





https://www.doi.org/10.33910/2686-9519-2022-14-3-379-388 http://zoobank.org/References/0285671E-1EE1-4DEF-92D7-F7F868DB1B7B

УДК 599.32:599.363:574.42

Динамика населения мелких млекопитающих пирогенных сообществ в степном бору

Ю. А. Баженов^{1, 2}

- ¹ Институт природных ресурсов, экологии и криологии СО РАН, ул. Недорезова, д. 16а, 672002, г. Чита, Россия
- ² Государственный природный биосферный заповедник «Даурский», ул. Комсомольская, д. 76, 674480, с. Нижний Цасучей, Россия

Сведения об авторе

Баженов Юрий Александрович E-mail: uran238@ngs.ru SPIN-код: 4876-0421 Scopus Author ID: 49862734400 ResearcherID: C-4935-2018 ORCID: 0000-0003-3510-4558

Аннотация. Пожары — один из важнейших факторов, оказывающих воздействие на лесостепные экосистемы Сибири. Формирование и особенности сообществ млекопитающих степных лесов после катастрофических пожаров изучены слабо. С 2008 по 2021 гг. в степном Цасучейском бору (Забайкальский край, Россия) ежегодно проводили учеты мышевидных млекопитающих методом ловчих канавок. До пожара 2012 года — в типичном сосняке и старой гари возрастом свыше 10 лет, с 2012 года — на первичной и вторичной гари и на уцелевшем участке. Численность мелких млекопитающих в остепнённом сосняке постоянно держалась на низком уровне, доминировал Myodes rutilus. На первичной гари в течение 10 лет и в первые два года на вторичной гари доминировал Cricetulus pseudogriseus. На хорошо зарастающей вторичной гари с третьего года сообщество мелких млекопитающих стало полидоминантным. На участке старой заросшей гари (до пожара) отмечены наибольшая численность мелких млекопитающих, более высокое разнообразие, но низкая выравненность сообщества (регулярная смена хорошо выраженных доминантов). Для вторичной и старой гарей характерны C. pseudogriseus, Lasiopodomys raddei, Sorex tundrensis, S. minutissimus, только для старой гари — Alexandromys mongolicus. Суммарная численность мелких млекопитающих пирогенных и соответствующих предшествовавших сообществ оказались сходны. Несмотря на смену видового состава и структуры сообществ мелких млекопитающих, пожары в степном бору в первое десятилетие не привели к существенному снижению или увеличению их численности, что говорит об устойчивости населения мелких млекопитающих и, соответственно, кормовой базы местных хищников-мышеедов.

Права: © Автор (2022). Опубликовано Российским государственным педагогическим университетом им. А. И. Герцена. Открытый доступ на условиях лицензии СС BY-NС 4.0.

Ключевые слова: сукцессия, грызуны, землеройки, Забайкалье, пожар, метод канавок

Population dynamics of small mammals after spring fires in steppe pine forest

Yu. A. Bazhenov^{1, 2}

¹ Institute of Natural Resources, Ecology and Cryology of the Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, 16a Nedorezov Str., 672014, Chita, Russia

² Daursky Nature Reserve, 76 Komsomolskaya Str., 674480, Nizhny Tsasuchey, Russia

Author

Yury A. Bazhenov E-mail: <u>uran238@ngs.ru</u> SPIN: 4876-0421

Scopus Author ID: 49862734400 ResearcherID: C-4935-2018 ORCID: 0000-0003-3510-4558

Copyright: © The Author (2022). Published by Herzen State Pedagogical University of Russia. Open access under CC BY-NC License 4.0.

Abstract. In 2008–2021 we studied small mammals annually using zoological ditches in the Tsasucheysky steppe pine forest (Zabaikalsky Region, Russia). Before the 2012 high-severity fire we captured small mammals in a typical pine forest, either old-growth or old-burnt sites, and after the 2012 fire—in sites of fresh primary and repeated burns as well as in survived areas. The undisturbed steppe pine forest was characterised by small numbers of mammals, dominated by Myodes rutilus. In the first-burnt sites mainly Cricetulus pseudogriseus individuals were captured during the first decade after the fire. This species also rapidly invaded the re-burnt sites; however, in the third or fourth year the small mammal community became polydominant. In the old post-fire area (more than 10 years after the fire) small mammals were most abundant and the community was more diverse. In the post-fire sites C. pseudogriseus, Lasiopodomys raddei, Sorex tundrensis and S. minutissimus were the most numerous; *Alexandromys mongolicus* was also common in the old burnt sites. The total number of small mammals decreased significantly only in the first year after the fire. The total abundance of small mammals in the sites of old and repeated burns was significantly higher than in the undisturbed pine forests and first burned areas. In parallel, the total numbers of small mammals in the pyrogenic and relevant preceding communities were not statistically different. The number of *M. rutilus* decreased and the number of *C. pseudogriseus* increased in the burns compared to the pine forest. Despite the changes in the composition and structure of the community, the fire led to no significant changes in the overall abundance of small mammals in the Tsasucheysky Pine Forest during the first following decade. Subsequently, when the burns became overgrown, the small mammal community became richer in both number of species and their abundance. This indicates the resilience of small mammal populations to fires in the forest-steppe and, thus, the stability of the food base for small mammal predator populations.

Keywords: succession, rodents, shrews, Transbaikalia, forest fire, population dynamics

Введение

В последние годы отмечается значительный рост частоты пожаров в мире и особенно в Сибири, который связывают с потеплением климата и повышенным антропогенным вмешательством (Буряк и др. 2016). Исследование воздействия пожаров на фауну имеет как теоретическое, так и практическое значение. Удобной группой для изучения пирогенного фактора на население наземных позвоночных являются мелкие (мышевидные) млекопитающие (Hutchen et al. 2017; Lebedinskii et al. 2019;

Lee et al. 2012; Zúñiga et al. 2020). Динамика популяций и сообществ млекопитающих после прохождения верхового пожара зависит от времени, прошедшего с момента пожара, особенностей зарастания растительностью, размера и конфигурации сгоревших и несгоревших участков, протяженности экотонов на границе, преград для миграции особей (Arthur et al. 2012; Borchert et al. 2014; Diffendorfer et al. 2012). Несмотря на интерес исследователей к изучению влияния лесных пожаров на фауну позвоночных, число работ, касающихся пожаров высокой интенсивности (верховых), и многолетних наблюдений (более 3–4 лет) невелико (Fontaine, Kennedy 2012).

На юге Сибири наиболее явные и катастрофические последствия пожаров проявляются в массивах лесостепных сосновых лесов (Иванова и др. 2015; Макаров, Малых 2016). Воздействие пожаров на фауну позвоночных лесостепной зоны Евразии изучено слабо, большинство работ касается районов более или менее сплошного распространения лесной растительности (Ковалевский и др. 1984; Кулешова, Аверина 2002; Лукьянова 2017). Можно предположить, что в условиях островных и ленточных лесостепных боров качественные и количественные показатели и динамика сообществ млекопитающих нарушенных пожарами участков леса отличаются от таковых в зоне сплошных хвойных лесов. Цель данной работы — выявление таких особенностей динамики восстановления сообществ мелких млекопитающих в лесостепном бору Забайкалья. Данное исследование основано на ежегодном мониторинге динамики численности мелких млекопитающих изолированного массива остепнённого соснового леса на протяжении 10 лет после пожара, а также для сравнения — на ненарушенном соседнем участке леса и в допожарный период.

Материалы и методики исследования

Данные собраны в полевые сезоны с 2008 по 2021 гг. в федеральном заказнике «Цасучейский бор» вблизи села Нижний Цасучей. Территория заказника охватывает массив соснового леса на правом берегу р. Онон в пределах Ононского района Забайкальского края. Северная граница Цасучейского бора примыкает к долине р. Онон, а с запада, востока и юга заказник окружен типичными участками забайкальских (даурских) степей. Значительная часть бора выгорела в начале XXI века. Например, в 2000-2015 гг. лесопокрытая площадь Цасучейского бора в результате верховых пожаров сократилась на 90% (Буряк и др. 2016). Один из крупнейших пожаров отмечен весной 2012 г.

С 2008 г. отлов производился двумя канавками в средневозрастном сосновом Aecy (50°30'00" N, 115°07'40" Ε; 50°29'80" N, 115°08'02" Е) и двумя канавками — на закустаренной старой гари сосняка возрастом более 10 лет (50°28'97" N, 115°08'10" Е; 50°28'87" N, 115°08'13" E). В апреле 2012 г. обширный пожар прошел по всей территории, где ранее проводились отловы. В 2012 г. мониторинг населения мелких млекопитающих осуществлен только методом линий давилок на свежей гари, канавки не использовались. В 2013 г. восстановлены две ранее использовавшиеся канавки на месте старой (пройденной повторным пожаром) гари и на месте свежей гари сосняка (частично расчищенного в зиму 2012/2013). С 2014 г. в 1,2-2,0 км восточнее за автодорогой заложены две новые канавки в нетронутом пожарами остепнённом сосняке (50°30'01" N, 115°09'01" E; 50°30'00" N, 115°07'40" Е). Таким образом, отловы мелких млекопитающих проводились: 1) в сосновом лесу, не подвергавшемся пожару; 2) на старой зарастающей гари; 3) на обширной гари сосняка после верхового пожара; 4) на обширной повторной гари (спустя десятилетие после предыдущего пожара). Восстановление древесных пород происходит очень медленно преимущественно за счет корневой и семенной поросли березы (Betula platyphylla) и осины (Populus tremula). Под защитой кустарников, подроста осины и валежника селится сосновый подрост (Pinus sylvestris). Все выгоревшие участки были частично расчищены от деловой древесины в первую после пожара зиму.

Для учета мелких зверьков применяли стандартный метод канавок с ловчими цилиндрами. Длина каждой канавки составляла 50 м с 5 вкопанными на расстоянии 10 м друг от друга цилиндрами. Отлов зверьков канавками проводили в течение 3–10 суток подряд по 1–3 раза за сезон (с конца июля по сентябрь). Показатель численности (ПЧ) — число отловленных зверьков в пересчете на 100 цилиндро-суток (ц-с). Расчеты средних производились по каждому

году отдельно, многолетние средние высчитывались на основании среднегодовых значений. При расчете доли видов отловы с нулевой численностью игнорировались. Для оценки параметров сообществ мелких млекопитающих применяли индексы разнообразия и выравненности Симпсона (Бигон и др. 1989). Различия средних проверяли с помощью теста Манна — Уитни (р < 0,05), а коэффициенты корреляции по Спирмену, так как большинство рядов данных распределено непараметрически (тест Шапиро — Уилка, графический метод).

Объем ежегодных учетов в 2008–2011 гг. значительно превышал таковые в последующие годы, так как включал в себя инвентаризацию фауны. Всего за период исследований ловчими канавками было отработано 3825 ц-с: 1740 — в негорелом сосняке, 425 — на свежей гари сосняка, 425 — на повторной свежей гари, 1235 — на старой заросшей гари. Только канавками отловлено 417 особей мелких млекопитающих (без учета нехарактерных для применяемого метода отлова видов).

Результаты и обсуждение

Ненарушенный пожарами (контрольный) участок остепненного соснового леса. Численность мелких млекопитающих низкая. ПЧ — 5.8 ± 1.1 (n = 12). Доминирующее по численности положение (доля в отловах — $37,4\% \pm 8,0$, n = 12) занимает красная полёвка Myodes rutilus Pallas, 1779 (рис.), обычны тундряная Sorex tundrensis Merriam, 1900 и крошечная бурозубка *S.* minutissimus Zimmermann, 1780, забайкальский хомячок Cricetulus pseudogriseus Iskhakova, 1974. Характерными, но редкими видами в сосняке являются мыши: восточноазиатская Apodemus peninsulae Thomas, 1907 и малютка Micromys minutus Pallas, 1771. Только в 2019 г. отмечена полевая мышь Apodemus agrarius Pallas, 1771. Другие виды отмечались единично. Суммарная численность зависит преимущественно от численности доминирующей красной полёвки. В динамике численности этого вида прослеживается четкая 3-5-летняя цикличность.

Выгоревший в результате верхового пожара участок сосняка. Весенний обширный пожар 2012 г. привел к гибели большей части древесной и кустарниковой растительности. В этот год следы мелких млекопитающих на гари визуально не регистрировались, в линии давилок и живоловок на площадке мониторинга зверьки не попались. На второй после пожара год зафиксирована высокая численность забайкальского хомячка (в т. ч. методом линий давилок), в дальнейшем этот вид регистрировался почти ежегодно, в то время как другие виды мелких млекопитающих (характерных для ненарушенного сосняка) отлавливались нерегулярно и с низкой численностью. На протяжении 10 сезонов после пожара существенного увеличения обилия и разнообразия мелких млекопитающих не наблюдалось. $\Pi \Psi = 5,1\pm1,5$ (n = 9). Доля доминирующего вида — забайкальского хомячка $82,3\% \pm 13,1$ (n = 8).

На старых (более 10 лет) заросших кустарниками и молодняком осины гарях в 2008-2011 гг. отмечено повышенное разнообразие и численность мелких млекопитающих. $\Pi \Psi - 22,3\pm 8,0 \ (n = 4).$ Доминировали по численности забайкальский хомячок ($26,4\%\pm14,3$, n = 4), полёвки: Радде Lasiopodomys raddei Poljakov, $1881 (23,0\%\pm10,3, n = 4)$ и монгольская Alexandromys mongolicus Radde, 1861 $(18,2\%\pm10,3, n = 4)$, бурозубка тундряная $(14,8\%\pm9,9, n = 4)$, были обычны: крошечная бурозубка, мышь-малютка, красная полёвка, восточноазиатская мышь. Нерегулярно представлены в отловах даурская пищуха Ochotona dauurica Pallas, 1776 и даурский цокор Myospalax aspalax Pallas, 1776. Метод канавок не подходит для учета численности этих видов, поэтому отловы этих видов не учитывали при расчетах.

Повторное выгорание старой гари в 2012 г. привело к резкому снижению численности всех видов мелких млекопитающих. На второй год аналогично первичной гари единственным представленным в отловах видом оказался забайкальский хомячок. В последующие годы этот вид

по-прежнему лидировал по численности в отловах (49,2%±12,5, n = 9), в отдельные годы уступая по численности полёвке Радде (26,4%±10,0, n = 9). Немногочисленны в отловах: тундряная и крошечная бурозубки, красная полёвка. ПЧ — 18,7±3,4 (n = 9). В целом общие показатели численности (рис. 1), состав и соотношение видов на повторной гари соответствует гарям более старого возраста. Существенное отличие повторной гари от предшествовавшей старой — полное отсутствие одного из характерных видов (монгольской полёвки).

Ненарушенный пожаром остепнённый сосновый лес в Цасучейском бору характеризуется постоянно низкой численностью мелких наземных видов млекопитающих. Суммарная численность по всем видам за 11-летний период не превышала 12,5 ос. / 100 ц-с.

Пионерным видом после прохождения пожара в Цасучейском бору выступал забайкальский хомячок. По-видимому, этот вид имеет высокую скорость заселения новых территорий. Кроме того, этот вид отдает предпочтение открытым степным ландшафтам, хотя населяет широкий спектр биотопов, включая кустарники и остепнённые леса. Хомячок играл важнейшую роль в населении мелких млекопитающих на ранних стадиях восстановления гарей. На обширном выгоревшем участке сосняка с медленным восстановлением растительности этот вид грызунов — практически единственный постоянный обитатель из числа мелких млекопитающих в течение по меньшей мере 8 лет после пожара. Динамика численности хомячка в сосняке и на медленно зарастающей гари сходна, хотя и отличается по показателям численности (на гари выше), а корреляция недостоверна. Динамика численности этого вида на повторной (хорошо зарастающей) гари находится в явно заметной противофазе с динамикой численности в сосняке и на первичной гари (коэффициент корреляции Спирмена — -0.67, p < 0.05, n = 9).

Другой важнейший вид мелких млекопитающих пирогенных местообитаний Цасучейского бора — полёвка Радде. Это умеренно ксерофильный вид полёвок, предпочитающий кустарники в степи и остепнённые луга. На старых гарях доля этого вида в отловах сопоставима либо превосходит долю забайкальского хомячка. По причине меньшей эффективности отлова абсолютная численность полёвки Радде, скорее всего, значительно превосходит таковую хомячка. Хомячки из-за высокой подвижности и больших индивидуальных участков гораздо лучше отлавливаются в канавки и живоловки, чем зеленоядные полёвки.

Монгольская полёвка — третий вид грызунов в соответствии с долей в отловах канавками на старых гарях в 2008-2011 гг. Но за 9 лет, прошедших после пожара 2012 г., на выгоревших участках монгольская полёвка ни разу не отмечена. Это более мезофильный вид зеленоядных полёвок по сравнению с полёвкой Радде. Повидимому, в постпирогенные сообщества мелких млекопитающих монгольская полёвка включается на поздних стадиях, когда хорошо развиты травяной и кустарниковый покровы. За рассматриваемый период после пожара 2012 г. восстановление гарей шло медленно из-за продолжавшейся до 2018-2019 гг. засухи, что может объяснять отсутствие монгольской полёвки в отловах за эти годы. В эти годы вид был обычен в соседней с Цасучейским бором пойме р. Онон в соответствующих луговых стациях.

Среди землероек в умеренно сухих лесостепных местообитаниях Забайкалья доминирует тундряная бурозубка, второй по численности вид — крошечная бурозубка. Различия численности этих видов на выгоревших участках и в сосняке за период наблюдений не достоверны. Третий характерный вид землероек, крупнозубая бурозубка (Sorex daphaenodon Thomas, 1907), в степной зоне Забайкалья населяет преимущественно влажные прибрежные местообитания и очень редко регистрируется на территории Цасучейского бора.

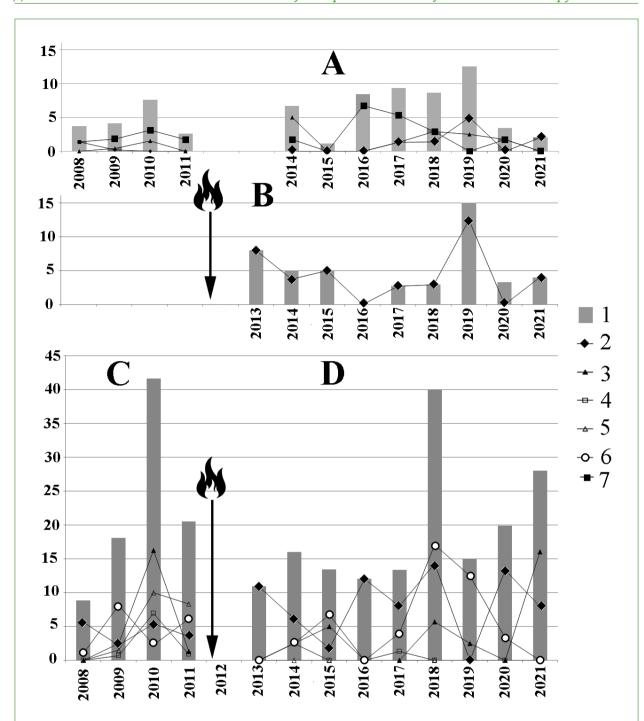


Рис. 1. Динамика численности мелких млекопитающих в Цасучейском бору: 1 — суммарная численность (особей / 100 цилиндро-суток); доминирующие виды: 2 — забай-кальский хомячок, 3 — бурозубка тундряная, 4 — бурозубка крошечная, 5 — полёвка монгольская, 6 — полёвка Радде, 7 — красная полёвка; A — остепнённый сосняк, B — первичная гарь, C — старая гарь, D — повторная гарь; стрелка указывает время прохождения пожара. Ось X — гг., ось Y — численность

Fig. 1. Population dynamics of small mammals in the Tsasucheysky Pine Forest: 1 — total abundance (individuals / 100 cylinder-days); dominant species: 2 — Cricetulus pseudogriseus, 3 — Sorex tundrensis, 4 — S. minutissimus, 5 — Alexandromys mongolicus, 6 — Lasiopodomys raddei, 7 — Myodes rutilus; A — Steppe <math>Steppe S

Единственный вид, для которого удалось установить достоверное снижение численности в первые 10 лет после пожара по сравнению с ненарушенным сосняком, красная полёвка. Это преимущественно таежный вид грызунов, но хорошо приспособленный к обитанию среди кустарниковой растительности. В Забайкалье красная полёвка часто заселяет заросли ивы, шиповника, боярышника, яблони ягодной, смородины двуиглой и других обычных в лесостепи кустарников. Напротив, достоверное увеличение численности установлено у нехарактерного для таежных местообитаний вида — забайкальского хомячка. Как указывалось выше, хомячок уже со второго после пожара года отмечался на выгоревших участках с высокой численностью.

Общая суммарная численность мелких млекопитающих в сосняке и на первичной гари достоверно ниже, чем на старой заросшей и повторно выгоревшей гари. Но пирогенные сообщества в первое десятилетие после пожара статистически не отличаются по общей численности зверьков от исходных сообществ (первичная гарь от ненарушенного сосняка, повторная гарь от старой заросшей гари). Резкое снижение численности наблюдается лишь в первый после катастрофического пожара год. Таким образом, несмотря на изменения в составе и структуре сообществ мелких млекопитающих в первое десятиле-

тие после пожара, общие количественные показатели изменяются незначительно. Соответственно, после прохождения пожара значение территории для хищников, питающихся мелкими млекопитающими, существенно не меняется с точки зрения кормообеспеченности.

Сообщество мелких млекопитающих ненарушенного пожаром сосняка характеризовалось более высоким индексом разнообразия по Симпсону (табл. 1), чем сообщества как первичной, так и повторной гари. В первую очередь это связано с большим выявленным видовым богатством (в среднем за сезон). В сосняке чаще, чем на свежих гарях, отмечались восточноазиатская мышь и крупнозубая бурозубка. Наибольшее разнообразие выявлено на старых гарях, где соседствовали как виды закрытых стаций (красная полёвка, крупбурозубка, восточноазиатская нозубая мышь), так и открытых (полёвки Радде и монгольская). Наиболее эвритопными видами в Цасучейском бору оказались забайкальский хомячок, бурозубки тундряная и крошечная. Выравненность всех сообществ — невысокая, наиболее низкая на старых гарях. Несмотря на это, на старой гари отмечена полидоминантность сообщества с ежегодной сменой лидирующих видов (забайкальский хомячок — полёвка Радде — тундряная бурозубка — монгольская полёвка).

Таблица 1 Средние индексов разнообразия (D) и выравненности (E) сообществ мелких млекопитающих по Симпсону в Цасучейском бору Table 1

Mean indices of Simpson's diversity (D) and evenness (E) of small mammal communities in Tsasucheisky pine forest

Индекс	Сосняк	Первичная гарь	Повторная гарь	Старая заросшая
Index	остепнённый	сосняка (первые	сосняка (первые	гарь (более 10 лет
	ненарушенный /	10 лет после	10 лет после	после пожара) /
	Undisturbed steppe	пожара) / Primary	пожара) / Repeated	Overgrown old
	pine forest	burnt site of pine	burnt site area of	burnt area (more
		forest (first 10 years	pine forest (first	than 10 years after
		iorest (iiist to years	pine forest (mst	than 10 years after
		after the fire)	10 years after the fire)	the fire)
D	2,37±0,32 (n = 12)		`	•

Заключение

Цасучейский бор, представляющий собой типичный степной бор Забайкалья, характеризуется низкой численностью мышевидных млекопитающих с доминированием красной полёвки.

На пирогенных участках после весеннего верхового сплошного пожара в первое десятилетие численность мелких млекопитающих держалась на невысоком уровне. На второй после пожара год на гарях отмечена высокая численность забайкальского хомячка, который и в последующие годы занимал доминирующее по численности в отловах положение.

Старая гарь в Цасучейском бору, заросшая кустарником и редким молодняком березы и осины, характеризовалась высокой численностью мышевидных млекопитающих, полидоминантным сообществом с высоким уровнем разнообразия и низкой выравненностью. Чаще всего доминировали забайкальский хомячок и полёвка Радде. Важная роль в сообществе принадлежала также монгольской полёвке и бурозубкам (тундряной и крошечной).

На вторичной гари (на месте старой заросшей гари) пионерным видом также оказался забайкальский хомячок, но уже с третьего-четвертого после пожара года сообщество мышевидных млекопитающих стало полидоминантным и в целом сходным с сообществом старых гарей, за исключением отсутствия полёвки монгольской.

Несмотря на смену состава и структуры сообществ мелких млекопитающих, пожары в Цасучейском бору в первое десятилетие не привели к существенному снижению или увеличению общей численности мелких грызунов и насекомоядных. В дальнейшем при зарастании гарей сообщество мелких млекопитающих становится более богатым, как по количеству видов, так и по численности. Это говорит об устойчивости населения мелких млекопитающих к пожарам в лесостепи и, соответственно, о стабильности кормовой базы для популяций хищников-мышеедов.

Финансирование

Работа выполнена в рамках научно-исследовательской работы Даурского заповедника и государственного задания: проект № FUFR-2021-0001.

Funding

The study was funded by Daursky Nature reserve and government, project No. FUFR-2021-0001.

Литература

Бигон, М., Харпер, Дж., Таунсенд, К. (1989) *Экология*. *Особи, популяции и сообщества*. *Т. 2*. М.: Мир, 477 с.

Буряк, А. В., Кукавская, Е. А., Каленская, О. П. и др. (2016) Последствия лесных пожаров в южных и центральных районах Забайкальского края. Сибирский лесной журнал, № 6, с. 94—102. https://doi.org/10.15372/SJFS20160609

Иванова, Г. А., Иванов, В. А., Кукавская, Е. А. (2015) Периодичность пожаров в лесах Республики Тыва. *Хвойные бореальной зоны*, т. 33, № 5–6, с. 204–209.

Ковалевский, Ю. В., Коренберг, Э. И., Горелова, И. Б. (1984) Воздействие лесных пожаров на мелких млекопитающих средней тайги Амур-Буреинского междуречья. *Зоологический журнал*, т. 63. № 5, с. 749–759.

Кулешова, Л. В., Аверина, И. А. (2002) Динамика населения мышевидных грызунов на гарях Окского заповедника. В кн.: Л. В. Кулешова (ред.). *Мониторинг сообществ на гарях и управление пожарами в заповедниках*. М.: ВНИИ природы, с. 92–99.

Аукьянова, А. Е. (2017) Формирование численности грызунов в пирогенных местообитаниях. Вестник Томского государственного университета. Биология, № 39, с. 172–189. https://doi. org/10.17223/19988591/39/11

Макаров, В. П., Малых, О. Ф. (2016) Состояние степного соснового бора в Забайкальском крае после лесных пожаров. *Успехи современного естествознания*, № 3, с. 90–93.

Arthur, A. D., Catling, P. C., Reid, A. (2012) Relative influence of habitat structure, species interactions and rainfall on the post-fire population dynamics of ground-dwelling vertebrates. *Austral Ecology*, vol. 37, no. 8, pp. 958–970. https://doi.org/10.1111/j.1442-9993.2011.02355.x

- Borchert, M.I., Farr, D. P., Rimbenieks-Negrete, M. A., Pawlowski, M. N. (2014) Responses of small mammals to wildfire in a mixed conifer forest in the San Bernardino Mountains, California. *Bulletin, Southern California Academy of Sciences*, vol. 113, no. 2, pp. 81–95.
- Diffendorfer, J., Fleming, G. M., Tremor, S. et al. (2012) The role of fire severity, distance from fire perimeter and vegetation on post-fire recovery of small-mammal communities in chaparral. *International Journal of Wildlife Fire*, vol. 21, no. 4, pp. 436–448. https://dx.doi.org/10.1071/WF10060
- Fontaine, J. B., Kennedy, P. L. (2012) Meta-analysis of avian and small-mammal response to fire severity and fire surrogate treatments in U.S. fire-prone forests. *Ecological Applications*, vol. 22, no. 5, pp. 1547–1561. https://dx.doi.org/10.1890/12-0009.1
- Hutchen, J., Volkmann, L. A., Hodges, K. E. (2017) Experimental designs for studying small-mammal responses to fire in North American conifer forests. *International Journal of Wildland Fire*, vol. 26, no. 6, pp. 523–531. https://dx.doi.org/10.1071/WF16223
- Lebedinskii, A. A., Noskova, O. S., Dmitriev, A. I. (2019) Post-fire recovery of terrestrial vertebrates in the Kerzhensky State Nature Biosphere Reserve (Central Volga Region, Russia). *Nature Conservation Research*, vol. 4, no. 1, pp. 45–56. https://dx.doi.org/10.24189/ncr.2019.049
- Lee, E. J., Rhim, S.-J., Son, S.-H., Lee, W.-S. (2012) Differences in small-mammal and stand structures between unburned and burned pine stands subjected to two different post-fire silvicultural management practices. *Annales Zoologici Fennici*, vol. 49, no. 3, pp. 129–138. https://doi.org/10.5735/086.049.0301
- Zúñiga, A. H., Rau, J. R., Jaksic, F. M. et al. (2020) Rodent assemblage composition as indicator of fire severity in a protected area of south-central Chile. *Austral Ecology*, vol. 46, no. 2, pp. 249–260. https://doi.org/10.1111/aec.12975

References

- Arthur, A. D., Catling, P. C., Reid, A. (2012) Relative influence of habitat structure, species interactions and rainfall on the post-fire population dynamics of ground-dwelling vertebrates. *Austral Ecology*, vol. 37, no. 8, pp. 958–970. https://doi.org/10.1111/j.1442-9993.2011.02355.x (In English)
- Begon, M., Harper, J. L, Townsend, C. R. (1989) *Ekologiya. Osobi, populyatsii i soobshchestva [Ecology. Individuals, populations and communities]. Vol. 2.* Moscow: Mir Publ., 477 p. (In Russian)
- Borchert, M.I., Farr, D. P., Rimbenieks-Negrete, M. A., Pawlowski, M. N. (2014) Responses of small mammals to wildfire in a mixed conifer forest in the San Bernardino Mountains, California. *Bulletin, Southern California Academy of Sciences*, vol. 113, no. 2, pp. 81–95. (In English)
- Buryak, L. V., Kukavskaya, E. A., Kalenskaya, O. P. et al. (2016) Posledstviya lesnykh pozharov v yuzhnykh i tsentral'nykh rajonakh Zabajkal'skogo kraya [Effects of forest fires in southern and central areas of the Zabaykal region]. *Sibirskij lesnoj zhurnal Siberian Journal of Forest Science*, no. 6, pp. 94–102. https://doi.org/10.15372/SJFS20160609 (In Russian)
- Diffendorfer, J., Fleming, G. M., Tremor, S. et al. (2012) The role of fire severity, distance from fire perimeter and vegetation on post-fire recovery of small-mammal communities in chaparral. *International Journal of Wildlife Fire*, vol. 21, no. 4, pp. 436–448. https://dx.doi.org/10.1071/WF10060 (In English)
- Fontaine, J. B., Kennedy, P. L. (2012) Meta-analysis of avian and small-mammal response to fire severity and fire surrogate treatments in U.S. fire-prone forests. *Ecological Applications*, vol. 22, no. 5, pp. 1547–1561. https://dx.doi.org/10.1890/12-0009.1 (In English)
- Hutchen, J., Volkmann, L. A., Hodges, K. E. (2017) Experimental designs for studying small-mammal responses to fire in North American conifer forests. *International Journal of Wildland Fire*, vol. 26, no. 6, pp. 523–531. https://dx.doi.org/10.1071/WF16223 (In English)
- Ivanova, G. A., Ivanov, V. A., Kukavskaya, E. A. (2015) Periodichnost' pozharov v lesakh Respubliki Tyva [Periodicity of fires in the forests of the Tyva Republic]. *Khvojnye boreal'noj zony Conifers of the Boreal Area*, vol. 33, no. 5–6, pp. 204–209. (In Russian)
- Kovalevskiy, Yu. V., Korenberg, E. I., Gorelova, I. B. (1984) Vozdejstvie lesnykh pozharov na melkikh mlekopitayushchikh srednej tajgi Amur-Bureinskogo mezhdurech'ya [Effect of forest fires on small mammals of the middle taiga in the Amur-Bureya interfleuve]. *Zoologicheskij zhurnal*, vol. 63, no. 5, pp. 749–759. (In Russian)
- Kuleshova, L. V., Averina, I. A. (2002) Dinamika naseleniya myshevidnykh gryzunov na garyakh Okskogo zapovednika [Dynamics of mouse-like rodent population on burnt sites of the Oka reserve]. In: L. V. Kuleshova (ed.). *Monitoring soobshchestv na garyakh i upravlenie pozharami v zapovednikakh [Monitoring of communities on burnt sites and fire management in natural reserves]*. Moscow: VNII prirody Publ., pp. 92–99. (In Russian)
- Lebedinskii, A. A., Noskova, O. S., Dmitriev, A. I. (2019) Post-fire recovery of terrestrial vertebrates in the Kerzhensky State Nature Biosphere Reserve (Central Volga Region, Russia). *Nature Conservation Research*, vol. 4, no. 1, pp. 45–56. https://dx.doi.org/10.24189/ncr.2019.049 (In English)

- Lee, E. J., Rhim, S.-J., Son, S.-H., Lee, W.-S. (2012) Differences in small-mammal and stand structures between unburned and burned pine stands subjected to two different post-fire silvicultural management practices. *Annales Zoologici Fennici*, vol. 49, no. 3, pp. 129–138. https://doi.org/10.5735/086.049.0301 (In English)
- Luk'yanova, L. E. (2017) Formirovanie chislennosti gryzunov v pirogennykh mestoobitaniyakh [Formation of the abundance of rodents in pyrogenic habitats]. *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya Tomsk State University Journal of Biology*, no. 39, pp. 172–189. https://doi.org/10.17223/19988591/39/11 (In Russian)
- Makarov, V. P., Malykh, O. F. (2016) Sostoyanie stepnogo sosnovogo bora v Zabajkal'skom krae posle lesnykh pozharov [State of steppe pine forest in the Chita region after forest fires]. *Uspekhi sovremennogo estestvoznaniya Advances in Current Natural sciences*, no. 3, pp. 90–93. (In Russian)
- Zúñiga, A. H., Rau, J. R., Jaksic, F. M. et al. (2020) Rodent assemblage composition as indicator of fire severity in a protected area of south-central Chile. *Austral Ecology*, vol. 46, no. 2, pp. 249–260. https://doi.org/10.1111/aec.12975 (In English)

Для цитирования: Баженов, Ю. А. (2022) Динамика населения мелких млекопитающих пирогенных сообществ в степном бору. *Амурский зоологический журнал*, т. XIV, № 3, с. 379–388. https://www.doi. org/10.33910/2686-9519-2022-14-3-379-388

Получена 11 апреля 2022; прошла рецензирование 28 мая 2022; принята 4 июля 2022.

For citation: Bazhenov, Yu. A. (2022) Population dynamics of small mammals after spring fires in steppe pine forest. *Amurian Zoological Journal*, vol. XIV, no. 3, pp. 379–388. https://www.doi.org/10.33910/2686-9519-2022-14-3-379-388

Received 11 April 2022; reviewed 28 May 2022; accepted 4 July 2022.