

ФЕДЕРАЛЬНОЕ ГОСУДАРСТВЕННОЕ БЮДЖЕТНОЕ УЧРЕЖДЕНИЕ
НАУКИ
«ФЕДЕРАЛЬНЫЙ НАУЧНЫЙ ЦЕНТР БИОРАЗНООБРАЗИЯ НАЗЕМНОЙ
БИОТЫ ВОСТОЧНОЙ АЗИИ»
ДАЛЬНЕВОСТОЧНОГО ОТДЕЛЕНИЯ РОССИЙСКОЙ АКАДЕМИИ НАУК

На правах рукописи

МАСЛОВСКАЯ ЕКАТЕРИНА ЮРЬЕВНА

**ОРГАНИЗАЦИЯ И ФУНКЦИОНИРОВАНИЕ ТАКСОЦЕНОВ
ЗЕМЛЕРОЕК ОСТРОВА САХАЛИН**

1.5.15 – Экология (биологические науки)

ДИССЕРТАЦИЯ

на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

Научный руководитель:

д.б.н., профессор
Нестеренко Владимир Алексеевич

ВЛАДИВОСТОК – 2022

ОГЛАВЛЕНИЕ

ВВЕДЕНИЕ.....	3
ГЛАВА 1. МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ	9
ГЛАВА 2. ЛАНДШАФТНО-БИОТОПИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАЙОНА ИССЛЕДОВАНИЙ.....	19
ГЛАВА 3. ФОРМИРОВАНИЕ И ВИДОВАЯ СТРУКТУРА ТАКСОЦЕНОВ ЗЕМЛЕРОЕК О. САХАЛИН	24
3.1. Понятие таксоцены	24
3.2. Видовой состав	26
3.3. История формирования	34
3.4. Видовая структура таксоценов.....	38
ГЛАВА 4. ДИНАМИКА ТАКСОЦЕНОВ ЗЕМЛЕРОЕК.....	42
4.1. Динамика таксоцены землероек на севере Сахалина	42
4.2. Динамика таксоцены землероек на юге Сахалина	50
4.3. Динамика таксоцены землероек Центрального Сахалина.....	58
4.4. Сравнительный анализ динамики таксоценов	64
ГЛАВА 5. МЕХАНИЗМЫ РЕГУЛЯЦИИ ЧИСЛЕННОСТИ.....	68
5.1. Влияние погодно-климатических факторов	68
5.2. Плодовитость.....	73
5.3. Степень резорбции и доля холостых среди перезимовавших самок	81
5.4. Половое созревание сеголеток	86
5.5. Доля самцов среди перезимовавших особей.....	96
5.6. Доля перезимовавших особей среди всех землероек и доля самцов среди сеголеток	101
ВЫВОДЫ.....	105
СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ.....	107

ВВЕДЕНИЕ

Актуальность исследования. Изучение закономерностей организации и функционирования сообществ и принципы сосуществования видов является важным фундаментальным направлением экологии, но недостаточно разработанным. Кризис концепции расхождения ниш и конкурентного исключения (Гиляров, 2007) поставил под сомнение возможность решения проблем организации биотических сообществ (McGill et al., 2007) и потребовал новых подходов (Васильев, 2019). Одним из таких подходов является переключение внимания с затруднительного анализа сообществ в классическом понимании на изучение корректно выделенных их фрагментов (Васильев и др., 2010) и в первую очередь многовидовых ассоциаций близкородственных видов. Среди млекопитающих удобными объектами для изучения являются таксоцены землероек (Нестеренко, 1999а, б; Локтионова и др., 2016; Нестеренко, Локтионова, 2017).

Для успешности выяснения закономерностей организации таксоценов особое значение приобретает сравнительный метод (Роговин, 1999). В случае землероек для анализа используют географически удаленные и отличающиеся по видовому составу таксоцены, хотя обнаружение общих закономерностей структурирования более вероятно при сравнении достоверно разных таксоценов с одинаковой видовой структурой. Идеальным модельным регионом для этого является о. Сахалин. Его изолированность – гарантия сохранения по всей территории острова близких по видовой структуре сообществ мелких млекопитающих, а географическое положение и размеры острова обеспечивают достоверные различия южного, центрального и северного таксоценов землероек (Нестеренко, Бурковский, 2019).

Степень разработанности темы. Термин «таксоцен» был предложен Дж. Хатчинсоном (Hutchinson, 1957), а введен в науку А.

Ходоровским, который считал таксоценом все «ассоциации определенных систематических групп» (Chodorowski, 1959. P. 53).

Давая теоретический анализ понятия «таксоцен», И.И. Николаев подчеркивал, что «всякий таксоцен представляет собой комплекс видовых популяций и его общая функция в экосистеме определяется совокупным эффектом составляющих его компонентов» (Николаев, 1977. С. 52). Одни, трактуя таксоцен, как «совокупность членов одного таксона в сообществе», считали, что он «не имеет функционально-экологического содержания» (Жерихин, 1994. С. 16). Другие считали, что таксоцены характеризуются сосуществованием таксономически близких видов, но «не их взаимодействием» (Stugren, 1972. P. 78). Изначальная неопределенность, а также двойственность термина, объединяющая филетический и экосистемный аспекты, вызвали неприятие ряда специалистов вплоть до отрицания реальности таксоценов (Жерихин, 1994).

Вызвано это было, однако, тем, что таксоценами стали называть формальные списки видов определенного таксона, которым «для удобства работы» (Озерский, 2009. С. 18) без всякого анализа и объяснения придавали неоправданное ценотическое толкование (Васильев и др., 2010; Нестеренко, Локтионова, 2017).

При отсутствии четкого определения и двойственности понятия, специалисты, сконцентрированные на исследовании таксона или только на изучении экосистемы в целом, сочли таксоцен размытым и малозначительным понятием (Хлебович, 2016), и в большинстве случаев и за рубежом отказались от его использования, заменив привычным «сообществом» с тем или иным таксономическим дополнением.

Необходимо было определиться с понятием «таксоцен» и его местом в ряду смежных понятий. Лишь в последние годы было предложено несколько трактовок термина (Хлебович, 2013; Васильев, 2019). В данной работе мы придерживаемся трактовки понятия таксоцена как исторически связанной с

определенным типом биогеоценозов надвидовой биосистемы, в которой каждая видовая популяция является частью многовидового сообщества, функционирующего в данных экосистемах как единое целое (Нестеренко, 1999а; Нестеренко и др., 2016; Масловская, Нестеренко, 2017).

Существует несколько объяснений сосуществования близких видов землероек (Michelsen, 1966; Охотина, 1974; Сергеев, Ильяшенко, 1991; Ohdaci, 1994; Churchfield et al., 1999; Нестеренко, 1999б; Сергеев, 2003, Шварц, 2004), но из-за сложности изучения этой группы животных, а также недостатком долговременных исследований, до сих пор нет единого представления о принципах формирования и закономерностях организации такоценов землероек, которые могут включать до 9 видов (Churchfield, 1990).

Цель и задачи исследования. Целью настоящей работы является выявление закономерностей организации и особенностей функционирования такоценов землероек на о. Сахалин. Для достижения цели были поставлены следующие задачи:

1. Определить видовой состав такоценов землероек в различных участках о. Сахалин и выяснить статус разных видов в структуре доминирования.
2. Провести сравнительный анализ динамики численности модельных такоценов землероек.
3. Выявить закономерности трансформации структуры такоценов землероек.
4. Изучить роль погодно-климатических факторов и внутривидовых показателей в регуляции численности такоценов и составляющих их видов.

Научная новизна. Впервые для Сахалина рассмотрены динамика численности землероек и структура доминирования такоценов по данным многолетнего мониторинга. Изучены особенности трансформации модельных такоценов землероек острова и выявлены

общие паттерны в иерархии доминирования. Для фоновых видов проведен анализ влияния внутривидовых и погодноклиматических показателей на динамику численности землероек. Выделены параметры, которые наиболее явно способствуют стабилизации численности землероек к концу летнего периода.

Теоретическая и практическая значимость работы. Полученные в результате исследования данные являются определенным вкладом в изучение островной териофауны и могут быть использованы в прогнозных оценках трансформации сообществ землероек. Результаты работы являются основой мониторинга землероек на Сахалине и применимы для проектирования природоохранных мероприятий.

Методология и методы исследования. Методология основывалась на использовании метода отлова землероек ловчими конусами (Шефтель, 2018) в ловчих заборчиках (Охотина, Костенко, 1974; Карасева и др., 2008).

Камеральная обработка материала и вскрытие проводились согласно стандартным методам работы с мелкими млекопитающими (Новиков, 1953; Онищенко и др., 2010; Тимошкина, 2012; Демидов, Демидова, 2017). Весь, собранный за время полевых работ, материал хранится в коллекции зоологического музея ДВФУ, г. Владивосток.

Обработка данных осуществлялась с использованием стандартных вычислений биологической статистики (Лакин, 1990). Анализ корреляционных связей осуществляли с помощью коэффициента корреляции Спирмена (r_s) при $p < 0,05$. Проверка выборок на однородность проведена с использованием G-критерия (Животовский, 1991). Также применялся кластерный анализ на основе количественных показателей, с определением Евклидова расстояния и последующим построением UPGMA дендрограмм. Для статистической обработки данных использовались пакеты программы Statistica 10.0. Расчет индексов

разнообразия проводили с помощью программ Species Diversity & Richness 2.5.

Личный вклад. В работе представлен материал, собранный на о. Сахалин за 2008–2014 гг. Автор принимал непосредственное участие в отлове и камеральной обработке пойманных землероек в ходе полевых исследований с 2012 г. по 2014 г. и Анализ данных, обсуждение и интерпретация результатов выполнены автором.

Положения, выносимые на защиту:

1. В таксоценах землероек формируется ядро, состоящее из лидер-доминанта и других видов фоновой группы, комбинация которых обуславливает регулярное воссоздание характерных только для этого таксоцена типов структуры доминирования.

2. Плотностно-зависимые механизмы регуляции численности не могут обеспечить эффективный контроль плотности популяций землероек, и он осуществляется на более высоком уровне организации, когда особи реагируют на общую численность землероек всех видов, составляющих таксоцен.

Степень достоверности результатов. Достоверность результатов обеспечена достаточным для статистического анализа объемом данных, полученных в результате долговременного мониторинга землероек в районе исследования. Данные, полученные разными взаимодополняющими методами, отображены в таблицах. Результаты работы опубликованы в научных рецензируемых журналах, что подкрепляет их достоверность экспертной оценкой.

Апробация работы. Результаты исследования представлены на ежегодной молодежной конференции-конкурсе ФНЦ Биоразнообразия ДВО РАН (Владивосток, 2016), XII Дальневосточной конференции по заповедному делу (Биробиджан, 2017), The 2nd International conference on Northeast Asia biodiversity (Baishan, China, 2019).

Публикации. По теме диссертации опубликованы 7 работ, в том числе 3 работы в рецензированных журналах, рекомендованных ВАК, из которых 2, индексируемых WoS.

Структура и объем работы. Диссертация состоит из введения, 5 глав, выводов и списка литературы. Список цитируемой литературы включает 180 источников, из которых 46 на иностранных языках. Диссертация изложена на 125 страницах, содержит 10 рисунков и 20 таблиц.

Благодарности. Автор выражает искреннюю признательность к.ф.-м.н. Б.К. Старостину за организацию полевых работ, к.б.н. О.А. Бурковскому за ценные советы, поддержку при выборе научного направления и предоставление данных по землеройкам, собранных до моего личного участия в экспедициях, а также сотруднику зоологического музея ДВФУ Т.Ю. Савко и всему экспедиционному отряду за неоценимую помощь в сборе и обработке материала. Благодарю научных сотрудников лаборатории териологии ФНЦ Биоразнообразия ДВО РАН д.б.н. И.С. Шереметьева и к.б.н. С.К. Холина за помощь в статистической обработке данных. За всестороннюю помощь и поддержку на разных этапах работы благодарю к.б.н. К.С. Масловского, Е.В. Милькину и моих родных и близких. Искреннюю благодарность автор выражает своему научному руководителю д.б.н., профессору В.А. Нестеренко.

ГЛАВА 1. МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Сбор материала осуществлялся в 2008–2014 гг. на о. Сахалин в трех районах, расстояние между которыми превышало 300 км (Рисунок 1).

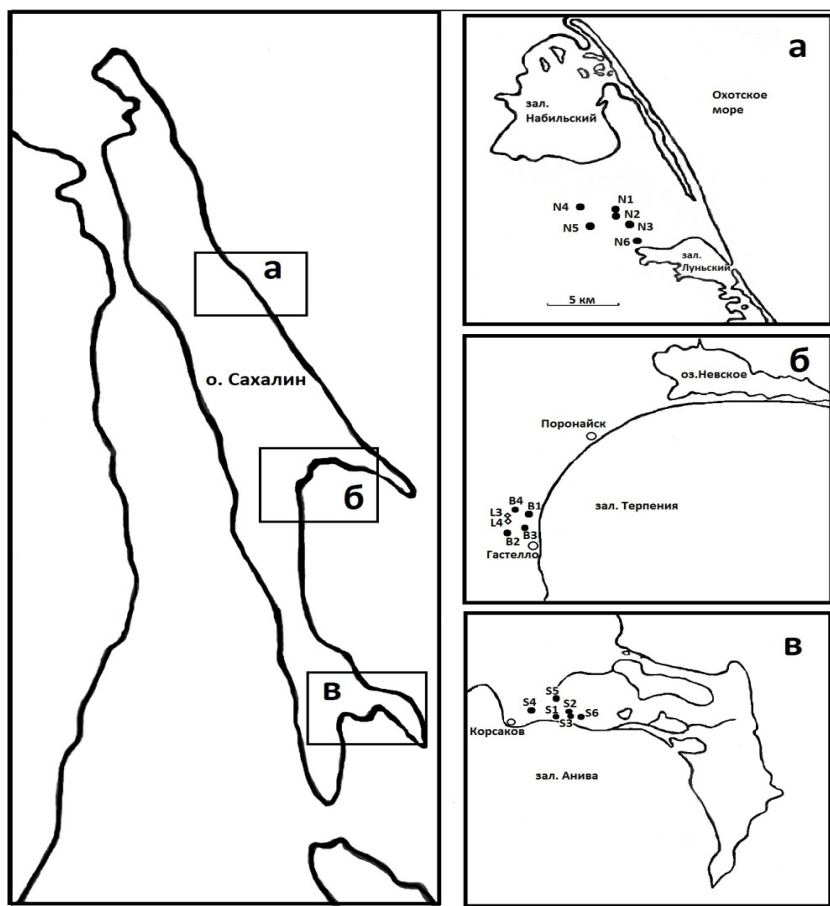


Рисунок 1 Размещение учетных станций на северном (а), центральном (б) и южном (в) мониторинговых участках о. Сахалин.

Северный мониторинговый участок располагался между Набильским и Луньским заливами. В пределах данного участка было заложено 6 станций (N1–N6), удаленных друг от друга на расстояние от 0,5 до 6 км (Таблица 1). Южный мониторинговый участок был заложен восточнее г. Корсаков близ побережья зал. Анива. Здесь, как и на северном участке, было заложено 6 станций (S1–S6) (Таблица 2). Третий участок располагался в центральной части острова в окрестностях пос. Гастелло, расположенного к югу от г. Поронайск близ побережья зал Терпения. Здесь были установлены 4 учетные станции (B1–B4), удаленных друг от друга на расстояние от 0,5 до 4 км (Таблица 3).

Таблица 1. Координаты учетных станций (N1–N6) и количество отработанных конусо-суток на северном мониторинговом участке о. Сахалин за период 2009–2014 гг.

Станция	Координаты	Количество конусо-суток					
		2009 15.08*	2010 22.08	2011 27.08	2012 28.08	2013 28.08	2014 29.08
N1	51°25'09"N, 137°20'52"E	180	320	500	280	320	180
N2	51°24'40"8"N, 137°21'09"5"E	180	400	700	320	360	180
N3	51°19'03"1"N, 137°21'32"5"E	180	360	550	280	320	180
N4	51°25'30"4"N, 137°18'19"5"E	150	320	700	280	320	180
N5	51°23'41"7"N, 137°19'26"4"E	180	320	400	280	320	180
N6	51°25'03"1"N, 137°22'15"5"E	180	280	700	280	320	180
Всего		1050	2000	3550	1720	1960	1080

Примечание. * Дата установки ловчей линии.

Таблица 2. Координаты учетных станций (S1–S6) и количество отработанных конусо-суток на южном мониторинговом участке о. Сахалин за период 2008–2014 гг.

Станция	Координаты	Количество конусо-суток						
		2008 19.07*	2009 23.07	2010 28.07	2011 02.08	2012 02.08	2013 01.08	2014 11.08
S1	46°38'07"N, 142°53'12"E	180	240	360	330	180	330	180
S2	46°38'01"N, 142°55'52"E	180	240	360	390	180	330	180
S3	46°37'43"N, 142°56'06"E	180	240	320	360	180	330	180
S4	46°39'42"N, 142°50'43"E	180	180	320	240	180	300	180
S5	46°41'28"N, 142°54'49"E	180	240	280	210	180	330	180
S6	46°36'52"N, 142°59'53"E	180	240	280	360	180	360	180
Всего		1080	1380	1920	1890	1080	1980	1080

Примечание. * Дата установки ловчей линии.

Таблица 3. Координаты учетных станций (В1–В4) и количество отработанных конусо-суток на центральном мониторинговом участке о. Сахалин в 2009–2013 гг.

Станция	Координаты	Количество конусо-суток				
		2009 05.08*	2010 11.08	2011 17.08	2012 18.08	2013 17.08
В1	49°07'40"N, 142°57'52"E	180	280	280	180	320
В2	49°07'05"N, 142°55'12"E	180	280	280	180	320
В3	49°07'18"N, 142°56'44"E	180	280	240	180	280
В4	49°07'35"N, 142°56'21"E	180	280	240	180	280
Всего		720	1120	1040	720	1200

Примечание. * Дата установки ловчей линии.

Ежегодно полевые работы проводились в один и тот же период, чтобы данные были корректно сравнимы. В среднем этот период приходился на август – начало сентября, т.к. численность землероек к концу лета достигает наиболее высоких показателей. Учет бурозубок осуществлялся отловом их в заборчики (Охотина, Костенко, 1974; Карасева и др., 2008). На каждой станции устанавливали полиэтиленовые заборчики длиной до 75 м, вдоль которых с двух сторон вкапывались ловчие конуса на расстоянии 3–5 м друг от друга. Для упрощения постановки заборчиков вместо металлических или полиэтиленовых конусов использовали обрезанные пластиковые бутылки объемом 1,5 л. Ловушки заполняли наполовину водой. Данные отловов пересчитывались на 100 конусов, и относительная численность каждого вида выражалась в особях на 100 конусо-суток (ос./100 к.-с.). Ежегодно на каждой станции отработывалось не менее 150 к.-с. (Таблицы 1, 2, 3). Суммарно отработано 26570 к.-с., и отловлено 4702 особи землероек 5 видов, относящихся к роду *Sorex*: *S. unguiculatus* Dobson, 1890 – бурозубка когтистая, *S. caecutiens* Laxmann, 1788 – бурозубка средняя, *S. gracillimus* Thomas, 1907 – бурозубка тонконосая, *S. minutissimus* Zimmermann, 1780 –

бурозубка крошечная и *S. daphaenodon* Thomas, 1907 – бурозубка темнозубая (Таблица 4). Одна особь бурозубки равнозубой *S. isodon* Turov, 1924 отловлена в центральной части Сахалина в приречном ольховнике в 2002 г. Поскольку в 2002 г. и 2005 г. на центральном мониторинговом участке применялись иные методы отлова (преимущественно канавки), полученные в эти годы данные не использовались для анализа динамики таксоцена, а учитывались лишь при сравнении его структурных вариантов. Формально являясь близкородственным для бурозубок видом, кутора обыкновенная *Neomys fodiens* (Pennant, 1771) (за период исследований было отловлено 3 особи на южном мониторинговом участке), по нашему мнению, не может рассматриваться как элемент таксоцена землероек в силу ярко выраженной экологической специфики (Нестеренко, 1999б; Нестеренко и др., 2016).

Таблица 4. Количество пойманных особей бурозубок за период мониторинга на трех участках о. Сахалин.

Вид	Северный	Центральный	Южный
<i>S. unguiculatus</i>	376	389	1014
<i>S. caecutiens</i>	793	187	714
<i>S. gracillimus</i>	460	168	467
<i>S. daphaenodon</i>	35	23	13
<i>S. minutissimus</i>	39	6	18

Учетные линии проверялись каждое утро, а во второй половине дня в базовом лагере проводили обработку собранного материала. По внешним признакам и строению зубной системы для каждой отловленной особи устанавливали видовую принадлежность. При вскрытии определяли пол животного. Добытых животных описывали по морфо-физиологическим параметрам: масса (г), длина тела (мм), длина головы (мм), высота уха (мм), длина хвоста (мм), длина ступни (мм), размер семенников и длина рогов матки (мм). У беременных самок считали количество эмбрионов с пометкой

о наличии резорбции, у рожавших – количество плацентарных пятен. В большинстве случаев выявить плацентарные пятна не удастся, т.к. у самок землероек после рождения детенышей плацентарные пятна исчезают в течение нескольких дней (Докучаев, 1990). При этом изменяются размеры и форма матки, что в свою очередь позволяет отличить взрослых размножающихся особей, а также холостых – перезимовавшие самки, которые на момент отлова еще не вступили в репродукцию, от молодых (сеголеток) (Масловская, Нестеренко, 2017). За холостых принимали самок с признаками перезимовавших особей, но при этом с отсутствием эмбрионов, плацентарных пятен и лактации. Линейные размеры измеряли электронным штангенциркулем SR-44. Массу измеряли электронными весами марки CS-100 с точностью до 0,01 г. Тушку с черепом и этикеткой с порядковым номером и номером площадки, на которой была отловлена землеройка, фиксировали в 70% спирте. Все данные по каждому отловленному животному вносили в полевой журнал, а затем в таблицы Excel.

Весь собранный за время экспедиций материал хранится в коллекции зоологического музея ДВФУ, г. Владивосток.

Половозрелых особей данного года рождения мы разделили на две группы: «готовые к размножению сеголетки» и «размножающиеся сеголетки». О готовности молодых самок к вступлению в размножение свидетельствовало помутнение матки до полной потери прозрачности и увеличение ее размеров в 1,5–2 раза по сравнению с другими самками-сеголетками. На поверхности матки увеличивались в объеме кровеносные сосуды, что делало их наиболее заметными. Полагаясь на утверждение В.А. Нестеренко (1999б) о том, что показатели массы половозрелых сеголеток занимают промежуточное положение между показателями неполовозрелых сеголеток и перезимовавших особей, при отнесении землероек к той или иной репродуктивной группе мы учитывали их массу тела. Среднее значение массы тела готовых к размножению самок-сеголеток для когтистой бурозубки составляло 10,2 г, для средней бурозубки – 5,4 г, тонконосой – 3,9

г. Самок-сеголеток с подобными признаками и имеющих изменения репродуктивной системы, указанные выше, относили к группе «готовые к размножению сеголетки». В группу «размножающиеся сеголетки» включали беременных, а также кормящих самок данного года рождения. Сеголеток, у которых структура матки была бугристой, неоднородной, с плацентарными пятнами или заметными сгустками спермы, относили также к этой группе.

Для землероек вступление в репродукцию сеголеток характерно преимущественно для самок, тогда как молодые самцы участвуют в размножении редко (Докучаев, 1990; Нестеренко, 1999б; Киселев, Ямборко, 2014 и др.). Хотя обычно о вступлении самцов-сеголеток в репродукцию свидетельствует увеличение семенников, а также общей массы тела, одних этих признаков недостаточно для того, чтобы достоверно установить факт их участия в размножении. Вероятно, следует говорить лишь о половом созревании самцов в год их рождения. За весь период наших исследований на о. Сахалин готовые к размножению самцы-сеголетки зарегистрированы для средней бурозубки дважды, а для когтистой и тонконосой бурозубок – по одному разу. В связи с этим репродуктивная активность сеголеток в данной работе рассматривается и анализируется только для самок (Масловская, Нестеренко, 2017).

В работе использовали показатели, характеризующие репродуктивную активность землероек.

Уровень плодовитости рассчитывался по формуле:

$$\frac{\sum(\text{количество эмбрионов у самки})}{\sum(\text{количество беременных самок})}$$

В числитель помимо эмбрионов включали и количество плацентарных пятен, обнаруженных у взрослых самок. Учитывались только взрослые перезимовавшие самки.

Степень резорбции, которая выражает количество резорбированных эмбрионов на одну беременную самку, у которой отмечалось такое отклонение, рассчитывалась по формуле:

$$\frac{\sum(\text{количество резорбированных эмбрионов})}{\sum(\text{количество самок с резорбциями})}$$

Для показателя «доля холостых самок» мы брали, выраженное в %, отношение количества холостых перезимовавших самок к общему количеству перезимовавших самок.

Помимо популяционных показателей рассмотрено влияние на численность и структуру таксоценов землероек погодно-климатических факторов. Используются сведения о метеорологических характеристиках (Таблица 5) за период 2008–2016 гг. по данным наблюдений метеорологических станций (ГМС) г. Корсаков и г. Ноглики. Материалы были предоставлены ФГБУ «Сахалинское управление по гидрометеорологии и мониторингу окружающей среды». В анализ включены следующие показатели для севера (_n) и юга (_s) острова: среднегодовая температура воздуха (ANT_n; ANT_s); средняя температура воздуха за август (AUT_n; AUT_s); средняя температура воздуха за январь (JAT_n; JAT_s); наибольшая высота снежного покрова (MAX_n; MAX_s); количество дней со снежным покровом (NSN_n; NSN_s); количество дней со дня схода снега до начала отлова (FSN_n; FSN_s); годовое количество осадков (SMR_n; SMR_s); количество осадков в мае (MAR_n; MAR_s); количество осадков в июне (JNR_n; JNR_s); количество осадков в июле (JUR_n; JUR_s); количество осадков в августе (AUR_n; AUR_s); количество осадков в сентябре (SER_n; SER_s). Для показателя «Количество дней со дня схода снега» подсчитывали число дней со дня схода снега до 01.09 каждого года – средней даты начала отлова.

Таблица 5. Погодно-климатические показатели (пояснения в тексте) за 2008–2016 гг. на севере и юге о. Сахалин.

Показатели	2008	2009	2010	2011	2012	2013	2014	2016
ANT_n (°C)	0,1	-0,2	-0,4	0,2	0,1	0,4	0,2	-1,2
AUT_n (°C)	14,3	14,2	16,5	15,8	17,4	15,4	17	15,5
JAT_n (°C)	-19,4	-14,4	-15,5	-14	-15,3	-18,1	-20,2	-17,7
MAX_n (см)	109	108	119	129	118	129	101	55
NSN_n (см)	166	176	198	184	163	182	188	187
FSN_n (дни)	122	119	103	98	127	98	120	112
SMR_n (мм)	669,8	857,8	880,9	819,6	595,1	1030	815,3	787,8
MAR_n (мм)	76	29,4	61	29,2	13,5	89,7	75,5	107,7
JNR_n (мм)	17,2	60,8	13,1	57,6	12,8	51,2	127	37,9
JUR_n (мм)	26,2	26	119,4	64,6	95,6	22,1	39	5,9
AUR_n (мм)	79,9	141,1	133,4	123,1	92,5	175,7	89	295
SER_n (мм)	71	159,2	110	100,7	48	42,8	67,1	36,9
ANT_s (°C)	4,3	4,1	4,8	4,5	3,7	4,3	4,3	3,4
AUT_s (°C)	16,6	16,8	20,1	18,9	18	17,6	17,9	19,4
JAT_s (°C)	-11,2	-6	-6,9	-8,4	-9,7	-11,2	-11	-10,5
MAX_s (см)	46	63	74	52	79	62	41	45
NSN_s (см)	100	154	131	141	136	131	115	146
FSN_s (дни)	154	135	129	154	137	145	156	153
SMR_s (мм)	697,3	979,6	1141,2	799,4	1013,1	908	713,3	876
MAR_s (мм)	83,5	47,8	57,3	81,2	92,7	33,9	53,8	73,3
JNR_s (мм)	41,8	178,9	68,4	90,9	22,9	35,6	74,4	67,9
JUR_s (мм)	66,7	152,5	294,6	46,2	114	11,4	90,1	133,9
AUR_s (мм)	148,7	144,2	76,2	65,7	165,3	287,8	98	150,7
SER_s (мм)	79,4	36,6	129,7	142,6	161,7	71	96,2	121,2

Анализ корреляционных связей показателей осуществляли с помощью коэффициента корреляции Спирмена (r_s). Отметим, что в случае половозрелых сеголеток, которые повсеместно составляют малую часть от общего количества отлавливаемых землероек, получить большое количество

статистически значимых (при $p < 0,05$) корреляций в ежегодных выборках практически невозможно. Учитывая это, мы принимали во внимание и значения коэффициентов корреляции выше 0,5, которые хотя и не являются строго доказательными, но также свидетельствуют о наличии связи между теми или иными параметрами.

Анализ структурных изменений в таксоценах землероек осуществлялся с учетом количества видов, их относительной численности и степени доминирования. Степень доминирования оценивали с помощью выраженного в % индекса доминирования (ИД), который отражал долю конкретного вида землероек в таксоцене. В работе использовали следующую классификацию: абсолютный доминант – доля участия в выборке более 50%, доминант – 30–49%, субдоминант – 10–29%, второстепенный – менее 10% (Нестеренко и др., 2016; Локтионова и др., 2016).

Для характеристики таксоцена землероек и при сравнении его структурных вариантов были использованы индексы Шеннона (H) и Симпсона (I), расчет которых проводился с помощью программы Species Diversity & Richness 2.5. Индекс Шеннона с учетом обилия редких видов характеризует весь видовой состав. Почти не зависит от величины пробы и характеризуется нормальным распределением. Это дает возможность использовать обычные статистические методы для проверки значимости различий. Индекс Симпсона слабо зависит от видового богатства. Более чувствителен к доминирующей группе и, соответственно, чем сильнее доминирование одного или нескольких видов, тем больше его величина. В тексте использованы следующие обозначения: t – критерий Стьюдента, t_{st} – стандартное (табличное) значение критерия Стьюдента, p – вероятность ошибочной оценки. Различия считались значимыми при $p < 0,05$.

С целью проверки корректности использования для межгодового сравнения суммированных данных по отловам на разных станциях была проведена проверка выборок на однородность по соотношению численности составляющих таксоцен видов землероек с использованием G-критерия

(Животовский, 1991). Для выяснения степени различий выборок применялся кластерный анализ на основе количественных показателей, с определением Евклидова расстояния и последующим построением UPGMA дендрограмм. Для статистической обработки данных, включая компонентный анализ, использовались пакеты программы Statistica 10.0.

ГЛАВА 2. ЛАНДШАФТНО-БИОТОПИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАЙОНА ИССЛЕДОВАНИЙ

Сахалин – самый крупный остров Северной Пацифики, протяженность которого в меридианном направлении (от м. Крильон на юге до м. Елизаветы на севере) составляет 948 км. Омывают остров Охотское море на западе и Японское море на юго-западе. От материка отделен Татарским проливом (Атлас...,1994).

Рельеф Сахалина неоднородный. Здесь встречаются равнины, низкогорья, холмы и горные хребты. Сильно выражены на острове морские равнины. В низовьях рек Набиль, Тымь, Поронай развиты озерно-дельтовые равнины.

Климат, сформированный под влиянием муссонов и системы морских течений, характеризуется холодной зимой и теплым, влажным летом (Земцова, 1968). Характерной чертой острова является наличие густой речной сети. В связи с особенностями циркуляции воздушных масс в юго-восточной части Тихого океана через Сахалин ежегодно проходят тайфуны. Это приводит к регулярному затоплению пойм при разливах рек.

Большая протяженность острова предопределяет разнообразие погодно-климатических условий. Средняя температура на севере острова в январе $-19,5^{\circ}\text{C}$, в августе $+14,5^{\circ}\text{C}$. Годовая сумма осадков составляет около 700 мм, а в отдельные годы может достигать 1000 мм. Характерен высокий снежный покров, который устанавливается в начале ноября высотой 50 см, но может и превышать 130 см (Таблица 5). Разрушение снежного покрова происходит через 160–170 дней – в начале мая.

Средняя температура января в южном мониторинговом участке составляет -12°C , августа $+20^{\circ}\text{C}$. Годовая сумма осадков превышает 800 мм. При этом в период исследований максимальный годовой показатель составлял 1141,2 мм, а минимальный – менее 700 мм (Таблица 5).

Образование устойчивого снежного покрова происходит в ноябре, а его средняя высота составляет 50 см. Сохраняется в течение 140–160 дней.

В Центральной части Сахалина средняя температура зимой составляет $-14,8^{\circ}\text{C}$, летом – $+12,8^{\circ}\text{C}$. Годовая сумма осадков – 790 мм; образование постоянного снежного покрова происходит в ноябре, он достигает до 50 см высоты и сохраняется до 180 дней (Научно-прикладной..., 1990).

Повсеместно учетные станции закладывались преимущественно в лесном типе растительности. На северном мониторинговом участке основную территорию занимали елово-пихтовые леса, представленные елью аянской (*Picea jezoensis*) и пихтой сахалинской (*Abies sachalinensis*), с присутствием лиственницы Гмелина (*Larix gmelinii*) или темнохвойные леса, переходящие в багульниковые лиственничники. Также широко распространены мари. Они представляют собой сильно увлажненные пространства с осоково-багульниковыми кочками и мхом, поросшие мелкими кустарниками и редкостойными лиственницами. Отличаются от классических материковых марей отсутствием вечной почвенной мерзлоты. Помимо Северного Сахалина встречаются и в центральной части острова.

№1. Станция заложена по левому берегу ручья Болотного на расстоянии 30–40 м. Ручей находится между валами; перепад высот около 20 м. Пойменная растительность не выраженная. Лес елово-пихтовый с лиственницей. В нижнем ярусе произрастают черника пазушная (*Vaccinium axillare*), багульник (*Ledum ssp.*), рябина бузинолистная (*Sorbus sambucifolia*), мелкое разнотравье; чуть выше по склону от станции – полоса багульникового лиственничника, вновь переходящая в темнохвойник.

№2. Станция заложена в 20 м от ключа Болотного, южнее №1. Растительность сходна с таковой предыдущей станции. Здесь отмечается более густой темнохвойник. Участок захламлен – много поваленных бревен.

№3. Расположена на склоне. Реки и ручьи отсутствуют. Данный участок представлен рощей плотного темнохвойного леса с большим количеством

поваленных деревьев. В верхнем ярусе произрастают ель и пихта. В подлеске – черника, рябина. Травянистый ярус представлен мелкотравьем и мхом. Выше рожи – марь, ниже – багульниковый лиственничник. Заборчик был установлен на границе между темнохвойником и лиственничником.

№4. Станция заложена на второй речной террасе р. Оркунья, на расстоянии около 100 м от берега. Участок сильно увлажнен. Основной тип растительности – елово-пихтовый лес с лиственницей. Подлесок представлен черникой, багульником. Травянистый ярус – мелкотравье: дерен канадский (*Cornus canadensis*), майник двулистный (*Maianthemum bifolium*). Часто встречаются поляны покрытые мхом. Подъем от берега занят лиственницей, елью, кустарниками, иногда с полянами высокотравья. Заборчик для отлова установили по склону.

№5. Заложена рядом с ручьем Спокойный. На станции произрастает темнохвойный лес с мелкими кустарниками. Верхний ярус представлен елью и пихтой, нижний – черникой, рябиной. Отлов проводили на расстоянии около 20–40 м от ручья по склону. Ниже расположен багульниковый лиственничник.

№6. Станция заложена в полосе темнохвойного леса на склоне. Помимо темнохвойных пород здесь произрастают кустарники – рябина и черника. Травянистый ярус составляет мелкое разнотравье (дерен, осоки и мох). Выше участка расположена марь, ниже – сгоревший лиственничник с плотным багульником, рябиной, черникой, осокой. Заборчик устанавливали на границе темнохвойника и багульниковых зарослей.

Значительную часть центрального мониторингового участка составляли мари. Долинный лес представлен только вдоль ручья, протекающего на севере участка отлова.

В1. Станция заложена на мари с мирикой (*Myrica gale*), багульником, редкими лиственницами. В нижнем ярусе произрастают ягель, шикша черная

(*Empetrum nigrum*), брусника (*Vaccinium vitis-idaea*). Участок сильно увлажнен.

В2. Рядом со станцией протекает маленькая река Чернушка. Пойма сильно увлажненная. Растительность представлена высокоствольным плотным лиственничником. В пойме реки в верхнем ярусе преобладает ольха (*Alnus sp.*). В нижнем ярусе встречаются черника, осмунда азиатская (*Osmundastrum asiaticum*) и кочкарниковая осока. Заборчик установлен на расстоянии 100 м от поймы.

В3. Участок расположен на мари. Растительность представлена редкими лиственницами, багульником, голубикой, мирикой и сфагнумом.

В4. Станция заложена у правого берега р. Чернушка. Пойма реки около 20 м шириной. В 50 м – линия ЛЭП. В верхнем ярусе посадки лиственницы. Ниже участка имеются посадки кедра корейского (*Pinus koraiensis*). Лиственные породы (главным образом ольха), отмечены в пойме. В нижнем ярусе произрастают майник, дерен и осока на пойме. Заборчики устанавливали поперек линии ЛЭП в разнотравье и в лиственничнике по направлению к реке.

На южном мониторинговом участке преобладали посадки лиственницы и возобновления хвойных и лиственных пород. Участки коренных темнохвойных лесов фрагментарно сохранились лишь на севере данного мониторингового участка. Из травянистых растений на всех станциях преобладали майник двулистный и дерен канадский.

S1. Станция заложена на восточном склоне небольшого хребта в лиственнично-рябиновом лесу. В верхнем ярусе доминируют зрелые посадки лиственницы, которые охватывают вершину хребта и продолжаются по западному склону. Отмечены участки с возобновлением мелколиственных и темнохвойных пород. Подлесок представлен рябиной и черникой. Травянистый ярус – дерен, мятлик, единично встречается осмунда азиатская.

S2. К северу от площадки проходит ЛЭП. С западной стороны ее ограничивает пойма ключа. Пихтово-еловый лес. Древесный ярус составляют

ель и пихта, встречается лиственница. Из лиственных пород в пойме ключа произрастает ольха, ива (*Salix ssp.*). Подлесок составляют рябина, черника, единично багульник.

S3. С восточной стороны от станции протекает ручей. Участок пересекают просеки и заросшая разнотравьем грунтовая дорога. Лесная растительность представлена пихтово-еловым лесом. Из лиственных пород встречается ольха. Травянистый ярус составляют преимущественно майник, дерен, осоки.

S4. Находится на участке зрелых искусственных посадок лиственницы, которые занимают обширную площадь к востоку от реки Корсаковка. Имеет схожий тип местообитаний со станцией S1. Практически отсутствует подрост лиственных пород, встречаются единичные кусты рябины, можжевельник твердый (*Juniperus rigida*). Травянистый ярус составляют дерен, майник, осмунда азиатская.

S5. Станция расположена в верховьях реки Мерея. Рельеф имеет слабый уклон в южную сторону. Растительность представлена участками темнохвойных и хвойно-лиственных пород деревьев. В верхнем ярусе преобладают ель и пихта, из лиственных пород встречается дуб курчавый (*Quercus crispula*). Нижний ярус составляют дерен, майник, осмунда и осоки. Заборчик установлен вдоль и поперек склона среди поваленных деревьев.

S6. Станция заложена на террасе небольшого ручья и имеет заметный уклон к восточной стороне. Растительность участка представлена зрелым елово-пихтовым лесом. Подлесок состоит из подроста ели и рябины. Травянистый ярус составляют дерен и майник. Заборчик размещали поперек склона.

ГЛАВА 3. ФОРМИРОВАНИЕ И ВИДОВАЯ СТРУКТУРА ТАКСОЦЕНОВ ЗЕМЛЕРОЕК О. САХАЛИН

3.1. Понятие таксоцены

Экологи сходятся в понимании сообществ как промежуточного уровня организации между популяциями и биоценозами, на котором происходит регуляция потоков вещества и энергии в экосистемах, но расходятся в трактовке объема этого понятия. Существует множество определений термина «сообщество» (Макфедьен, 1965; Whittaker, 1975; Menge, Sutherland, 1976; Бигон и др., 1989; Роговин, Шенброт, 1993 и др.), но П. Джиллер (1988) самым точным справедливо считал простое определение Р. Уиттекера, характеризовавшего сообщество как «...систему организмов, живущих совместно и объединенных взаимными отношениями друг с другом и со средой обитания» (Уиттекер, 1980. С. 9).

Изучение закономерностей функционирования сообществ до сих пор остается фундаментальным направлением экологии. Однако кризис концепции расхождения ниш и конкурентного исключения (Гиляров, 2007) поставил под сомнение возможность решения проблем организации биотических сообществ (McGill et al., 2007) и потребовал новых подходов (Васильев, 2019). Одним из таких подходов является переключение внимания с затруднительного анализа сообществ в классическом понимании на изучение корректно выделенных их фрагментов (Васильев и др., 2010).

На существование самостоятельных структур внутри сообщества экологи указывали давно. В самом деле, при изучении биогеоценозов легко выявляются совместно обитающие группы видов, сходным образом эксплуатирующих один тип ресурсов среды, и взаимодействующих друг с другом сильнее, чем с другими видами в сообществе. Все многообразие названий таких групп (гильдии, ассамблеи, многовидовые ассоциации, таксоцены и др.) можно сгруппировать в два типа: гильдии, составленные

видами без учета систематического положения и таксоцены, сформированные из близкородственных видов.

Термин «таксоцен» был предложен Дж. Хатчинсоном (Hutchinson, 1957), а введен в науку А. Ходоровским, который считал таксоценом все «ассоциации определенных систематических групп» (Chodorowski, 1959. P. 53). Изначальная неопределенность, а также двойственность термина, объединяющая филетический и экосистемный аспекты, вызвали неприятие ряда специалистов вплоть до отрицания реальности таксоценов (Жерихин, 1994). Вызвано это было, однако, тем, что таксоценами стали называть формальные списки видов определенного таксона, которым «для удобства работы» (Озерский, 2009. С. 18) без всякого анализа и объяснения придавали неоправданное ценотическое толкование (Васильев и др., 2010; Нестеренко, Локтионова, 2017).

Начиная с И.И. Николаева (1977), было предложено несколько трактовок термина (Нестеренко, 1999а; Хлебович, 2013; Васильев, 2019). В данной работе мы придерживаемся трактовки понятия таксоцена как исторически связанной с определенным типом биогеоценозов надвидовой биосистемы, в которой каждая видовая популяция является частью многовидового сообщества, функционирующего в данных экосистемах как единое целое (Нестеренко и др., 2016; Масловская, Нестеренко, 2017).

Существует несколько объяснений сосуществования близких видов землероек (Michelsen, 1966; Охотина, 1974; Сергеев, Ильяшенко, 1991; Ohdaci, 1994; Churchfield et al., 1999; Нестеренко, 1999б; Сергеев, 2003; Шварц, 2004), но из-за сложности изучения этой группы животных до сих пор нет единого представления о принципах формирования и закономерностях организации таксоценов землероек, которые могут включать до 9 видов (Churchfield, 1990). Максимальное видовое и структурное разнообразие таксоценов характерно для Сибири и Дальнего Востока России, где проводились и проводятся до сих пор уникальные многолетние исследования (Юдин, 1989; Охотина, 1974; Sheftel, 1989; Докучаев, 1990;

Нестеренко, 1999б; Сергеев, 2003; Виноградов, 2012; Киселев, Ямборко, 2014; Литвинов и др., 2015; Нестеренко и др., 2015; Локтионова и др., 2016; Нестеренко и др., 2016; Локтионова, 2017; Нестеренко, Локтионова, 2017; Масловская, Нестеренко, 2017; Maslovskaya, Nesterenko, 2019). Эти исследования в значительной степени способствуют решению многих вопросов, касающихся функционирования таксоценов землероек. Но следует отметить, что для успешности выяснения закономерностей организации таксоценов особое значение приобретает сравнительный метод (Роговин, 1999). При этом в случае землероек для анализа используют географически удаленные и отличающиеся по видовому составу таксоцены, хотя обнаружение общих закономерностей структурирования более вероятно при сравнении достоверно разных таксоценов с одинаковой видовой структурой. Остров Сахалин является для этого идеальным модельным регионом: его изолированность – гарантия сохранения по всей территории острова близких по видовой структуре сообществ мелких млекопитающих, а географическое положение и размеры острова обеспечивают достоверные различия южного, центрального и северного таксоценов землероек (Нестеренко, Бурковский, 2019).

3.2. Видовой состав

Характеристика видов

Список землероек о. Сахалин состоит из 7 видов (Глава 1), включая кутору обыкновенную и 6 представителей рода *Sorex*.

Когтистая бурозубка (*Sorex unguiculatus*). Крупная землеройка с массивным телосложением. Современный ареал охватывает Северо-Восточный Китай, северную часть Корейского полуострова, Японию и южную часть Дальнего Востока России. На континентальной части дальневосточного региона вид распространен в Приморском крае, юге Хабаровского края, Амурской области, на о-вах Сахалин, Кунашир и нескольких о-вах Малой Курильской гряды. На Сахалине обитает повсеместно (Юдин, 1989).

На материке встречается в различных лесных биотопах, предпочтительными из которых являются кедрово-широколиственные и смешанные широколиственные леса на склонах сопок. На Сахалине заселяет преимущественно темнохвойные леса и другие лесные растительные формации, в том числе долинные ивово-ольховые заросли (Григорьев, 1989; Нестеренко, 1999б). На юге острова достигает максимальной численности в хвойных лесах (Реймерс, Воронов, 1966), а на севере – в лиственничниках и сомкнутых березняках (Воронов и др., 1969).

У самцов когтистой бурозубки активный сперматогенез отмечается в середине апреля, а его затухание происходит в сентябре. Беременность наступает раньше других видов землероек. В последней декаде мая самостоятельную жизнь начинают молодые первого выводка. В августе отмечается пик второго размножения. Довольно большой процент холостых самок приходится на июль. В островных популяциях, в том числе и на Сахалине, обычно три приплода, но возможно и четыре, при этом число эмбрионов на одну самку составляет в среднем около 5 (Нестеренко, 1999б).

Тонконосая бурозубка (*Sorex gracillimus*). Землеройка мелких размеров. Ареал охватывает северо-восточные районы Китая, север Кореи, Японию и южную часть Дальнего Востока России. На материковой части дальневосточного региона вид распространен по всей территории Приморского края, южной части Хабаровского края и в Амурской области. Широко представлен на Сахалине, Кунашире и некоторых островах Малой Курильской гряды.

На материке обитает в различных типах растительных формаций по всей территории Приморского края, южной части Хабаровского края и в Амурской области. С наибольшей плотностью отмечается в хвойно-широколиственных лесах, менее охотно заселяет долинные широколиственные вторичные леса и приречные ивовые заросли. Не встречается на открытых пространствах лесостепной зоны. В целом на материке вид не многочислен.

На юге Сахалина по обилию занимает второе место после когтистой бурозубки, а в отдельные годы может преобладать по численности. Придерживается пихтово-еловых и темнохвойно-широколиственных лесов. Многочисленна тонконосая бурозубка и во вторичных разреженных лесах, каменноберезниках и зарослях бамбучника (Реймерс, Воронов, 1970; Нестеренко, 1999б). На севере острова предпочитает увлажненные луга с редкими лиственницами. Реже вид селится в сомкнутых лиственничниках и очень редок в березниках, на приморских лугах и марях (Воронов и др., 1969).

Размножение тонконосой бурозубки приходится на период с мая по октябрь. На материке и Сахалине самки приносят по два приплода. Количество эмбрионов на одну самку в среднем составляет 5,6. К концу июня сеголетки приступают к самостоятельной жизни (Нестеренко, 1999б).

Средняя бурозубка (*Sorex caecutiens*). Землеройка средних размеров. Ареал включает восточную Скандинавию на северо-западе, на юго-востоке доходит до Украины и тянется на восток до побережья Тихого океана, захватывая степи Западной Сибири и Северной Монголии. На севере ареал вида доходит до границы тундр. Повсеместно распространена на Дальнем Востоке России (Нестеренко, 1999б).

Встречается в разных биотопах от тундровой до лесостепной зон (Строганов, 1957; Юдин и др., 1976; Докучаев, 1990). С наибольшей численностью вид отмечается в таежной зоне (Юдин, Николаев, 1977). В Приморском крае занимает почти все типы растительных формаций кроме болот. Многочислен в широколиственных лесах и их производных (Нестеренко, 1999б).

На Сахалине преобладает в северных районах острова и наиболее типичен в лесах (Реймерс и др., 1968; Воронов и др., 1969). На юге острова обычен, и в отдельные годы может достигать высоких показателей численности наряду с тонконосой бурозубкой.

Период размножения начинается в апреле и продолжается до октября. Самки приносят 3–4 помета. Первые сеголетки отмечаются в отловах во второй декаде июня (Докучаев, 1990; Лямкин и др., 1985; Ревин и др., 1988; Нестеренко, 1999б; Dokuchaev, 2005). Появление второго помета приходится в основном на начало июля. Сроки появления третьего выводка растянуты. Четвертый раз в размножение вступают только около 30% перезимовавших самок (Нестеренко, 1999б).

Крошечная бурозубка (*Sorex minutissimus*). Самая мелкая бурозубка. Ареал сходен с таковым средней бурозубки. Распространен вид на юго-западе Скандинавского п-ова, в Карелии, Польше. На западе ареал доходит до побережья Тихого океана, включая на северо-востоке Азии Анадырь и Корейский п-ов на юго-востоке. На севере вид проникает в зону тундр, на юге ареал включает Северную Монголию и Северный Казахстан.

Помимо лесных растительных формаций заселяет лесотундру и лесостепь. На юге Дальнего Востока редкий вид, но при этом отлавливается повсеместно. По причине малочисленности выявить биотопическую приуроченность трудно (Нестеренко, 1999б). На севере о. Сахалин наибольшее число отловов отмечено на приморских лугах (Воронов и др., 1969), единично отлавливался и в елово-пихтовых лесах. На юге острова более многочислен, встречается в молодых темнохвойниках, реже в старых мертвопокровных темнохвойных лесах. Другие биотопы заселяет редко (Реймерс, Воронов, 1968).

Из-за недостаточного количества материала точные сроки размножения крошечной бурозубки на Сахалине не установлены. По данным М. В. Охотиной репродуктивный период длится 4–5 месяцев. За этот период самки приносят два помета (Охотина, 1974; Бромлей и др., 1984).

Темнозубая бурозубка (*Sorex daphaenodon*). Бурозубка средних размеров. Ареал захватывает северо-восток Азии и уходит на запад до Урала. На юге Дальнего Востока России вид распространен повсеместно. Предпочитает увлажненные злаково-осоковые луга. В лесных растительных

формациях Приморья встречается очень редко (Нестеренко, 1999б), тогда как севернее в лесных растительных формациях обычен (Черемкин и др., 2018).

На юге Сахалина встречается только по заболоченным участкам рек и озер (Abe et al., 1996). По нашим данным темнозубая бурозубка отлавливалась и в темнохвойном лесу. В северной части острова вид более обычен, встречается в моховых лиственничниках (Реймерс и др., 1968; Воронов и др., 1976).

Размножение вида начинается в апреле, а по некоторым данным (Ревин и др., 1988) – в начале мая. Перезимовавшие самки приносят по 2–3 приплода (Шварц, 1963; Ревин и др., 1988, Докучаев, 1990, Нестеренко, 1999б). На одну самку приходится 4–8 эмбрионов. Из-за недостаточного количества материала нам не удалось установить уровень плодовитости вида на о. Сахалин.

Равнозубая бурозубка (*Sorex isodon*). Землеройка крупного размера с массивным телосложением. Распространена от Скандинавского п-ова и Белоруссии до побережья Тихого океана. Отсутствует на Чукотке (Павлинов и др., 2002). Повсеместно встречается на юге Дальнего Востока России. В Приморье по численности занимает второе место после средней бурозубки в большинстве биотопов. На юго-востоке края в смешанных лесах вид преобладает над когтистой бурозубкой, при этом на юге Сихотэ-Алиня в широколиственных лесах уступает ей по численности больше чем в два раза (Гамалеев, Новик, 1964).

Равнозубая бурозубка на Сахалине очень малочисленна. Отмечалась в отловах преимущественно в центральной части острова (Охотина, 1977). Предпочтительно занимает леса с преобладанием лиственных пород или смешанные лиственно-хвойные леса. Известны единичные случаи поимки и встреч вида в южной и северной частях острова (Нестеренко, 1999б). Нами этот вид отловлен не был.

Период размножения в Приморье начинается в конце марта – начало апреля и длится 5–5,5 месяцев. В Северном Приохотье эти сроки сдвинуты, и

бурозубки вступают в размножение только в мае (Докучаев, 1990; Dokuchaev, 2005). Самки за репродуктивный период приносят по три приплода, в среднем по 7,2 эмбриона на самку (Нестеренко, 1999б). По причине отсутствия этого вида в отловах, уровень плодовитости на Сахалине не определен.

Обыкновенная кутора (*Neomys fodiens*). Землеройка крупных размеров. Широко заселяет большую часть Евразии. На юге Дальнего Востока России вид распространен в Приморском крае, по бассейнам рек Уссури и Амур. (Нестеренко, 1999б). Занесен в Красную книгу Сахалинской области (Красная..., 2016). По побережью Охотского моря ареал доходит до лесной зоны Магаданской области (Юдин, 1989). Предпочитает сырые, заболоченные долины, берега рек и озер. На юге Сахалина несколько особей куторы были нами отловлены на берегу реки в елово-пихтовом лесу. Уровень плодовитости не установлен. Единственная пойманная самка имела 5 эмбрионов (Нестеренко, 1999б).

При изучении таксоцена важно понимать, из каких фаунистических элементов он состоит, и знать историю каждого из элементов. В биогеографии используются два подхода при разделении фауны больших территорий: фауно-генетический и зонально-ландшафтный (Чернов, 1984). Основным критерием последнего является приуроченность к природной зоне ареала группы видов. При фауно-генетическом анализе выделение группировок животных основывается на единстве центра происхождения и/или расселения.

Метод деления фаун на фауны был предложен П.П. Сушкиным (1925). В териологии этот метод применил Е.Н. Матюшкин (1972) в работе о смешанности фауны Уссурийского края, где под фауной автор понимал группу фауно-генетических элементов, которые связаны общностью происхождения, путями расселения и в процессах развития фауны характеризуются автономностью. В дальнейшем метод широко

использовался и другими исследователями (Юдин и др., 1976; Чернявский, 1984; Шварц, 1989, 2004; Нестеренко, 1999б и др.).

Главное звено в понятии «фаунула» – единство центра происхождения для всех его элементов. Но для некоторых видов землероек невозможно определить центр их происхождения: им может быть как район их распространения, так и территория, где эти виды не встречаются в настоящее время и неизвестны в ископаемом состоянии. Важную роль в становлении ареалов многих видов землероек сыграли события плейстоцена, поэтому за единый центр развития стоит принимать только позднеплейстоценовые центры расселения или рефугиумы. В работе я использовала более нейтральный термин «фауно-генетическая группировка» (Нестеренко, 1999б), смысловая нагрузка которого сопоставима с понятием «фаунула».

На Сахалине фауну землероек можно разделить на 4 фауно-генетические группировки.

Группировка неморальных элементов связана с широколиственными лесами Южной Палеарктики и типичным представителем этой группировки является гигантская бурозубка *S. mirabilis*. Из-за тесного генетического родства с ней (Ivanitskaya, 1994) к неморальным элементам отнесена тонконосая бурозубка.

По причине совпадения центров постледникового расселения, особенности реакций на изменения природных условий в плейстоцене и сходных путей становления современного ареала с типичными неморальными элементами к этой группировке относится когтистая бурозубка. Биологические особенности, такие как крупный размер и адаптированность к питанию дождевыми червями сделали невозможным приспособленность вида в условиях вечной мерзлоты к типичным таежным ландшафтам. Резкое похолодание привело к массовым разрывам ареала и частичному вымиранию, а в период плейстоценовых оледенений вид мог существовать в тех же рефугиумах, что и гигантская бурозубка.

Группировка древнетаежных элементов. В эту группировку отнесены три вида: средняя, равнозубая и крошечная бурозубки. Все они являются генетически родственными и имеют сходное распространение. Широкая экологическая валентность средней и крошечной бурозубок позволяла осваивать ландшафтные зоны севера Палеарктики. В свою очередь, равнозубая бурозубка придерживалась в основном хвойно-широколиственных и темнохвойных лесов. Сеть центров переживания ледниковых фаз и последующего расселения у средней и крошечной бурозубок шире. У равнозубой бурозубки такими центрами севернее Хехцирского были Приохотский и Алтайский. Последний, по мнению И.Л. Кулик (1972), наряду с областью Среднесибирского плоскогорья является центром расселения млекопитающих таежного фаунистического комплекса. С Алтаем также связаны и примитивные формы крошечной бурозубки (Юдин, 1988). При этом, являясь рефугиумом для таежных элементов, Алтай считается местом схождения восточных и западных форм, которые были изолированы в плейстоцене (Никольский, 1947; Шварц, 1986; Сергеев, 2003).

К группировке палеарктических бореальных элементов отнесены темнозубая бурозубка *S. daphaenodon* и плоскочерепная бурозубка *S. roboratus*.

Темнозубая бурозубка, обособленная от кариологической группы видов с набором хромосом $2n=42$, имеет родство с бурозубкой Сатунина. Это в свою очередь говорит о наличии общего предка, который имел транспалеарктический ареал в конце плиоцена, а также был приурочен к лесной зоне (Иваницкая, 1989). Это подтверждает и обитание темнозубой бурозубки на Камчатке с конца плиоцена, где сохранялась четвертичное время в древнем лесном рефугиуме. После похолодания произошел разрыв ареала предка бурозубки Сатунина и темнозубой бурозубки (Нестеренко, 2000).

С начала плейстоцена темнозубая бурозубка связана с зоной бореальных лесов и освоением лесотундрового ландшафта. Из современных

землероек это единственный вид, относящийся к автохтонам равнинной зональной тайги четвертичного периода, становление которого связано с формированием в Евразии бореальной тайги, в сообществах которых неморальные элементы флоры почти отсутствуют (Нестеренко, 2000).

По происхождению плоскочерепная бурозубка связана с группой 42-хромосомных видов. В отличие от экологически близких когтистой и равнозубой бурозубок, не смогла пройти на Сахалин и проникнуть в насыщенные сообщества землероек хвойно-широколиственных лесов. Плоскочерепная бурозубка освоила только светлохвойные леса и занять свободную нишу, эквивалентную той, что занимают когтистая и равнозубая бурозубки в хвойно-широколиственных лесах (Нестеренко, 1999б).

Группировка транспалеарктических полуводных элементов представлена единственным видом – обыкновенной куторой.

3.3. История формирования

Первые сведения по землеройкам Сахалина приведены в работах А.М. Никольского (1889) и О. Томаса (Thomas, 1907). До 1945 г. исследованиями млекопитающих острова занимались японские ученые, в публикациях которых появились таксономические списки насекомоядных Сахалина (Kuroda, 1928; Kawauchi, 1930; Inukai, 1943). Первую обобщающую сводку по землеройкам острова С.У. Строганова (1957) дополнили сведения по биологии и экологии этой группы Н.Ф. Реймерса с соавторами (1966, 1968, 1970), Г.А. Воронова (1969), М.В. Охотиной (1977, 1984) и Х. Абе (Abe, 1967; Abe et al., 1996). Все опубликованные данные были обобщены в монографиях Б.С. Юдина (Юдин, 1989) и В.А. Нестеренко (Нестеренко, 1999б).

Из-за особенностей физиологии и прежде всего крайне высокого уровня метаболизма (Morrison et al., 1959; Buckner, 1964; Vogel, 1976; Newman, Rudd, 1978; Churchfield, 1990; Taylor, 1998) землеройки не могут мигрировать на морские острова через открытые и покрытые льдом проливы (Hanski, 1985; McNab, 1991), а завоз землероек на острова человеком

маловероятен (Нестеренко, 1999б). Таким образом, проникновение землероек на острова могло произойти только в период соединения Сахалина с материком и Японскими островами при регрессии уровня моря и самое раннее достоверно установленное соединение Сахалина с материком и Хоккайдо датировано рубежом 700–600 тыс. лет (Масао и др., 1968). В позднем плейстоцене образование связи между материком, Сахалином, Японскими и Южно-Курильскими островами происходило в две фазы: 70–60 тыс. и 20–18 тыс. лет назад (Безверхний и др., 2002). Расселение на Сахалин землероек происходило двумя путями – северным и южным (Рисунок 2). Первый осуществлялся с материка до открытия Татарского пролива, второй – с материка на Сахалин через Корейский п-ов и Японские острова до образования Корейского и Сангарского проливов и пролива Лаперуза.

Считается, что первыми острова заселили средняя и крошечная бурозубки, инвазия которых произошла с юга до открытия Корейского пролива около 150–100 тыс. лет назад (Ohshima, 1991). В средне- и позднеплейстоценовых отложениях с островов Хонсю и Хоккайдо были обнаружены остатки черепов крошечной и средней бурозубок (Kawamura et al., 1989). В работе Н.Е. Докучаева с соавторами (Dokuchaev et al., 2010) говорится о найденных на о. Хонсю среднеплейстоценовых остатках верхней челюсти равнозубой бурозубки. Это дает основание предполагать, что равнозубая бурозубка также могла проникнуть на Сахалин совместно со средней и крошечной бурозубками. Мнение о том, что виды древнетаежной группировки первыми заселяли территорию островов, впервые было высказано М.В. Охотиной (1993).

В позднем плейстоцене заселение Сахалина средней бурозубкой проходило минимум два раза. Один из них произошел в период расширения ареала вида с Хоккайдо через Сахалин до образования пролива Лаперуза, разделившего эти острова, на континент около 80 тыс. лет назад; второй – во время продвижения вида с материка на Сахалин до образования Татарского пролива, который окончательно изолировал остров около 8 тыс. лет назад

(Igarashi, 2000; Ohdachi et al., 2003). Вероятно, таким же образом происходило заселение Сахалина двумя другими представителями древнетаежной группировки – крошечной и равнозубой бурозубками (Рисунок 2).

Инвазия на Сахалин тонконосой и когтистой бурозубок произошла с севера около 25–24 тыс. лет назад в одну из климатических фаз среднего вюрма, когда развитие ландшафтов определялось интенсивным потеплением. Данный период соответствовал фазе темнохвойной тайги и элементов широколиственных лесов, что сопоставимо ландшафтам современного Среднего Сихотэ-Алиня (Короткий и др., 1996).

В период между тем, как произошло отделение Сахалина от Хоккайдо (начало голоцена, 10 тыс. лет назад) (Ohshima, 1990) и от континента 7 тыс. лет назад (Велижанин, 1976) произошло окончательное заселение землеройками Сахалина (Рисунок 2в). Неизвестно, происходило ли в этот период повторное заселение острова когтистой и тонконосой бурозубками, или популяции этих видов закрепились на острове со времен среднего вюрма.

Не исключена вероятность инвазии на Сахалин и других представителей материковой фауны землероек. Но палеонтологические данные, и таксономические списки насекомоядных острова исключают вероятность существования здесь других видов. По-видимому, не все виды, которые потенциально могли пройти с материка, прошли фильтр окружающей среды. Так или иначе, под действием факторов среды в последующие несколько тысяч лет оформился видовой пул (*habitat species pool*) (Belyea, Lancaster, 1999; Zuluaga, 2015), который включает все виды из современного списка землероек Сахалина.

Таким образом, формирование современных таксоценов землероек о. Сахалин происходило из 7 видов, а уже межвидовые отношения и внутренняя динамика определили окончательную видовую структуру таксоценов.

Большая протяженность острова предопределяет разнообразие значимых для землероек факторов среды. При сравнении особенностей обитания землероек на трех участках Сахалина можно отметить более суровые условия в северном районе (Научно-прикладной..., 1990). Различаются районы острова и по типу растительности: на севере преобладают елово-пихтовые леса с присутствием лиственницы и мари, на юге – посадки лиственницы и возобновления хвойных и лиственных пород (Нестеренко, Локтионова, 2017), а в центральной части – лиственничники и мари (Нестеренко и др., 2015). Учитывая специфику разных районов Сахалина, сформировалось, как минимум, три таксоцена землероек, для каждого из которых характерны свои особенности соотношений в рамках видовой структуры.

Равнозубая бурозубка, которая предположительно дважды заселяла Сахалин, в отличие от других представителей древнетаежной группировки, закрепилась только в центральной части острова, и лишь в статусе малочисленного вида. Причины этого не известны, но, возможно, связаны с межвидовыми отношениями. За период исследований равнозубая бурозубка нами не была отловлена и по этой причине не включена в анализ видовой структуры модельных таксоценов землероек. Обыкновенная кутора, которая также является редким видом для Сахалина, в силу ярко выраженной экологической специфики как элемент таксоцена землероек нами не рассматривается (Локтионова и др., 2016; Нестеренко и др., 2016).

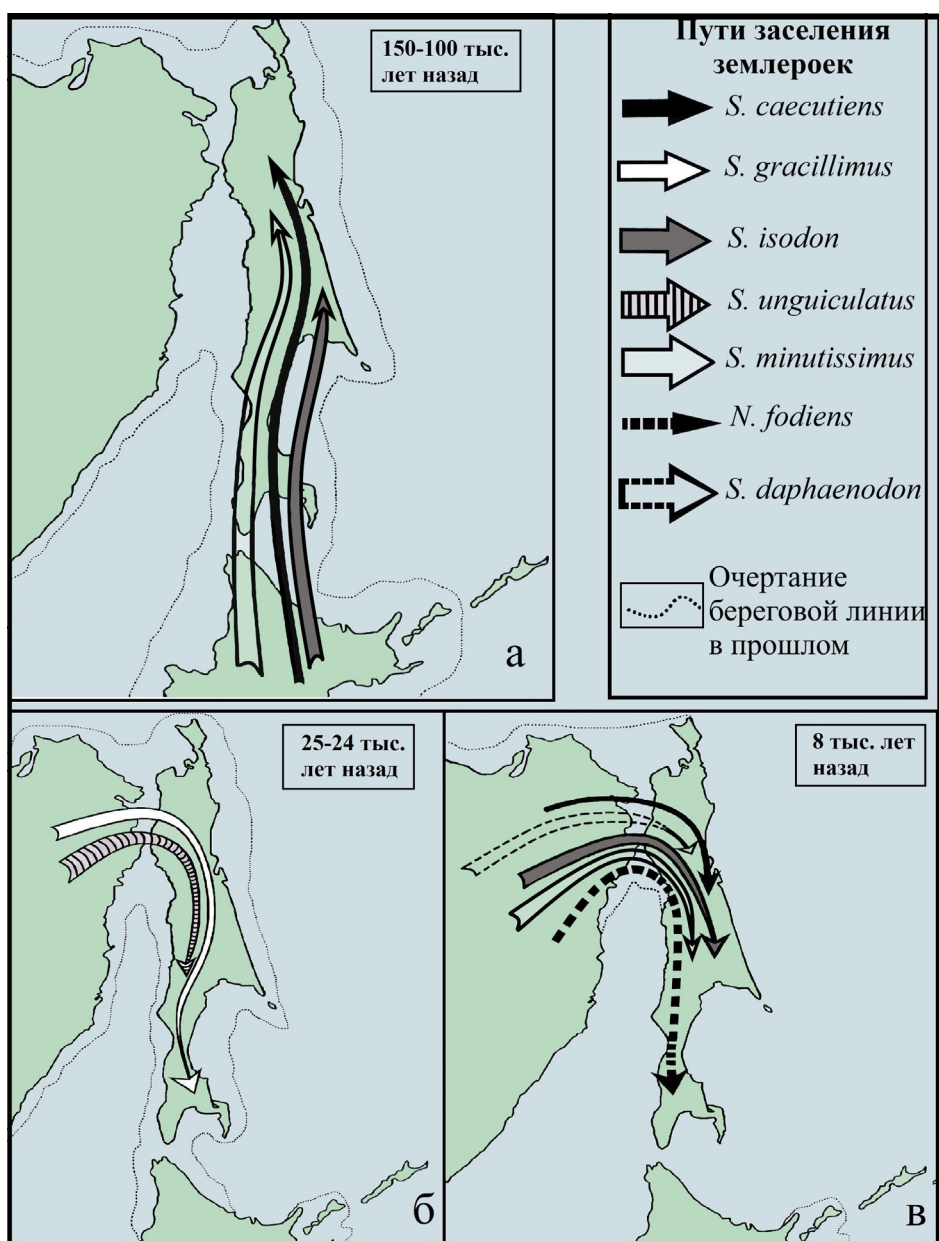


Рисунок 2 Предполагаемые пути заселения землеройками о. Сахалин в позднем плейстоцене и очертание береговой линии в различные периоды.

Таким образом, формирование таксоценов землероек на Сахалине произошло около 8 тыс. лет назад до образования Татарского пролива, который окончательно изолировал остров. Однако, если видовой состав трех модельных таксоценов Сахалина из-за сходства путей их формирования идентичен, то за продолжающийся несколько тысяч лет период оптимизации таксоценов к условиям среды (Нестеренко и др., 2002) их видовая структура претерпела значимое расхождение.

3.4. Видовая структура таксоценов

Видовой состав любого таксоцена и его видовая структура понятия не тождественные. Первое является неизменным и, по сути, перечнем видов, второе – отражает соотношение этих видов и обладает динамикой, в которой можно выделить определенные паттерны.

При изучении видовой структуры таксоценов важно учитывать две составляющие: видовое богатство (или насыщенность видами) и равномерность их распределения. Для оценки видовой разнообразия количественными мерами являются различные индексы (Мэгарран, 1992), из которых для анализа видовой структуры таксоценов землероек на Сахалине нами были выбраны два: Шеннона и Симпсона.

Видовой состав трех модельных таксоценов землероек Сахалина, как уже было указано выше, идентичен и представлен 5 видами. Совпадает и состав группы фоновых (средняя, когтистая и тонконосная бурозубки) и второстепенных видов (крошечная и темнозубая бурозубки). Но соотношение видов внутри фоновой группы таксоценов уже различается. Так, для северного таксоцена доминантом выступает средняя бурозубка, а для центрального и южного таксоценов – когтистая бурозубка. Отмеченное совпадение по доминанту в двух таксоценах наглядно видно на дендрограмме (Рисунок 3).

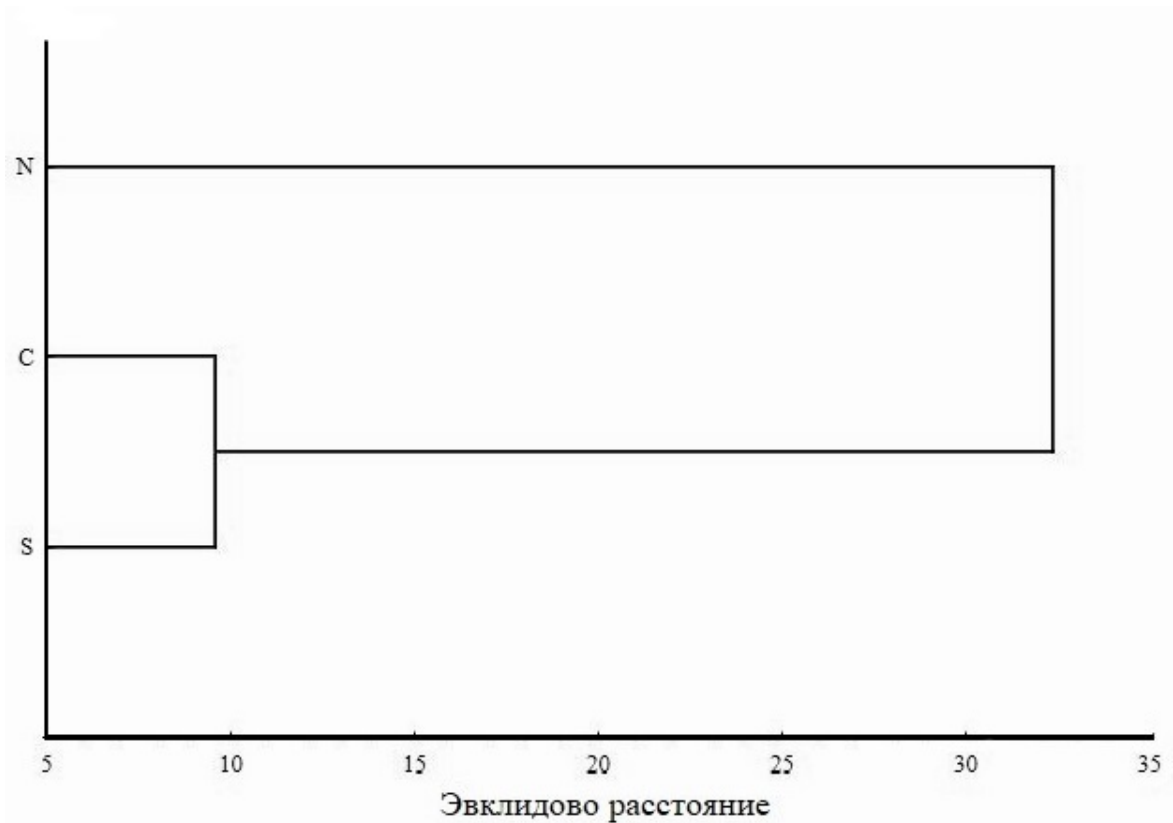


Рисунок 3 UPGMA дендрограмма сходства видовой структуры южного (S), центрального (C) и северного (N) таксоценов о. Сахалин.

Если рассмотреть многолетнюю динамику каждого из трех таксоценов, то различия еще более наглядны (Нестеренко и др., 2015; Нестеренко, Локтионова, 2017). Фазы динамики численности не совпадают, а доминантная группа комбинируется ежегодно из видов фоновой группы даже внутри одного таксоцена (Нестеренко и др., 2016). На дендрограмме (Рисунок 4) представлено 18 выборок, которые представляют распределение видов по годам для трех модельных таксоценов землероек. Как видно, в отдельную кладу сгруппировались выборки, соответствующие годам, когда были отмечены фазы пика численности землероек. При этом по видовой структуре центральный таксоцен был ближе к северному, несмотря на то, что в первом пик численности приходился на 2012 г., как отмечалось в южном таксоцене землероек. Даже при сравнении схожих таксоценов: центрального и южного, по индексу Шеннона выявлены значимые различия ($t=2,11$; $t_{st}=1,96$, $p>0,05$).

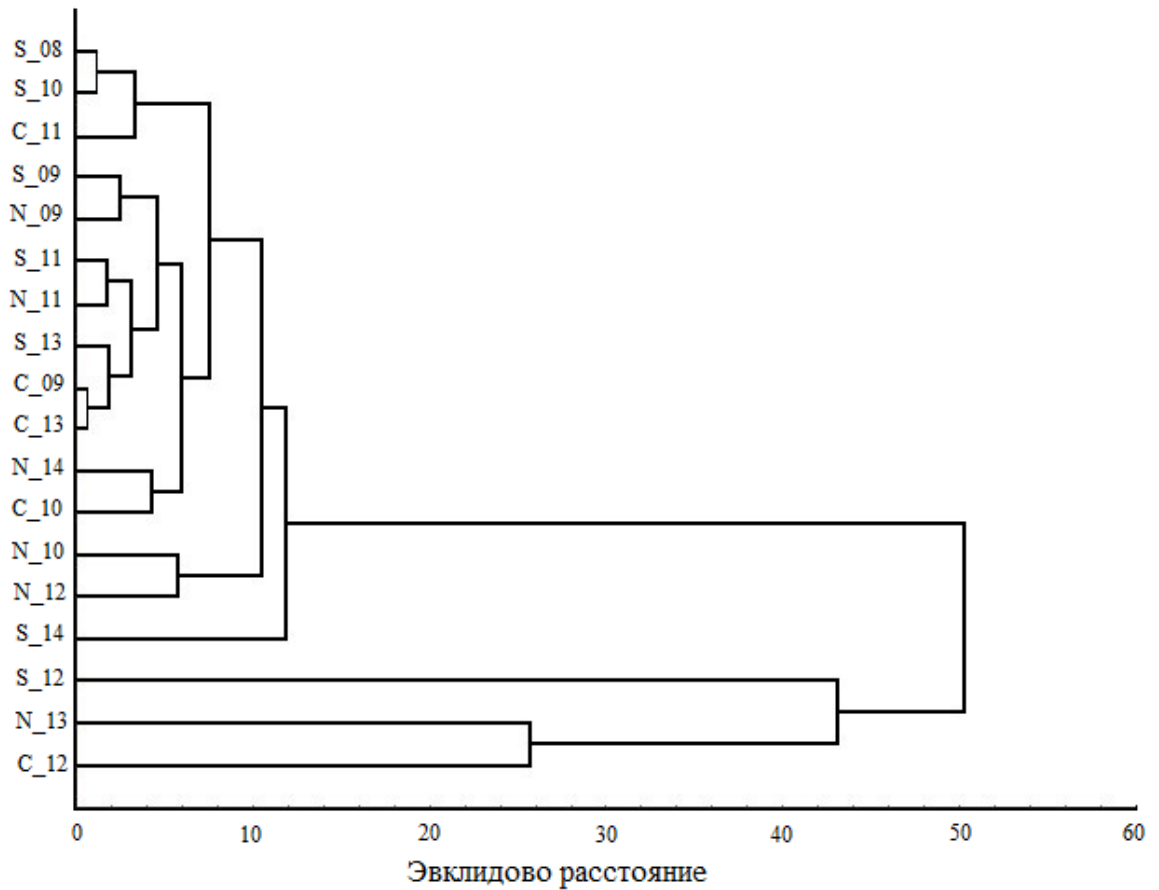


Рисунок 4 UPGMA дендрограмма сходства видовой структуры южного (S_08–S_14), центрального (C_09–C_13) и северного (N_09–N_14) таксоценов землероек о. Сахалин за каждый год исследования (2008–2014 гг.).

Таким образом, несмотря на то, что формирование таксоценов землероек на Сахалине происходило из одного географически доступного набора видов, сложившаяся к настоящему времени их видовая структура различается. В следующей главе представлен детальный анализ динамики структуры всех трех модельных таксоценов землероек Сахалина.

ГЛАВА 4. ДИНАМИКА ТАКСОЦЕНОВ ЗЕМЛЕРОЕК

4.1. Динамика таксоценов землероек на севере Сахалина

При ежегодной трансформации пространственной структуры популяций землероек, территория их расселения сопоставима с территорией зоны мониторинга. По этой причине все население бурозубок представляет собой единый таксоцен, формирующий зависимый от местообитаний континуум локальных группировок. При этом, данные отловов, полученные на станции, есть случайная выборка из таксоценов, а соотношение видов в пробе отражает их реальное соотношение в природе. Для понимания процессов, происходящих в ходе трансформации структуры всего таксоценов в целом, важен анализ структуры именно таких локальных группировок (Нестеренко и др., 2016).

При анализе 36 выборок, полученных за период мониторинга (по 6 ежегодно), выявлено, что средняя бурозубка являлась доминантом 24 раза, 13 из которых – абсолютным доминантом. Все случаи перехода вида в ранг абсолютного доминанта совпадали с фазами подъема численности таксоценов землероек. В 9 выборках средняя бурозубка являлась субдоминантом, 3 раза – второстепенным видом. Тонконогая бурозубка в 11 случаях была абсолютным доминантом, в 4 – доминантом, в 18 – субдоминантом и два раза – второстепенным видом. Этот вид не был зарегистрирован в отловах лишь однажды – в 2009 г. на станции N1. Ни разу не была отмечена в роли абсолютного доминанта когтистая бурозубка. В 7 выборках данный вид являлся доминантом, 24 раза – субдоминантом и 3 раза – второстепенным видом. Дважды когтистая бурозубка не зарегистрирована в отловах – в 2009 г. на станции N3 и в 2014 г. на N4. Преимущественно структура выборок была однодоминантной. В 10 случаях из 36 было выявлено содоминирование двух видов. Отметим, что в 6 выборках зарегистрировано содоминирование когтистой и средней бурозубок, при этом, когтистая бурозубка никогда

совместно с тонконосой бурозубкой не выступала в роли доминанта. Содоминирование тонконосой и средней бурозубок отмечено в 4 случаях, из них дважды в отловах отсутствовала когтистая бурозубка. Полидоминантная структура в выборках не отмечалась (Локтионова и др., 2016).

Сходные видовой состав и ИД фоновых видов бурозубок демонстрируют относительную однородность выборок, полученную на основе кластерного анализа (Рисунок 5). Наибольшее сходство характерно для комплекса выборок 2010, 2012 и 2013 гг., где при высокой численности таксоцена землероек в роли абсолютного доминанта выступала средняя бурозубка, а также в комплексе выборок 2011 и 2014 гг., когда при общей низкой численности землероек абсолютное доминирование переходило к тонконосой бурозубке. Статистически значимых различий не обнаружено при проверке всей совокупности выборок на однородность с использованием G-критерия (максимальное значение $G=21,76$, $df=20$, $p<0,05$). Это свидетельствует о возможности корректного использования для сравнения суммированных за все годы мониторинга данных по отловам на разных станциях (Локтионова и др., 2016).

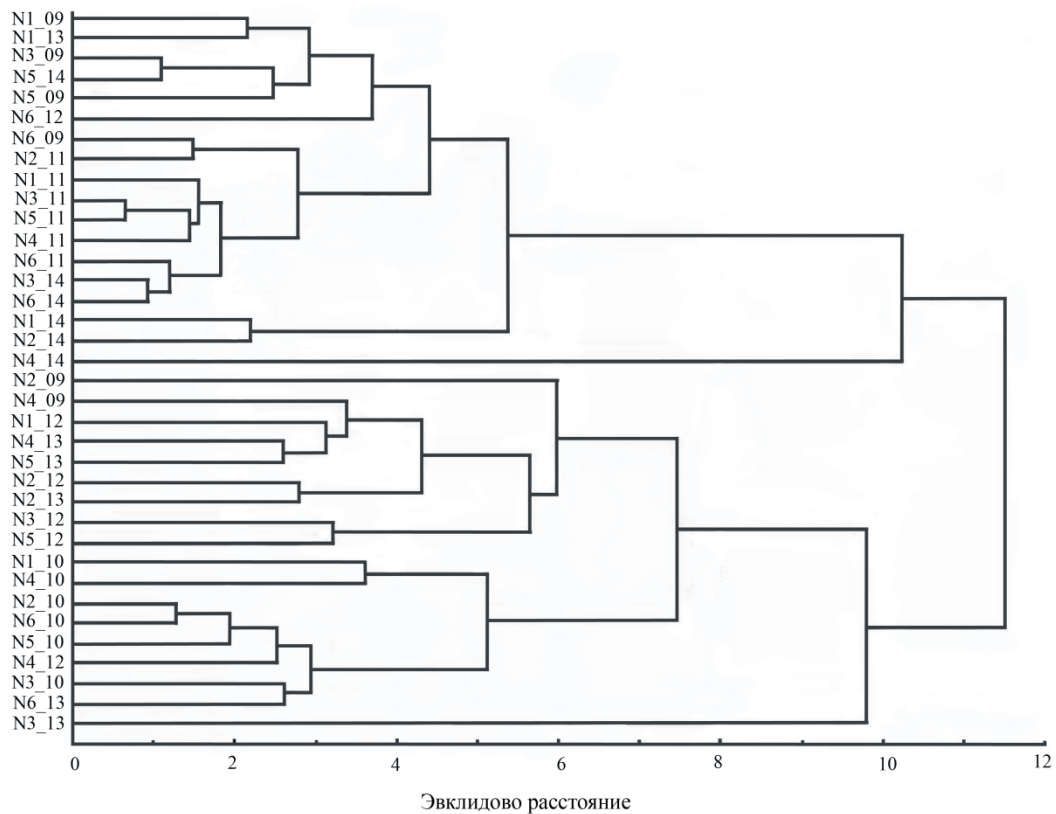


Рисунок 5 UPGMA дендрограмма сходства структуры 36 выборок землероек со станций N1–N6 на севере Сахалина за 2009–2014 гг.

Суммированные данные по численности всех видов землероек представлены в таблице 5.

В 2009 г. структура таксоцена землероек являлась двухдоминантной при общей их численности 11,2 ос./100 к.-с. В роли доминантов выступали когтистая и средняя бурозубки, ИД которых суммарно составил 72%. Следует подчеркнуть, что такой тип структуры доминирования обеспечивался только за счет выборки со станции N4, в которой численность когтистой бурозубки была достаточно высокой. При этом на остальных станциях преобладала средняя бурозубка, и даже выступала в роли абсолютного доминанта на станциях N1 и N3. Тонконосая бурозубка являлась субдоминантом в 2009 г., а положение второстепенных видов (ИД менее 5%) занимали темнозубая и крошечная бурозубки (Таблица 6).

Таблица 6. Относительная численность (ос./100 к.-с.) и ИД (в скобках, %) разных видов землероек на учетных станциях (N1–N6) и в целом по участку мониторинга на севере о. Сахалин в 2009–2014 гг.

Код станции	Вид	2009 n=118/11,2*	2010 n=443/22,2	2011 n=252/7,1	2012 n=340/19,8	2013 n=415/21,2	2014 n=135/12,5
N1	Su	0,6 (12,5)	3,3 (16,4)	0,9 (14,3)	4,3 (26,7)	2,5 (34,8)	1,7 (10,7)
	Sc	3,9 (87,5)	15,3 (75,3)	0,4 (5,7)	8,9 (55,6)	3,4 (47,8)	3,3 (21,4)
	Sg	–	1,4 (6,9)	4,5 (71,4)	1,8 (11,1)	0,9 (13)	8,9 (57,1)
	Sd	–	0,3 (1,4)	0,4 (5,7)	1,1 (6,6)	–	–
	Sm	–	–	0,2 (2,9)	–	0,3 (4,4)	1,7 (10,7)
N2	Su	8,9 (44,4)	6,2 (20,4)	2,2 (29)	10,3 (43,3)	5,6 (22,8)	1,7 (12,5)
	Sc	5,6 (27,8)	15 (49)	0,8 (10,5)	9,3 (38,8)	13,4 (54,4)	3,3 (25)
	Sg	2,8 (13,9)	8,8 (28,6)	3,8 (50)	3,2 (13,4)	5,3 (21,5)	6,7 (50)
	Sd	1,1 (5,6)	–	–	–	0,3 (1,3)	–
	Sm	1,7 (8,3)	0,6 (2)	0,8 (10,5)	1,1 (4,5)	–	1,7 (12,5)
N3	Su	–	2,8 (13,1)	1,1 (24,2)	8,2 (28)	5,3 (20,4)	0,6 (7,1)
	Sc	3,9 (53,8)	14,2 (67,8)	0,7 (15,2)	14,3 (48,8)	18,3 (71)	2,2 (28,6)
	Sg	2,8 (38,5)	4 (19,1)	2,6 (54,5)	5 (17,1)	2,2 (8,6)	5 (64,3)
	Sd	–	–	0,3 (6,1)	1,8 (6,1)	–	–
	Sm	0,6 (7,7)	–	–	–	–	–
N4	Su	7,3 (36,7)	1,9 (10)	1,4 (16,7)	3,9 (21,2)	9,4 (37)	–
	Sc	9,3 (46,7)	15 (70)	1,4 (16,7)	7,5 (40,3)	11,6 (45,8)	7,2 (33,3)
	Sg	2,7 (13,3)	3,6 (16)	4,9 (56,6)	4,3 (23,1)	3,7 (14,8)	12,2 (56,4)
	Sd	–	0,4 (1,7)	0,1 (1,7)	1,4 (7,7)	0,3 (1,2)	–
	Sm	0,7 (3,3)	0,4 (1,7)	0,7 (8,3)	1,4 (7,7)	0,3 (1,2)	2,2 (10,3)
N5	Su	2,8 (26,3)	1,9 (8,9)	2,4 (28,3)	4,3 (18,5)	9,1 (34,9)	1,1 (13,3)
	Sc	3,9 (36,8)	12,2 (58,2)	0,7 (8,3)	14,3 (61,5)	10,6 (41)	3,9 (46,7)
	Sg	3,3 (31,6)	6,6 (31,3)	5 (58,4)	3,6 (15,4)	6,2 (24,1)	2,8 (33,3)
	Sd	0,6 (5,3)	0,3 (1,6)	0,3 (3,3)	1,1 (4,6)	–	–
	Sm	–	–	0,1 (1,7)	–	–	0,6 (6,7)
N6	Su	1,7 (25)	1,6 (8,2)	1,25 (19,2)	4,6 (44,8)	2,5(14,3)	1,1 (13,3)
	Sc	1,7 (25)	13,1 (68,9)	0,25 (3,8)	3,6 (34,5)	13,1 (75)	1,7 (20)
	Sg	2,2 (33,3)	4,4 (22,9)	4,75 (73,1)	1,1 (10,3)	1,9 (10,7)	5,6 (66,7)
	Sd	1,1 (16,7)	–	–	1,1 (10,3)	–	–
	Sm	–	–	0,25 (3,9)	–	–	–
Всего	Su	3,4 (30,5)	3 (13,5)	1,6 (22,2)	5,8 (29,4)	5,8 (27)	1 (8,1)
	Sc	4,7 (41,5)	14,2 (63,9)	0,8 (10,7)	9,4 (47,6)	11,9 (56,1)	3,6 (28,9)
	Sg	2,2 (19,4)	4,7 (21,2)	4,2 (59,5)	3,1 (15,6)	3,4 (15,9)	6,9 (54,8)
	Sd	0,5 (4,3)	0,2 (0,7)	0,2 (2,8)	1 (5,3)	0,1 (0,5)	–
	Sm	0,5 (4,3)	0,2 (0,7)	0,3 (4,8)	0,4 (2,1)	0,1 (0,5)	1 (8,1)

Примечание. * В знаменателе – относительная численность всех видов землероек. **Su** – когтистая, **Sc** – средняя, **Sg** – тонконосная, **Sd** – темнозубая, **Sm** – крошечная бурозубки.

В 2010 г. при увеличении общей численности землероек в два раза (Таблица 6) произошла трансформация структуры таксоценоза из двухдоминантной в однодоминантную. В роли абсолютного доминанта выступала средняя бурозубка. Данный вид преобладал в выборках на всех 6 станциях с ИД от 49% до 75,3%. Когтистая и тонконосная бурозубки

выступали в роли субдоминантов. Численность второстепенных видов по сравнению с предыдущим годом сократилась в 2,5 раза.

В 2011 г. численность землероек снизилась и составила 7,1 ос./100 к.-с., при этом структура таксоцена осталась однодоминантной. Почти в 17 раз сократилась популяционная численность средней бурозубки. Это, в свою очередь, повлияло на положение тонконосой бурозубки в таксоцене: вид на всех станциях, несмотря на низкие показатели собственной численности, занял положение абсолютного доминанта. Средняя и когтистая бурозубки выступали в роли субдоминантов, причем средняя бурозубка на 3 станциях являлась второстепенным видом. Депрессия численности этого вида сказалась на показателях ИД второстепенных видов. Так, по сравнению с прошлым годом при сходном показателе численности, доля участия крошечной бурозубки возросла почти в 7 раз, а на станции N2 данный вид перешел в ранг субдоминантов (ИД 10,5%).

Общая численность таксоцена в 2012 г. по сравнению с предыдущим годом выросла более чем в 2,5 раза. Произошло это в основном за счет средней бурозубки. При увеличении численности в 11 раз (Таблица 6) вид вновь стал доминантом. Тонконосая бурозубка с ИД менее 20% вернулась в ранг субдоминанта. Численность когтистой бурозубки возросла, и даже при трехкратном росте количественных показателей, в таксоцене этот вид занял лишь положение субдоминанта, хотя содоминировал средней бурозубке на станциях N2 и N6. Плотность популяций двух второстепенных видов увеличилась, и суммарно их относительная численность достигла самых высоких показателей – 1,4 ос./100 к.-с., рост численности темнозубой бурозубки при этом достиг пятикратной величины.

В 2013 г. показатели численности всего таксоцена землероек были высокими, составили 21,1 ос./100 к.-с. и были сходными с таковыми в 2010 г. и 2012 г. Популяционная численность средней бурозубки продолжала увеличиваться, что обусловило переход вида в роль абсолютного доминанта. Когтистая и тонконосая бурозубки, численность которых по сравнению с

2012 г. осталась почти неизменной, сохранили ранг субдоминантов. Бурозубки темнозубая и крошечная по-прежнему являлись второстепенными видами, ИД которых суммарно составил 1%.

В 2014 г. одновременное снижение популяционной численности когтистой и средней бурозубок обусловило депрессию численности таксоцена землероек в целом. В этот год структура доминирования была близка к таковой в 2011 г. Тонконосая бурозубка с показателем ИД 54,8% вновь стала абсолютным доминантом. В ранг субдоминанта перешла средняя бурозубка, а когтистая бурозубка в результате снижения численности популяции даже заняла положение второстепенного вида. Впервые за 6 лет структура таксоцена, оставшись однодоминантной, трансформировалась из пятивидовой в четырехвидовую. Хотя темнозубая бурозубка в этом году и не регистрировалась в отловах, это не означает, что вид отсутствовал вовсе, а лишь то, что численность данного вида была столь мала, что его не зафиксировали с помощью используемых нами стандартизированных методов отлова. В 2014 г численность крошечной бурозубки в отличие от предыдущих лет возросла в 5 раз. Оставаясь второстепенным видом в таксоцене с ИД 8,1%, этот вид занял положение субдоминанта на станциях N1, N2 и N4.

Таким образом, количественная динамика таксоцена землероек в зависимости от колебаний численности составляющих его популяций изменяется интегрально и носит циклический характер. Увеличение численности всего таксоцена землероек в основном происходит из-за роста численности популяции средней бурозубки. В динамике таксоцена пики и депрессии численности совпадают с аналогичными фазами популяционного цикла этого вида. В периоды депрессии средней бурозубки (2011 г. и 2014 г.) роль доминанта переходила к тонконосой бурозубке, при этом показатели ее собственной численности оставались почти неизменными. В годы высокой численности таксоцена землероек либо многократно возрастала численность только средней бурозубки (2010 г. и 2012 г.), либо показатели

популяционной численности данного вида оставались на уровне прошлого года (2013 г.). Для других фоновых видов таксоцена землероек на севере Сахалина – когтистой и тонконосой бурозубок – выявлена асинхронность динамики, когда в годы понижения численности одного вида возрастает популяционная численность другого. Иногда такое явление имеет вид противофазы: так, например, при 6-ти кратном сокращении численности когтистой бурозубки в 2014 г. численность тонконосой бурозубки выросла в два раза, а в 2012 г. отмечали значимый рост популяционной численности когтистой бурозубки при снижении таковой тонконосой бурозубки. Вместе с тем это явление преимущественно связано с более ярко выраженной цикличностью динамики популяции когтистой бурозубки (Локтионова и др., 2016).

При анализе многолетних данных по динамике таксоцена землероек можно выделить сходные типы структуры доминирования. В зоне мониторинга на севере Сахалина структура таксоцена землероек была преимущественно однодоминантной, но в роли доминанта выступали разные виды бурозубок. В годы высокой численности таксоцена землероек доминантом всегда становилась средняя бурозубка. Рост количественных показателей таксоцена в целом был обусловлен в значительной степени увеличением популяционной численности именно этого вида. Дважды (2010 г. и 2013 г.) средняя бурозубка являлась абсолютным доминантом. Сравнение показателей индекса Шеннона за эти годы (Рисунок 6) выявило статистически значимые отличия ($t=2,75$; $t_{st}=1,97$, $p<0,05$). Это было обусловлено более высоким показателем ИД доминанта в 2010 г.

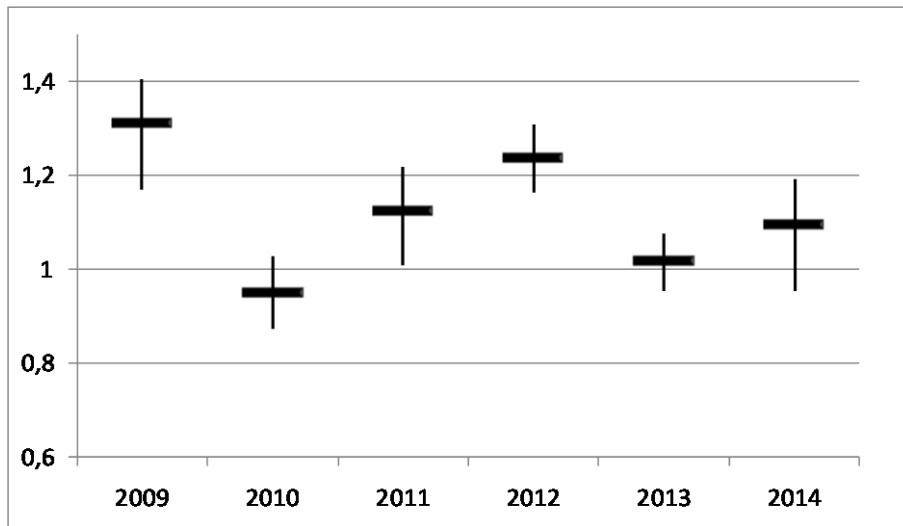


Рисунок 6 Показатели индекса Шеннона с доверительным интервалом 95% для таксоцена землероек на севере о. Сахалин в 2009–2014 гг.

Также в годы пониженной численности землероек структура таксоцена являлась однодоминантной, но в роли абсолютного доминанта выступала тонконосная бурозубка. Сравнение значений индекса Шеннона за 2011 г. и 2014 г. не выявило статистически значимых различий ($t=1,21$; $t_{ts}=1,97$, $p>0,05$), и на сходстве показателей индекса Симпсона (2,4 и 2,42) сказалась высокая степень доминирования одного вида. Наиболее существенное отличие двух структурных типов – то, что доминирование средней бурозубки обеспечивалось за счет резкого увеличения собственной популяционной численности, а тонконосная бурозубка переходила в ранг доминанта иногда и при снижении собственной численности, т.е. за счет средней бурозубки – в годы ее популяционной депрессии.

Средняя бурозубка в 2009 г. и 2012 г. хоть и не являлась абсолютным доминантом, ИД этого вида в таксоцене составил более 40%. Сравнение выборок по индексу Шеннона за эти годы не выявило значимых различий в структуре таксоцена ($t=1,27$; $t_{st}=1,97$, $p>0,05$), а показатели индекса Симпсона различались довольно существенно – 3,32 и 2,95. Это наглядно отражает сложившуюся ситуацию. Индекс Шеннона более чувствителен к изменению всего видового состава и, естественно, не показал значимых различий, в то время как появление второго доминанта – когтистой бурозубки и усиление

степени выравненности таксоцена отразились на увеличении индекса Симпсона в 2009 г.

Таким образом, для таксоцена землероек на севере Сахалина выделено два типа структуры доминирования. Наиболее характерна однодоминантная структура в двух ее вариантах: с доминированием либо средней бурозубки, либо тонконосой. В иерархии доминирования, во всех случаях, средняя и тонконогая бурозубки находятся в противофазе. Двухдоминантная структура с доминантами средней и когтистой бурозубками зарегистрирована только в период низкой численности средней и тонконосой бурозубок (2009 г.). Основным звеном в поддержании структурной симметрии северного таксоцена землероек, нормирующим взаимоотношения других видов, является средняя бурозубка. В динамике таксоцена землероек фазы его высокой численности совпадают с аналогичными фазами популяционного цикла этого вида. Пониженная численность землероек всегда обусловлена депрессией популяции средней бурозубки. При кажущейся асинхронности динамики численности фоновых видов относительно друг друга прослеживается тенденция к формированию доминантной группы, когда численность одного вида находится в противофазе к интегральной численности парного сочетания двух других видов (Локтионова и др., 2016).

4.2. Динамика таксоцена землероек на юге Сахалина

Сравнение 42 выборок демонстрирует их относительную однородность в рамках каждого года (Рисунок 7). Не было выявлено статистически значимых различий ни при попарном сравнении выборок, полученных с разных станций ($G=0,001-8,243$, $df=4$, $\chi^2_{\text{крит.}}=9,49$ при $p<0,05$), ни при проверке всей совокупности выборок на однородность (максимальное значение $G=22,741$, $df=20$, $\chi^2_{\text{крит.}}=31,41$ при $p<0,05$).

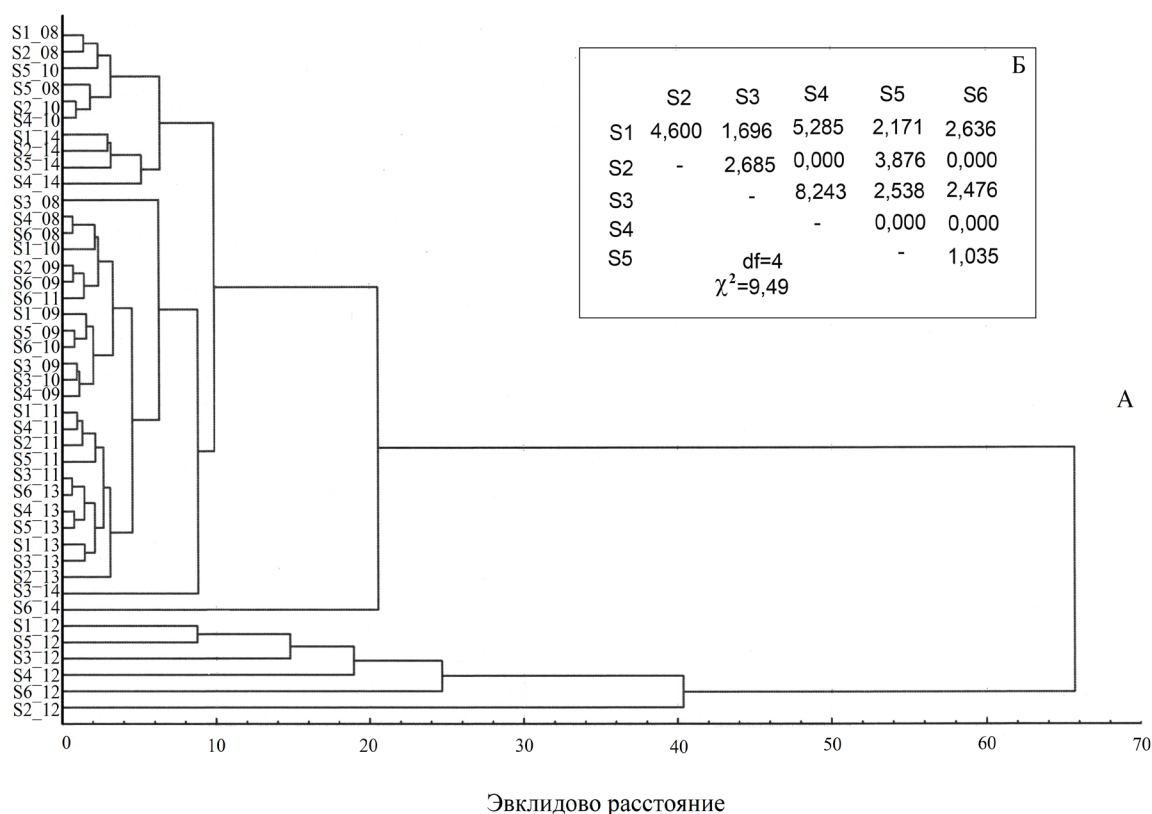


Рисунок 7 UPGMA дендрограмма (А) сходства структуры 42 выборок землероек на станциях S1–S6 на юге Сахалина за 2008–2014 гг. и матрица сравнения выборок 2012 г. по критерию χ^2 (Б).

Отразившиеся на перестановках в кластерах, сходство данных по некоторым станциям преимущественно связано со степенью участия в фауне темнозубой и крошечной бурозубок. Но при этом отсутствие второстепенных видов в выборке означает только то, что они не были пойманы на данной станции в период отлова, а не их элиминацию из сообщества. Заметные межгодовые различия обнаружены только для 2012 г. Это единственный год за весь период мониторинга, когда на фоне пика численности всех видов бурозубок таксоцена и беспрецедентно высокого уровня численности второстепенных видов средняя бурозубка количественно преобладала почти во всех выборках (Нестеренко и др., 2016).

Анализ структурных вариантов 42 выборок показал, что когтистая бурозубка являлась доминантом в 38 случаях, причем абсолютным

доминантом в 68,4% из них. Всего три раза этот вид выступал в роли субдоминанта и 1 раз на S5 в 2011 г. даже отсутствовала в отловах. При этом в 13 случаях содоминантом когтистой бурозубки являлась средняя бурозубка и 7 раз – тонконосная. Очень сходной в структуре доминирования оказалась роль средней и тонконосой бурозубок. Средняя бурозубка доминировала в 15 выборках, в 14 была субдоминантом и в 13 – второстепенным видом. Для тонконосой бурозубки это соотношение составило 11, 15 и 16, соответственно. В отличие от средней бурозубки, которая была доминантом, как в годы пика численности таксоцена, так и в период пониженной численности землероек, тонконосная бурозубка исполняла роль доминанта не при увеличении своей популяционной численности, а только в условиях снижения численности двух других фоновых видов. Это хорошо прослеживается при сравнении показателей за 2010–2011 гг. и 2012–2013 гг. (Таблица 7).

Таблица 7. Относительная численность (ос./100 к.-с.) и ИД (в скобках, %) разных видов землероек на учетных станциях (S1–S6) и в целом по участку мониторинга на юге о. Сахалин в 2008–2014 гг.

Код станции	Вид	2008 n=133/12,3*	2009 n=106/7,7	2010 n=262/13,6	2011 n=112/6	2012 n=1300/120,4	2013 n=58/3	2014 n=255/23,6
S1	Su	10 (72)	5 (50)	6,7 (58,6)	1,5 (33,3)	37,8 (32,5)	0,3 (16,6)	15,6 (68,3)
	Sc	2,8 (20)	4,2 (41,7)	3,1 (26,8)	0,3 (6,7)	49,4 (42,6)	–	2,2 (9,8)
	Sg	0	0,8 (8,3)	1,7 (14,6)	2,7 (60)	26,1 (22,5)	1,5 (83,4)	4,4 (19,5)
	Sd	0	–	–	–	1,1 (1)	–	–
	Sm	1,1 (8)	–	–	–	1,7 (1,4)	–	0,6 (2,4)
S2	Su	10,6 (79,2)	5,4 (65)	13,6 (74,3)	2,6 (41,7)	70 (41,3)	4,2 (63,6)	15,6 (62,2)
	Sc	2,2 (16,7)	2,9 (35)	4,2 (22,7)	0,5 (8,3)	67,8 (40)	–	1,1 (4,4)
	Sg	0,6 (4,2)	–	0,6 (3)	3,1 (50)	29,6 (17,4)	2,4 (36,4)	7,2 (29)
	Sd	–	–	–	–	2,2 (1,3)	–	0,6 (2,2)
	Sm	–	–	–	–	–	–	0,6 (2,2)
S3	Su	5 (40,9)	2,9 (50)	3,2 (52,9)	2,2 (50)	40,5 (32,9)	0,9 (100)	6,1 (36,7)
	Sc	7,2 (59,1)	2,5 (42,9)	1,8 (29,4)	0,3 (6,25)	60,5 (49,1)	–	0,6 (3,3)
	Sg	–	0,4 (7,1)	1,1 (17,1)	1,7 (37,5)	20,6 (16,7)	–	8,9 (53,3)
	Sd	–	–	–	0,3 (6,25)	1,1 (0,9)	–	0,6 (3,3)
	Sm	–	–	–	–	0,6 (0,4)	–	0,6 (3,3)
S4	Su	7,2 (76,5)	2,5 (37,5)	14,1 (72,6)	1,25 (15,8)	30,5 (27,9)	2 (85,7)	10 (52,9)
	Sc	2,2 (23,5)	2,9 (43,8)	3,4 (17,7)	1,25 (15,8)	42,8 (39,1)	0,3 (14,3)	3,3 (17,7)
	Sg	–	1,3 (18,7)	1,9 (9,7)	5,4 (68,4)	36,1 (33)	–	5 (26,5)
	Sm	–	–	–	–	–	–	0,6 (2,4)
S5	Su	12,2 (78,6)	3,7 (47,4)	10,6 (64,1)	–	34,4 (37,4)	2,7 (88,9)	12,8 (63,9)
	Sc	3,3 (21,4)	3,7 (47,4)	4,7 (28,3)	1,9 (40)	30,5 (38,4)	–	1,1 (5,6)
	Sg	–	0,4 (5,2)	0,9 (5,7)	2,9 (60)	16,7 (23,7)	0,3 (11,1)	5,6 (27,7)
	Sm	–	–	0,3 (1,9)	–	0,6 (0,5)	–	0,6 (2,8)
S6	Su	7,8 (82,4)	5 (69,2)	3,2 (39,1)	5,3 (67,9)	34,4 (41,9)	2 (54,5)	20 (52,2)
	Sc	1,7 (17,6)	2,2 (30,8)	3,9 (47,8)	1,4 (17,8)	30,6 (37,1)	–	–
	Sg	–	–	1,1 (13,1)	0,8 (10,7)	16,7 (20,2)	1,3 (36,4)	16,1 (42)
	Sd	–	–	–	–	0,6 (0,7)	–	–
	Sm	–	–	–	0,3 (3,6)	–	0,3 (9,1)	2,2 (5,8)
Всего	Su	8,8 (71,4)	4,1 (52,8)	8,9 (64,9)	2,4 (40,2)	43,1 (35,9)	1,9 (65,6)	13,3 (56,6)
	Sc	3,2 (26,3)	3,1 (40,6)	3,5 (25,9)	0,9 (14,2)	49,6 (41,2)	0,05 (1,7)	1,4 (5,9)
	Sg	0,1 (0,8)	0,5 (6,6)	1,2 (8,8)	2,6 (43,8)	26,3 (21,8)	0,9 (31)	7,9 (33,3)
	Sd	–	–	–	0,1 (0,9)	0,8 (0,7)	–	0,2 (0,8)
	Sm	0,2 (1,5)	–	0,1 (0,4)	0,1 (0,9)	0,5 (0,4)	0,05 (1,7)	0,8 (3,4)

Примечание. * В знаменателе – относительная численность всех видов землероек. **Su** – когтистая, **Sc** – средняя, **Sg** – тонконосная, **Sd** – темнозубая, **Sm** – крошечная бурозубки.

Отметим, что только 2 раза из 42 анализируемых выборок было зарегистрировано содоминирование тонконосой и средней бурозубок, причем на S5 в 2011 г. это было обусловлено отсутствием когтистой

бурозубки в отловах на данной станции. Роль этих видов в структуре доминирования в большинстве случаев носила противофазный характер.

Динамика структуры таксоцены землероек за период 2008–2014 гг. выглядела следующим образом. При общей численности землероек 12,3 ос./100 к.-с. структура их таксоцены в 2008 г. являлась однодоминантной. Повсеместно в роли абсолютного доминанта выступала когтистая бурозубка, относительная численность которой составила в среднем 8,8 ос./100 к.-с., а ИД – 71,4% (Таблица 7). Структура выборок на разных станциях была довольно однородной: уловистость когтистой бурозубки колебалась от 5,0 до 12,2%, средней бурозубки – в диапазоне 1,7–7,2%. Численность тонконосой бурозубки оказалась даже меньше чем у крошечной бурозубки, и она заняла положение второстепенного вида. Единственная особь этого вида была отловлена на станции S2 в смешанном хвойном лесу, две особи крошечной бурозубки – на станции S1 в посадках лиственницы.

В 2009 г. произошла структурная перестройка сообщества землероек за счет роста численности средней бурозубки на фоне общего снижения численности когтистой бурозубки. Из однодоминантного таксоцены трансформировался в двухдоминантный. Когтистая бурозубка при общей численности землероек 7,7 ос./100 к.-с., формально оставшись в роли абсолютного доминанта, в 2 выборках из 6 выступала лишь доминантом (ИД 37,5% и 47,4%), парным со средней бурозубкой, а на станции S4 при показателях относительной численности 2,2 и 2,9 ос./100 к.-с. в иерархии доминирования даже ей уступала. Тонконосая бурозубка по-прежнему оставалась второстепенным видом, кроме станции S4, а темнозубая и крошечная бурозубки не были отловлены вовсе.

На фоне общего подъема численности землероек в 2010 г. (13,6 ос./100 к.-с.), с высокой долей участия (ИД от 52,9% до 74,3% в разных выборках) когтистая бурозубка превалировала на всех станциях, кроме S6. В 2009 г. перестройка структуры таксоцены была обусловлена подъемом численности средней бурозубки при общем снижении показателей численности когтистой

бурозубки. В 2010 г. при возвращении показателей численности средней и когтистой бурозубок к уровню 2008 г., не сократилась численность тонконосой бурозубки, а даже несколько увеличилась, и впервые на станции S6 сформировался структурный вариант, когда данный вид выступал в роли субдоминанта (ИД 13,1%).

Принципиальное изменение структуры таксоцена землероек произошло в 2011 г. Поддержание уровня численности землероек в таксоцене обеспечивалось тонконосой бурозубкой, которая стала доминантом в большинстве местообитаний. Это было обусловлено популяционной депрессией средней бурозубки и резким снижением численности когтистой бурозубки. При показателях общей численности землероек – 6,0 ос./100 к.-с., однодоминантная структура зарегистрирована только в выборках со станций S4 и S6, однако в первом случае доминантом выступала тонконосая бурозубка, во втором – когтистая. Структура на остальных станциях была двухдоминантной, причем на S1, S2 и S5 в роли численно преобладающего доминанта выступала тонконосая бурозубка, и лишь на S3 она количественно уступала когтистой бурозубке, но при этом оставаясь доминантом. Особое место занимала выборка на станции S5, структурного аналога которой не встречалось прежде: двухвидовое и двухдоминантное по типу, но в роли содоминанта численно преобладавшей тонконосой бурозубки оказалась средняя, а когтистая бурозубка отсутствовала вовсе.

Перестройка структуры таксоцена землероек в 2012 г. в основном была обусловлена увеличением численности всех видов. Несмотря на различия в общей численности таксоцена, достигшей 120,5 ос./100 к.-с., структура доминирования среди фоновых видов землероек оказалась сходной с таковой в 2009 г. Отметим, что если из-за отсутствия в отловах 2009 г. второстепенных видов выборки были двух- и трехвидовыми, то в 2012 г. – только на станции S4 зарегистрирована трехвидовая структура, а на станциях S1, S3 и S6 – пятивидовая. В отличие от 2009–2010 гг., когда в роли доминанта выступала когтистая бурозубка, и 2011 г., когда общий уровень

численности землероек поддерживался за счет тонконосой бурозубки, в 2012 г. роль доминанта перешла к средней бурозубке. Структура таксоцена землероек в 2012 г. отличалась от таковой в 2011 г. прежде всего тем, что в 2011 г. совместно с когтистой бурозубкой доминантом выступала тонконогая, а в 2012 г. – средняя бурозубка.

В 2013 г., который характеризовался резким снижением общей численности таксоцена землероек (3,0 ос./100 к.-с.), при выраженной депрессии численности средней бурозубки (поймана одна особь), на всех станциях видовая структура была довольно сходной. Она являлась однодоминантной для станций S3, S4 и S5, где когтистая бурозубка выступала в роли абсолютного доминанта, причем ИД в среднем составил 65,6%, а в некоторых местообитаниях (S3) достигал 100%. При абсолютном доминировании когтистой бурозубки на станциях S2 и S6, структура была двухдоминантной, а содоминантом оказалась тонконогая бурозубка (в обоих случаях с ИД 36,4%). Станция S1 была единственной, где когтистая бурозубка уступила доминирование тонконогой (ИД 16,6% и 83,4% соответственно).

На фоне 8-кратного увеличения численности таксоцена землероек в 2014 г. (23,6 ос./100 к.-с.), на всех станциях видовая структура выборок была довольно сходной и являлась однодоминантной. В роли абсолютного доминанта выступала когтистая бурозубка, ИД которой в среднем составил 56,6% с максимумом (ИД 68,3%) на S1. На станции S6 структура была двухдоминантной при абсолютном доминировании когтистой бурозубки, а в роли содоминанта оказалась тонконогая бурозубка (ИД 42,0%). Станция S3 стала единственной, где по доминированию когтистая бурозубка уступила тонконогой (ИД 36,7% и 53,3% соответственно). Несмотря на то, что в предыдущий год была депрессия численности большинства составляющих таксоцен видов землероек, а в 2014 г. отмечена фаза роста численности, структура доминирования в таксоцене почти повторилась (Нестеренко и др., 2016).

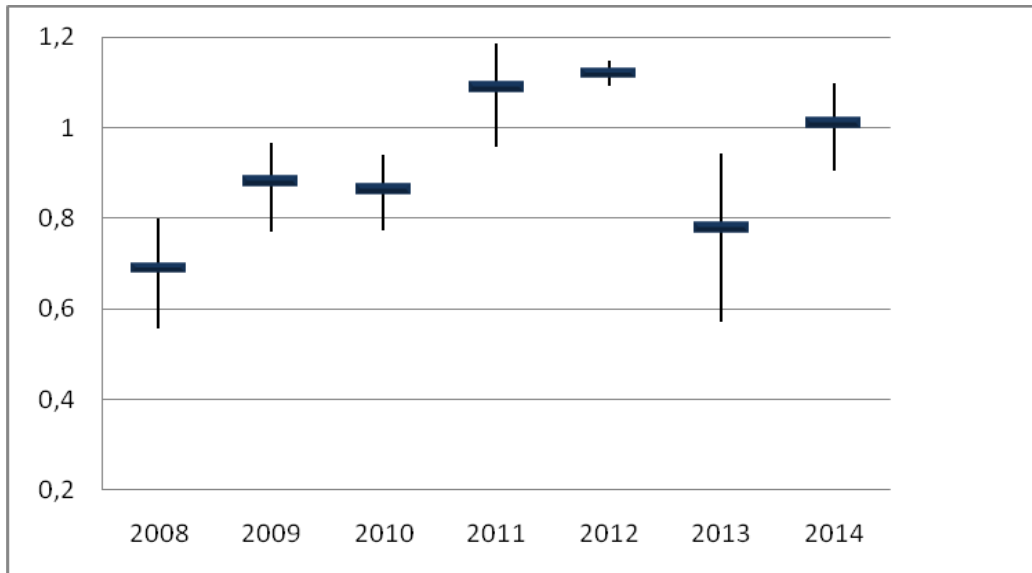


Рисунок 8 Показатели индекса Шеннона с доверительным интервалом 95% для таксоцена землероек на юге о. Сахалин в 2008–2014 гг.

В 2008–2010 гг. повсеместно степень выравненности видового состава была невысокой, о чем свидетельствуют значения индексов Шеннона (Рисунок 8). Формирование численности населения таксоцена землероек преимущественно происходило за счет содоминантов. По индексу Шеннона статистически значимые отличия между 2008 и 2009–2010 гг. ($t=4,96$; $t_{st}=1,97$, при $p<0,05$) выявлены из-за более высокого уровня доминирования когтистой бурозубки на фоне депрессии тонконосой. Показатели индекса Симпсона в эти годы также различались (1,73, 2,26 и 2,02 соответственно). Несмотря на то, что в 2010 г. структура таксоцена землероек была ближе к таковой в 2008 г., и сходными были показатели численности когтистой бурозубки, индексы Шеннона и Симпсона скорее указывают на сходство с 2009 г. Это не является противоречием, а, напротив, наглядно подтверждает тезис о том, что видовая выравненность в сообществах может быть достигнута различными способами. Но при этом, формирование численности в 2010 г., как и в 2008 г., происходило преимущественно за счет доминирующего вида, а из-за усиления роли второстепенного вида несколько увеличивался показатель выравненности. В 2011–2012 гг. структура таксоцена землероек стала более равномерной: значения индекса Симпсона не опускались ниже 2,7. Основную

роль в этом сыграло появление темнозубой бурозубки в отловах 2011–2012 гг., а также одновременное снижения численности средней и когтистой бурозубок в 2011 г., и равномерное увеличение их же численности в 2012 г. При сравнении показателей индекса Шеннона 2013 г. статистически значимые отличия по сравнению с 2011–2012 гг. и 2014 г. ($t=2,83-3,76$; $t_{st}=1,9$, при $p<0,05$) и сходство их с таковыми 2008–2010 гг. ($t=1,0$; $t_{st}=1,9$, при $p<0,05$) обусловлены, несомненно, смещением в пользу когтистой бурозубки степени доминирования на фоне общей пониженной численности таксоцена землероек, и при отсутствии в отловах темнозубой бурозубки (Нестеренко и др., 2016).

Таким образом, для исследуемого на юге острова таксоцена землероек выделено два паттерна структуры таксоцена землероек: с доминированием когтистой бурозубки на фоне пониженной численности других фоновых видов и при отсутствии в отловах одного или двух второстепенных видов (монодоминантный тип); на фоне понижения плотности населения когтистой бурозубки ее содоминантом выступает один из фоновых видов (полидоминантный тип).

4.3. Динамика таксоцена землероек Центрального Сахалина

К фоновым видам на данном участке также относятся средняя, когтистая и тонконосая бурозубки, суммарный ИД которых всегда больше 80%. За период исследований было отловлено 8 особей крошечной бурозубки и 25 особей темнозубой бурозубки, причем последний вид не регистрировался в отловах 2009 г., 2011 г. и 2013 г. Так как одна особь равнозубой бурозубки была отловлена в приречном ольховнике (станция L3) в 2002 г., мы считаем, что он может входить в состав сообществ землероек центральной части о. Сахалин как редкий второстепенный вид, но в анализ данный вид не включен.

Анализ структурных вариантов 20 выборок показал, что когтистая бурозубка являлась доминантом в 11 случаях, при этом в 45% из них –

абсолютным доминантом. В 4 случаях когтистая бурозубка выступала в роли субдоминанта. Дважды это происходило в годы ее популяционной депрессии. В пяти случаях вид вообще отсутствовал в выборках (Таблица 8). Единственным доминантом в выборке когтистая бурозубка отмечалась 4 раза. Двухдоминантный тип структуры таксоцена с участием этого вида отмечен 7 раз, причем средняя и тонконосная бурозубки выступали в роли его содоминантов в 2 и 5 случаях соответственно. Полидоминантный тип, когда все три фоновых вида занимали положение доминанта в таксоцене, ни разу не был зарегистрирован.

Таблица 8. Относительная численность (ос./100 к.-с.) и ИД (в скобках, %) разных видов землероек на учетных станциях (В1–В4) и в целом по участку мониторинга в центральной части о. Сахалин в 2009–2013 гг.

Код станции	Вид	2009 n=13/1,8*	2010 n=165/14,8	2011 n=139/13,5	2012 n=436/60,6	2013 n=20/1,7
В1	Su	–	2,5 (31,8)	1,4 (57,1)	26,1 (46,5)	0,3 (33,3)
	Sc	–	2,1 (27,3)	–	18,3 (32,7)	–
	Sg	0,5 (100)	2,9 (36,4)	1,1 (42,9)	6,4 (10,9)	0,6 (66,7)
	Sd	–	–	–	4,4 (7,9)	–
	Sm	–	0,4 (4,5)	–	1,1 (2,0)	–
В2	Su	0,5 (10,0)	11,4 (42,7)	22,5 (74,1)	51,7 (58,5)	0,6 (15,4)
	Sc	1,7 (30,0)	6,4 (24,0)	2,5 (8,2)	17,2 (19,5)	2,5 (61,5)
	Sg	2,8 (50,0)	8,9 (33,3)	5,4 (17,7)	17,8 (20,1)	0,9 (23,1)
	Sd	–	–	–	1,7 (1,9)	–
	Sm	0,5 (10,0)	–	–	–	–
В3	Su	–	1,4 (16,7)	2,9 (36,8)	9,4 (42,5)	–
	Sc	–	3,2 (37,5)	1,3 (15,8)	7,8 (35,0)	–
	Sg	–	3,9 (45,1)	3,3 (42,1)	3,3 (15,0)	–
	Sd	–	–	–	1,7 (7,5)	–
	Sm	–	–	0,4 (5,3)	–	–
В4	Su	–	4,3 (27,3)	7,1 (60,7)	45,6 (60,3)	–
	Sc	–	5,3 (34,1)	1,3 (10,7)	19,4 (25,7)	0,7 (50,0)
	Sg	0,5 (50,0)	5,7 (36,3)	3,3 (28,6)	6,1 (8,1)	0,7 (50,0)
	Sd	–	0,4 (2,3)	–	4,4 (5,9)	–
	Sm	0,5 (50,0)	–	–	–	–
Всего	Su	0,1 (7,7)	4,9 (33,3)	8,8 (65,5)	33,2 (54,8)	0,3 (15,0)
	Sc	0,4 (23,1)	4,3 (29,1)	1,3 (9,3)	15,7 (25,9)	0,8 (50,0)
	Sg	1,0 (53,8)	5,4 (36,4)	3,3 (24,5)	8,3 (13,8)	0,6 (35,0)
	Sd	–	0,1 (0,6)	–	3,1 (5,0)	–
	Sm	0,3 (15,4)	0,1 (0,6)	0,1 (0,7)	0,3 (0,5)	–

Примечание. * В знаменателе – относительная численность всех видов землероек. **Su** – когтистая, **Sc** – средняя, **Sg** – тонконосная, **Sd** – темнозубая, **Sm** – крошечная бурозубки.

В структуре доминирования роль тонконосой бурозубки оказалась сходной с таковой средней бурозубки. Средняя бурозубка в 7 выборках являлась доминантом, в 6 – субдоминантом и однажды – второстепенным видом. Тонконосая бурозубка доминировала в 11 выборках, 6 раз являлась субдоминантом и единожды была второстепенным видом. Средняя бурозубка не регистрировалась в отловах 6 раз, а тонконосая – два раза. Отмечено 4 случая содоминирования этих видов, причем дважды это приходилось на годы популяционной депрессии когтистой бурозубки.

Анализ данных по выборкам раскрыл интересную закономерность, которая связывает положение разных видов бурозубок в структуре доминирования с их динамикой численности. Перепады популяционной численности когтистой бурозубки достигали 50-кратных величин, а между фазами депрессии и пика – 300-кратных. Эти различия у средней бурозубки были не так ярко выражены, но изменялись также в 10 и более раз. Именно в годы подъема численности эти два вида доминировали и в выборках, и в таксоценозе землероек в целом. Популяционная численность тонконосой бурозубки не была подвержена сильным перепадам, а в качестве доминанта выступала преимущественно не за счет увеличения своей численности, а становилась им при снижении численности двух других фоновых видов (Нестеренко и др., 2015). Подобный случай уже отмечался в популяционной динамике тонконосой бурозубки в таксоценозе землероек на севере Сахалина.

Популяция когтистой бурозубки в 2009 г. находилась на фазе депрессии. Даже в оптимальных местообитаниях относительная численность этого вида не превышала значения 0,5 ос./100 к.-с., а в среднем за год показатель составил 0,1 ос./100 к.-с. ИД когтистой бурозубки в таксоценозе землероек достиг только 7,7%, и этот вид оказался второстепенным (Таблица 8). Средняя бурозубка выступала в роли субдоминанта, численность вида не превышала 1,7 ос./100 к.-с. Тонконосая бурозубка при ИД 53,8% являлась абсолютным доминантом. Однако, максимальный показатель популяционной численности на станции В2 не превышал 2,8 ос./100 к.-с., и доминирование

этого вида было обусловлено низкой численностью средней и когтистой бурозубок, а не увеличением собственной. На этом фоне даже редкий и малочисленный вид – крошечная бурозубка, оказался субдоминантом.

Структура таксоцены землероек в 2010 г. трансформировалась из однодоминантной в двухдоминантную, а в роли содоминантов выступали тонконогая и когтистая бурозубки. Суммарно численность последней по сравнению с прошлым годом увеличилась почти в 50 раз и достигла максимальных показателей – 11,4 ос./100 к.-с. на станции В2, это и обеспечило когтистой бурозубке роль доминанта в таксоцене землероек. Численность средней бурозубки выросла в 10 раз. Вид доминировал в выборках на станциях В3 и В4, но в таксоцене землероек его ИД даже не превысил пороговые 30%, и он формально оказался лишь субдоминантом. Более чем в 5 раз увеличилась численность тонконогой бурозубки, и вид остался доминантом, однако, на фоне роста количественных показателей средней и когтистой бурозубок, доля участия тонконогой бурозубки в таксоцене даже сократилась по сравнению с 2009 г. (Таблица 8).

В 2011 г. перестройка по структуре доминирования в таксоцене произошла за счет снижения численности средней и тонконогой бурозубок. В результате абсолютным доминантом почти повсеместно стала когтистая бурозубка. В выборках со станций В1 и В3 в роли содоминанта когтистой бурозубки выступала тонконогая, ИД вида суммарно составил 24,5%, и вновь, как в 2009 г., структура таксоцены землероек стала однодоминантной, лишь с той разницей, что доминантом оказалась не тонконогая бурозубка, а когтистая. Переход средней бурозубки в категорию второстепенных видов был обусловлен ее популяционной депрессией. Изменения в сообществе в разных местообитаниях происходили не синхронно. В выборках с разных станций различия в выравненности видовой структуры хорошо демонстрирует их сравнение по индексу Шеннона. В 2010 г. между станциями значимых различий не было выявлено, а в 2011 г. показатели индекса Шеннона различались значительно. Например, различия между

выборками со станций В2 и В3 в несколько раз превышали пороговый уровень ($t=6,12$; $t_{st}=1,98$, при $p<0,05$). Это было обусловлено резким сдвигом соотношения видов в пользу одного доминанта в трехвидовом комплексе на станции В2 по сравнению с четырехвидовым комплексом бурозубок на станции В3, где структура была более выровненной (Нестеренко и др., 2015).

Перестройка таксоцены по структуре доминирования в 2012 г. произошла в результате увеличения численности всех составляющих его видов бурозубок, включая второстепенные. Численность когтистой бурозубки выросла в 3,7 раза, тонконосой – в 2,5, средней – в 12, темнозубой – в 22, крошечной – в 3 раза. В лиственничнике на станциях В2 и В4 когтистая бурозубка с показателями численности 51,7 и 45,6 ос./100 к.-с. соответственно выступала в роли абсолютного доминанта, а локальные группировки – станции В1 и В3, связанные с марями, оказались двухдоминантными, а содоминантом когтистой бурозубки была средняя бурозубка. Различия между станциями показали отсутствие значимых различий по индексу Шеннона. Структура таксоцены землероек в 2012 г. была однодоминантной: в роли абсолютного доминанта выступала когтистая бурозубка, а средняя и тонконосая бурозубки оказались субдоминантами. Отличительной особенностью этого года была беспрецедентно высокая популяционная численность темнозубой бурозубки: вид был отловлен на всех станциях, показатели численности варьировали от 1,7 ос./100 к.-с. до 4,4 ос./100 к.-с., а средний по таксоцену землероек составил 3,1 ос./100 к.-с. Отметим, что в 2002 г. структура таксоцены землероек приблизительно соответствовала таковой в 2012 г. Различия лишь были в более низкой популяционной численности когтистой бурозубки, а более высокая численность средней бурозубки обусловила ее переход в ранг доминанта. Учитывая отличия отловов в канавки и заборчики, при довольно высоком уровне численности средней и когтистой бурозубок – от 6,7 ос./100 к.-с. в приречном ольховнике до 20,0 ос./100 к.-с. в хвойниках, из этих двух видов

(ИД составил по 32%), сложился двухдоминантный комплекс, а тонконосная бурозубка (ИД 24%) выступала в роли содоминанта.

После значительный высоких, пиковых величин 2012 г. все входящие в таксоцен популяции бурозубок в 2013 г. оказались на фазе депрессии численности, которая обусловила общую депрессию таксоцена землероек, сопоставимой с таковой в 2009 г. Сравнение особенностей структуры сообщества на фазах депрессии, разделенных интервалом в четыре года, очень важно и интересно для понимания общих закономерностей динамики численности таксоценов. Из-за низкой численности когтистой бурозубки в 2009 г. повсеместно в роли абсолютного доминанта в таксоцене землероек выступала тонконосная бурозубка, содоминантами являлись средняя и крошечная бурозубки. В 2013 г. при равном с 2009 г. показателе численности таксоцена землероек – 1,7 и 1,8 ос./100 к.-с., и сопоставимой по уровню депрессии популяции когтистой бурозубки, не было отловлено ни темнозубой, ни крошечной бурозубок, а абсолютным доминантом оказалась средняя, а не тонконосная бурозубка. Выявленные при сравнении индекса Шеннона (Рисунок 9) в годы депрессии численности статистически достоверные различия ($t=5,29$; $t_{st}=2,04$, при $p<0,05$), обусловлены как присутствием в 2009 г. второстепенного вида – крошечной бурозубки, так и тем, что видовая выравненность в 2009 г. по сравнению с 2013 г. была более четко выражена.

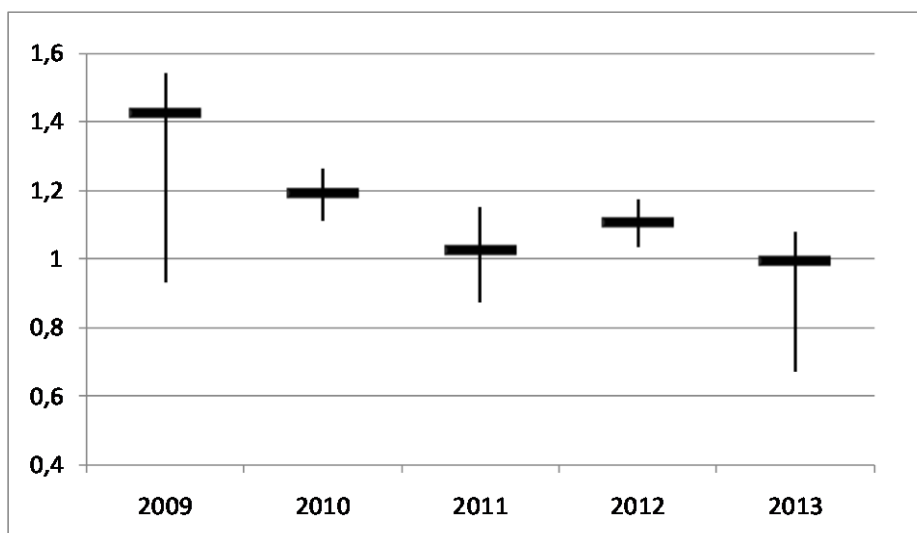


Рисунок 9 Показатели индекса Шеннона с доверительным интервалом 95% для таксоцена землероек в центральной части о. Сахалин в 2009–2013 гг.

Таким образом, количественная динамика таксоцена землероек Центрального Сахалина, как и в других исследуемых таксоценах, изменяется интегрально в зависимости от колебаний популяционной численности составляющих его видов и носит циклический характер. На фазе пика отмечается синхронный рост численности всех видов бурозубок, входящих в сообщество, а фазы низкой численности совпадают со стадиями депрессии численности популяции когтистой бурозубки. Для таксоцена характерны два основных варианта его структуры: монодоминантный, когда доминирует только один вид при пониженной численности других видов из группы фоновых, и двухдоминантный, когда в том или ином сочетании роли доминантов исполняют два фоновых вида (Нестеренко и др., 2015).

4.4. Сравнительный анализ динамики таксоценов

Видовая структура рассмотренных таксоценов землероек на трех мониторинговых участках о. Сахалин включает в себя пять видов представителей рода *Sorex*: три фоновых вида (когтистая, средняя и тонконосная бурозубки) и два второстепенных (темнозубая и крошечная бурозубки). В пределах каждого мониторингового участка население землероек входит в состав одного таксоцена, и в зависимости от типа местообитания структура локальных группировок, как говорилось ранее, может различаться. Повсеместно учетные станции преимущественно закладывались в лесном типе растительности. На северном участке преобладают елово-пихтовые леса или с присутствием лиственницы, или переходящие в багульниковые лиственничники. На южном участке основную площадь занимают посадки лиственницы и возобновления лиственных и хвойных пород на месте темнохвойных лесов, которые были сведены рубками и пожарами более 30 лет назад. Значительную часть центрального мониторингового участка занимают мари и вторичные леса, из которых

наибольшие площади представлены багульниковыми лиственничниками и средневозрастными лиственничниками с присутствием темнохвойных пород.

Обычно при анализе динамики биосистем во внимание берется изменение их количественных характеристик во времени, а прежде всего численности. Когда биосистема включает в себя несколько элементов, необходимо учитывать и комбинаторику их соотношений, которые относятся к трем аспектам: соотношению отдельных составных частей, взаимосвязи между частями и изменению этих частей (Баканов, 1987). На примере таксоценов землероек это означает анализ структуры доминирования всего таксоцена (Литвинов, 2010; Литвинов и др., 2015) и индексов разнообразия (Литвинов, 2001).

В результате сравнения трех таксоценов землероек о. Сахалин с одинаковым видовым составом выявлено, что в структуре доминирования одного таксоцена межгодовые различия могут быть значительнее, чем между разными таксоценами. Поэтому следует оценивать не только видовые соотношения, но и определять тип динамики структуры доминирования, а также его основные паттерны. Так, при анализе динамики северного таксоцена землероек, выявлено, что его структура являлась преимущественно однодоминантной, а в роли доминанта выступали разные виды бурозубок. Средняя бурозубка доминировала только в годы высокой численности землероек, и рост количественных показателей таксоцена преимущественно был обусловлен увеличением популяционной численности именно этого вида. В период депрессии или пониженной численности таксоцена доминировала тонконогая бурозубка. Так сравнение значений индекса Шеннона 2011 и 2014 гг. (Рисунок 6) не выявило значимых различий, а высокая степень доминирования этого вида отразилась и на сходстве индекса Симпсона (2,41 и 2,55). В отличие от средней бурозубки тонконогая доминировала в таксоцене даже при сниженной собственной численности – в годы депрессии численности популяции средней бурозубки (Локтионова и др., 2016).

В отличие от северной части Сахалина видом-доминантом южного таксоцена землероек ежегодно являлась когтистая бурозубка. Сохранял свое положение в иерархии доминирования этот вид даже в периоды снижения собственной численности. При этом формирование общей численности землероек преимущественно происходило за счет изменения роли содоминанта, в качестве которого поочередно выступали тонконосая или средняя бурозубки. В годы подъема и пика численности землероек (2011 г. и 2012 г.) структура таксоцена была более равномерной, а показатели индекса Симпсона не опускались ниже 2,7. На это оказало влияние появление в эти годы в отловах темнозубой бурозубки, а также снижение численности когтистой и средней бурозубок (2011 г.) и равномерное увеличение их численности на следующий год. Сравнение значений индекса Шеннона 2013 г. с таковыми в 2011 г., 2012 г. и 2014 г. (Рисунок 8) выявило значимые отличия, а с показателями 2009 г. и 2010 г. – сходство (Нестеренко и др., 2016).

При анализе динамики численности землероек на центральном мониторинговом участке выявлено, что перепады численности средней и когтистой по годам были ярко выражены, а у последней разница показателей между фазами депрессии и пика численности достигала 300-кратной величины. Именно в годы роста численности эти виды доминировали в таксоцене землероек. У другого вида из группы фоновых – тонконосой бурозубки численность не подвержена сильным перепадам. В роли доминанта этот вид выступал преимущественно за счет снижения численности двух других фоновых видов, а не за счет увеличения собственной численности. Со стадиями популяционной депрессии когтистой бурозубки совпадали фазы низкой численности таксоцена в целом. А на фазах пика землероек выявлен подъем численности всех входящих в таксоцен видов (Нестеренко и др., 2015).

Таким образом, количественная динамика рассмотренных таксоценов землероек на о. Сахалин изменяется интегрально в зависимости от колебаний

популяционной численности составляющих эти таксоцены видов. Для всех трех таксоценов характерно наличие фаз пика и депрессии. Пик и глубина спада были наиболее выражены в южных и центральных таксоценах землероек. На севере амплитуда колебаний общей численности землероек была менее заметна. Не зарегистрировано обратной зависимости в динамике численности фоновых и второстепенных видов. Зачастую численность этих видов увеличивалась одновременно.

Для таксоценов землероек Сахалина характерны два типа структуры: однодоминантный, с доминированием только одного вида при пониженной численности других и двухдоминантный, при котором в том или ином сочетании доминантами являются два вида из группы фоновых. Последний превалирует на юге Сахалина, в рамках которого выделены два структурных паттерна (при постоянном преобладании когтистой бурозубки в роли ее содоминанта выступает либо тонконосая, либо средняя бурозубки). На севере Сахалина для таксоценов характерна однодоминантная структура в двух вариантах (монодоминирование либо средней, либо тонконосой бурозубки). Для центральной части острова характерны оба типа структуры.

ГЛАВА 5. МЕХАНИЗМЫ РЕГУЛЯЦИИ ЧИСЛЕННОСТИ

5.1. Влияние погодно-климатических факторов

К важным внешним условиям, воздействующих на динамику численности землероек относятся погодно-климатические факторы. Многие авторы считали, что высокая доля смертности землероек приходится на зимний период (Формозов, 1948; Попов, 1960; Ивантер, 1975), а наиболее значительное влияние на выживаемость оказывают низкие температуры и высота снежного покрова (Zub et al., 2012; Ивантер и др., 2014). Объяснялось это тем, что в малоснежные, холодные зимы промерзание почвы затрудняет добычу корма для землероек (Shillito, 1963; Aitchison, 1987). Ряд исследователей считает, что снижение численности бурозубок в зимний период несущественно, и наиболее пагубное влияние на животных оказывают высокие мартовские температуры, которые приводят к образованию ледяных корок на поверхности земли, что препятствует передвижению землероек, а также ранние паводки и оттепели (Формозов, 1961; Новиков, 1981; Solonen, 2006; Дидорчук, 2010; Виноградов, 2012). Благоприятно сказывается на выживаемости молодняка землероек теплая осень и раннее становление снежного покрова (Churchfield et al., 1995; Панов, 2001; Калинин, 2008; Калинин и др., 2008; Маркина, 2010).

Нами отлов землероек проводился в августе – начале сентября, когда численность достигает максимальных показателей. С целью проверки гипотезы о том, что условия зимы и ранней весны определяют численность землероек (Ивантер, 1975; Формозов, 1976; Курхинен, 1985; Калинин и др., 2008; Виноградов, 2012), нами был проведен корреляционный анализ погодно-климатических показателей за 2008–2016 гг. (Таблица 5) с данными по численности популяции землероек в модельных таксоценах севера и юга Сахалина.

На севере Сахалина средняя температура самого холодного месяца (январь) составляла $-19,5^{\circ}\text{C}$, а количество осадков за год – 680 мм. По

данным ГМС (Таблица 5) за период исследований наиболее высокие температуры января ($-14,4^{\circ}\text{C}$ и -14°C) отмечены в 2009 г. и 2011 г. Эти годы в динамике численности землероек отмечали как фазы подъема и депрессии численности. Температура ниже среднего значения опускалась только в 2014 г. и составляла $-20,2^{\circ}\text{C}$. Численность землероек за этот год по сравнению с предыдущим сократилась более чем в 1,5 раза. С такими показателями, как наибольшая высота снежного покрова, количество дней со снежным покровом, наблюдали сходную картину. Максимальная высота снежного покрова (129 см) зафиксирована в 2011 г. и 2013 г., которые соответствовали фазам депрессии и пика численности землероек. В 2010 г. снег на поверхности земли сохранялся в течение 198 дней. Численность таксоцена землероек за период август – начало сентября в этот год составила 22,2 ос./100 к.-с. Минимальное количество дней со снегом отмечено в 2012 г. (фаза подъема) – 163 дня. В год с самыми низкими показателями численности землероек – 7,7 ос./100 к.-с., снежный покров сохранялся 184 дня.

Количество осадков – важный показатель, влияющий на выживаемость землероек (Ивантер, 2019). Причиной их гибели могут стать обильные дожди, которые в весенний и летний периоды приводят к наводнениям (Формозов, 1948; Максимов, 1974; Сергеев, 1974). Частые осадки в холодное время года способствуют увеличению снежного покрова, что в свою очередь благоприятно сказывается на выживаемости землероек (Снигиревская, 1947; Ивантер, 1975; Пузаченко и др., 1997; Курхинен и др., 2006). Так на севере Сахалина минимальное значение показателя годового количества осадков (595,1 мм) отмечено в 2012 г. при численности землероек 19,8 ос./100 к.-с. На следующий год численность возросла до 21,2 ос./100 к.-с., а показатель годового количества осадков достиг максимальной отметки за период исследования – 1030 мм. На фазе спада и в период депрессии численности (2014 г. и 2011 г.) годовое количество осадков составило более 810 мм.

Значения других показателей, включая количество дней со дня схода снега до начала отлова, количество осадков в июле, количество осадков в сентябре, также возрастали как в период спада, так и подъема численности землероек.

На юге Сахалина максимальные значения всех рассмотренных климатических показателей также выпадали как на годы подъема, так и годы спада численности бурозубок. На фазе пика численности таксоцена (2012 г.) отмечена наибольшая высота снежного покрова – 79 см, что в свою очередь могло повлиять на высокую выживаемость землероек в зимний период. При этом в 2014 г., когда численность после депрессии 2013 г. возросла больше чем в 7 раз, данный погодно-климатический показатель достиг минимального значения за период исследования – 41 см. Среднее годовое количество осадков на юге Сахалина составляет около 800 мм. За период исследований значения этого показателя варьировали в пределах 697–1141,2 мм. При этом максимальные значения отмечены в годы, когда численность землероек была на подъеме и достигла самых высоких показателей – 13,6 ос./100 к.-с. и 120,4 ос./100 к.-с. (2010 г. и 2012 г., соответственно). При депрессии численности землероек в 2013 г. годовое количество осадков составило 908 мм, что также является высоким показателем. Количество осадков за июнь в 2012 г., наоборот, составило всего 22,9 мм. В период депрессии численности 2010 г. (6 ос./100 к.-с.) значение показателя достигло 90,9 мм, а при численности 7,6 ос./100 к.-с. (2009 г.) – 178,9 мм. Отметим, что средняя температура августа в 2009 г. была низкой и составила 16,8°C. Возможно, большое количество осадков в июне могло негативно сказаться на уровне численности землероек к концу лета.

Данные о связи численности землероек с погодными условиями лета и осени отрывистые. Существует мнение о падении численности в результате сильных засух и холодных ливневых дождей в начале лета (Попов и др., 1950; Лаврова, 1960; Реймерс, Воронов, 1963; Сергеев, 1974; Воронов, 1993).

В ходе нашего исследования с помощью корреляционного анализа (Таблица 9) отмечена слабая связь показателя количества осадков в июне с популяционной численностью некоторых видов бурозубок. Так для численности когтистой, средней и крошечной бурозубок коэффициент корреляции (r_s) составил 0,464–0,559. Обратная связь обнаружена с показателями численности темнозубой бурозубки ($r_s=-0,582$, при $p<0,05$), что говорит о снижении численности этого вида при увеличении количества осадков в июне. Также для темнозубой бурозубки слабая связь была выявлена с показателем средней температуры воздуха за январь ($r_s=0,582$, при $p<0,05$). Это может свидетельствовать о том, что на уровень численности темнозубой бурозубки оказывают влияние обилие осадков и низкие температуры. Связь показателей количества осадков в июне и температуры воздуха в январе с динамикой численности характерна только для видов северного таксоцена землероек.

Также в корреляционный анализ были включены все, представленные в таблице 5, погодно-климатические показатели. Статистически значимая связь не выявлена ни с популяционной численностью фоновых видов бурозубок, ни с численностью таксоцена в целом. Среди второстепенных видов только для численности крошечной бурозубки отмечена достоверная корреляция с такими показателями как наибольшая высота снежного покрова, количество дней со снежным покровом и количество дней со дня схода снега до начала отлова (Таблица 9). Так, на севере острова спад численности вида совпадал с увеличением высоты снежного покрова ($r_s=-0,78$, при $p<0,05$) и с сокращением дней со дня схода снега до даты начала отлова ($r_s=0,78$, при $p<0,05$). На юге Сахалина связь численности крошечной бурозубки отмечена с количеством дней со снежным покровом ($r_s=-0,75$, при $p<0,05$), что может свидетельствовать об увеличении позднелетней численности вида в годы с ранним разрушением снежного покрова.

Таблица 9. Коэффициенты корреляции Спирмена (r_s) при сравнении погодно-климатических факторов с показателями численности землероек северного (N) и южного (S) таксоценов о. Сахалин.

Вид	AUT	JAT	MAX	NSN	FSN	SMR	JNR
<i>S. unguiculatus</i> (N)	-0,198	0,126	0,336	-0,684	0,045	0,216	0,559
<i>S. caecutiens</i> (N)	0,071	-0,25	0,306	0,000	0,018	0,5	0,464
<i>S. gracillimus</i> (N)	0,571	-0,393	0,27	0,678	-0,162	0,179	0,179-
<i>S. minutissimus</i> (N)	0,18	-0,072	-0,782	-0,072	0,782	0,595	0,505
<i>S. daphaenodon</i> (N)	0,018	0,582	-0,248	-0,582	0,413	0,527	-0,582
Таксоцен в целом (N)	0,25	-0,429	0,27	0,143	0,054	0,429	-0,429
<i>S. unguiculatus</i> (S)	0,024	0,132	0,333	-0,431	-0,072	0,19	-0,143
<i>S. caecutiens</i> (S)	-0,048	0,371	0,571	-0,192	0,395	0,381	0,143
<i>S. gracillimus</i> (S)	0,357	0,228	0,31	-0,036	0,012	0,31	-0,048
<i>S. minutissimus</i> (S)	-0,184	-0,445	-0,098	0,753	0,457	-0,295	0,368
<i>S. daphaenodon</i> (S)	0,136	0,027	0,055	0,082	0,343	-0,055	0,109
Таксоцен в целом (S)	0,048	0,132	0,333	0,431	0,072	0,19	0,143

Примечание. Жирным шрифтом выделены достоверные значения коэффициентов корреляции Спирмена при $p < 0,05$.

В работах многих исследователей приводится информация о том, что многоснежные зимы и слабое промерзание почвы, как правило, предшествуют подъему численности землероек, а при низкой высоте снежного покрова в условиях сильных морозов наступает массовая гибель животных (Снигиревская, 1947; Попов, 1968; Лаврова, 1960; Викторов, 1964, Ивантер, 2019). По нашим данным такая закономерность не прослеживается. Так как основная доля смертности землероек приходится на зимний период (Формозов, 1948; Попов, 1960; Ивантер, 1975), то большая часть из рассмотренных показателей оказывают влияние, по-видимому, лишь на

весеннюю численность землероек. К концу лета показатели численности после 2–3 циклов размножения, могут значительно увеличиться. Показатели численности во время депрессии и на фазе пика различались более чем в 40 раз. При этом влияния на численность погодно-климатических факторов за холодный период года с помощью корреляционного анализа выявить не удалось. Периодичность изменения численности землероек не всегда совпадает с периодичностью изменений погодных условий (Ивантер, 2019). На численность популяций и таксоцена землероек в целом влияют не только внешние факторы. Важно учитывать работу плотностно-зависимых механизмов, которые способны влиять на численность землероек даже при неблагоприятных условиях погоды.

5.2. Плодовитость

Годовые различия в интенсивности размножения землероек являются следствием внутривидовой регуляции (Попов и др., 1950; Stein, 1961; Ивантер, 1975; Куприянова, 1978). По данным многих авторов уровень плодовитости землероек может изменяться по годам в зависимости от их численности (Снигиревская, 1947; Попов, 1960; Новиков и др., 1970; Ивантер, 1972; Куприянова, 1978; Лямкин и др., 1985; Куприянова, Наумов, 1986). Самки землероек приносят крупные выводки в годы низкой численности популяции, а в годы подъема численности плодовитость снижается (Докучаев, 1979, 1990). Высказывалось даже предположение, что можно определить относительную численность землероек, зная среднюю величину выводка (Попов и др., 1950). Ю.С. Малышев (2014) при изучении популяции средней бурозубки в Верхнеангарской котловине отмечал снижение плодовитости в годы пика численности и подъем показателей на следующий год. Данные о том, существует ли зависимость уровня плодовитости отдельных видов от численности таксоцена в целом, отсутствуют.

Проведен анализ данных по плодовитости землероек и численности в конце летнего периода. Так, в северном таксоценозе землероек в 2010–2014 гг. на одну беременную самку средней бурозубки в среднем приходилось по 5,6 эмбриона. В 2012 г. отмечен наивысший показатель плодовитости 6,5 эмбр./самку. Учитывая, что во вторую и третью беременность самки средней бурозубки приносят в среднем 6,2 эмбриона на самку (Нестеренко, 1999б), а на Сахалине средний показатель равен 5 (Реймерс и др., 1968; Воронов и др., 1969; Долгов, 1985), уровень плодовитости в исследуемом районе можно считать высоким. При этом в годы пика (2010 г. и 2013 г.) количество самок с эмбрионами было в 3–4,5 раза выше по сравнению с 2012 г., когда отловили только двух беременных самок (Таблица 10), а в годы низкой численности популяции и таксоценоза в целом (2011 г. и 2014 г.) они вообще отсутствовали в отловах.

У когтистой бурозубки отсутствуют данные по плодовитости только за 2014 г., когда не было поймано ни одной беременной самки. При этом во все предыдущие годы уровень плодовитости был высоким и не опускался ниже 5 эмбр./самку в независимости от фазы динамики численности, как популяции, так и таксоценоза землероек в целом. Увеличение количества беременных самок в отловах отмечалось на фазах подъема популяционной численности и пика численности таксоценоза.

У тонконосой бурозубки ситуация с плодовитостью отличалась от таковой у двух других фоновых видов. В первую очередь это связано с тем, что фазы популяционного цикла и всего таксоценоза землероек не совпадали. Изменения численности популяции были плавными, без резких колебаний, характерных для популяций средней и когтистой бурозубок. Была отловлена одна беременная самка с 9 эмбрионами в 2013 г. (Таблица 10). Учитывая, что количество эмбрионов на самку тонконосой бурозубки составляет от 2 до 8, а в среднем 5,6 (Нестеренко, 1999б), уровень плодовитости, установленный на фазе пика численности таксоценоза и роста популяции, для вида был высоким.

По причине более низкой, чем у других видов, численности определить уровень плодовитости в остальные годы не удалось.

Среди второстепенных видов землероек беременных самок или самок с плацентарными пятнами отловлено не было.

Таблица 10. Фаза динамики численности таксоцена (П – пик, Д – депрессия, ↓ – спад, ↑ – подъем), уровень плодовитости (эмбр./самку, число беременных самок в скобках), степень резорбции (рез./самку) и доля холостых (% от всех перезимовавших самок) на севере Сахалина в 2010–2014 гг.

Вид	2010	2011	2012	2013	2014
<i>S. caecutiens</i>	П 5,7 (6) 1,33 45,5	Д 0(0) 0 0	↑ 6,5 (2) 0 75	П 5,4 (9) 0 30,8	↓ 0 (0) 0 100
<i>S. unguiculatus</i>	↓ 5,9 (7) 0 30	↓ 5,3 (3) 0 16,7	П 5 (5) 1 50	П 5,8 (4) 0 37,5	Д 0 (0) 0 0
<i>S. gracillimus</i>	↑ 0 (0) 0 75	↓ 0 (0) 0 0	↓ 0 (0) 0 100	↑ 9 (1) 0 66,7	П 0 (0) 0 0
Таксоцен в целом	П	↓	↑	П	↓

В целом для фоновых видов землероек северного таксоцена зависимость повышения уровня плодовитости при снижении показателей численности не выявлена. Для доминирующего вида – средней бурозубки, фазы популяционного цикла которого совпадают с фазами динамики численности таксоцена землероек ($r_s=1$, при $p<0,05$), беременные самки в период депрессии вовсе не были пойманы. В годы пика численности уровень плодовитости был высоким – 5,7 и 5,4 эмбр./самку, как и на фазе подъема численности в 2012 г., но с наибольшим количеством беременных самок. В результате корреляционного анализа была выявлена слабая связь ($r_s=0,67$, при $p<0,05$) уровня плодовитости с показателями численности (Таблица 11).

Возможно, высокая численность вида и доминирующее положение поддерживались за счет постоянно высокой плодовитости, а по причине низкой численности в 2011 г. и 2014 г. беременные самки просто не были отловлены.

Связь уровня плодовитости когтистой бурозубки с популяционной численностью не была выявлена. Коэффициент корреляции при сравнении уровня плодовитости с численностью таксоцена землероек был высоким, но статистически не значимым ($r_s=0,7$, при $p<0,05$), что является следствием небольшого увеличения плодовитости когтистой бурозубки с 5 до 5,8 эмбр./самку на фазе пика численности таксоцена в 2013 г. Беременные самки не были отловлены только в 2014 г., когда таксоцен и популяция находились на фазе снижения численности.

Данные по тонконосой бурозубке также не подтверждают мнение об увеличении плодовитости при низкой численности популяции. Только одна беременная самка с 9 эмбрионами была отловлена на пике численности землероек. Как и в популяциях других фоновых видов на фазах снижения численности уровень плодовитости не установлен. Из-за недостаточности данных по плодовитости корреляционный анализ не выявил связи с динамикой численности (Таблица 11).

Таблица 11. Коэффициенты корреляции Спирмена (r_s) при сравнении уровня плодовитости и доли холостых самок (в скобках) фоновых видов северного таксоцена землероек о. Сахалин с показателями численности.

Вид	Популяционная численность	Численность таксоцена землероек
<i>S. caecutiens</i>	0,67 (0,1)	0,67 (0,1)
<i>S. unguiculatus</i>	-0,21 (0,67)	0,7 (0,5)
<i>S. gracillimus</i>	-0,35 (-0,62)	0,35 (0,67)

Плодовитость землероек в южном таксоцене землероек была рассмотрена за 2009–2014 гг. Самые высокие показатели плодовитости для средней бурозубки на юге острова отмечены в 2009 г. и 2010 г. (7,7 и 7,0

эмбр./самку соответственно). На фазе пика численности уровень плодовитости снизился до 5,5 эмбр./самку (Таблица 12). Отсутствовали беременные самки в отловах 2013 г., когда была поймана только одна особь этого вида, и в 2014 г. на фазе подъема численности популяции и таксоцена землероек в целом.

Когтистая бурозубка каждый год занимала положение доминанта в таксоцене землероек. Фазы динамики популяции совпадали с фазами динамики таксоцена. В среднем уровень плодовитости вида был ниже, чем у средней бурозубки. Не было поймано ни одной беременной самки только в 2013 г., когда численность достигла самых низких показателей за 6 лет. Самые высокие показатели плодовитости отмечены в 2009 г. и 2011 г., на фазах снижения численности популяции и всего таксоцена землероек и составили 6 эмбр./самку. В годы подъема численности отмечено увеличение количества беременных самок, а на пике при самом низком уровне плодовитости (4,7 эмбр./самку) их количество возросло до 26.

Беременные самки тонконосой бурозубки отлавливались на фазах подъема, пика и депрессий численности таксоцена (Таблица 12). Уровень плодовитости за период исследований находился в пределах 2–8 эмбр./самку. Учитывая, что за сезон было поймано не более двух беременных самок, уровень плодовитости тонконосой бурозубки в южном таксоцене был высоким и на пике численности (2012 г.) и в период депрессии (2013 г.).

Таблица 12. Фаза динамики численности таксоцена (П – пик, Д – депрессия, ↓ – спад, ↑ – подъем), уровень плодовитости (эмбр./самку, число беременных самок в скобках), степень резорбции (рез./самку) и доля холостых (% от всех перезимовавших самок) на юге Сахалина в 2009–2014 гг.

Вид	2009	2010	2011	2012	2013	2014
<i>S. caecutiens</i>	↓ 7,7 (3) 0 20	↑ 7 (4) 0 20	Д 6 (1) 0 0	П 5,5 (4) 1 42,9	Д 0 (0) 0 0	↑ 0 (0) 0 0
<i>S. unguiculatus</i>	↓ 6 (5) 0 50	↑ 5,5 (20) 0 19,2	Д 6 (1) 0 50	П 4,7 (26) 1,25 37,8	Д 0 (0) 0 60	↑ 5,2 (6) 0 40
<i>S. gracillimus</i>	Д 0 (0) 0 0	↑ 8 (2) 0 50	↑ 2 (1) 0 50	П 5 (1) 0 93,3	Д 8 (1) 0 0	↑ 0 (0) 0 100
Таксоцен в целом	↓	↑	Д	П	Д	↑

В южном таксоцене землероек Сахалина плодовитость фоновых видов отличалась от таковой в северном. Уровень плодовитости понижался на пике численности. В период депрессии и подъема численности показатели достигали высоких значений (Таблица 12). Исключением являлся 2013 г., когда численность всех видов была низкой и в сумме не превышала 3,0 ос./100 к.-с., а у когтистой и средней бурозубок уровень плодовитости не был установлен. Отловлена только одна беременная самка тонконосой бурозубки с 8 эмбрионами.

При корреляционном анализе связь уровня плодовитости с показателями численности ни для одного вида землероек южного таксоцена не выявлена (Таблица 13). Однако для вида-доминанта – когтистой бурозубки прослеживалось понижение уровня плодовитости при увеличении численности. Так как в 2013 г. отмечена депрессия численности вида (1,9 ос./100 к.-с.) и из-за отсутствия в отловах беременных самок, не установлен уровень плодовитости, мы попробовали исключить этот год из

корреляционного анализа, в результате чего получили высокий уровень корреляции между плодовитостью и численностью, как популяционной, так и всего таксоцена землероек ($r_s = -0,97$, при $p < 0,05$). Обратная зависимость свидетельствует о снижении плодовитости на подъеме и пиках численности землероек. Это противоречит данным полученным в северном таксоцене землероек, где высокий коэффициент корреляции (Таблица 11), хоть и статистически не значимый, свидетельствует об увеличении плодовитости доминанта – средней бурозубки при росте численности. По-видимому, снижение плодовитости в южном таксоцене землероек являлось ответной реакцией на резкий скачок численности в 2012 г., которого не наблюдали в северном таксоцене.

Таблица 13. Коэффициенты корреляции Спирмена (r_s) при сравнении уровня плодовитости и доли холостых самок (в скобках) фоновых видов южного таксоцена землероек о. Сахалин с показателями численности.

Вид	Популяционная численность	Численность таксоцена землероек
<i>S. caecutiens</i>	0,41 (0,95)	-0,03 (0,95)
<i>S. unguiculatus</i>	-0,12 (-0,81)	-0,12 (-0,81)
<i>S. gracillimus</i>	-0,06 (0,91)	-0,24 (0,79)

Примечание. Жирным шрифтом выделены достоверные значения коэффициентов корреляции Спирмена при $p < 0,05$.

В центральной части Сахалина у всех фоновых видов землероек популяционная численность коррелировала с численностью таксоцена. Здесь самки с эмбрионами у трех фоновых видов отмечались на фазах подъема и пика численности таксоцена в 2010 г. и 2012 г. (Таблица 14).

Таблица 14. Фаза динамики численности землероек (П – пик, Д – депрессия, ↓ – спад, ↑ – подъем), уровень плодовитости (эмбр./самку, число беременных самок в скобках), степень резорбции (рез./самку) и доля холостых (% от всех перезимовавших самок) в центральной части о. Сахалин в 2009–2013 гг.

Вид	2009	2010	2011	2012	2013
<i>S. caecutiens</i>	Д 0 (0) 0 100	↑ 7 (1) 0 0	↓ 0 (0) 0 0	П 3 (1) 0 83,3	Д 0 (0) 0 0
<i>S. unguiculatus</i>	Д 0 (0) 0 0	↑ 5 (2) 0 25	↑ 6,3 (6) 0 30	П 4,4 (18) 1 45,5	Д 0 (0) 0 0
<i>S. gracillimus</i>	Д 0 (0) 0 100	↑ 6 (1) 0 50	↓ 0 (0) 0 0	П 5,3 (3) 0 40	Д 0 (0) 0 0
Таксоцен в целом	Д	↑	↓	П	Д

Только у когтистой бурозубки беременные самки зарегистрированы и в 2011 г., когда произошел небольшой спад численности землероек на 1,3 ос./100 к.-с. по сравнению с предыдущим годом. В популяционном цикле 2011 г. отмечался как фаза подъема численности. Для каждого вида уровень плодовитости на пике численности был ниже, чем в период подъема. У когтистой бурозубки при снижении количества эмбрионов в 2012 г. увеличилось число зарегистрированных беременных самок. Подобная картина отмечалась нами и в южном таксоцене землероек Сахалина. В обоих таксоценах в 2012 г. произошел резкий скачок численности, что объясняет увеличение количества беременных самок в отловах. При этом в периоды депрессии численности таксоцена центральной части острова уровень плодовитости не только не повышался, но и беременные самки не отлавливались вовсе. Это, в свою очередь, не может подтвердить мнение (Докучаев, 1990) о крупных выводках во время спада численности. Связи

уровня плодовитости с численностью таксоцена и популяций фоновых видов землероек при корреляционном анализе выявлено не было. Коэффициент корреляции для всех видов был высокий и превышал значение 0,5 (Таблица 15), на что сказалось общее снижение плодовитости на фазе пика численности.

Таблица 15. Коэффициенты корреляции Спирмена (r_s) при сравнении уровня плодовитости и доли холостых самок (в скобках) фоновых видов таксоцена землероек Центрального Сахалина с показателями численности.

Вид	Популяционная численность	Численность таксоцена землероек
<i>S. caecutiens</i>	0,78 (-0,22)	0,78 (0,11)
<i>S. unguiculatus</i>	0,67 (0,98)	0,56 (0,87)
<i>S. gracillimus</i>	0,78 (0,21)	0,78 (0,21)

Примечание. Жирным шрифтом выделены достоверные значения коэффициентов корреляции Спирмена при $p < 0,05$.

Таким образом, зависимости уровня плодовитости в последнем цикле репродукции от показателей численности не выявлено. Отметим, что для таксоценов землероек, где ярко выражены колебания численности, показатели которой на пике могут возрастать более чем в 10 раз, плодовитость бурозубок уменьшается от фазы роста к пику численности. Подобную картину отмечали в таксоценах землероек в южной и центральной частях Сахалина. В северном таксоцене землероек, в котором ход колебаний численности более плавный, как правило, поддерживается высокий уровень плодовитости, что, вероятно, способствует избегать глубоких депрессий и резких скачков численности. Для трех модельных таксоценов землероек в конце летнего периода характерно увеличение количества беременных самок с подъемом численности. Особенно явно это прослеживается у видов-доминантов.

5.3. Степень резорбции и доля холостых среди перезимовавших самок

Помимо уровня плодовитости, увеличение которого приводит к росту численности, рассмотрены показатели, которые способствуют снижению популяционной численности. К таким показателям относятся степень резорбции и доля холостых самок среди всех перезимовавших самок.

Считается, что резорбция эмбрионов участвует в регуляции численности землероек посредством уменьшения плодовитости (Докучаев, 1998). Гибель эмбрионов у бурозубок чаще всего приходится на первую и последнюю беременность (Докучаев, 1990). В северном таксоцене случаи резорбции эмбрионов отмечались у двух видов землероек. У средней бурозубки редукция эмбрионов зарегистрирована только в 2010 г. – на фазе пика численности таксоцена, при наивысших показателях численности популяции вида – 14,2 ос./100 к.-с. Резорбция у когтистой бурозубки отмечена у одной беременной самки в 2012 г. на фазе роста численности таксоцена и пика популяционной численности. У тонконосой бурозубки редукция эмбрионов не регистрировалась.

Несмотря на то, что для обоих фоновых видов случаи резорбции приходились на периоды высокой численности, для достоверного корреляционного анализа данных было недостаточно. Единичные случаи редукции эмбрионов только подтверждают, что данное явление происходило на фазах подъема или пика численности.

Случаи резорбции эмбрионов в последнем цикле репродукции и среди землероек южного таксоцена, как и северного, единичны. Отмечались они также только у когтистой и средней бурозубок (Таблица 12). В отличие от северного таксоцена редукция эмбрионов проявлялась только на фазе пика численности. Это может быть связано с резким увеличением численности в 2012 г. и увеличением частоты поимок беременных, среди которых встречались самки с резорбциями.

В центральной части Сахалина рассасывание эмбрионов отмечалось только у одной самки когтистой бурозубки в 2012 г. (Таблица 14). Резорбция эмбрионов проявилась на пике численности популяции и таксоцена.

Понижение уровня плодовитости, отмеченное у этого вида, и резорбция эмбрионов могли способствовать сокращению популяционной численности землероек на следующий год.

Ни в одном из модельных таксоценов землероек о. Сахалин не зарегистрированы случаи резорбции эмбрионов у тонконосой бурозубки. Редким это явление являлось для средней и когтистой бурозубок и приходилось, как на северном, так южном участках на годы высокой численности. Единственный случай резорбции эмбрионов в центральной части острова зарегистрирован у когтистой бурозубки и также на пике численности таксоцена. Таким образом, по нашим данным, эмбриональная смертность у бурозубок на Сахалине является редким явлением и не может оказывать существенное влияния на регуляцию численности землероек.

Для оценки особенностей репродукции бурозубок рассмотрен такой показатель как доля холостых среди перезимовавших самок, т.е. перезимовавших самок, которые не вступили в размножение на данный период времени. Их увеличение снижает процент самок, которые участвовали в размножении, и тем самым может привести к сокращению уровня рождаемости.

Так в северном таксоцене землероек для средней бурозубки высокая доля холостых самок (выше 50%) отмечалась в годы с наивысшими показателями плодовитости (Таблица 10). Исключением являлся 2014 г., когда была поймана только одна перезимовавшая самка, которая на тот момент не вступила в размножение. Связь показателя с динамикой численности в результате корреляционного анализа не выявлена (Таблица 11).

Холостые самки когтистой бурозубки отсутствовали в отловах в 2014 г. Низкий показатель (16,7%) отмечен на фазе депрессии популяции и таксоцена. Возрастала доля холостых самок, соответственно, на фазах роста и пиков численности. При этом наивысший показатель неразмножающихся перезимовавших самок не превышал 50%, что говорит о ежегодном

преобладании участвующих в размножении самок над холостыми. Корреляционный анализ показал слабую связь этого показателя с численностью ($r_s=0,67$, при $p<0,05$) и таксоцена в целом ($r_s=0,5$, при $p<0,05$).

В популяции тонконосой бурозубки отсутствие холостых самок приходилось на годы депрессии (2011 г.) и спада (2014 г.) численности таксоцена. Для этого вида отмечено несовпадение популяционной динамики с динамикой численности таксоцена землероек, поэтому в популяционном цикле отсутствие холостых самок приходилось и на фазу пика численности в 2014 г. (6,9 ос./100 к.-с.). В 2012 г., при численности тонконосой бурозубки – 3,1 ос./100 к.-с., все пойманные перезимовавшие самки оказались холостыми. Доля холостых среди перезимовавших самок превышала 50% в периоды роста численности популяции (Таблица 10). Коэффициенты корреляции при сравнении этого показателя с численностью вида ($r_s=-0,62$, при $p<0,05$) и таксоцена ($r_s=0,67$, при $p<0,05$) имеют высокие значения, но не являются статистически значимыми. В первом случае выявлена обратная зависимость показателей, что означает увеличение количества холостых самок при низкой численности популяции.

В южном таксоцене для средней бурозубки высокая доля холостых самок отмечена на фазе пика численности, и этот показатель составил 42,9%. Три года холостые самки отсутствовали в отловах, когда численность вида не превышала 1 ос./100 к.-с. Несмотря на их отсутствие в трех случаях из 6, корреляция между данным показателем и численностью доказана статистически ($r_s=0,95$, при $p<0,05$).

Для когтистой бурозубки доля холостых среди всех перезимовавших самок варьировала от 19,2% до 60%. Самые низкие показатели отмечены на фазах подъема и пика численности. Преобладание холостых самок над размножающимися (50% и более) приходилось на периоды спада и депрессии численности популяции и таксоцена землероек в целом. Корреляционный анализ выявил обратную зависимость между динамикой численности и долей холостых самок ($r_s=-0,81$, при $p<0,05$).

У тонконосой бурозубки доля холостых самок увеличивалась на фазах подъема и пика численности. Максимальный показатель (100%) отмечен в 2014 г., когда была поймана только одна перезимовавшая самка. На фазе пика численности популяции и таксоцена доля холостых самок составила 93,3% среди всех перезимовавших самок. На следующий год популяционная численность снизилась до минимального показателя – 0,9 ос./100 к.-с. Не зарегистрированы в отловах неразмножающиеся перезимовавшие самки в годы подъема и депрессии численности (2009 г. и 2013 г.). Зависимость увеличения данного показателя от роста популяционной численности подтвердил и корреляционный анализ (Таблица 13). Связь доли холостых самок с динамикой численности таксоцена статистически не значима, но коэффициент корреляции Спирмена был высоким ($r_s=0,79$, при $p<0,05$).

Для всех фоновых видов южного таксоцена землероек выявлена статистически достоверная корреляция доли холостых самок с показателями численности. Для когтистой бурозубки зависимость между этими показателями имела обратную зависимость: снижение численности холостых самок происходило при увеличении численности как популяционной, так и таксоцена в целом.

В центральной части острова для когтистой бурозубки отмечено увеличение доли холостых самок с повышением популяционной численности. В 2012 г. на фазе пика численности отмечено самое высокое значение данного показателя – 45,5%. Отсутствовали в отловах неразмножающиеся перезимовавшие самки в 2009 г. и 2013 г. в период депрессии численности популяции и таксоцена землероек. Корреляционный анализ подтверждает наличие связи между долей холостых самок и динамикой численности землероек (Таблица 15).

Зависимость изменения доли холостых самок от динамики популяционной численности и численности таксоцена землероек в целом для средней и тонконосой бурозубок не выявлена. Процент неразмножающихся

самок менялся вне зависимости от подъема или снижения показателей численности.

Таким образом, для трех модельных таксоценов землероек увеличение доли холостых самок в позднелетний период не всегда строго связано с ростом численности. Выяснено, что доля перезимовавших самок не участвующих в размножении в последнем цикле репродукции может возрастать как на фазах подъема, так в период депрессии численности. Внутри каждого таксоцена землероек с одинаковым видовым составом регуляция численности путем увеличения количества холостых самок может проявляться только у отдельных видов и зависеть не только от численности популяции, но и таксоцена в целом, а также от положения вида в структуре доминирования. В таксоценах с резкими скачками численности, какие отмечали в южном таксоцене, у вида-доминанта наблюдается обратная зависимость увеличения доли холостых самок от показателей численности. Для других фоновых видов – средней и тонконосой бурозубок, доля холостых самок возрастает при увеличении показателей численности. Для вида-доминанта в таксоцене землероек в центральной части Сахалина, доля холостых самок также увеличивается с ростом показателей численности. В северном таксоцене землероек, где ход динамики численности плавный, с наличием фаз депрессии, подъема и пика статистически достоверная связь показателей численности с долей холостых самок не выявлена.

5.4. Половое созревание сеголеток

Среди множества зависимых от плотности механизмов регуляции численности в таксоценах землероек вступление в размножение сеголеток признается большинством исследователей (Ивантер, 1975; Долгов, 1985; Kaikusalo, Hanski, 1985; Sheftel, 1989; Докучаев, 1990; Киселев, Ямборко, 2014 и др.) очень важным механизмом, направленным на увеличение численности. Причем общепринятым мнением является и то, что размножение сеголеток преимущественно происходит в годы пониженной

популяционной плотности (Ивантер, 1975; Лямкин и др., 1982, 1985; Долгов, 1985; Kaikusalo, Hanski, 1985; Ревин и др., 1988; Sheftel, 1989; Докучаев, 1990; Dokuchaev, 2005). При этом данные о размножающихся сеголетках конкретных видов землероек крайне малочисленны, и практически отсутствует анализ зависимости полового созревания и репродукции сеголеток от динамики численности таксоцена в целом.

Половое несозревание сеголеток считается примитивной чертой биологии бурозубок (Долгов, 1985). Утверждалось даже, что землеройки из-за неприспособленности тазовой кости молодых особей к беременности не могут в год рождения участвовать в размножении (Долгов, 1961). Однако по мере накопления данных выяснилось, что вступление сеголеток в репродукцию у бурозубок явление довольно обычное. Начиная с З. Пуцка, который отметил, что максимальное количество размножающихся сеголеток регистрируется в периоды самой низкой численности (Pusek, 1960), мнение о том, что у бурозубок вступление в размножение прибылых особей является популяционным механизмом, компенсирующим низкую численность в отдельные годы (Докучаев, 1979; Долгов, 1985 и др.), стало общепринятым. В.Е. Сергеев даже предположил, что землеройки первого помета представляют собой «альтруистическое поколение», поскольку «в большинстве» принимают участие в репродукции, выполняя тем самым роль «скороспелой генерации» (Сергеев, 1992, с. 157). Несмотря на то, что подтверждения этой гипотезы не получено, в ней содержится важное положение – возможность созреть в год рождения функционально имеют особи только первого весеннего выводка, и лишь часть созревших самок принимает участие в репродукции. Причины этого остаются пока не выясненными. Мы полагаем, что вступление сеголеток в размножение зависит не только от популяционной плотности, но и от численности всего таксоцена землероек, а также складывающейся структуры доминирования в конкретный год (Масловская, Нестеренко, 2017).

Вступление в размножение сеголеток средней бурозубки отмечалось многими авторами (Долгов и др., 1968; Долгов, 1985; Докучаев, 1990; Нестеренко, 1999б; Киселев, Ямборко, 2014). Считается, что для вида между количеством вступивших в размножение сеголеток и плотностью популяции существует обратная зависимость (Лямкин и др., 1982, 1985; Долгов, 1985; Ревин и др., 1988; Докучаев, 2005). Я.Л. Вольперт (1986) также отмечал зависимость участия самок-сеголеток средней бурозубки от популяционной численности в Северо-Восточной Якутии.

По нашим данным на северном участке половое созревание сеголеток средней бурозубки регистрировалось ежегодно и от всех самок данного года рождения их доля колебалась в диапазоне 0,8–43,8%. Наибольшее количество половозрелых сеголеток при относительной численности 0,6 ос./100 к.-с., было отловлено на фазе популяционного спада в 2014 г. (Таблица 16), а наименьшее (0,05 ос./100 к.-с.) – на фазе пика в 2010 г. Половозрелые сеголетки средней бурозубки за период исследований вступали в размножение трижды: в год пика (2010 г.), депрессии (2011 г.) и спада численности вида (2014 г.).

Таблица 16. Фаза динамики численности таксоцена (П – пик, Д – депрессия, ↓ – спад, ↑ – подъем) и количество половозрелых сеголеток (в скобках – вступивших из них в репродукцию) на севере Сахалина в 2010–2014 гг.

Вид	2010	2011	2012	2013	2014
<i>S. caecutiens</i>	П 1 (1)	Д 3 (1)	↑ 3 (0)	П 3 (0)	↓ 7 (1)
<i>S. unguiculatus</i>	↓ 3 (0)	↓ 4 (2)	П 0	П 2 (2)	Д 1 (0)
<i>S. gracillimus</i>	↑ 2 (0)	↓ 10 (10)	↓ 1 (0)	↑ 0	П 1 (0)
Таксоцен в целом	П	↓	↑	П	↓

Корреляционный анализ между динамикой численности и размножением сеголеток не выявил связи, на что повлияло наличие в отловах за 2010 г размножающихся сеголеток. В этот год отмечены самые высокие показатели численности, как таксоцена, так и популяции. Готовые к размножению самки-сеголетки средней бурозубки в отловах встречались в годы пониженной численности таксоцена и также на фазах роста и пика (Таблица 16). В год депрессии (2014 г.) популяции и таксоцена в целом отмечено наибольшее количество таких особей. В этот же год был отловлен половозрелый самец-сеголеток. При корреляционном анализе выявлена связь между половым созреванием сеголеток и динамиками численности вида и всех землероек (Таблица 18).

Для тонконосой бурозубки половое созревание сеголеток не отмечено только на фазе подъема численности – 2013 г., а в остальные годы доля половозрелых самок данного года рождения колебалась в диапазоне 3,7–16,7%. Вступление прибылых тонконосых бурозубок в размножение зарегистрировано только на фазе снижения численности популяции в 2011 г., когда из 10 отловленных особей этой группы, относительная численность которых составила 0,3 ос./100 к.-с., все оказались беременными или лактирующими. Отметим, что в 2014 г., соответствующему фазе популяционного спада, зарегистрированные половозрелые сеголетки этого вида не вступили в репродукцию.

Так как для тонконосой бурозубки в таксоцене землероек Северного Сахалина характерен плавный ход популяционной динамики, связь между популяционной численностью и всего таксоцена по коэффициенту Спирмена не выявлена. Поэтому, при корреляционном анализе между размножением сеголеток и численностью вида и всего таксоцена получены разные данные.

Наши результаты противоречат сведениям, по которым самки тонконосой бурозубки либо не вступают в размножение в год своего рождения (Долгов, 1985), либо вступают единично (Нестеренко, 1999б). Готовые к размножению сеголетки этого вида отмечались на фазах пика и

депрессии численности таксоцена. Зависимости от динамики популяции или таксоцена для численности этой группы сеголеток не выявлено. Вступление же сеголеток в размножение было однократно, но при этом их численность имела высокие показатели. Отловлены эти особи были именно в год депрессии таксоцена (2011 г.) (Таблица 16), когда данный вид выступал доминантом (Таблица 6). Связь вступления сеголеток в репродукцию была выявлена только с динамикой численности всего сообщества землероек.

Сеголетки когтистой бурозубки достигали половой зрелости на разных фазах динамики популяции и разных стадиях количественной динамики всего таксоцена землероек. Доля половозрелых сеголеток от общего количества самок данного года рождения колебалась от 4 до 25%, тогда как относительная численность оказалась примерно одинаковой (около 0,1 ос./100 к.-с.). Отсутствовали готовые к размножению сеголетки этого вида в отловах 2012 г., соответствующего фазе популяционного роста. В репродукцию сеголетки вступали трижды, причем как на фазе спада численности (2011 г.), когда среди половозрелых сеголеток половина принимала участие в размножении, так и на фазе пика (2010 и 2013 гг.), когда все отловленные самки этой группы оказались беременными.

Для когтистой бурозубки отмечено несовпадение популяционной динамики с динамикой таксоцена землероек. Отсутствие связи между этими параметрами статистически подтверждено ($r_s=0,41$, при $p<0,05$). Вступление в размножение сеголеток этого вида отмечалось ранее другими авторами, но только как редкое явление на о. Сахалин и на материке (Реймерс, Воронов, 1966; Нестеренко, 1999б). Размножение самок-сеголеток когтистой бурозубки, по нашим данным, регистрировалось чаще, чем у средней бурозубки. Размножающиеся самки-сеголетки отмечались в отловах в годы низкой и высокой численности землероек. Корреляционный анализ связи размножения сеголеток ни с популяционной динамикой, ни с динамикой таксоцена землероек не выявил. Для когтистой бурозубки готовые вступить в репродукцию сеголетки, напротив, отмечались в отловах только в годы

депрессии популяции. Связь между популяционной динамикой и количеством сеголеток готовых вступить в репродукцию подтверждают и результаты корреляционного анализа (Таблица 18).

Для второстепенных видов вступление сеголеток в репродукцию не зарегистрировано. Часть особей становилась половозрелыми в год рождения, и это явление отмечалось исключительно в годы депрессии таксоцена землероек. Так, в 2014 г. поймана одна половозрелая самка-сеголетка крошечной бурозубки. Достигшая половой зрелости в год рождения самка темнозубой бурозубки зарегистрирована в 2011 г. В тот же год было отмечено по одному половозрелому самцу этих видов.

На южном участке для средней бурозубки доля половозрелых самок от всех самок данного года рождения колебалась в диапазоне 2,5–71,4%. Половозрелые сеголетки вида не зарегистрированы только в год глубокой популяционной депрессии (2013 г.), когда относительная численность вида составила всего 0,05 ос./100 к.-с. При этом, именно в предыдущей депрессии – 2011 г. при относительной численности половозрелых сеголеток 0,3 ос./100 к.-с. их доля от всех особей средней бурозубки оказалась максимальной (31,3%) (Таблица 17). Несмотря на довольно высокую численность половозрелых сеголеток (0,6 ос./100 к.-с.) на фазе пика (2012 г.), их доля от всех самок-сеголеток оказалась самой низкой (2,5%) за весь период исследований. Вступление сеголеток в репродукцию отмечено только в 2011 г. (20% от всех половозрелых) и 2012 г. (50%).

Таблица 17. Фаза динамики численности таксоцена (П – пик, Д – депрессия, ↓ – спад, ↑ – подъем) и количество половозрелых сеголеток (в скобках – вступивших из них в репродукцию) на юге Сахалина в 2010–2014 гг.

Вид	2010	2011	2012	2013	2014
<i>S. caecutiens</i>	↑ 3 (0)	Д 5 (1)	П 6 (3)	Д 0	↑ 3 (0)
<i>S. unguiculatus</i>	↑ 4 (1)	Д 3 (2)	П 16 (13)	Д 8 (0)	↑ 9 (5)
<i>S. gracillimus</i>	↑ 2 (0)	↑ 6 (4)	П 10 (0)	Д 0	↑ 2 (2)
Таксоцен в целом	↑	↓	П	Д	↑

Для когтистой бурозубки половое созревание сеголеток на юге острова отмечалось ежегодно, и доля готовых к размножению особей составляла 5,1–47,1% от всех самок-сеголеток. Максимальные значения популяционных показателей для рассматриваемой группы зарегистрированы в год депрессии (2013 г.), когда доля половозрелых сеголеток при их относительной численности 0,4 ос./100 к.-с. достигла 47,1% от всех самок-сеголеток этого вида, а минимальные значения (0,2 ос./100 к.-с. и 5,1%) – на фазе роста численности популяции в 2010 г. Половозрелые сеголетки приступали к размножению ежегодно (за исключением 2013 г.), и доля таких самок от всего количества созревших в год рождения особей колебалась от 25% в 2010 г. до 81% в 2012 г.

Половое созревание тонконосых бурозубок не отмечено только в период депрессии 2013 г. Больше всего сеголеток этого вида достигло половой зрелости на затяжной фазе подъема популяционной численности в 2010 г. и 2011 гг.: доля половозрелых сеголеток от всех самок-сеголеток составила 20% и 28,6%, при относительной численности 0,1 ос./100 к.-с. и 0,3

ос./100 к.-с., соответственно. В репродукцию сеголетки вступали в 2011 г. (66% от всех половозрелых) и в 2014 г. (100%).

Хотя вступление в размножение сеголеток второстепенных видов не зарегистрировано, половозрелые сеголетки темнозубой и крошечной бурозубок отлавливались в 2012 г. и 2014 г., т.е. в отличие от Северного Сахалина – в периоды роста численности таксоцена землероек.

Из 40 отловленных половозрелых сеголеток когтистой бурозубки более 50% участвовало в размножении. Сеголетки этого вида не вступали в репродукцию только в 2013 г. – при самых низких показателях численности, как популяции, так и таксоцена в целом. Между показателями относительной численности и количеством размножающихся самок-сеголеток связи не обнаружено.

Половозрелые самки-сеголетки, не участвовавшие в размножении, встречались в отловах ежегодно. Отметим, что наибольшее их количество зарегистрировано на фазе депрессии, когда сеголетки не вступали в репродукцию. Минимальное количество особей этой группы отмечено на фазе пика численности. По данным корреляционного анализа готовность сеголеток к репродукции имеет слабую обратную связь с динамикой популяции и таксоцена землероек в целом (Таблица 18).

Тонконосая и средняя бурозубки поочередно, сменяя друг друга, занимали положение доминанта наряду с когтистой бурозубкой. Когда доминировал один вид, другой становился субдоминантом. Несмотря на то, что фазы пика и депрессий популяций этих видов совпадали, их совместное доминирование не отмечено ни разу (Нестеренко и др., 2016). Популяционные динамики этих видов совпадали и с динамикой таксоцена землероек, при равных коэффициентах корреляции ($r_s=0,9$, при $p<0,05$).

Половое созревание сеголеток и их последующее вступление в размножение у тонконосой и средней бурозубок отмечено как на фазах пика, так и депрессии. Сеголетки первой вступали в репродукцию именно в тот период, когда вид преобладал по численности над средней бурозубкой.

Например, в 2014 г., когда тонконосая бурозубка выступала в роли доминанта, все половозрелые сеголетки этого вида участвовали в размножении. Численность средней бурозубки при этом имела низкие показатели (1,4 ос./100 к.-с.). В 2012 г., напротив, содоминантом когтистой бурозубки являлась средняя, и все половозрелые сеголетки этого вида участвовали в репродукции. На фазе депрессии популяции сеголетки средней бурозубки вступали в размножение, но их численность составляла только четвертую часть от всех половозрелых сеголеток.

Сеголетки средней и тонконосой бурозубок, готовые вступить в репродукцию, также отмечались на разных фазах динамики популяции. Корреляционный анализ связи между готовыми к размножению и уже участвующими в репродукции сеголетками и численностью у этих видов бурозубок не выявил. Выходит, что у фоновых видов вступление в репродукцию приходится на период доминирования вида в таксоцено, вне зависимости от общей численности землероек.

Таблица 18. Коэффициенты корреляции Спирмена при сравнении размножающихся и готовых к размножению (в скобках) сеголеток фоновых видов северного (N) и южного (S) таксоценов землероек о. Сахалин с показателями численности землероек.

Вид	Популяционная численность	Численность таксоценоа землероек
<i>S. unguiculatus</i> (N)	-0,03 (-0,92)	0,36 (-0,78)
<i>S. caecutiens</i> (N)	-0,7 (-0,9)	-0,67 (-0,9)
<i>S. gracillimus</i> (N)	0,00 (0,15)	-0,71 (0,56)
<i>S. unguiculatus</i> (S)	0,3 (-0,7)	0,3 (-0,7)
<i>S. caecutiens</i> (S)	0,00 (0,11)	0,1 (0,11)
<i>S. gracillimus</i> (S)	0,22 (-0,05)	-0,11 (0,05)

Примечание. Жирным шрифтом выделены достоверные значения коэффициентов корреляции Спирмена при $p < 0,05$.

Таким образом, вступление сеголеток в размножение является характерным не только для средней бурозубки, как считалось ранее, а для всех фоновых видов. Репродукция сеголеток происходит не одновременно у всех видов, а в период их доминирования в сообществе. Отметим, что состав группы доминатов может меняться каждый год. Мнение о том, что интенсивность репродукции сеголеток происходит с обратной зависимостью от показателей численности не подтверждено. Размножение сеголеток отмечалось на разных фазах популяционной динамики и происходило в зависимости от динамики структуры конкретного таксоцена землероек.

При анализе такого явления как размножение особей в год рождения, необходимо разделять половозрелых сеголеток землероек на готовых к размножению и на тех, которые уже вступили в репродукцию. Из всех половозрелых сеголеток только часть может вступить в размножение или не вступить вовсе. Обратная зависимость появления готовых к размножению сеголеток с динамикой численности, как популяции, так и таксоцена отмечена преимущественно для видов-доминантов, популяционная динамика которых влияет на динамику таксоцена землероек в целом. Таким видом в северной части Сахалина являлась средняя бурозубка, в южной – когтистая бурозубка.

Для второстепенных видов, как минимум, получены данные о регулярном половом созревании особей в год рождения. Появление половозрелых сеголеток у второстепенных видов на севере Сахалина также зависело от динамики таксоцена и происходило в периоды понижения численности землероек. На юге острова, напротив, половозрелые сеголетки крошечной и темнозубой бурозубок отмечались на фазах подъема или пика таксоцена (Масловская, Нестеренко, 2017).

Созревание самцов-сеголеток у землероек происходит намного реже, чем у самок и их доля в отловах невелика (Лямкин и др., 1985; Вольперт, 1986). В таксоценах землероек о. Сахалин также зарегистрированы единичные встречи половозрелых самцов сеголеток. Как и для фоновых, так

и для второстепенных видов отмечались они исключительно в годы пониженной численности таксоцена.

5.5. Доля самцов среди перезимовавших особей

Посредством изменений полового состава зачастую осуществляется регуляция численности мелких млекопитающих, в том числе и землероек (Шварц, 1962; Кубанцев, 1972; Шилов, 1977; Толкачев, 2007). Считается, например, что преобладание самцов в популяции препятствует росту ее численности (Ивантер, 2019).

Среди перезимовавших землероек численное преобладание самцов наблюдается в начале сезона размножения (Stein, 1938; Снигиревская, 1947; Дунаева, 1955; Юдин, 1962; Ивантер, 1975; Докучаев, 1990). Это связано со скрытым и малоподвижным образом жизни самок, что уменьшает их шансы быть пойманными. Самцы, напротив, в этот период проявляют повышенную активность и встречаются в отловах гораздо чаще (Попов, 1960; Большаков, Кубанцев, 1984). К осени соотношение полов выравнивается, и самки даже могут преобладать над самцами (Backner, 1969; Моралева, 1983). Данные о влиянии численности на половой состав популяций землероек практически отсутствуют. По результатам Н.Е. Докучаева (1990) на Омолоне среди перезимовавших особей средней бурозубки самцы преобладали над самками в годы с низкой весенней численностью, что указывает на их жизнестойкость в период депрессии. Однако для других районов исследований такая закономерность не подтверждена.

Про увеличение количества перезимовавших самцов на фазах спада и депрессии численности говорится и в работе Э.В. Ивантера (2019). Подобное изменение полового состава, по мнению автора, и вызвало снижение численности землероек, а на фазах подъема популяционной численности отмечалось уже преобладание самок над самцами. В период пика численности землероек соотношение самок и самцов сравнивалось.

Нами рассмотрен показатель доли самцов среди перезимовавших особей в таксоценах землероек и его связь с показателями численности в позднелетний период. Так, в северном таксоцене землероек Сахалина перезимовавшие самцы средней бурозубки преобладали над самками. Несмотря на это, количество перезимовавших самок увеличивалось при подъеме численности землероек. Только в 2013 г. на пике численности доля самцов составила менее 50% (Рисунок 10А). В 2010 г. при максимальной численности популяции (14,2 ос./100 к.-с.) и таксоцена (22,2 ос./100 к.-с.) доля самцов была равна 54,2%. Наивысший процент (80%) от общего количества перезимовавших особей самцы составили в 2014 г. при численности вида 3,6 ос./100 к.-с. Численность таксоцена в этот год также находилась на фазе спада. При сравнении значений доли самцов среди всех перезимовавших особей средней бурозубки с показателями популяционной численности и численности таксоцена статистически значимая корреляция не выявлена, но коэффициенты корреляции Спирмена имели высокие значения (соответственно $r_s = -0,77$ и $r_s = -0,66$, при $p < 0,05$).

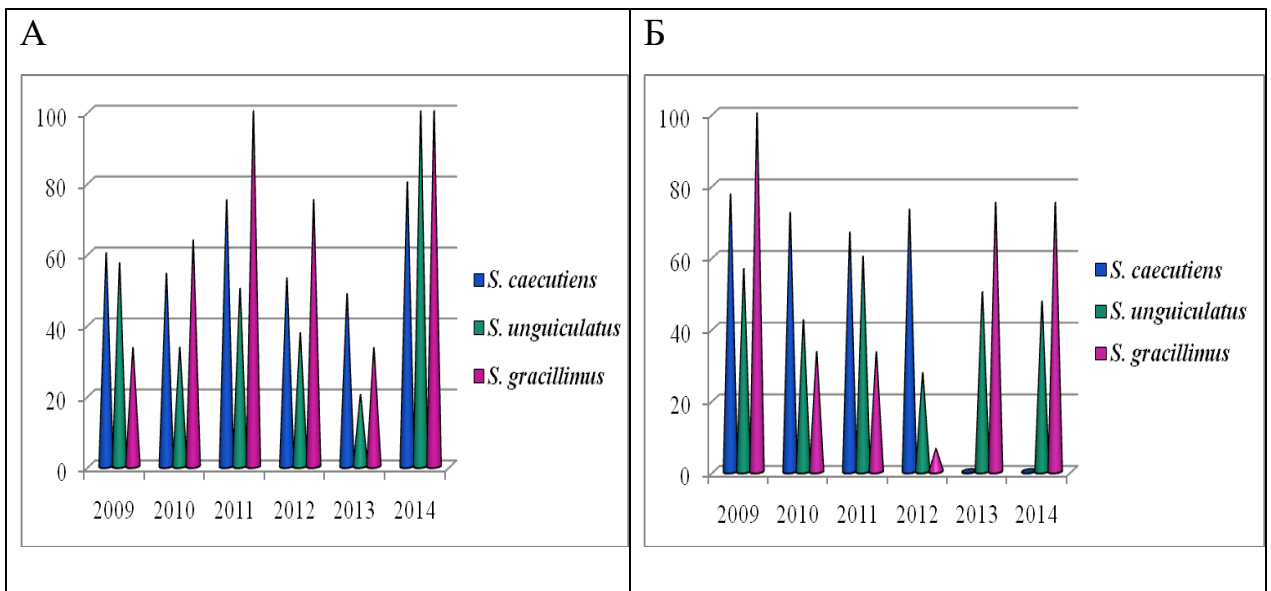


Рисунок 10 Доля самцов среди перезимовавших особей для фоновых видов северного (А) и южного (Б) таксоценов землероек о. Сахалин в 2009–2014 гг.

Среди перезимовавших особей когтистой бурозубки преобладание самок над самцами по численности зарегистрировано как в период высокой, так и низкой численности популяции – 2010 г., 2012 г. и 2013 г. В эти годы таксоцен землероек находился на фазах подъема и пика численности. В равном соотношении взрослые самцы и самки были отловлены в 2011 г. в период депрессии численности популяции (1,6 ос./100 к.-с.) и всего таксоцена землероек (7,1 ос./100 к.-с.). В 2014 г. выборка перезимовавших особей была представлена только двумя самцами. При корреляционном анализе связь данного показателя с популяционной численностью не выявлена (Таблица 19). Несмотря на довольно высокий коэффициент корреляции ($r_s = -0,71$, при $p < 0,05$), связь доли самцов от общего количества перезимовавших особей с численностью таксоцена не является статистически достоверной.

В популяции тонконосой бурозубки явное преобладание самок над самцами зарегистрировано в 2009 г. и 2013 г., и составляли они более 60% от всех перезимовавших особей. В остальные годы исследований самцы преобладали над самками, а в 2011 г. и 2014 г. их доля среди перезимовавших особей составила 100%. Как говорилось выше, фазы динамики численности таксоцена землероек не совпадали с таковыми в популяционном цикле тонконосой бурозубки. При этом связь ни с популяционной численностью, ни с численностью таксоцена землероек для доли самцов среди перезимовавших особей не выявлена (Таблица 19).

Таблица 19. Коэффициенты корреляции Спирмена (r_s) при сравнении доли самцов среди перезимовавших особей фоновых видов северного (N) и южного (S) таксоценов землероек о. Сахалин с показателями численности.

Вид	Популяционная численность	Численность таксоцена землероек
<i>S. unguiculatus</i> (N)	-0,26	-0,71
<i>S. caecutiens</i> (N)	-0,77	-0,66
<i>S. gracillimus</i> (N)	0,62	-0,41
<i>S. unguiculatus</i> (S)	-0,77	-0,77
<i>S. caecutiens</i> (S)	0,72	0,32
<i>S. gracillimus</i> (S)	-0,74	-0,44

В южном таксоцене землероек соотношение полов в группе перезимовавших особей средней бурозубки в позднелетний период сдвинуто в пользу самцов в 2009–2012 гг. Самцы составили 66,7–77,3% от всех перезимовавших особей. В эти годы в популяционном цикле отмечались как фазы подъема, так и спада численности. В 2012 г. – в год пика численности популяции (49,6 ос./100 к.-с.) и таксоцена землероек (120,4 ос./100 к.-с.), значение показателя доли самцов среди перезимовавших особей достигло 73,1%. В период депрессии численности (2013 г.) поймана только одна особь средней бурозубки – молодой самец. Несмотря на подъем численности, в последующем году перезимовавшие бурозубки также не были отмечены в отловах (Рисунок 10Б). В связи с резким колебанием численности и полным отсутствием перезимовавших особей в отловах в отдельные годы значимой корреляции между этими показателями не выявлено (Таблица 19), несмотря на высокий коэффициент корреляции Спирмена ($r_s=0,72$, при $p<0,05$).

У когтистой бурозубки, которая ежегодно в таксоцене землероек занимала положение доминанта, доля самцов среди всех перезимовавших особей не превышала 60% (Рисунок 10Б). При этом преобладание самцов над самками выпадало на годы с низкими показателями численности (2009 г. и

2011 г.). В 2013 г. в период депрессии численности таксоцена соотношение полов среди перезимовавших особей сравнивалось. Преобладание самок в отловах отмечено на фазах роста и пика численности землероек. На фазе пика численности доля перезимовавших самок составила более 70%. При корреляционном анализе выявлена статистически не значимая обратная зависимость доли самцов среди перезимовавших особей от численности популяции и всего таксоцена землероек ($r_s = -0,77$, при $p < 0,05$).

Преобладание перезимовавших самцов над самками в популяции тонконосой бурозубки отмечалось в 2013 г. и 2014 г. Как для популяции, так и таксоцена землероек в целом эти годы соответствовали фазам депрессии и подъема численности. В 2009 г. превалирование самцов обусловлено отсутствием в отловах взрослых самок. В 2010–2012 гг. на фазах подъема и пика популяционной численности доля перезимовавших самцов составляла менее 34% (Рисунок 10Б). При корреляционном анализе выявлена слабая связь снижения доли взрослых самцов с увеличением показателей популяционной численности ($r_s = -0,74$, при $p < 0,05$).

Для двух модельных таксоценов землероек отмечено увеличение доли перезимовавших самцов при росте численности популяции только для отдельных видов, каким в северном таксоцене была тонконогая бурозубка, а в южном – средняя бурозубка. При этом зависимость доли перезимовавших самцов от динамики численности таксоцена для этих видов не отмечена. Данные об увеличении количества перезимовавших самок на фазах подъема численности и преобладании самцов над самками в периоды депрессии численности (Докучаев, 1990; Ивантер, 2019) подтверждены для видов-доминантов в таксоценах землероек Сахалина. Несмотря на статистически недостоверную связь этих показателей, были учтены достаточно высокие коэффициенты корреляции ($r_s = -0,77$, при $p < 0,05$). Для остальных фоновых видов, чьи динамики численности не совпадают с таковыми для таксоцена землероек в целом, также отмечена слабая зависимость доли самцов среди перезимовавших особей от показателей численности. Только для когтистой

бурозубки в северной части Сахалина доля перезимовавших самцов коррелирует с показателями численности таксоцена ($r_s = -0,71$, при $p < 0,05$), а для тонконосой бурозубки на юге острова зависимость отмечена от популяционной численности ($r_s = -0,74$, при $p < 0,05$).

Таким образом, среди перезимовавших особей отмечена тенденция к увеличению самцов при низких показателях численности таксоцена землероек. Особенно явно это проявлялось на фазах резкого снижения и депрессий численности. Отмечалось преимущественно у видов-доминантов, популяционная динамика которых совпадала с динамикой численности таксоцена. Преобладание взрослых самцов над самками подтверждает информацию (Докучаев, 1990) о более высокой жизнестойкости самцов в периоды депрессий, что является важным для популяции, так как обеспечивает полное участие половозрелых самок в размножении. Для популяций бурозубок в составе таксоценов землероек Сахалина путем изменения соотношения полового состава может осуществляться регуляция численности.

5.6. Доля перезимовавших особей среди всех землероек и доля самцов среди сеголеток

Были также оценены показатели, которые отражают половозрастной состав популяций землероек. В отличие от рассмотренных выше показателей, изменения доли перезимовавших особей среди землероек и доли самцов среди сеголеток не отвечают напрямую за регуляцию численности, а являются скорее следствием изменений уровня плодовитости, поведения и образа жизни землероек в преддверии окончания периода размножения.

Возрастное соотношение всецело зависит от интенсивности размножения землероек. Так, доля перезимовавших особей возрастает при низком уровне плодовитости, в связи с малочисленностью прибылых особей (Ивантер, 1975; Докучаев, 1990). Также соотношение возрастных групп закономерно изменяется по сезонам года. Если в начале сезона размножения

молодых особей еще нет в популяции, то к концу лета они заметно преобладают над перезимовавшими (Докучаев, 1990). Так как отлов землероек ежегодно проводился в период август–сентябрь, то сеголетки должны составлять в популяции подавляющее большинство.

В северном и южном таксоценозах землероек ежегодно в отловах преобладали сеголетки. В первом доля перезимовавших особей не превышала 25%. В южном таксоцене этот показатель для всех видов был выше, но максимальное количество перезимовавших землероек составляло не более 50% от общего количества особей. При корреляционном анализе связь данного показателя с популяционной численностью выявлена только для некоторых видов (Таблица 20). В северном таксоцене такими видами являлись когтистая ($r_s = -0,93$, при $p < 0,05$) и средняя ($r_s = -0,83$, при $p < 0,05$) бурозубки, а в южном – тонконосая бурозубка ($r_s = -0,89$, при $p < 0,05$). Обратное значение корреляций говорит о снижении доли перезимовавших особей при увеличении популяционной численности. Это можно объяснить тем, что увеличение численности происходит за счет увеличения количества молодых особей, число которых к концу лета возрастает, и они составляют большую часть популяции (Ивантер, 1975; Дидорчук, 2004).

Соотношение полов в популяции имеет сезонную специфику и изменяется по годам (Докучаев, 1990). Так, по материалам Н.Е. Докучаева на Омолоне среди сеголеток достоверно преобладали самцы, на Челомдже их доля составила 48,2%. Есть сведения и о преимущественном преобладании самцов среди молодых особей у обыкновенной бурозубки (Большаков, Кубанцев, 1984). По результатам многолетних отловов М.В. Дидорчук (2004) соотношение полов у сеголеток составило 1:1, и, как в отдельные годы, так в различные периоды одного сезона, преобладание какого-либо пола недостоверно. Причины превалирования того или иного пола среди сеголеток пока не ясны. Возможно, на преобладании самок-сеголеток сказывается высокий темп гибели самцов в постэмбриональный период (Ивантер, 1978; Большаков, Кубанцев, 1984), а в других популяциях имеет

место преобладание самцов уже на эмбриональной стадии (Mystkowska, 1959; Докучаев, 1990). Не доказана и зависимость данного показателя от динамики численности.

По нашим данным связь доли самцов среди сеголеток с динамикой численности не выявлена ни для северного, ни для южного таксоценов землероек (Таблица 20). В северном таксоцене для всех фоновых видов землероек в основном преобладали самцы, но их доля не поднималась выше 65%. В южном таксоцене доля самцов колебалась от 33,3% до 100%. Только молодых самцов в отловах отмечали в 2013 г. у средней бурозубки, когда численность вида составила всего 1,9 ос./100 к.-с.

Таблица 20. Коэффициенты корреляции Спирмена (r_s) при сравнении значений доли перезимовавших особей среди всех землероек и доли самцов среди сеголеток (в скобках) фоновых видов северного (N) и южного (S) таксоценов землероек о. Сахалин с показателями численности.

Вид	Популяционная численность	Численность таксоценов землероек
<i>S. unguiculatus</i> (N)	-0,93 (0,32)	-0,14 (-0,49)
<i>S. caecutiens</i> (N)	-0,83 (-0,6)	-0,66 (-0,66)
<i>S. gracillimus</i> (N)	-0,54 (-0,31)	0,37 (0,14)
<i>S. unguiculatus</i> (S)	-0,09 (-0,14)	-0,09 (-0,14)
<i>S. caecutiens</i> (S)	0,43 (0,03)	-0,03 (-0,31)
<i>S. gracillimus</i> (S)	-0,89 (-0,17)	-0,49 (-0,64)

Примечание. Жирным шрифтом достоверные значения коэффициентов корреляции Спирмена при $p < 0,05$.

Таким образом, доля перезимовавших особей от общего количества землероек и доля молодых самцов среди сеголеток не могут являться механизмами регуляции численности землероек. Доля перезимовавших особей возрастает при увеличении численности землероек, но это в первую очередь зависит от увеличения плодовитости и появления большого

количество сеголеток в популяции к концу лета. Зависимость доли самцов среди сеголеток от динамики численности популяции и таксоцена землероек не выявлена.

ВЫВОДЫ

1. Формирование видовой структуры современных таксоценов землероек Сахалина, имеющих одинаковый состав по всей территории острова, произошло около 8 тыс. лет назад. Ядро таксоценов, включающих 6 представителей рода *Sorex*, составляют фоновые виды *S. unguiculatus*, *S. caecutiens* и *S. gracillimus*, доля участия которых всегда превышает 80%, а к второстепенным видам относятся *S. minutissimus*, *S. daphaenodon* и *S. isodon*.

2. Количественная динамика таксоценов землероек на о. Сахалин носит циклический характер с наличием фаз пиков и депрессий и интегрально изменяется в зависимости от колебаний популяционной численности видов. Основным звеном, нормирующим взаимоотношения видов в таксоценох, является вид-доминант, статус которого определяется ежегодно и зависит от соотношения фаз популяционной динамики фоновых видов.

3. Для таксоценов землероек Сахалина характерны два типа структуры: однодоминантный, с преобладанием только одного вида, и двухдоминантный, при котором в том или ином сочетании доминантами являются два вида из группы фоновых. На юге Сахалина характерен двухдоминантный тип структуры с двумя вариантами (при постоянном преобладании когтистой бурозубки ее содоминантом выступает либо тонконосая, либо средняя бурозубка), на севере – однодоминантный с превалированием средней или тонконосой, а для центральной части острова отмечены оба типа структуры.

4. Погодно-климатические факторы, влияющие на ранневесеннюю численность популяций землероек, в дальнейшем утрачивают свою значимость и их статистически достоверной зависимости с показателями позднелетней численности землероек не выявлено.

5. У каждого вида действие внутривидовых механизмов регуляции зависит от его позиции в структуре доминирования, а также от фазы динамики численности популяции и таксоцена в целом. Наиболее

выраженное влияние на изменение численности землероек в позднелетний период оказывают уровень плодовитости и участие в репродукции сеголеток. Появление готовых к размножению сеголеток при обратной зависимости от показателей численности популяции и таксоцена в основном прослеживается у видов-доминантов.

6. Показатели, которые отражают половозрастной состав популяций землероек, такие как доля перезимовавших особей и доля самцов среди сеголеток отвечают не за регуляцию численности, а являются следствием изменений уровня плодовитости, поведения и образа жизни землероек перед окончанием периода размножения. Среди перезимовавших особей отмечена тенденция к увеличению самцов при низких показателях численности таксоцена землероек.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Атлас Сахалинской области. – Южно-Сахалинск, 1994. – Ч. 2. – 118 с.
2. Баканов, А.И. Количественная оценка доминирования в экологических сообществах / А.И. Баканов // Рукопись деп. в ВИНТИ. – 1987. – №8593-В87. – 63 с.
3. Безверхний, В.Л. Очерк геологического строения и развития Курильской островодужной системы и смежных территорий / В.Л. Безверхний, С.П. Плетнев, А.А. Набиулин // Растительный и животный мир Курильских островов. Материал Международ. Курильского проекта. – Владивосток: Дальнаука, 2002. – С. 469–925.
4. Бигон, М. Экология особи, популяции и сообщества / М. Бигон, Дж. Харпер, К. Таунсенд. – М.: Мир, 1989. – Т. 2. – 477с.
5. Большаков, В.Н. Половая структура популяций млекопитающих и ее динамика / В.Н. Большаков, Б.С. Кубанцев. – М.: Наука, 1984. – 234 с.
6. Бромлей, Г.Ф. Млекопитающие Зейского заповедника / Г.Ф. Бромлей, В.А. Костенко, И.Г. Николаев. – Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1984. – 140 с.
7. Васильев, А.Г. Соотношение морфологического и таксономического разнообразия сообществ грызунов в зоне влияния Восточно-Уральского радиоактивного следа на Южном Урале / А.Г. Васильев, И.А. Васильева, Ю.В. Городилова, М.В. Чибиряк // Экология. – 2010. – №2. – С. 119–125.
8. Васильев, А.Г. Эволюционная экология в XXI веке: новые концепции и перспективы развития / А.Г. Васильев // Экология. – 2019. – №2. – С. 88–100.
9. Велижанин, А.Г. Время изоляции материковых островов северной части Тихого океана / А.Г. Велижанин // Докл. Акад. наук СССР. – 1976. – Т. 231. – №1. – С. 205–207.

10. Викторов, Л.В. Результаты количественного учета землероек в Калининской области (изменение численности по годам и сезонам) / Л.В. Викторов // Ученые записки Калининского пед. ин-та. – 1964. – Т. 31. – С. 74–99.
11. Виноградов, В.В. Многолетняя динамика и структура сообщества землероек (*Soricidae*) горной тайги Восточного Саяна / В.В. Виноградов // Сибирский эколог. журн. – 2012. – №1. – С. 131–139.
12. Вольперт, Я.Л. Размножение бурозубок (род *Sorex*) северо-Восточной Якутии / Я.Л. Вольперт // Охотничье-промысловые ресурсы Сибири. – Новосибирск: Наука, 1986. – С. 209–218.
13. Воронов, В.Г. Землеройки-бурозубки северного Сахалина / В.Г. Воронов, Е.Е. Загородских, Л.Е. Перминов // Учен. зап. Пермского гос. пед. Ин-та. – 1969. – Т. 79. – С. 65–74.
14. Воронов, В.Г. К экологии насекомоядных южной тайги Камского Приуралья, Сибири и Дальнего Востока / В.Г. Воронов, О.Б. Беляев, А.Д. Бессонов // Биография и краеведение. – Пермь, 1976. – Вып. 4. – С. 3–17.
15. Воронов, Г.А. География мелких млекопитающих южной тайги Приуралья, Средней Сибири и Дальнего Востока (антропогенная динамика фауны и населения) / Г.А. Воронов. – Пермь: Изд-во Пермск. университета, 1993. – 223 с.
16. Воронов, Г.А. Фауна и население мелких млекопитающих Южного Сахалина / Г.А. Воронов // Учен. зап. Пермск. гос. пед. ин-та. – Пермь, 1969. – Т. 79. – С. 57–65.
17. Гамалеев, А.Д. Землеройки средней подзоны хвойно-широколиственных лесов Дальнего Востока / А.Д. Гамалеев, А.П. Новик // Сообщ. ДВ филиала СО АН СССР. – 1964. – Вып. 23. – С. 131–136.
18. Гиляров А.М. От ниш к нейтральности в биологическом сообществе / А.М. Гиляров // Природа. – 2007. – №7. – С. 29–37.

19. Григорьев, Е.М. Мелкие млекопитающие Малой Курильской гряды. Темная форма красно-серой полевки с острова Зеленый / Е.М. Григорьев // Докл. МОИП. Зоология и ботаника. – М.: Наука, 1989. – С. 7–11.
20. Демидов, В.В. Полевой справочник-определитель мелких млекопитающих Пермского края (насекомоядные, рукокрылые, грызуны) / В.В. Демидов, М.И. Демидова. – Пермь, 2017. – 105 с.
21. Джиллер, П. Структура сообществ и экологическая ниша / П. Джиллер. – М.: Мир, 1988. – 184 с.
22. Дидорчук, М.В. Экология землероек Рязанской Мещеры / М.В. Дидорчук // Дис. ... канд. биол. наук. – Воронеж, 2010. – 161 с.
23. Дидорчук, М.В. Особенности размножения и популяционная структура бурозубок рода *Sorex* в Окском заповеднике / М.В. Дидорчук // Тр. Окского Гос. Биосфер. заповедника. – Рязань, 2004. – Вып. 23. – С. 169–195.
24. Докучаев, Н.Е. Бурозубки Северо-Восточной Азии и сопредельных территорий (биология, систематика, четвертичная история) / Н.Е. Докучаев // Дис. ... докт. биол. наук. – Владивосток, 1998. – 63 с.
25. Докучаев, Н.Е. Особенности размножения и структура популяций средней *Sorex caecutiens* Laxmann и крупнозубой *S. daphaenodon* Thomas бурозубок на северо-востоке Сибири / Н.Е. Докучаев. – Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1979. – С. 86–103.
26. Докучаев, Н.Е. Экология бурозубок Северо-Восточной Азии / Н.Е. Докучаев. – М.: Наука, 1990. – 160 с.
27. Долгов, В.А. Бурозубки Старого Света / В.А. Долгов. – М.: Изд-во Моск. ун-та, 1985. – 221 с.
28. Долгов, В.А. Некоторые вопросы экологии бурозубок (Mammalia, *Sorex*) и их значение в очагах клещевого энцефалита / В.А. Долгов, В.И. Чабовский, С.А. Шилова, К.М. Эфрон // Бюл. Московского общ-ва природы. Отд. биол. – 1968. – Т. 73. – Вып. 6. – С. 17–28.

29. Долгов, В.А. Об изменчивости некоторых костей посткраниального скелета землероек (Mammalia, Soricidae) / В.А. Долгов // Acta Theriol. – 1961. – Vol. 15. – P. 203–227.
30. Дунаева, Т.Н. К изучению биологии размножения обыкновенной бурозубки (*Sorex araneus* L.) / Т.Н. Дунаева // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1955. – Т. 60, вып. 6. – С. 27–43.
31. Жерихин, В.В. Эволюционная биоценология: проблема выбора моделей / В.В. Жерихин // Экосистемные перестройки и эволюция биосферы. – М.: Недра, 1994. – С. 13–20.
32. Животовский, Л.А. Популяционная биометрия / Л.А. Животовский. – М.: Наука, 1991. – 271 с.
33. Земцова, А.И. Климат Сахалина / А.И. Земцова. – Л.: Гидрометеиздат, 1968. – 200 с.
34. Иваницкая, Е.Ю. Опыт применения цитогенетических данных в решении проблем исторической зоогеографии: внутриконтинентальные и межконтинентальные связи пищух (*Ochotona*, Lagomorpha) и землероек-бурозубок (*Soex*, Insectivora) / Е.Ю. Иваницкая // Современные подходы к изучению изменчивости. – Владивосток: ДВО АН СССР, 1989. – С. 74–94.
35. Ивантер, Т.В. Землеройки (Soricidae) Карелии / Т.В. Ивантер // Автореф. дис. ... канд. биол. наук. – Петрозаводск, 1972. – 46 с.
36. Ивантер, Т.В. Материалы по морфологии средней бурозубки Карелии / Т.В. Ивантер // Фауна и экология птиц и млекопитающих таежного Северо-запада СССР. – Петрозаводск: Карельский фил. АН СССР, 1978. – С. 68–82.
37. Ивантер, Э.В. К изучению динамики численности обыкновенной бурозубки (*Sorex araneus*) (опыт аналитического обзора состояния проблемы) / Э.В. Ивантер // Зоол. журн. – 2019. – Т. 98. – №8. – С. 949–959.
38. Ивантер, Э.В. Обыкновенная бурозубка (*Sorex araneus* L.) в условиях антропогенной трансформации таежных лесов Восточной Фенноскандии / Э.В. Ивантер, Ю.П. Курхинен, Е.А. Моисеева // Ученые

записки Петрозаводского государственного университета. Сер. Естественные и технические науки. – 2014. – Т. 2. – №8. – С. 7–12.

39. Ивантер, Э.В. Популяционная экология мелких млекопитающих таежного Северо-Запада СССР / Э.В. Ивантер. – Л.: Наука, 1975. – 246 с.

40. Калинин, А.А. Количественная оценка результатов зимовки землероек-бурозубок (*Mammalia, Insectivora*) / А.А. Калинин // Сибирский эколог. журн. – 2008. – №5. – С. 813–819.

41. Калинин, А.А. Сезонная динамика численности землероек-бурозубок (*Insectivora, Soricidae*) / А.А. Калинин, Т.Б. Демидова, В.Ю. Олейниченко, Н.А. Щипанов // Зоол. журн. – 2008. – Т. 87. – №2. – С. 218–225.

42. Карасева, Е.В. Методы изучения грызунов в полевых условиях / Е.В. Карасева, А.Ю. Теплицина, О.А. Жигальский. – М.: ЛКИ, 2008. – 416 с.

43. Киселев, С.В. Динамика численности средней (*Sorex caecutiens*) и равнозубой (*Sorex isodon*) бурозубок в бассейне Верхней Колымы / С.В. Киселев, А.В. Ямборко // Зоол. журн. – 2014. – №9. – С. 1106–1116.

44. Короткий, А.М. Климатические смены на территории юга Дальнего Востока в позднем кайнозое (миоцен-плейстоцен) / А.М. Короткий, Т.А. Гребенникова, В.С. Пушкарь и др. – Владивосток, 1996. – 57 с.

45. Красная книга Сахалинской области: Животные / Отв. ред. В.Н. Ефанов. – М.: Буки Веди, 2016. – 252 с.

46. Кубанцев, Б.С. О половом составе популяций у млекопитающих / Б.С. Кубанцев // Журн. общ. биол. – 1972. – Т. 33. – №2.

47. Кулик, И.Л. Таежный фаунистический комплекс млекопитающих Евразии / И.Л. Кулик // Бюл. МОИП. Отд. биол. – 1972 – Т. 77. – С. 11–24.

48. Куприянова, И.Ф. Особенности размножения мелких млекопитающих в средней тайге Севера Европейской части СССР / И.Ф. Куприянова, С.П. Наумов // Бюл. МОИП. Отд. биол. – 1986. – Т. 91. – Вып. 5. – С. 17–29.

49. Куприянова, И.Ф. Популяционные механизмы регуляции численности обыкновенной бурозубки на юге Архангельской области / И.Ф. Куприянова // II съезд Всесоюз. териол. о-ва. – М.: Наука, 1978. – С. 151.
50. Курхинен, Ю.П. Влияние сплошных концентрированных рубок на численность и биотопическое размещение таежных млекопитающих в лесных ландшафтах Южной Карелии / Ю.П. Курхинен // Структура и динамика лесных ландшафтов Карелии. – Петрозаводск, 1985. – С. 101–106.
51. Курхинен, Ю.П. Млекопитающие Восточной Фенноскандии в условиях антропогенной трансформации таежных экосистем / Ю.П. Курхинен, П.И. Данилов, Э.В. Ивантер. – М.: Наука, 2006. – 208 с.
52. Лаврова, М.Я. О лептоспирозе у мелких насекомоядных в Шаховском районе Московской области / М.Я. Лаврова // Зоол. журн. – 1960. – Т. 39. – Вып. 7. – С. 74–81.
53. Лакин, Г.Ф. Биометрия / Г.Ф. Лакин. – М.: Высшая школа, 1990. – 352 с.
54. Литвинов, Ю.Н. Особенности организации сообществ землероек открытых ландшафтов Сибири и Северного Казахстана / Ю.Н. Литвинов, Т.А. Дупал, Н.Т. Ержанов, Т.Ж. Абылхасанов, М.М.Сенотрусова, И.В. Моролдоев, С.А. Абрамов // Сибирский эколог. журн. – 2015. – №2. – С. 259–267.
55. Литвинов, Ю.Н. Сообщества и популяции мелких млекопитающих в экосистемах Сибири / Ю.Н. Литвинов. – Новосибирск: ЦЭРИС, 2001. – 125 с.
56. Литвинов, Ю.Н. Элементы пространственной организации сообществ мелких млекопитающих Сибири / Ю.Н. Литвинов // Сообщества и популяции животных: морфологический и экологический анализ. – Новосибирск; Москва: КМК, 2010. – С. 17–48.
57. Локтионова, Е.Ю. Землеройки на территории памятника природы «Лунский залив» о. Сахалин / Е.Ю. Локтионова // XII Дальневосточная конф.

по заповед. делу: материалы науч. конф. – Биробиджан: ИКАРП ДВО РАН, 2017. – С. 100–101.

58. Локтионова, Е.Ю. Структура доминирования в таксоценох землероек Северного Сахалина / Е.Ю. Локтионова, В.А. Нестеренко, О.А. Бурковский // Вестник СВНЦ ДВО РАН. – 2016. – №2. – С. 93–100.

59. Лямкин, В.Ф. Некоторые особенности размножения бурозубок (род *Sorex*) Северного Забайкалья и Прибайкалья / В.Ф. Лямкин, В.М. Пузанов, Ю.С. Малышев // Фауна и экология млекопитающих Якутии. Сборник научных трудов. – Якутск: ЯФ СО АН СССР, 1985. – С. 73–84

60. Лямкин, В.Ф. Некоторые особенности размножения бурозубок Северного Забайкалья и Прибайкалья / В.Ф. Лямкин, В.М. Пузанов, Ю.С. Малышев // Млекопитающие СССР. 3 съезд Всесоюз. териол. об-ва: тезисы докл. – М.: Изд-во АН СССР, 1982. – Т. 1. – С. 245–246.

61. Максимов, А.А. Структура и динамика биоценозов речных долин / А.А. Максимов. – Новосибирск: Наука, 1974. – 260 с.

62. Макфедьен, Э. Экология животных. Цели и методы / Э. Макфедьен. – М.: Мир, 1965. – 375 с.

63. Малышев, Ю.С. Средняя бурозубка – *Sorex caecutiens* Laxmann, 1758 Верхнеангарской котловины: численность, ландшафтное распределение, особенности структуры и репродукции популяции / Ю.С. Малышев // Байкальский зоол. журн. – 2014. – Вып. 15. – №2. – С. 92–102.

64. Маркина, Т.А. Влияние половодья на сезонную динамику численности и структуру населения мелких млекопитающих Юго-Востока Мещеры / Т.А. Маркина // Изв. Самар. науч. центра РАН. – 2010. – Т. 12. – №1. – С. 147–152.

65. Масао, М. Геологическое развитие Японских островов / М. Масао, Г. Масао, Ф. Мицуо. – М.: Мир, 1968. – 720 с.

66. Масловская, Е.Ю. Зависимость полового созревания сеголеток от численности и структуры таксоценов землероек / Е.Ю. Масловская, В.А. Нестеренко / Амурский зоол. журн. – 2017. – Т. 9. – №4. – С. 212–223.

67. Матюшкин, Е.Н. «Смешанность» териофауны Уссурийского края: ее общие черты, исторические корни и современные проявления в сообществах среднего Сихотэ-Алиня / Е.Н. Матюшкин // Исследования по фауне Советского Союза (млекопитающие). – М.: Изд-во МГУ, 1972. – С. 86–144.
68. Моралева, Н.В. Отношение к территории землероек-бурозубок енисейской тайги (по данным индивидуального мечения) / Н.В. Моралева // Животный мир Енисейской тайги и лесотундры и природная зональность. – М.: Наука, 1983. – С. 215–230.
69. Мэгарран, Э. Экологическое разнообразие и его измерение / Э. Мэгарран. – М.: Мир, 1992. – 184 с.
70. Научно-прикладной справочник по климату СССР. Серия 3. Многолетние данные. Сахалинская область. – Л.: Гидрометеиздат, 1990. – Ч. 1–6. – Вып. 34. – 352 с.
71. Нестеренко, В.А. Динамика структуры таксоценов землероек на юге о-ва Сахалин / В.А. Нестеренко, Е.Ю. Локтионова, О.А. Бурковский // Сибирский эколог. журнал. – 2016. – Вып. 3. – С. 333–342.
72. Нестеренко, В.А. Динамика структуры таксоценов землероек (Insectivora, Soricidae) на юге Дальнего Востока в позднечетвертичное время / В.А. Нестеренко, И.С. Шереметьев, Э.В. Алексеева // Палеонтологический журн. – 2002. – №5. – С. 93–99.
73. Нестеренко, В.А. Динамика численности мышевидных грызунов и структура их сообществ на Сахалине / В.А. Нестеренко, О.А. Бурковский // Сибирский эколог. журнал. – 2019. – Т. 26. – №4. – С. 445–454.
74. Нестеренко, В.А. Закономерности структурной динамики таксоценов землероек Сахалина / В.А. Нестеренко, Е.Ю. Локтионова // Известия РАН. Серия биологическая. – 2017. – №4. – С. 465–475.
75. Нестеренко, В.А. Землеройки юга Дальнего Востока России и организация их таксоценов / В.А. Нестеренко // Дис. ... докт. биол. наук. – 2000. – 270 с.

76. Нестеренко, В.А. Многовидовая ассоциация землероек как биосистема / В.А. Нестеренко. – Владивосток: Дальнаука, 1999а. – 99 с.
77. Нестеренко, В.А. Насекомоядные юга Дальнего Востока и их сообщества / В.А. Нестеренко. – Владивосток: Дальнаука, 1999б. – 172 с.
78. Нестеренко, В.А. Структура изменения таксоценов землероек Центрального Сахалина / В.А. Нестеренко, Е.Ю. Локтионова, О.А. Бурковский // Амурский зоол. журн. – 2015. – Т. 7. – №2. – С. 175–182.
79. Николаев, И.И. Таксоцены как экологическая категория / И.И. Николаев // Экология. – 1977. – №5. – С. 50–55.
80. Никольский, А.М. Остров Сахалин и его фауна позвоночных животных / А.М. Никольский. – СПб., 1889. – №5. – 334 с.
81. Никольский, А.М. Роль ледникового периода в истории фауны Палеарктической области / А.М. Никольский // Бюл. МОИП. Отд. биол. – 1947. – Т. 52. – №5. – С. 3–14.
82. Новиков, Г.А. Жизнь на снегу и под снегом / Г.А. Новиков. – Л.: Наука. Ленингр. отд-ние, 1981. – 191 с.
83. Новиков, Г.А. Звери Ленинградской области / Г.А. Новиков, А.Э. Айрапетьянц, Ю.Б. Пукинский, П.П. Стрелков, Е.К. Тимофеева. – Л.: Изд-во ЛГУ, 1970. – 360 с.
84. Новиков, Г.А. Полевые исследования по экологии наземных позвоночных / Г.А. Новиков. – М.: Советская наука, 1953. – 502 с.
85. Озерский, П.В. О структуре теоретической экологии и месте в ней аутэкологии / П.В. Озерский // Функциональная экология, морфология и жизненные циклы животных. – СПб: Тесса, 2009. – Вып. 9. – С. 11–21.
86. Онищенко, С.С. Практические рекомендации по изучению мелких млекопитающих / С.С. Онищенко, В.Б. Ильяшенко, Е.М. Лучникова, Н.С. Теплова, Е.В. Бибик, Н.В. Скалон. – Кемерово: Изд-во Кемеров. гос. ун-т, 2010. – 96 с.
87. Охотина, М.В. Землеройки (Insectivora, Soricidae) острова Сахалин / М.В. Охотина // Зоол. журн. – 1977. – Т. 56. – Вып. 2. – С. 243–249.

88. Охотина, М.В. Морфо-экологические особенности различных видов бурозубок (*Sorex*, Insectivora), обуславливающие возможность их совместного сосуществования / М.В. Охотина // Фауна и экология наземных позвоночных юга Дальнего Востока СССР. Тр. БПИ ДВНЦ АН СССР. – Владивосток, 1974. – Т. 17 (120). – С. 42–57.

89. Охотина, М.В. Отряд Insectivora – Насекомоядные / М.В. Охотина // Насекомоядные млекопитающие Дальнего Востока СССР: Определитель. – М.: Наука, 1984. – С. 31–72.

90. Охотина, М.В. Подвидовая таксономическая ревизия дальневосточных бурозубок (Insectivora, *Sorex*) с описанием новых подвидов / М.В. Охотина // Вопросы систематики, фаунистики и палеонтологии мелких млекопитающих. Тр. Зоологического ин-та АН СССР. – 1993. – Т. 243. – С. 58–71.

91. Охотина, М.В. Полиэтиленовая пленка – перспективный материал для изготовления ловчих заборчиков / М.В. Охотина, В.А. Костенко // Фауна и экология наземных позвоночных юга Дальнего Востока СССР. – Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1974. – С. 193–196.

92. Павлинов, И.Я. Наземные звери России. Справочник-определитель / И.Я. Павлинов, С.В. Крускоп, А.А. Варшавский, А.В. Борисенко. – М.: Изд-во КМК, 2002. – 298 с.

93. Панов, В.В. Зимний период в жизни мелких млекопитающих приобских сосновых боров северной лесостепи Западной Сибири / В.В. Панов // Сибирский эколог. журн. – 2001. – №6. – С. 777–784.

94. Попов, В.А. К вопросу о биотопических популяциях / В.А. Попов // Природные ресурсы Волжско-Камского края. Животный мир, 2. – Казань, 1968. – С. 45–57.

95. Попов, В.А. Млекопитающие Волжско-Камского края / В.А. Попов. – Казань, 1960. – 468 с.

96. Попов, В.А. Очерки по экологии землероек (*Soricidae*) Раифского леса (Татарская АССР) / В.А. Попов, Н.В. Воронов, Т.М. Кулаева // Известия

Казанского филиала АН СССР. Серия биологических и сельскохозяйственных наук. – 1950. – №2. – С. 173–208.

97. Пузаченко, А.Ю. Анализ многолетних наблюдений за динамикой численности мелких млекопитающих на основе данных Летописи природы. Оценка параметров динамики численности: дополнение / А.Ю. Пузаченко, А.А. Власов, В.И. Елисеева // Тр. Центр.-Чернозем. гос. заповедник. – 1997. – С. 12–18.

98. Ревин, Ю.В. Экология и динамика численности млекопитающих Преддверхоянья / Ю.В. Ревин, В.М. Сафронов, Я.Л. Вольперт, А.Л. Попов. – Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние, 1988. – 200 с.

99. Реймерс, Н.Ф. Дальневосточная бурозубка (*Sorex gracillissimus* Dobson) на Южном Сахалине / Н.Ф. Реймерс, Г.А. Воронов // Фауна Сибири. – Новосибирск, 1970. – С. 84–92.

100. Реймерс, Н.Ф. Когтистая бурозубка *Sorex unguiculatus* Dobson на Южном Сахалине / Н.Ф. Реймерс, Г.А. Воронов // Изв. Сибирск. отд. АН СССР. Сер биол. – 1966. – Вып. 1. – №4. – С. 129–134.

101. Реймерс, Н.Ф. Крошечная бурозубка на юге Сахалина / Н.Ф. Реймерс, Г.А. Воронов // Учен. зап. Пермского гос. пед. ин-та. – Пермь, 1968. – Т. 52. – С. 95–97.

102. Реймерс, Н.Ф. Насекомоядные и грызуны Верхней Лены / Н.Ф. Реймерс, Г.А. Воронов. – Иркутск, 1963. – 190 с.

103. Реймерс, Н.Ф. Насекомоядные и грызуны Сахалина и Курильских островов / Н.Ф. Реймерс, Г.А. Воронов, Е.Е. Загородских, А.В. Алина // Сборник по экологии и териологии. Тр. Пермского гос. пед. ин-та. – Пермь, 1968. – Т. 61. – Вып. 3. – С. 35–99.

104. Роговин, К.А. Структурные аспекты организации сообществ наземных позвоночных животных на примере монгольских пустынных грызунов / К.А. Роговин, Г.И. Шенброт // Успехи соврем. биологии. – 1993. – Вып. 113. – №2. – С. 198–222.

105. Роговин, К.А. Экология сообществ родственных видов животных (подходы и методы исследований на примере наземных позвоночных) / К.А. Роговин // Журн. общей биол. – 1999. – Т. 60. – №4. – С. 394–413.
106. Сергеев, В.Е. Филогенетические отношения и их значимость в формировании таксоценологических группировок представителей р. *Sorex* / В.Е. Сергеев, В.Б. Ильяшенко // Сибирский биол. журн. – 1991. – №1. – С. 35–39.
107. Сергеев, В.Е. Экология землероек (Soricidae) поймы р. Оби / В.Е. Сергеев // Автореф. канд. дисс. – Новосибирск, 1974.–25 с.
108. Сергеев, В.Е. Эколого-эволюционные факторы организации сообществ бурозубок Северной Евразии / В.Е. Сергеев // Дис. ... докт. биол. наук. – Новосибирск, 2003. – 469 с.
109. Сергеев, В.Е. Явление Денеля и его альтернативное обособление / В.Е. Сергеев // I Всесоюз. совещ. по биологии насекомоядных млекопитающих. – М., 1992. – С. 156–157.
110. Снигиревская, Е.М. Материалы по биологии размножения и колебаниям численности землероек в Башкирском заповеднике / Е.М. Снигиревская // Тр. Башкирского гос. заповедника. – 1947. – Вып. 1. – С. 49–68.
111. Строганов, С.У. Звери Сибири. Насекомоядные / С.У. Строганов. – М.: Изд-во АН СССР, 1957. – 267 с.
112. Сушкин, П.П. Зоологические области Средней Азии и ближайших частей Нагорной Азии и опыт истории современной фауны Палеарктической Азии / П.П. Сушкин // Бюл. МОИП. Отд. биол. – 1925. – Т. 34. – С. 7–86.
113. Тимошкина, О.А. Методы полевых исследований мелких млекопитающих: методические указания / О.А. Тимошкина. – Красноярск: Краснояр. гос. аграр. ун-т, 2012. – 20 с.

114. Толкачев, О.В. Воздействие урбанизации на население бурозубок лесных экосистем / О.В. Толкачев // Автореф. канд. дисс. – Екатеринбург, 2007. – 24 с.
115. Уиттекер, Р.Х. Сообщества и экосистемы / Р.Х. Уиттекер // Сокр. пер. с англ. Б.М. Миркина, Г.С. Розенберга. – М.: Прогресс, 1980. – 327 с.
116. Формозов, А.Н. Звери, птицы и их взаимосвязи со средой обитания / А.Н. Формозов. – М.: Наука, 1976. – 309 с.
117. Формозов, А.Н. Значение структуры снежного покрова в экологии и географии млекопитающих и птиц / А.Н. Формозов // Роль снежного покрова в природных процессах. – М.: Изд-во АН СССР, 1961. – С. 166–209.
118. Формозов, А.Н. Мелкие грызуны и насекомоядные Шарьинского района Костромской области в период 1930–1940 гг. / А.Н. Формозов // Материалы по грызунам. – М.: Изд-во МОИП, 1948. – Вып. 3. – С. 3–110.
119. Хлебович, В.В. О реальности таксоценов / В.В. Хлебович // Отчетная научная сессия по итогам работ. – СПб: ЗИН РАН, 2013. – С. 44–45.
120. Черемкин, И.М. Численность землероек и структура их сообществ в зоне влияния Нижнебурейского водохранилища / И.М. Черемкин, В.А. Нестеренко, Р.Н. Подолько // Амурский зоол. журн. – 2018. – Т. 10. – №3–4. – С. 180–189.
121. Чернов, Ю.И. Флора и фауна, растительность и животное население / Ю.И. Чернов // Журн. общ. биол. – 1984. – Т. 45. – №6. – С. 732–748.
122. Чернявский, Ф.Б. Млекопитающие крайнего северо-востока Сибири / Ф.Б. Чернявский. – М., 1984. – 388 с.
123. Шварц, Е.А. Сохранение биоразнообразия: сообщества и экосистемы / Е.А. Шварц. – М.: Товарищество научных изданий КМК, 2004. – 112 с.

124. Шварц, Е.А. Формирование фауны мелких грызунов и насекомоядных таежной Евразии / Е.А. Шварц // Фауна и экология грызунов. – 1989. – Вып. 17. – С. 115–143.
125. Шварц, Е.А. Центр распространения таежного фаунистического комплекса млекопитающих с фауногенетической точки зрения / Е.А. Шварц // Докл. МОИП. Сер. зоол. и ботан. – М.; Наука, 1986. – С. 106–109.
126. Шварц, С.С. Морфологические и экологические особенности землероек на крайнем и северном пределе их распространения / С.С. Шварц // Тр. Ин-та биол. Уральского филиала АН СССР. – 1962. – Вып. 29. – С. 45–51.
127. Шварц, С.С. Пути приспособления наземных позвоночных животных к условиям существования в Субарктике. Млекопитающие / С.С. Шварц. – Свердловск: УФ АН СССР, 1963. – Т. 1. – 132 с.
128. Шефтель, Б.И. Методы учета численности мелких млекопитающих / Б.И. Шефтель // Russian journal of ecosystem ecology. – 2018. – Vol. 3. – №3. – С. 1–21.
129. Шилов, И.А. Эколого-физиологические основы популяционных отношений у животных / И.А. Шилов. – М.: Изд-во МГУ, 1977. – 261 с.
130. Юдин, Б.С. Закономерности распространения насекомоядных млекопитающих Западной Сибири / Б.С. Юдин // Общая и региональная териофауна. – М.: Наука, 1988. – С. 133–164.
131. Юдин, Б.С. Мелкие млекопитающие севера Дальнего Востока / Б.С. Юдин, В.Г. Кривошеев, В.Г. Беляев. – Новосибирск: Наука, 1976. – 270 с.
132. Юдин, Б.С. Насекомоядные млекопитающие Сибири / Б.С. Юдин. – Новосибирск, 1989. – 360 с.
133. Юдин, Б.С. Сообщества мелких млекопитающих (Micro mammalia) вертикальных поясов центральной части Восточного Саяна (Тофалария) / Б.С. Юдин, В.В. Николаев // Фауна и систематика позвоночных Сибири. – Новосибирск: Наука, 1977. – С. 81–92.

134. Юдин, Б.С. Экология бурозубок (р. *Sorex*) Западной Сибири / Б.С. Юдин // Тр. БИН СО АН СССР. – 1962. – Вып. 8. – С. 33–134.
135. Abe, H. Classification and biology of Japanese Insectivora (Mammalia). Studies on variation and classification / H. Abe // J. Fac. Agric. – 1967. – Vol. 55. – P. 191–265.
136. Abe, H. A survey of small terrestrial mammals in southern Sakhalin / H. Abe, S. Ohdachi, K. Maekawa // Wildlife Conservation Japan. – 1996. – Vol. 2. – №1. – P. 17–21.
137. Aitchison, C.W. Review of winter trophic relations of Soricine shrews / C.W. Aitchison // Mammal Review. – 1987. – Vol. 17. – №1. – P. 1–24.
138. Belyea, L.R. Assembly rules within a contingent ecology / L.R. Belyea, J. Lancaster // Oikos. – 1999. – Vol. 86. – P. 402–416.
139. Buckner, C.H. Metabolism, food capacity, and feeding behavior in four species of shrews / C.H. Buckner // Canad. J. Zool. – 1964. – Vol. 42. – №2. – P. 259–279.
140. Buckner, C.H. Some aspects of the population ecology of the common shrew, *Sorex araneus*, Near Oxford, England / C.H. Buckner // J. Mammalogy. – 1969. – Vol. 50. – №2. – P. 326–332.
141. Chodorowski, A. Ecological differentiation of turbellarians in Harsz-Lake / A. Chodorowski // Polskie Archiwum Hydrobiologii. – 1959. – Vol. 6. – №3. – P. 33–73.
142. Churchfield, S. Food niche overlap and ecological separation amongst six species of coexisting forest shrews in the Russian Far East / S. Churchfield, V.A. Nesterenko, E.A. Shvarts // J. Zool. – London, 1999. – Vol. 248. – №3. – P. 349–359.
143. Churchfield, S. Population dynamics and survivorship patterns in the common shrew *Sorex araneus* in southern England / S. Churchfield, J. Hollier, V.K. Brown // Acta Theriol. – 1995. – Vol. 40. – №1. – P. 53–68.
144. Churchfield, S. The natural history of shrews / S. Churchfield. – L.:A. Black, C. Black, 1990. – 178 p.

145. Dokuchaev, N.E. Reexamination of Fossil Shrews (*Sorex spp.*) from the Middle Pleistocene of Honshu Island, Japan / N.E. Dokuchaev, N. Kohno, S.D. Ohdachi // *Mammal Study*. – 2010. – Vol. 35. – №3. – P. 157–168.
146. Dokuchaev, N.E. Reproduction of shrews (*Sorex*) in Siberia / N.E. Dokuchaev // *Advances in the biology of shrews II*. Special publication of the Intern. Soc. of Shrew Biologists. – NY, 2005. – V. 1. – P. 419–413.
147. Hanski, I. What does a shrew do in a energy crisis? / I. Hanski // *Behavioral ecology: ecological consequences of adaptive behavior*. R.M. Sibly and R.M. Smith (Eds). – Oxford: Blackwell Sci. Publication, 1985. – P. 247–252.
148. Hutchinson, G.E. Concluding remarks / G.E. Hutchinson // *Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology*. – 1957. – №22. – P. 415–427.
149. Igarashi, Y. Geohistorical and paleoecological significance of South Kuril Islands; especially on connection with Hokkaido Island / Y. Igarashi // *Wildlife Forum*. – 2000. – Vol. 6 – P. 11–12. (in Japanese).
150. Inukay, T. Birds and animals distribution on the Hokkaido, Sakhalin and Kuril Islands / T. Inukay // *Hokkaido, Sakhalin and Kuril Islands*. – Tokyo, 1943. – P. 79–97.
151. Ivanitskaya, E.Yu. Comparative cytogenetics of *Sorex*: a cladistic approach / E.Yu. Ivanitskaya // *Advances in the Biology of Shrews*. Special publication of Carnegie Museum of Natural History. – 1994. – №18. – P. 313–323.
152. Kaikusalo, A. Population dynamics of *Sorex araneus* and *S. caecutiens* in Finnish Lapland / A. Kaikusalo, I. Hanski // *Acta Zool. Fennica*. – 1985. – №173. – P. 33–73.
153. Kawamura, Y. Middle and late Pleistocene mammalian faunas in Japan / Y. Kawamura, T. Kamei, H. Taruno // *The Quaternary Research*. – 1989. – Vol. 28. – P. 317–326.
154. Kawauchi, K. Mammals of Hokkaido and Sakhalin / K. Kawauchi. – Sapporo: Fukido Shobo, 1930. – 262 p. (In Japanese).
155. Kuroda, N. The mammals fauna of Northern Japan / N. Kuroda // *Dobutsugaku Zasshi*. – 1928. – Vol. 42. – №15. – P. 372–373.

156. Maslovskaya, E.Yu. Pattern of the structural dynamics of two model shrew taxocenes in Sakhalin Island / E.Yu. Maslovskaya, V.A. Nesterenko // The 2nd International conference on Northeast Asia biodiversity. – Baishan, China, 2019. – C. 20.

157. McGill, B.J. Species abundance distributions: moving beyond single prediction theories to integration within an ecological framework / B.J. McGill, R.S. Etienne, J.S. Gray, D. Alonso, M.J. Anderson et al. // Ecology letters. – 2007. – Vol. 10. – №10. – P. 995–1015.

158. McNab, B.K. The energy expenditure of shrews / B.K. McNab // The biology of the Soricidae. J.S. Findley and T.L. Yates (Eds). – Albuquerque: The Museum of Southwestern Biology, University of New Mexico, 1991. – P. 35–46.

159. Menge, B.A. Species diversity gradients: synthesis of the roles of predation, competition and temporal heterogeneity / B.A. Menge, J.P. Sutherlend // American naturalist. – 1976. – Vol. 10. – P. 351–369.

160. Michelsen, N.C. Intraspecific and interspecific competition in shrews *Sorex araneus* L. and *S. minutus* L. / N.C. Michelsen // Arch. Neth. Zool. – 1966. – Vol. 17. – №1. – P. 73–174.

161. Morrison, P. Studies on the physiology of the masked shrew *Sorex cinereus* / P. Morrison, F.A. Ryser, A.R. Dawe // Physiol. Zool. – 1959. – Vol. 32. – №4. – P. 256–271.

162. Mystkowska, E.T. Cytologische Methode der Geschlechtsbestimmung bei Embryonen und das Geschlechtverhältnis bei Fetus von *Sorex araneus araneus* L. / E.T. Mystkowska. – Warszawa, 1959. – Vol. 3. – №9. – P. 121–139.

163. Newman, J.R. Minimum and maximum metabolic rates of *Sorex sinuosus* / J.R. Newman, R.L. Rudd // Acta Theriol. – 1978. – Vol. 23. – №23. – P. 371–380.

164. Ohdachi, S. Total activity rhythms of three Soricine species in Hokkaido / S. Ohdachi // J. Mamm. Soc. Japan. – 1994. – Vol. 19. – №2. – P. 89–99.

165. Ohdachi, S.D. Phylogenetical positions of *Sorex sp.* (Insectivora, Mammalia) from Cheju Island and *S. caectiens* from the Korea Peninsula, inferred from mitochondrial cytochrome *b* gene sequences / S.D. Ohdachi, H. Abe, S.-H. Han // Zoological Society of Japan. – 2003. – Vol. 20. – P. 91–95.
166. Oshima, K. The history of straits around the Japanese Islands in the late-Quaternary / K. Oshima // Quaternary Research. – 1990. – Vol. 29. – P. 193 – 208. (in Japanese).
167. Oshima, K. The Late-Quaternary sea-level change of the Japanese Island / K. Oshima // Journal of Geography. – 1991. – Vol. 100. – P. 967–975. (in Japanese).
168. Pucek, Z. Sexual maturation and variability of the reproductive system in young shrews (*Sorex L.*) in the first calendar year of life / Z. Pucek // Acta Theriol. – 1960. – Vol. 3. – №3. – P. 269–296/
169. Sheftel, B.I. Long-term and seasonal dynamics of shrews in Central Siberia / B.I. Sheftel // Annales Zoologici Fennici. – 1989. – Vol. 26. – №4. – P. 357–369.
170. Shillito, J.F. Field observation on the growth, reproduction and activity of a woodland populations of the common shrew *Sorex araneus L.* / J.F. Shillito // Proc. Zool. Soc. – London, 1963. – Vol. 140. – №1. – P. 99–114.
171. Solonen, T. Overwinter population change of small mammals in southern Finland / T. Solonen // Ann. Zool. Fennici. – 2006. – Vol. 43. – №3. – P. 295–302.
172. Stein, G.H.W. Beziehungen zwischen Bestandsdichte und Wermerung bei der Waldspitzmaus, *Sorex araneus* und weiteren Rotzahnspeziesmäusen / G.H.W. Stein. – Z. Säugetierkunde. – 1961. – B. 26. – №1. – S. 13–28.
173. Stein, G.H.W. Biologische Studien und deutschen Kleinsäugetern / G.H.W. Stein // Arch. Naturgesch. – 1938. – B. 7. – H. 4. – S. 477–513.
174. Stugren, B. Grundlagen der allgemeinen Ökologie / B. Stugren // VEB Gustav Fischer Verlag. – Jena, 1972. – 223 p.

175. Taylor, J.R.E. Evolution of energetic strategies in shrews / J.R.E. Taylor // Evolution of shrews. – Białowieża: Mammal Res. Inst. PAS, 1998. – P. 309–346.
176. Thomas, O. Mammals from the Island of Sachalien and Hokkaido / O. Thomas // Proc. Zool. Soc. – 1907. – P. 404–408.
177. Vogel, P. Energy consumption of European and African shrews / P. Vogel // Acta Theriol. – 1976. – Vol. 21. – №13. – P. 195–206.
178. Whittaker, R.H. Communities and Ecosystems / R.H. Whittaker. – New York: MacMillan Publ. Co., 1975. – 162 p.
179. Zub, K. Cyclic voles and shrews and non-cyclic mice in a marginal grassland within European temperate forest / K. Zub, B. Jędrzejewska, W. Jędrzejewski, K.A. Bartoń // Acta Theriol. – 2012. – Vol. 57. – №3. – P. 205–216.
180. Zuluaga, G.J.C. How ecological communities are structured: a review on ecological assembly rules / G.J.C. Zuluaga // Revista EIA. – 2015. – Vol. 12. – №24. – P. 27–53.