УДК 630*161:630*8

РОЛЬ ВИДОВОГО СОСТАВА И СТРУКТУРЫ НАПОЧВЕННОГО ПОКРОВА В ПРОСТРАНСТВЕННОМ РАСПРЕДЕЛЕНИИ МЕСТООБИТАНИЙ ТЕТЕРЕВА

М. А. Новикова, Я. А. Новиков

Санкт-Петербургский государственный лесотехнический университет им. С. М. Кирова
194021, Санкт-Петербург, Институтский пер., 5

E-mail: masch.novikova@yandex.ru, st085879novikov@gmail.com

Поступила в редакцию 25.04.2024 г.

Установлено, что тетерев (*Lyrurus tetrix* (Linnaeus)) при выборе местообитания в первую очередь ориентируется на присутствие широкого разнообразия кормовых растений (не менее 8–11 видов), способных удовлетворить потребности как взрослых особей, так и молодняка на разных этапах развития. При этом их доля в общей фитомассе травяно-кустарничкового яруса должна быть не менее 55–77 %. К важнейшим факторам относятся оптимальные защитные свойства местообитаний – невысокий и разреженный травостой улучшает обзор и маневренность, а мозаичное чередование опушек и полян позволяет укрываться от пернатых хищников. Наличие древесного полога также обеспечивает защиту от хищников. Количественно определены пороговые значения по запасу кормовых растений, освещенности под пологом леса, характеристики древостоя (сомкнутость, высота, диаметр), при которых возможно поддержание жизнеспособной популяции тетерева. Выявлены видовое разнообразие, доля кормовых растений, запасы фитомассы, освещенность и структура древостоя, необходимые для поддержания жизнеспособности популяции тетерева. Установлено, что в случае преобладания одного из факторов (либо кормовой базы, либо защитных условий) не происходит формирования оптимальных местообитаний вида. Наиболее привлекательны местообитания с мозаичным сочетанием открытых и закрытых участков, обеспечивающих все экологические потребности вида. Результаты исследований могут быть использованы для оптимизации лесных местообитаний тетерева путем сохранения мозаичности биотопов, поддержания необходимого уровня освещенности, обогащения кормовой базы.

Ключевые слова: *тетерев, местообитание, кормовая база, структура растительности, кормовые растения, освещенность, жизнеспособность популяции.*

DOI: 10.15372/SJFS20250107

ВВЕДЕНИЕ

Среди орнитологов нет единого мнения об основном факторе, определяющем пространственное распределение популяций тетеревов (*Lyrurus tetrix* (Linnaeus)).

В обобщенном виде результаты зарубежных исследований показывают, что оптимальной средой обитания тетеревов в Европе являются мозаичные местообитания, состоящие из широких открытых пространств (вересковых пустошей) или разреженных молодняков, благоприятных для роста тетеревиных выводков, перемежающиеся с участками спелых широколиственных и хвойных лесов, а также с торфяниками, вересковыми пустошами, субальпийскими пастбищами, болотами и с естественными лугами, расположенными на некотором удалении от густых лесов, с разнообразной растительностью, с редкими зарослями кустарников и с одиночными деревьями (Warren et al., 2012; White et al., 2013, 2015; Reimoser S., Reimoser F., 2015; Jahren et al., 2016; Tost et al., 2020, 2022; Cukor et al., 2021). При этом, соответственно вышеперечисленным характеристикам, растительный покров должен быть однообразен в крупном масштабе, но разнообразен (множество различных мозаично чередующихся растительных структур на отдельно взятой небольшой площади) в мелком (Tyroller, 2019). Математические модели подтверждают приуроченность тетеревиных популяций к местообитаниям с вышеперечисленными характеристиками (Tost et al., 2020).

© Новикова М. А., Новиков Я. А., 2025

Среди российских ученых также нет единого мнения относительно фактора, определяющего выбор тетеревами местообитаний. Имеются данные, согласно которым численность тетеревиной популяции коррелирует с обилием членистоногих и фитомассой напочвенного покрова, наибольшие значения которых регистрируются в 5-летних древостоях, в дальнейшем сокращаются из-за уменьшения освещенности по мере того, как происходит смыкание древесного полога (Ердаков, Телепнев, 2019; Козлов, 2022). Отмечается, что «опушечные» сообщества отличаются повышенным видовым разнообразием травянистой растительности (Грязькин, 2021).

Приуроченность тетеревиных популяций к конкретным видам растений напочвенного покрова изучена слабо. Больше данных имеется по составу летнего рациона тетеревов (Русаков, 1963).

Цель исследования – определение ключевых характеристик напочвенного покрова, оказывающих наибольшее влияние на выбор тетеревами местообитаний, а также оценка пороговых значений этих характеристик для поддержания жизнеспособной популяции тетерева в лесных сообществах.

ОБЪЕКТЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Объектом исследования были местообитания тетерева на территории Бежецкого лесничества Тверской области.

Методы исследования включали определение проективных покрытий растений напочвенного покрова. С учетом необходимых для тетерева характеристик его местообитаний, были подобраны участки, на которых в конце июля – начале августа 2023 г. искали тетеревов. Из каждого места их взлета ($N = 5$; в дальнейшем учетная площадь (УП 1–5)) были проложены четыре линии, ориентированные по сторонам света, на них были заложены примыкающие друг к другу круговые постоянные пробные площади радиусом 178.5 см (площадью – 10 м^2) каждая, по 6 шт. от центра до края линий.

Для повышения точности получаемых результатов методика определения проективных покрытий растений на круговых постоянных пробных площадях была усовершенствована. Каждая половина круговой площадки описывалась отдельно с последующим пересчетом результатов на всю круговую пробную площадь. Это позволяло учетчику одновременно видеть всю оцениваемую площадь и тем самым более точно определять проективное покрытие каждого вида растения. При разделении на половины получилось 12 описаний проективных покрытий (по 5 м^2) в каждом направлении, что позволило более гибко отразить изменение проективных покрытий растений, составляющих кормовую базу тетерева от центра учетной площади к ее краю.

Определение запасов кормовых ресурсов выполнено методом укосов в пунктах постоянного мониторинга (Тиходеева, Лебедева, 2015; Магасумова, 2016). Для этого в пределах крайних площадок и на центральной было заложено по одной учетной площадке размером 1 × 1 м.

На площадках срезали растения напочвенного покрова и разделяли их по видам для максимально точного определения кормовых достоинств конкретных местообитаний тетерева (Грязькин, 2021). В дальнейшем их взвешивали при естественной влажности и в воздушно-сухом состоянии.

Запас фитомассы напочвенного покрова на учетной площади № 1 не изучали, что обусловлено лесоводственной направленностью исследования и отсутствием на ней древостоя.

Полевые исследования проведены Я. А. Новиковым и М. А. Новиковой.

Выделение видов растений, составляющих кормовую базу тетеревов. На основании литературных источников определен список растений, составляющих летний рацион тетерева (Козлов, 2010; Миронов, 2013; Валуев, Загорская, 2014; Исаев, 2014; Курулюк, Наумкин, 2014; Roos et al., 2016; Baines et al., 2017; Белик, 2018; Нейфельдт, 2019; Полежаев, 2019; Tyroller, 2019; Nopp-Mayr et al., 2020; Анненков, 2022).

Из этого списка были выделены растения, встреченные на исследованных учетных площадях: герань лесная (*Geranium sylvaticum* L.), горошек мышиный (*Vicia cracca* L.), зверобой продырявленный (*Hypericum perforatum* L.), земляника лесная (*Fragaria vesca* L.), злаки (Poaceae), иван-чай узколистный (*Chamaenerion angustifolium* (L.) Scop.), клевер луговой (*Trifolium pratense* L.), лютик кашубский (*Ranunculus cassubicus* L.), марьянник дубравный (*Melampyrum nemorosum* L.), подмаренник мягкий (*Galium mollugo* L.), щавель обыкновенный (*Rumex acetosa* L.), ястребинка зонтичная (*Hieracium umbellatum* L.).

Так как наиболее полные данные по питанию тетерева представлены в работе О. С. Русакова (1963), дальнейший анализ собранной информации проводился с учётом этой публикации.

Для определения изменений проективных покрытий различных видов кормовых растений от центра местообитаний тетерева к периферии (на протяжении 21.4 м), соответствующие показатели были суммированы по всем 4 учётным площадям.

Затем в пределах каждой учетной площади были суммированы проективные покрытия видов растений ($м^2$), составляющих кормовую базу тетерева.

При расчете общего запаса фитомассы растений в воздушно-сухом состоянии на каждой учетной площади данные по массе собранных на центральной площадке растений были экстраполированы на ближайшие 3 круговые площадки в каждом направлении. На остальные круговые площадки распространялись данные наиболее близкой краевой площадки, на которой взвешивали растения. В связи с тем, что не все виды растений встречались на подвергшихся срезанию площадках, на основании данных со всех площадок с взвешенными растениями была рассчитана средняя масса всех измеренных видов растений. В дальнейшем ее использовали при расчетах запасов растений, по которым отсутствовали показатели с близко расположенных площадок. Собранные данные были обработаны посредством программ Microsoft Excel 2010 и Rstudio 4.3.1.

Кроме проективных покрытий и масс растений напочвенного покрова определяли их встречаемость по видам на исследованных учетных площадях (табл. 1–3).

Таблица 1. Площади, занимаемые растениями, входящими в кормовую базу тетерева, на учетных площадках, $м^2$

Вид	УП 2	УП 3	УП 4	УП 5	Среднее
Герань лесная	0.25	12.25	13.25	0.38	6.53 ± 6.23
Горошек мышиный	1.50	7.13	6.38	4.25	4.81 ± 2.18
Зверобой продырявленный	3.88	6.75	8.0	3.38	5.50 ± 1.93
Земляника лесная	29.63	9.50	–	16.00	13.78 ± 10.77
Злаки	71.18	77	123	100.88	93.01 ± 20.58
Иван-чай узколистный	–	2.50	5.88	0.38	2.19 ± 2.33
Клевер луговой	19.88	3.63	35.63	13.50	18.16 ± 11.63
Лютик кашубский	–	0.63	0.25	0.13	0.25 ± 0.23
Марьянник дубравный	17.75	99.63	66	7.88	47.81 ± 37.13
Подмаренник мягкий	19.25	18	39.63	19.88	24.19 ± 8.94
Щавель обыкновенный	–	0.25	0.13	1.00	0.34 ± 0.39
Ястребинка зонтичная	41.63	11.38	14.63	49.63	29.31 ± 16.60

Таблица 2. Распределение массы кормовых растений живого напочвенного покрова (ЖНП) по учетным площадкам и по составляющим ее видам

Показатель	УП 2	УП 3	УП 4	УП 5	Всего, среднее*
Общая масса растений ЖНП:					
г	67006	93846	109193	55950	325995
кг/га	2791.9	3910.3	4549.7	2432.6	
Масса кормовых растений ЖНП:					
г	51345	70505	66435	31189	219475
%	76.6	75.1	60.8	55.7	67.1 ± 8*
кг/га	8.91	12.24	11.53	5.90	9.65 ± 2.49*
Вид растений, %:					
герань лесная	0.05	2.0	2.2	0.1	1.1*
горошек мышиный	0.4	1.2	1.4	1.1	1.0*
зверобой продырявленный	2.2	3.0	3.5	2.1	2.7*
земляника лесная	8.9	0.6	0.00	8.8	4.6*
злаки	27.4	24.7	25.5	42.5	30.0*
иван-чай узколистный	–	0.3	0.4	0.02	0.2*
клевер луговой	11.2	1.5	15.3	7.5	8.9*
лютик кашубский	–	0.2	0.1	0.1	0.1*
марьянник дубравный	17.7	58.0	39.8	9.3	31.2*
подмаренник мягкий	6.6	6.0	6.4	7.1	6.5*
ястребинка зонтичная	25.6	2.6	5.5	21.2	13.7*

Таблица 3. Встречаемость видов растений живого напочвенного покрова на учетных площадях

Вид	УП 1	УП 2	УП 3	УП 4	УП 5	Среднее ± стандартное отклонение	Коэффициент вариации, %
Подмаренник мягкий	58	85	69	79	90	76 ± 11	15
Купырь лесной (*Anthriscus sylvestris* (L.) Hoffm.)	100	69	83	67	52	74 ± 16	22
Зверобой продырявленный	67	31	42	54	38	46 ± 13	27
Горошек мышиный	54	23	33	52	54	43 ± 13	30
Ежа сборная (*Dactylis glomerata* L.)	37	35	31	50	73	45 ± 15	33
Пырей ползучий (*Elytrigia repens* (L.) Nevski)	62	33	71	94	42	60 ± 21	36
Василек луговой (*Centaurea jacea* L.)	13	33	23	44	48	32 ± 13	41
Марьянник дубравный	50	44	94	90	31	62 ± 25	41
Тимофеевка луговая (*Phleum pratense* L.)	37	54	40	50	6	38 ± 17	45
Клевер луговой	96	40	19	58	52	53 ± 25	48
Полевица обыкновенная (*Agrostis tenuis* Sibth.)	8	44	46	19	35	30 ± 15	48
Ястребинка зонтичная	0	90	69	52	94	61 ± 34	56
Дудник лесной (*Angelica sylvestris* L.)	25	17	35	17	2	19 ± 11	57
Бедренец камнеломка (*Pimpinella saxifraga* L.)	0	13	21	17	29	16 ± 10	61
Одуванчик лекарственный (*Taraxacum officinale* F. H. Wigg.)	4	8	4	13	21	10 ± 6	62
Манжетка обыкновенная (*Alchemilla vulgaris* L.)	0	8	4	13	10	7 ± 4	63
Хвощ лесной (*Equisetum sylvaticum* L.)	21	0	21	6	19	13 ± 9	64
Полынь горькая (*Artemisia absinthium* L.)	8	54	21	19	65	33 ± 22	66
Вероника дубравная (*Veronica chamaedrys* L.)	8	10	75	50	50	39 ± 26	66
Кострец безостый (*Bromopsis inermis* (Leyss.) Holub)	0	33	25	23	6	18 ± 12	71
Иван-чай узколистный	50	0	29	33	6	24 ± 18	77
Золотарник обыкновенный (*Solidago virgaurea* L.)	13	54	8	10	56	28 ± 22	78
Вербейник обыкновенный (*Lysimachia vulgaris* L.)	13	11	2	0	19	9 ± 7	78
Сивец луговой (*Succisa pratensis* Moench)	0	47	56	42	2	29 ± 24	80
Тысячелистник обыкновенный (*Achillea millefolium* L.)	0	11	2	6	14	7 ± 5	81
Земляника лесная	8	48	15	0	31	20 ± 17	84
Лапчатка прямостоячая (*Potentilla erecta* (L.) Raeusch.)	0	17	10	0	15	8 ± 7	85
Борщевик сибирский (*Heracleum sibiricum* L.)	0	6	4	23	15	9 ± 8	87
Чина лесная (*Lathyrus sylvestris* L.)	4	2	4	0	0	2 ± 2	89
Бодяк полевой (*Cirsium arvense* (L.) Scop.)	42	0	21	50	0	23 ± 21	92
Овсяница овечья (*Festuca ovina* L.)	8	0	6	23	4	8 ± 8	94
Крапива двудомная (*Urtica dioica* L.)	8	0	15	6	0	6 ± 5	94
Герань лесная	0	4	52	31	6	19 ± 20	106
Лютик кашубский	0	0	10	4	2	3 ± 4	116
Сныть обыкновенная (*Aegopodium podagraria* L.)	25	2	10	2	0	8 ± 9	117
Нивяник обыкновенный (*Leucanthemum vulgare* Lam.)	8	0	0	6	0	3 ± 4	125
Фиалка полевая (*Viola arvensis* Murray.)	0	0	0	4	6	2 ± 2	125
Вейник наземный (*Calamagrostis epigeios* (L.) Roth)	0	21	0	0	15	7 ± 9	126
Луговик дернистый (*Deschampsia cespitosa* (L.) P. Beauv.)	25	2	6	2	0	7 ± 9	130
Смолёвка обыкновенная (*Silene vulgaris* (Moench) Garcke)	0	0	2	0	4	1 ± 2	133
Колокольчик круглолистный (*Campanula rotundifolia* L.)	0	0	0	2	8	2 ± 3	155
Пикульник красивый (*Galeopsis speciosa* Mill.)	42	0	6	2	0	10 ± 16	160
Подорожник ланцетный (*Plantago lanceolata* L.)	0	0	0	2	10	3 ± 4	162
Щавель обыкновенный	0	0	2	0	17	4 ± 7	174
Клевер ползучий (*Trifolium repens* L.)	0	0	0	4	0	1 ± 2	200
Лапчатка гусиная (*Potentilla anserina* L.)	0	0	0	4	0	1 ± 2	200
Вейник тростниковый (*Calamagrostis arundinacea* (L.) Roth)	0	0	0	0	6	1 ± 2	200
Колокольчик скученный (*Campanula glomerata* L.)	0	0	0	0	8	2 ± 3	200

Общее число установленных видов растений (более 48) схоже с этим показателем в специальном исследовании живого напочвенного покрова (59 видов), что свидетельствует о схожести и репрезентативности получаемых результатов (Чижов и др., 2016).

Руководствуясь шкалой Б. Е. Чижова с соавт. (2016), все учтенные виды по степени встречаемости можно разделить на четыре группы:

– господствующие (встречаемость более 66 %): подмаренник мягкий, купырь лесной;

– согосподствующие (встречаемость 66–33 %): марьянник дубравный, ястребинка зонтичная, пырей ползучий, клевер луговой, зверобой продырявленный, ежа сборная, горошек мышиный, вероника дубравная, тимофеевка луговая, полынь горькая;

– наполнители (встречаемость 33–15 %): василек луговой, полевица обыкновенная, сивец луговой, золотарник обыкновенный, иван-чай узколистный, бодяк полевой, земляника лесная, дудник лесной, герань лесная, кострец безостый, бедренец камнеломка;

– редкие (встречаемость до 15 %): хвощ лесной, одуванчик лекарственный, пикульник красивый, борщевик сибирский, вербейник обыкновенный, лапчатки прямостоячая и гусиная, овсяница овечья, сныть обыкновенная, манжетка обыкновенная, вейники наземный и тростниковый, луговик дернистый, тысячелистник обыкновенный, крапива двудомная, щавель обыкновенный, лютик кашубский, нивяник обыкновенный, подорожник ланцетный, колокольчики круглолистный и скученный, чина лесная, фиалка полевая, смолевка обыкновенная, клевер ползучий.

Следует отметить, что в табл. 3 отсутствует строка, обобщающая все злаки, так как, в отличие от проективного покрытия, наличие/отсутствие отдельных видов злаков определить гораздо проще.

Определение таксационных характеристик древостоев и уровня освещенности учетных площадей. Таксационные показатели древостоев определяли методом сплошной перечислительной таксации на площадях размером 50 × 50 м. Их центром выступали учетные площади, содержащие как круговые реласкопические площадки, так и площадки учета запаса растений живого напочвенного покрова. Для определения диаметров деревьев в соответствии с принятой методикой использовали 4-сантиметровые ступени толщины (Мартынов и др., 2008). В центральных ступенях выполнено по три замера высот деревьев.

Помимо вышеуказанных процедур в пределах каждой учетной площади посредством люксметра «ТКА-люкс» 12 августа 2023 г. С 16:00 до 17:00 ч были выполнены замеры уровня освещенности (по 30 измерений на каждой учетной площади).

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЙ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Живой напочвенный покров. Проективные покрытия видов ЖНП. Изменение проективного покрытия различных видов кормовых растений от центра местообитаний тетерева к его периферии (на протяжении 21.4 м) в результате суммирования по всем учетным площадям показано на рис. 1–3.

Сводные данные по всем учетным площадям представлены в табл. 1. На их основании можно сделать вывод о том, что высокая доля злаков, марьянника, ястребинки, подмаренника, клевера указывает на их определяющее значение при выборе тетеревами местообитаний. Однако

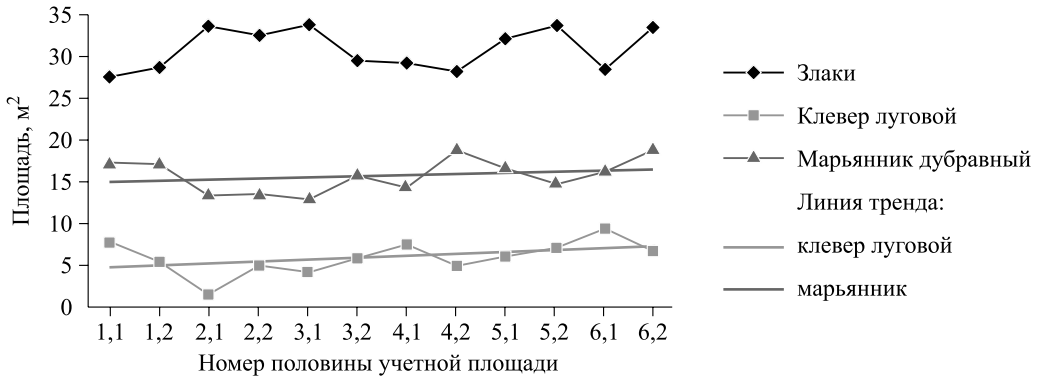

Рис. 1. Увеличение суммарных площадей (м^2) основных кормовых растений тетерева по мере удаления от центра учетных площадей.

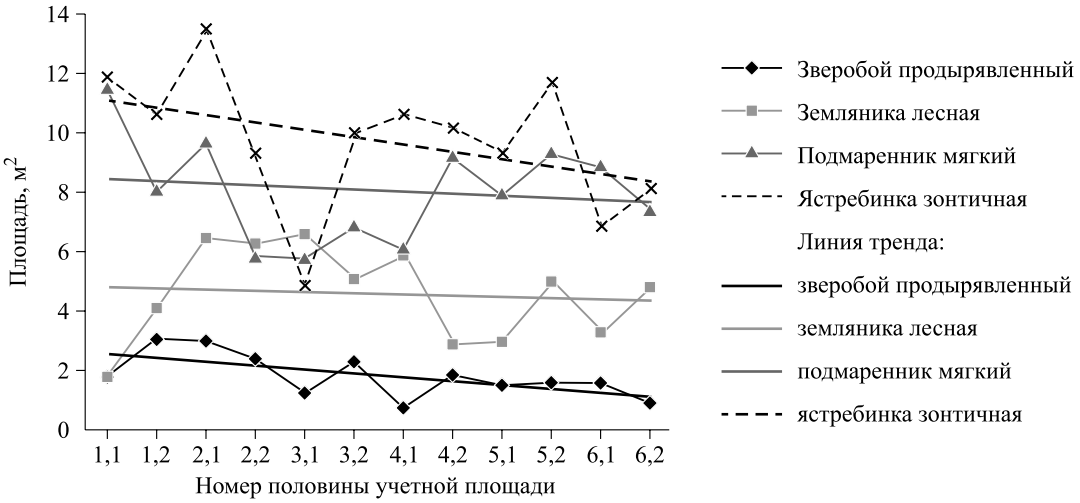

Рис. 2. Уменьшение суммарных площадей (м^2) основных кормовых растений тетерева по мере удаления от центра четных площадей.

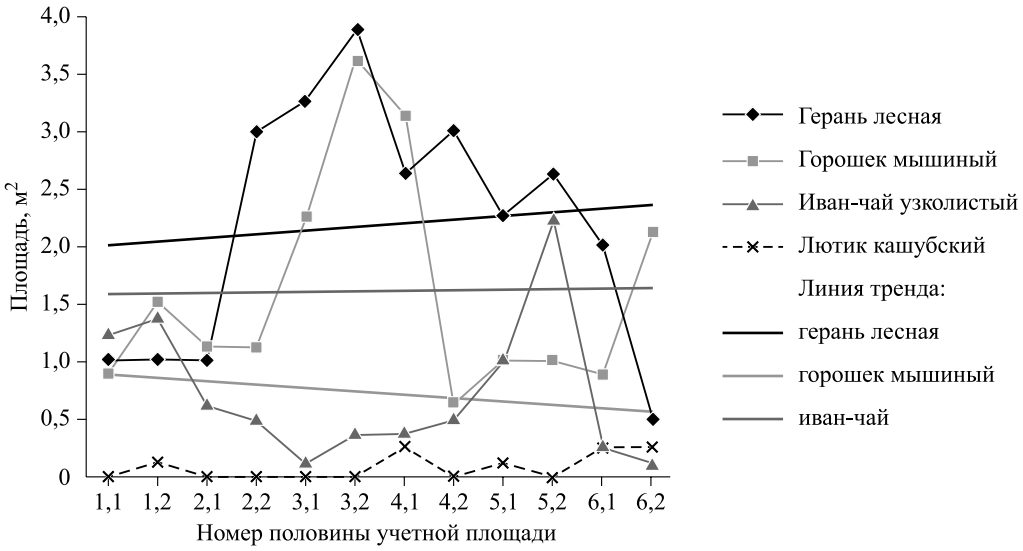

Рис. 3. Незначительное изменение суммарных площадей (м^2) основных кормовых растений тетерева по мере удаления от центра четных площадей.

с учетом ранее построенных графиков, показывающих незначительное увеличение площади злаков, марьянника и клевера лугового от центра местообитаний тетеревов к периферии, при обратной тенденции для подмаренника, можно заключить о фоновой роли данных видов растений в местообитаниях тетерева. Резкое уменьшение площади, занимаемой ястребинкой от центра местообитаний тетеревов к периферии, свидетельствует о более высокой значимости данного вида растения при выборе местообитаний тетеревами. Данный вывод подтверждается и указанной О. С. Русаковым (1963) встречаемостью ястребинки в питании тетерева (19–48 %).

Такие растения, как земляника, иван-чай, лютик, щавель, полностью отсутствуют на некоторых учетных площадях. Это свидетельствует о том, что они не являются определяющим фактором при выборе тетеревами местообитаний, а также о том, что тетерев может обходиться без них в своем рационе. Вероятно, данные растения играют лишь дополнительную роль в питании тетерева, хотя на отдельных участках земляника может покрывать значительную площадь, а также занимать наибольшую долю в питании тетерева (32–71 %) (Русаков, 1963). Герань, горошек, зверобой имеют средние показатели проективного покрытия.

Следует отметить проявившийся на основании собранных данных антагонизм между площадями, занимаемыми злаками и марьянником дубравным, что указывает на схожие экологи-

ческие ниши злаков и марьянника в условиях исследованных местообитаний тетерева. Это наблюдение подтверждается данными других авторов, исследовавших растения живого напочвенного покрова (Сергиенко, 2013), при том, что увеличение уровня освещенности позволяет злакам вытеснять марьянник (Балухта, 2023).

Анализируя степень варьирования значений проективных покрытий, следует отметить, что самые высокие средние площади и наименьший размах варьирования наблюдаются у злаков (среднее 93.01 м^2, пределы варьирования – 20.58 м^2). Это подтверждает вывод о доминирующей роли злаков в питании тетерева, что согласуется с данными О. С. Русакова (1963) (30–52 %). У остальных растений наблюдается больший размах варьирования площадей между участками. В абсолютном выражении наибольший размах у марьянника дубравного – 37.13 м^2, в относительном – у щавеля, иван-чая, герани, лютика, земляники, марьянника (в порядке убывания). Несколько меньше у клевера и ястребинки. Это указывает как на мозаичность распределения этих растений на учётных площадях, так и на недостаточность собранных данных.

Наибольшее видовое разнообразие кормовых растений отмечено на УП 2 – 11 видов, наименьшее – на УП 5 – 8 видов (не считая злаки). В среднем на 4 учетных площадях произрастает 10 ± 1 видов кормовых растений. Таким образом, данные значения представляют собой диапазон видов кормовых растений, в пределах которого способна существовать популяция тетерева.

Фитомасса видов живого напочвенного покрова. Расчетные значения суммарных масс кормовых растений живого напочвенного покрова, а также эти массы отдельно по видам представлены в табл. 2.

Средняя доля массы кормовых растений от общей фитомассы всех учтённых видов составляет 67.1 ± 8 %. При этом наибольшее значение у УП 2 – 76.6 %, наименьшее у УП 5 – 55.7 %. Наибольшая масса кормовых растений живого напочвенного покрова отмечена на УП 3 – 70505 г (76.6 % от общей массы), а наименьшая – на УП 5 – 31189 г (55.7 % от общей массы). Данные значения ограничивают диапазоны благоприятной для обитания тетерева доли кормовых растений, а также их массы.

Встречаемость видов живого напочвенного покрова на исследованных учетных площадях показана в табл. 3. Наибольшая (более 50 %) встречаемость отмечена у подмаренника мягкого, купыря лесного, марьянника дубравного, ястребинки зонтичной, пырея ползучего, клевера лугового За исключением ястребинки, коэффициенты варьирования остальных названных видов менее 50 %. Это свидетельствует о том, что они довольно равномерно распределены по исследуемым местообитаниям тетерева и относятся к фоновым видам.

В случаях, когда средняя встречаемость вида составляет менее 10 %, стандартное отклонение превышает значение среднего, что свидетельствует о недостаточном размере выборки по данным видам. Таких видов определено 16 (34 %).

Коэффициент варьирования большинства видов (32 шт.) – менее 100 %, из них у 21 вида он находится в диапазоне от 50 до 100 %, а у остальных 11 видов – менее 50 %. Это свидетельствует о значительной изменчивости встречаемости большинства видов растений, а следовательно, и о мозаичности и высоком биологическом разнообразии исследуемых площадей. Можно утверждать, что данные местообитания тетерева удовлетворяют критериям местообитаний, выявленным ранее другими исследователями (Tyroller, 2019; Tost et al., 2022).

Степень освещенности учетных площадей. Вычисленные средние значения освещенности на учетных площадях приведены в табл. 4.

Наибольший уровень освещенности отмечен на УП 4 (3906 лк), наименьший – на УП 2 (883 лк).

Высокие значения стандартного отклонения (до 1900 лк) свидетельствуют о существенной неоднородности освещенности в пределах каждой учётной площади, что обусловлено высокой неоднородностью древесного полога и согласуется с данными других исследователей (Медведев и др., 2019).

Наблюдается положительная корреляция между освещенностью (УП 3 – максимальная, УП 2 – минимальная) и общей фитомассой растительности (УП 3 – максимальная, УП 2 – минимальная). Коэффициент корреляции (R) = 0.878. Аналогичная, но менее сильная

Таблица 4. Уровень освещенности под пологом древостоев на учетных площадях

Учетная площадь	Среднее значение прямой освещенности, лк	Коофициент вариации, %
УП 2	882.8 ± 383.9	44
УП 3	1644.9 ± 909.7	55
УП 4	3906 ± 1908	49
УП 5	991.9 ± 793.3	80

корреляция (R = 0.589) наблюдается между освещенностью и запасами кормовых растений. На основании этого можно сделать вывод о том, что в целом кормовая ценность исследованных участков формируется прежде всего под влиянием освещенности. При этом негативное влияние на развитие напочвенного покрова оказывает береза (*Betula* L.) при наличии елового подроста, за счет затенения покрова кронами деревьев, чего на учетных площадях не наблюдалось (Лебедева и др., 2007).

По уровню влияния освещенности на степень развития отдельных видов растений из кормовой базы тетерева все виды разделились на две группы:

– растения с положительным влиянием уровня освещенности на накопление ими биомассы: зверобой продырявленный (R = 0.915), иван-чай узколистный (R = 0.839), герань лесная (R = 0.798), горошек мышиный (R = 0.695), клевер луговой (R = 0.552), марьянник дубравный (R = 0.474).

– растения с отрицательным влиянием уровня освещенности на их развитие: земляника лесная (R = –0.786), ястребинка зонтичная (R = –0.677), злаки (R = –0.462), подмаренник мягкий (R = –0.370), лютик кашубский (R = –0.304).

Несмотря на положительное влияние повышения уровня освещенности на распространение герани лесной, в условиях открытого местообитания тетеревов (УП 1) она не встречается, однако в условиях Архангельской области произрастает на вырубках и на лугах (Бурова и др., 2012).

Следует отметить, что подмаренник, горошек мышиный, клевер и ястребинка отмечены в местообитаниях тетерева в Прибайкалье (Фетисов, 2010).

Все кормовые растения тетерева либо положительно, либо отрицательно реагируют на изменение уровня освещённости их местообитаний, что следует учитывать при ведении лесного хозяйства на территории обитания тетеревиных птиц.

Древостой и его таксационные характеристики. Таксационные показатели древостоев на учетных площадях приведены в табл. 5.

Находящиеся на исследованных участках деревья расположены группами, оставляя безлесные поляны. В этом можно убедиться на основании данных прямой освещенности.

Наибольший коэффициент варьирования освещенности свидетельствует о более выраженном групповом расположении деревьев на исследуемой территории. По данному показателю лидирует УП 5 (80 %), а наиболее плотный и равномерный древостой – на УП 2 (44 %). Вероятность встречаемости тетеревов в плотном березовом древостое крайне низкая.

В подтверждение результатов других авторов, в нашем исследовании тетерева не были встречены ни в плотных березняках, ни в ольшаниках. Их отсутствие может быть объяснено слабой развитостью напочвенного покрова и, как следствие, малым количеством кормовых растений. В свою очередь, открытые пространства избегаются тетеревами из-за высокого напочвенного покрова, препятствующего их передвижению и ограничивающего обзор окружающей обстановки. Данное утверждение позволяет понять причину встреч тетеревов под отдельно стоящими деревьями, угнетающими и, как следствие, снижающими высоту окружающего напочвенного покрова (Tyroller, 2019). Кроме того, на объекте исследования тетерева также не встречаются на открытых участках с естественной малой высотой растений напочвенного покрова, которые, как правило, имеют скудный видовой состав растительности, не удовлетворяющий их кормовым запросам.

Таким образом, хорошая просматриваемость территории и разнообразный напочвенный покров, включающий кормовые виды, соз-

Таблица 5. Таксационные характеристики древостоев на учетных площадях

Показатель	УП 2	УП 3 и 4	УП 5
Породный состав	8Б1Олс1Ивк	7Б2Ос1Ивк	9Б1Ивк
Средний диаметр, см	10.5	12.4	9.9
Средняя высота, м	8	9.7	9.8
Относительная полнота	0.5	0.5	0.7
Запас, м^3	59.21	64.80	68.35
Среднее расстояние между деревьями, м	2.8	3.2	2.5

Примечание. Б – береза, Ивк – ива козья (*Salix caprea* L.) форма кустарниковая, Олс – ольха серая (*Alnus incana* (L.) Moench), Ос – осина (*Populus tremula* L.).

дают в формирующихся разреженных березняках наиболее благоприятное для существования тетеревов сочетание условий среды.

При схожих расстояниях между деревьями запас древостоя на УП 5 выше, чем на УП 2, что обусловлено большей высотой древостоя при меньшем диаметре. Наибольшее расстояние между деревьями отмечено на УП 3 и 4 при запасе, схожем с УП 5, что обусловлено наличием на данных учетных площадях отдельных старых деревьев, имеющих крупные запасы древесины. Следствием этого, является и высокая освещенность территории, занятой древостоем.

Следует отметить УП 1, отличающуюся от остальных учетных площадей отсутствием древостоя (не считая одной ольховой куртины). Из кормовых растений здесь отсутствуют герань лесная, лютик кашубский, щавель обыкновенный и ястребинка зонтичная. Это свидетельствует о том, что наличие указанных растений не относится к определяющим факторам выбора тетеревами местообитаний, однако является индикатором лесных местообитаний. Данное утверждение в части ястребинки зонтичной несколько противоречит ранее сделанному выводу о ее определяющей роли при выборе тетеревами местообитаний. Однако возникшая нестыковка может быть объяснена существенным значением этого растения в питании тетерева именно в лесных сообществах, так как повышение уровня освещенности оказывает негативное влияние на рост ястребинки, о чем упоминалось ранее в рамках данного исследования. Полученный вывод подтверждается работами других исследователей (Рай, 2014).

Относительная равномерность распределения в местообитаниях тетерева остальных кормовых растений, не встреченных на УП 1, также подтверждает отсутствие у них существенного значения при выборе местообитаний.

Лютик кашубский и щавель обыкновенный также отсутствуют на некоторых лесных учетных площадях. Это подтверждает их малое значение в выборе тетеревами местообитаний.

Анализируя породный состав древостоя в местообитаниях, следует отметить, что тетерев на объекте исследования демонстрирует предпочтение к березовым насаждениям. Из 5 исследованных участков он был встречен только на УП 1 возле ольховой куртины, на остальных учетных площадях – под пологом или возле березняков, чаще всего на лесных полянах, хотя на некотором удалении от исследованных площадей имеются значительные площади ольховых и ивовых насаждений. При этом приуроченность тетеревов к березнякам в летний период не может быть обусловлена их питанием на березах, так как ранее проводившиеся исследования летнего рациона тетерева другими исследователями показали малую долю берез в летнем питании (Козлов, 2010; Фетисов, 2010; Миронов, 2013; Валуев, Загорская, 2014; Исаев, 2014; Курулюк, Наумкин, 2014; Roos et al., 2016; Baines et al., 2017; Белик, 2018; Медведько, 2019; Нейфельдт, 2019; Полежаев, 2019; Tyroller, 2019; Nopp-Mayr et al., 2020; Анненков, 2022). Нахождение здесь тетеревов не может быть объяснено непосредственно кормовой функцией березовых насаждений. На основании ранее выполненных исследований других авторов можно сделать вывод, что присутствие тетеревов в исследованных местообитаниях обусловлено высоким видовым разнообразием и относительно небольшой высотой растений напочвенного покрова.

Относительно древостоя полученные в ходе данного исследования результаты также согласуются с ранее проведенными исследованиями других авторов. В частности, на исследуемых участках отсутствуют резкие границы между лесом и полем, а также имеется их чередование, что свидетельствует о высокой протяженности опушки. Растительность в исследуемых местообитаниях тетерева разнообразная. Вблизи лесных участков располагаются открытые пространства. Наличие участков с низкой растительностью, но с сомкнутым пологом создает благоприятные защитные условия для тетеревов. Помимо этого, на УП 3 и 4 и недалеко от УП 2 и 5 имеются отдельные старовозрастные березы, которые развивались в условиях открытых пространств и изобилуют березовыми сережками, составляющими кормовую базу тетеревов в зимний период (Медведько, 2019).

Особенность данных исследованных площадей – полное отсутствие на довольно большом расстоянии вокруг них каких-либо крупных водоемов или болот. Это свидетельствует об ошибочности мнения других исследователей об обязательном присутствии водно-болотных угодий в местообитаниях тетеревов (Tyroller, 2019).

В табл. 5 показаны характеристики древостоя, обеспечивающие возможность существования популяции тетерева. На основании этих данных, а также по мере расширения объема исследований местообитаний тетерева может быть сформировано детальное описание всех характеристик условий среды для обитания тетеревиной популяции.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Доминирующими кормовыми растениями для тетерева являются ястребинка зонтичная, зверобой продырявленный, злаки, марьянник дубравный, клевер луговой, горошек мышиный, из них в лесных сообществах наиболее значима ястребинка зонтичная, отсутствующая на открытых местообитаниях. Герань лесная, земляника лесная, злаки, иван-чай узколистный, лютик кашубский, подмаренник мягкий, щавель обыкновенный относятся к дополнительным видам растений местообитаний тетерева.

По влиянию уровня освещенности на степень развития отдельных видов растений из кормовой базы тетерева все виды разделились на две группы:

– растения с положительным влиянием уровня освещенности на накопление ими биомассы: зверобой продырявленный, иван-чай узколистный, герань лесная, горошек мышиный, клевер луговой, марьянник дубравный;

– растения с отрицательным влиянием уровня освещенности на их развитие: земляника лесная, ястребинка зонтичная, злаки, подмаренник мягкий, лютик кашубский.

При высоком проективном покрытии кормового растения (злаки, марьянник) его вариации не способны оказать существенного влияния на выбор тетеревами местообитания. При этом увеличение площади растений с меньшим проективным покрытием (подмаренник, ястребинка), но с большей долей участия в питании тетерева оказывается существенным фактором выбора тетеревами местообитаний.

Растениями с наибольшей встречаемостью являются подмаренник мягкий, купырь лесной, марьянник дубравный, ястребинка зонтичная, пырей ползучий. За исключением ястребинки остальные виды равномерно распределены по учетным площадям.

Присутствие тетеревов в исследованных местообитаниях обусловлено высоким видовым разнообразием, мозаичностью и небольшой высотой напочвенного покрова

В ходе исследования определены характеристики местообитания тетерева, обусловливающие возможность существования тетеревиной популяции:

– доля кормовых растений в общей фитомассе в местообитаниях тетерева составляет 55–77 %;

– число видов кормовых растений – минимум 8–11;

– запас кормовых растений живого напочвенного покрова составляет 5.9–12.24 кг/га;

– коэффициент варьирования освещенности в местообитаниях тетерева – не менее 44 %;

– наличие основных видов кормовых растений, распределенных по степени снижения уровня их важности при выборе тетеревами лесных местообитаний (диапазон их доли в фитомассе всех кормовых растений, %): ястребинка зонтичная (2.6–25.6), злаки (24.7–42.5), зверобой продырявленный (2.1–3.5), марьянник дубравный (9.3–58), клевер луговой (1.5–15.3), горошек мышиный (0.4–1.4);

– наличие молодых древостоев с преобладанием березы с относительной полной 0.5–0.7, средней высотой 8–9.8 м, средним диаметром 9.9–12.4 см с групповыми расположениями деревьев и наличием лесных полян.

Обобщая вышесказанное, можно сделать вывод, что определяющим фактором при выборе местообитания тетеревами является видовой состав напочвенного покрова, определяющий наличие/отсутствие кормовой базы. Затем идут защитные условия местности, которые заключаются в небольшой высоте напочвенного покрова и наличии древесного полога, укрывающего тетеревов от пернатых хищников. Вместе с тем могут складываться и оптимальные кормовые условия при неблагоприятных защитных условиях, которые иногда посещаются отдельными птицами в основном из-за наличия здесь муравейников. Имеет место и обратная ситуация, когда доступны оптимальные защитные условия при отсутствии достаточной кормовой базы (высокополнотные березовые насаждения), которые тетеревами практически не посещаются.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Анненков В. Г. Материалы по питанию тетеревиных птиц в Карелии // Рус. орнитол. журн. 2022. Т. 31. № 2222. С. 3808–3815.

Балухта Л. П., Ерохин А. В., Балашкевич Ю. А. Динамика парцеллярной структуры фитоценоза после проведения выборочных санитарных рубок в елово-сосновом насаждении // Изв. СПбЛТА. 2023. Вып. 246. С. 232–248.

Белик В. П. Полевой тетерев *Lyrurus tetrix* на юге России: история, современное распространение и биология // Рус. орнитол. журн. 2018. Т. 27. № 1579. С. 1174–1182.

Бурова Н. В., Тараканов А. М., Дроздов И. И., Кононов О. Д., Гельфанд Е. Д. Влияние опушечного эффекта на состояние отдельных компонентов лесных биогеоценозов // Лесн. вестн. 2012. № 4 (87). С. 19–22.

Валуев К. В., Загорская В. В. К рациону питания тетерева *Lyrurus tetrix* в Башкирии // Материалы по флоре и фауне Республики Башкортостан. 2014. № 5. С. 26–27.

Грязькин А. В. Недревесная продукция леса: учеб. для вузов, 2-е изд., стер. СПб.: Лань, 2021. 248 с.

Ердаков Л. Н., Телеппев В. Г. Динамика тетеревиных птиц (*Tetraoninae* Vigors, 1825) Западной Сибири. Анализ многолетней цикличности. Germany: Lambert Acad. Publ., 2015. 188 с.

Исаев А. П. Тетеревиные птицы Якутии: распространение, численность, экология: автореф. дис. … д-ра биол. наук: 03.02.04. Новосибирск: Ин-т сист. и экол. животн. СО РАН, 2014. 22 с.

Козлов В. М. Влияние различных способов рубок леса на среду обитания и популяции охотничьих животных европейской тайги. Киров: Вятск. гос. с.-х. акад., 2010. 150 с.

Козлов В. М. Типология охотничьих угодий с основами охотустройства: учеб. пособие. СПб.: Лань, 2022. 256 с.

Курулюк В. М., Наумкин Д. В. Динамика численности и некоторые особенности биологии тетеревиных птиц (Tetraonidae) в заповеднике «Басеги» // Вестн. Перм. гос. ун-та. Сер.: Биол. 2014. № 3. С. 27–32.

Лебедева В. Х., Тиходеева М. Ю., Ипатов В. С. Сравнительная оценка влияния деревьев на напочвенный покров в березняках черничных // Бот. журн. 2007. Т. 2. № 5. С. 681–702.

Магасумова А. Г. Влияние размера вырубаемых площадок при рубках обновления на распределение надземной фитомассы живого напочвенного покрова по ценотипам // Леса России и хоз-во в них. 2016. № 2 (57). С. 42–47.

Мартынов А. Н., Мельников Е. С., Ковязин В. Ф., Аникин А. С., Минаев В. Н., Беляева Н. В. Основы лесного хозяйства и таксация леса. СПб.: Лань, 2008. 372 с.

Медведев А. А., Тельнова Н. О., Кудиков А. В. Дистанционный высокодетальный мониторинг динамики зарастания заброшенных сельскохозяйственных земель лесной растительностью // Вопр. лесн. науки. 2019. Т. 2. № 3. С. 3–3.

Медведько Ю. С. Осенняя избирательность тетеревиных птиц заповедника «Брянский лес» по отношению к биотопам // Естественные и гуманитарные науки в современном мире: Материалы Всероссийской научно-практической конференции, Орел, 23–24 апреля 2019 г. Орел: Орлов. гос. ун-т им. И. С. Тургенева, 2019. С. 82–89.

Миронов В. П. Основные компоненты питания тетерева // Вестн. охотовед. 2013. Т. 10. № 1. С. 90–95.

Нейфельдт И. А. Питание некоторых лесных птиц Южной Карелии // Рус. орнитол. журн. 2019. Т. 28. № 1781. С. 2639–2655.

Полежаев А. Б. Особенности питания тетеревиных птиц // Лесн. вестн. 2019. Т. 23. № 5. С. 68–75.

Рай Е. А. Изменение видового разнообразия фитоценозов после сплошных рубок // ИВУЗ. Лесн. журн. 2014. № 3 (339). С. 34–44.

Русаков О. С. Корма тетеревиных птиц южной тайги Западной Сибири // Орнитология. 1963. Вып. 6. С. 133–151.

Сергиенко В. Г. Флористический состав живого напочвенного покрова в культурах ели европейской, выращиваемых с целью получения высококачественной древесины // Изв. СПбЛТА. 2013. Вып. 205. С. 73–83.

Тиходеева М. Ю., Лебедева В. Х. Практическая геоботаника (анализ состава растительных сообществ): учеб. пособие. СПб.: СПбГУ, 2015. 166 с.

Фетисов А. С. Материалы по питанию тетерева *Lyrurus tetrix* в юго-восточной части Прибайкалья // Рус. орнитол. журн. 2010. Т. 19. № 579. С. 1087–1121.

Чижов Б. Е., Шишкин А. М., Кулясова О. А. Сукцессии живого напочвенного покрова в культурах сосны обыкновенной, созданных на вырубках разнотравных березняков лесостепи Западной Сибири // Вестн. Алтай. гос. агр. ун-та. 2016. № 3 (137). С. 96–102.

Baines D., Richardson M., Warren P. The invertebrate diet of Black Grouse *Tetrao tetrix* chicks: A comparison between northern England and the Scottish Highlands // Bird Study. 2017. V. 64. Iss. 2. P. 117–124.

Cukor J., Linda R., Andersen O., Eriksen L. F., Vacek Z., Riegert J., Šálek M. Evaluation of spatio-temporal patterns of predation risk to forest grouse nests in the central European mountain regions // Animals. 2021. V. 11. Iss. 2. Article number 316. 16 p.

Jahren T., Storaas T., Willebrand T., Moa P. F., Hagen B. R. Declining reproductive output in capercaillie and black grouse – 16 countries and 80 years // Animal Biol. 2016. V. 66. N. 3–4. P. 363–400.

Nopp-Mayr U., Zohmann-Neuberger M., Tintner J. Kriechbaum M., Rosenberger R., Nopp H., Smidt E. From plants to feces: pilot applications of FTIR spectroscopy for studies on the foraging ecology of an avian herbivore // J. Ornithol. 2020. V. 161. P. 203–215.

Reimoser S., Reimoser F. Birkhuhn-Habitatbewertung (GIS Modellierung) als Grundlage für Habitatverbesserung-erhaltung sowie Bestandsstützung/Wiedereinbürgerung des Birkwildes im Waldviertel. Publ. by Wildlife Info (Online Ed.), 2015. 111 p.

Roos S., Donald C., Dugan D., Hancock M. H., O'Hara D., Stephen L., Grant M. Habitat associations of young Black Grouse *Tetrao tetrix* broods // Bird Study. 2016. V. 63. N. 2. P. 203–213.

Tost D., Strauß E., Jung K., Siebert U. Impact of tourism on habitat use of black grouse (*Tetrao tetrix*) in an isolated population in northern Germany // Plos One. 2020. V. 15. Iss. 9. Article number e0238660.

Tost D., Ludwig T., Strauss E., Jung K., Siebert U. Habitat selection of black grouse in an isolated population in northern Germany – the importance of mixing dry and wet habitats // PeerJ. 2022. V. 10. Article number 14161.

Tyroller F. Birkwildprojekt im Donaumoos: Untersuchungen zur Ansiedelung von in Volieren gezüchtetem Birkwild in einer Kulturlandschaft: DSc Dissertation. Universitätsbibliothek der Ludwig-Maximilians-Universität. München, 2019. 231 p.

Warren P., Baines D., Richardson M. Black Grouse *Tetrao tetrix* nest-site habitats and fidelity to breeding areas in northern England // Bird Study. 2012. V. 59. N. 2. P. 139–143.

White P. J. C., Warren P., Baines D. Forest expansion in Scotland and its potential effects on Black Grouse *Tetrao tetrix* conservation // For. Ecol. Manag. 2013. V. 308. P. 145–152.

White P. J. C., Warren P., Baines D. Habitat use by Black Grouse *Tetrao tetrix* in a mixed moorland-forest landscape in Scotland and implications for a national afforestation strategy // Bird Study. 2015. V. 62. Iss. 1. 13 p.

THE ROLE OF SPECIES COMPOSITION AND STRUCTURE OF GROUND COVER IN THE SPATIAL DISTRIBUTION OF GROUSE HABITATS

M. A. Novikova, Ya. A. Novikov

Saint Petersburg State Forest Engineering University
Institutsky pereulok, 5, Saint Petersburg, 194021 Russian Federation

E-mail: masch.novikova@yandex.ru, st085879novikov@gmail.com

It has been established that the black grouse (*Lyrurus tetrix* (Linnaeus)), when choosing a habitat, is primarily oriented to the presence of a wide variety of forage plants (at least 8–11 species) that can meet the needs of both adults and young at different stages of development. At the same time, the share of fodder plants in the total phytomass of the grass and shrub layer should be at least 55–77 %. In addition, the most important factor is the optimal protective properties of habitats – low and sparse herbage improves visibility and maneuverability, and the mosaic alternation of edges and glades provides shelter from raptors. The presence of tree canopy also provides protection from predators. We quantified the threshold values of forage plant reserves, light availability under the forest canopy, and stand characteristics (closeness, height, and diameter), which can maintain a viable black grouse population. Quantitative indicators of species diversity, proportion of forage plants, phytomass reserves, lighting and stand structure necessary to maintain a viable black grouse population were identified. It was found that in case of predominance of one of the factors (either only forage base or only protective conditions) optimal habitats of the species are not formed. The most attractive habitats are those with a mosaic combination of open and closed areas that provide all the ecological needs of the species. The results can be used to optimize black grouse forest habitats by preserving biotope mosaic, maintaining the necessary level of illumination, and enriching the forage base.

Keywords*: black grouse, habitat, forage base, vegetation structure, forage plants, illumination, population viability.*

How to cite: *Novikova M. A., Novikov Ya. A.* The role of species composition and structure of ground cover in the spatial distribution of grouse habitats // *Sibirskij Lesnoj Zurnal* (Sib. J. For. Sci.). 2025. N. 1. P. 69–80 (in Russian with English abstract and references).