubkah i vyrashhivanie sejancev v pitomnikah* [Forest renewal on clearings and growing seedlings in forest nurseries]. Petrozavodsk, 1964. Pp. 23-32. (in Russian).
10. Voronova, V.S., Ramenskaja, M.L., Ronkonen, N.I. Reforestation on clearings of North Karelia due to landscape peculiarities // *Uchenye zapiski Karel'skogo pedinstituta* [Educational notes of Karelian Pedagogical Institute]. 1966. Vol. 19. Pp. 3-8. (in Russian).
11. Ronkonen, N.I. Forest clearings and natural regeneration on them // *Lesovostanovlenie v Karel'skoj ASSR i Murmanskoj oblasti* [Reforestation in the Karelian ASSR and Murmansk oblast]. Petrozavodsk, 1975. Pp. 36-65. (in Russian).

12. Kucheruk, V.V., Tupikova, N.V., Evseeva, V.S., Zaklinskaja, V.A. Experience of critical analysis of the method of quantifying rodents and insectivores using trap-lines // *Organizacija i metody ucheta ptic i vrednyh gryzunov* [Organization and methods of quantifying birds and harmful rodents]. Moscow, 1963. Pp. 52-62. (in Russian).

13. Ivanter, Je.V., Kurhinen, Ju.P., Sokolov, A.V. Ecology of the dark vole (*Microtus agrestis* L.) in indigenous and anthropogenic landscapes of Eastern Fennoscandia. *Jekologija — Ecology*. 2013. № 3. Pp. 7-12. (in Russian).

14. Myllymaki, A. Cutbreaks and damage by the Fieldvole, *Nicrotus agrestis* (L.), since World War 2 in Europe. *Eppo Bull.* 1977. № 2. Pp. 177-207.