

На правах рукописи



МАСЛОВСКАЯ
ЕКАТЕРИНА ЮРЬЕВНА

**ОРГАНИЗАЦИЯ И ФУНКЦИОНИРОВАНИЕ ТАКСОЦЕНОВ
ЗЕМЛЕРОЕК ОСТРОВА САХАЛИН**

1.5.15 – Экология (биологические науки)

АВТОРЕФЕРАТ

диссертации на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

Владивосток – 2022

Работа выполнена в лаборатории териологии Федерального государственного бюджетного учреждения науки «Федеральный научный центр биоразнообразия наземной биоты Восточной Азии» Дальневосточного отделения Российской академии наук

Научный руководитель: доктор биологических наук, профессор
Нестеренко Владимир Алексеевич

Официальные оппоненты: **Фадеева Наталия Петровна**
доктор биологических наук, доцент,
ФГАОУ ВО «Дальневосточный
федеральный университет», профессор
Международной кафедры ЮНЕСКО
«Морская экология» Института Мирового
океана

Киселев Сергей Викторович
кандидат биологических наук, ФГБУН
Институт биологических проблем Севера
ДВО РАН, старший научный сотрудник
лаборатории экологии млекопитающих

Ведущая организация: ФГБУН Институт систематики и
экологии животных СО РАН,
г. Новосибирск

Защита состоится «15» июня 2022 г. в «13» часов на заседании диссертационного совета 24.1.253.01 на базе ФГБУН «Федеральный научный центр биоразнообразия наземной биоты Восточной Азии» ДВО РАН по адресу: 690022, г. Владивосток, пр. 100-летия Владивостока, 159.

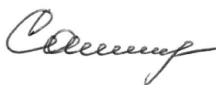
Факс: (423) 2310-193. E-mail: info@biosoil.ru

С диссертацией можно ознакомиться в Центральной научной библиотеке ДВО РАН и на сайте «Федерального научного центра биоразнообразия наземной биоты Восточной Азии» ДВО РАН: <http://www.biosoil.ru/>.

Отзывы на автореферат в двух экземплярах с заверенными подписями просим направлять по адресу: 690022 г. Владивосток, пр. 100-летия Владивостока, 159, ученому секретарю диссертационного совета.

Автореферат разослан « » марта 2022 г.

Ученый секретарь
диссертационного совета,
кандидат биологических наук



Елена Михайловна Саенко

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

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. 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 полагали, 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 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 недостатка долговременных исследований, до сих пор нет единого представления о принципах формирования и закономерностях организации таксоценов землероек, которые могут включать до 9 видов (Churchfield, 1990).

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

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

Научная новизна. Впервые для Сахалина рассмотрены динамика численности землероек и структура доминирования таксоценов по данным многолетнего мониторинга. Изучены особенности трансформации модельных таксоценов землероек острова и выявлены общие паттерны в структуре доминирования. Для фоновых видов землероек проведен анализ влияния внутривидовых и погодно-климатических показателей на динамику их численности. Выделены параметры, которые наиболее явно способствуют стабилизации численности землероек к концу периода размножения.

Теоретическая и практическая значимость работы. Полученные в результате исследования данные являются определенным вкладом в изучении островной териофауны и могут быть использованы в прогнозных оценках трансформации сообществ мелких млекопитающих. 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 методов 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. 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 индексируются WoS и Scopus.

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. Выражаю искреннюю признательность Б.К. Старостину за организацию полевых работ, к.б.н. О.А. Бурковскому за ценные советы, поддержку при выборе научного направления, 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.

Искреннюю благодарность автор выражает своему научному руководителю д.б.н., проф. В.А. Нестеренко.

ОСНОВНОЕ СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

ГЛАВА 1. МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Сбор материала осуществлялся в 2008–2014 гг. в трех районах о. Сахалин (Рисунок 1).

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. Южный мониторинговый участок был заложен восточнее г. Корсаков близ побережья зал. Анива. Здесь, как и на северном участке, было заложено 6 станций (S1–S6). Третий участок располагался в центральной части острова в окрестностях пос. Гастелло, расположенного к югу от г. Поранайск близ побережья зал. Терпения. Здесь были установлены 4 учетные станции (B1–B4), удаленных друг от друга на расстояние от 0,5 до 4 км.

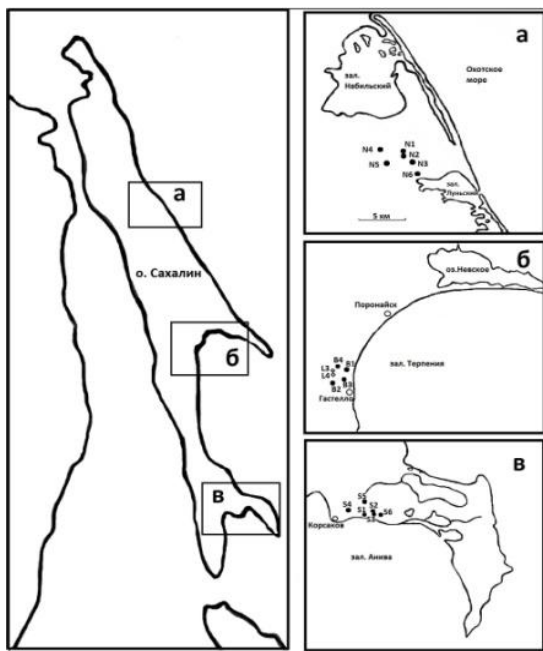


Рисунок 1 Размещение учетных станций на северном (а), центральном (б) и южном (в) мониторинговых участках о. Сахалин.

Ежегодно полевые работы проводились в один и тот же период, чтобы данные были корректно сравнимы. В среднем этот период приходился на август – начало сентября. На каждой станции устанавливали полиэтиленовые заборчики длиной до 75 м, вдоль которых на расстоянии 5 м друг от друга вкапывались ловчие конуса, в качестве которых использовали обрезанные пластиковые бутылки объемом 1,5 л. Данные отловов пересчитывались на 100 конусов, и относительная численность выражалась в особях на 100 конусо-суток (ос./100 к.-с.). Ежегодно на каждой станции обрабатывалось не менее 150 к.-с. 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. Одна особь бурозубки равнозубой *S. isodon* Turov, 1924 отловлена только в центральной части Сахалина в приречном ольховнике в 2002 г., когда применялись иные методы отлова (преимущественно канавки). Полученные за этот год данные не использовались для анализа динамики таксоценоза, 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).

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. У беременных самок считали количество эмбрионов с пометкой о наличии резорбции, у рожавших – количество плацентарных пятен. В большинстве случаев выявить плацентарные пятна не удается, 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 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.

Половозрелых особей данного года рождения 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. На поверхности матки появлялись 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. 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 и сеголеток, у которых структура матки была бугристой, неоднородной, с плацентарными пятнами.

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.

Рассмотрено влияние на численность и структуру таксоценов землероек погоднo-климатических факторов. Использoваны сведения о метеорологических характеристиках за период 2008–2016 гг. по данным наблюдений ГМС г. Корсаков и г. Ноглики. Материалы были предоставлены ФГБУ «Сахалинское управление по гидрометеорологии и мониторингу окружающей среды».

Анализ структурных изменений в таксоценох 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).

Для характеристики таксоценоа землероек и при сравнении его структурных вариантов были использованы индексы Шеннона (H) и Симпсона (I).

ГЛАВА 2. ЛАНДШАФТНО-БИОТОПИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАЙОНА ИССЛЕДОВАНИЙ

Сахалин – самый крупный остров Северной Пацифики, протяженность которого в меридианном направлении 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). Большая протяженность острова предопределяет разнообразие погоднo-климатических условий.

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. 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.

В данной главе приведено также краткое геоботаническое описание каждой станции отлова на трех мониторинговых участках о. Сахалин.

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

3.1. Понятие таксоцена

В подглаве показана история и становление понятия таксоцена. Дано определение термина и представлена актуальность изучения таксоценов землероек, а также их организации и функционирования на о. Сахалин.

3.2. Видовой состав

Представлена характеристика землероек о. Сахалин, видовой список которого включает *Neomys fodiens* и 6 представителей рода *Sorex*: *S. unguiculatus*, *S. caecutiens*, *S. gracillimus*, *S. minutissimus*, *S. daphaenodon* и *S. isodon*.

Рассмотрены принципы разделения сахалинской фауны бурозубок на 3 фауно-генетические группировки.

3.3. История формирования

Приведены история формирования сахалинской фауны землероек и возможные пути заселения землеройками острова (Рисунок 2).

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.

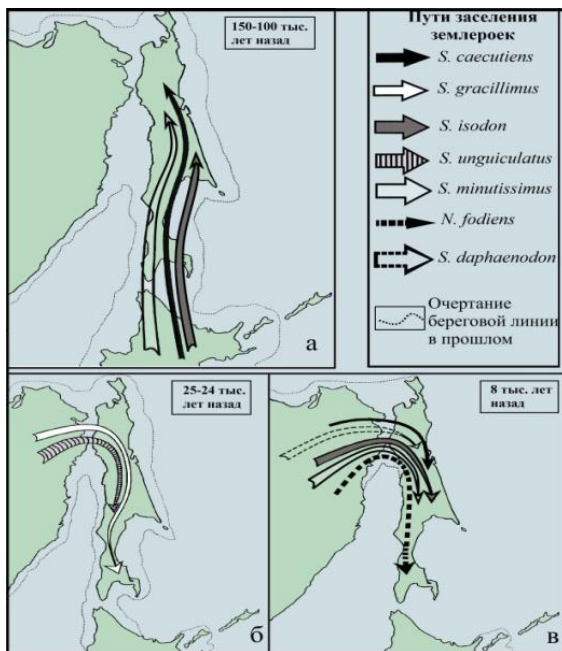


Рисунок 2 Предполагаемые пути заселения землеройками о. Сахалин в позднем плейстоцене и очертание береговой линии в различные периоды.

3.4. Видовая структура таксоценов

При изучении видовой структуры таксоценов учитывали две составляющие: видовое богатство (или насыщенность видами) и равномерность их распределения. Видовой состав трех модельных таксоценов землероек Сахалина идентичен и представлен 5 видами. Совпадает также состав группы фоновых (средняя, когтистая и тонконосная бурозубки) и второстепенных видов (крошечная и темнозубая бурозубки). Соотношение же видов внутри фоновой группы уже различается.

Анализ многолетней динамики каждого из трех таксоценов показал еще более наглядные различия (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). Несмотря на то, что формирование таксоценов землероек на Сахалине происходило из одного географически доступного набора видов, сложившаяся к настоящему времени их видовая структура различается.

ГЛАВА 4. ДИНАМИКА ТАКСОЦЕНОВ ЗЕМЛЕРОЕК

4.1. Динамика таксоценов землероек на севере Сахалина

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. Тонконосая 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 (Таблица 1).

Увеличение численности всего таксоценов землероек в основном происходит из-за роста численности популяции средней бурозубки. В динамике таксоценов 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 (Таблица 1). В годы высокой численности таксоценов 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 таксоценов 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).

Таким образом, для таксоценов 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 тонконосая бурозубки находятся в противофазе. Двухдоминантная структура с превалированием средней и когтистой бурозубками зарегистрирована только в период низкой численности средней и тонконосой бурозубок (2009 г.). Основным звеном в поддержании структурной симметрии северного таксоценов землероек, нормирующим взаимоотношения других видов, является средняя бурозубка. В динамике таксоценов землероек фазы его высокой численности совпадают с аналогичными фазами популяционного цикла

этого вида. Пониженная численность землероек всегда обусловлена депрессией популяции средней бурозубки.

Таблица 1. 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** – котгистая, **Sc** – средняя, **Sg** – тонконогая, **Sd** – темнозубая, **Sm** – крошечная бурозубки.

4.2. Динамика таксоцены землероек на юге Сахалина

Сравнение 42 выборок демонстрирует их относительную однородность в рамках каждого года. 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 $p<0,05$).

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 – тонконося. 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, тонконося бурозубка исполняла роль доминанта не при увеличении своей популяционной численности, а только в условиях снижения численности двух других фоновых видов.

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

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. Единственным доминантом в выборке когтистая бурозубка отмечалась 4 раза. Двухдоминантный тип структуры таксоцена с участием этого вида отмечен 7 раз, причем средняя и тонконося 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.

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

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.

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.

ГЛАВА 5. МЕХАНИЗМЫ РЕГУЛЯЦИИ ЧИСЛЕННОСТИ

5.1. Влияние погодно-климатических факторов

С целью проверки гипотезы о том, что погодные условия 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. с данными по численности популяции землероек в модельных таксоценах севера и юга Сахалина.

В ходе нашего исследования с помощью корреляционного анализа 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.

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. Во время депрессии и на фазе пика они 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.

5.2. Плодовитость

Проведен анализ данных по плодовитости землероек и численности в конце летнего периода за 2009–2014 гг.

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 которой 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.

Плодовитость землероек в южном таксоцене землероек отличалась от таковой в северном. Уровень плодовитости понижался на пике численности. В период депрессии и подъема численности показатели достигали высоких значений (Таблица 2). 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.

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

В центральной части Сахалина самки с эмбрионами у трех фоновых видов отмечались на фазах подъема и пика численности таксоцена в 2010 г. и 2012 г.

Таким образом, зависимости уровня плодовитости в последнем цикле репродукции от показателей численности не выявлено. 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

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 (Таблица 2) 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. 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 ($r_s=0,1$, при $p<0,05$). 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. 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. 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 южном таксоценозе для средней бурозубки высокая доля холостых самок отмечена на фазе пика численности. Три года холостые самки отсутствовали в отловах, когда численность вида не превышала 1 ос./100 к.-с. (Таблица 2). 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. 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 (Таблица 2). Связь доли холостых самок с динамикой численности таксоценоза статистически не значима, но коэффициент корреляции Спирмена был высоким ($r_s=0,79$, при $p<0,05$).

В центральной части острова для когтистой бурозубки отмечено увеличение доли холостых самок с повышением популяционной численности. Корреляционный анализ подтверждает наличие связи между долей холостых самок и динамикой численности землероек ($r_s=0,89$, при $p<0,05$). Зависимость изменения доли холостых самок от динамики популяционной численности и численности таксоценоза 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 таксоценозов 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 таксоценоза 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 таксоценоза в целом, а также от положения вида в структуре доминирования.

5.4. Половое созревание сеголеток

Репродукция сеголеток происходит не одновременно у всех видов, а в период их доминирования в сообществе. Отметим, что состав группы доминантов 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 таксоценоза землероек.

Таблица 3. Коэффициенты корреляции Спирмена при сравнении размножающихся сеголеток (в скобках – вступивших из них в репродукцию) фоновых видов северного (N) и южного (S) таксоценов землероек о. Сахалин с показателями численности землероек.

Вид	Популяционная численность	Численность таксоцена 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 $p < 0,05$.

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 (Таблица 3), 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).

5.5. Доля самцов среди перезимовавших особей

Нами рассмотрен показатель доли самцов среди перезимовавших особей в северном и южном таксоценах землероек (Рисунок 3) и его связь с показателями численности в позднелетний период.

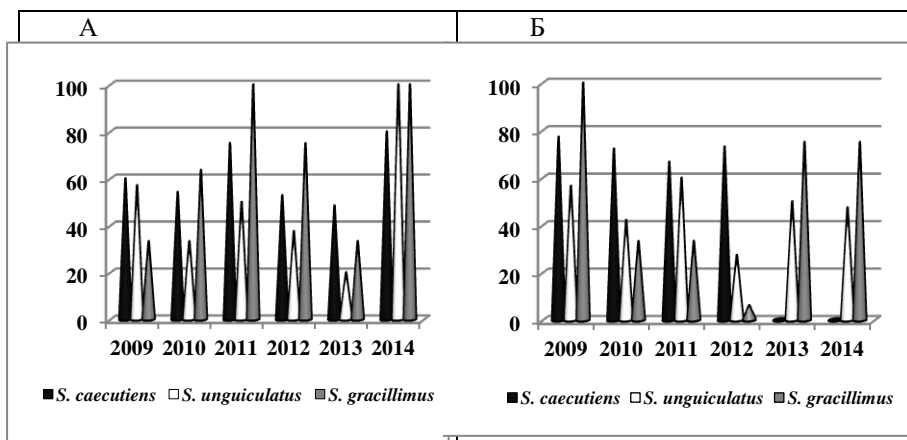


Рисунок 3 Доля самцов среди перезимовавших особей для фоновых видов северного (А) и южного (Б) таксоценов землероек о. Сахалин в 2009–2014 гг.

Для двух модельных таксоценов землероек отмечено увеличение доли перезимовавших самцов при росте численности популяции только для отдельных видов, каким в северном таксоцене была тонконосная 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 $p < 0,05$).

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

В северном и южном таксоценах 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. 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 – тонконося бурозубка ($r_s = -0,89$, при $p < 0,05$).

По нашим данным связь доли самцов среди сеголеток с динамикой численности не выявлена ни для северного, ни для южного таксоценов землероек. 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%.

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 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 таксоценах, 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 тонконося, 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.

По теме диссертации опубликованы следующие работы:

Статьи, опубликованные в изданиях, рекомендованных ВАК:

1. Нестеренко, В.А. Динамика структуры таксоцена землероек на юге о-ва Сахалин / В.А. Нестеренко, **Е.Ю. Локтионова (Е.Ю. Масловская)**, О.А. Бурковский // Сибирский эколог. журнал. – 2016. – Вып. 3. – С. 333–342.
2. Нестеренко, В.А. Закономерности структурной динамики таксоценов землероек Сахалина / В.А. Нестеренко, **Е.Ю. Локтионова (Е.Ю. Масловская)** // Известия РАН. Серия биологическая. – 2017. – №4. – С. 465–475.
3. **Локтионова, Е.Ю. (Масловская, Е.Ю.)** Структура доминирования в таксоценах землероек Северного Сахалина / Е.Ю. Локтионова, В.А. Нестеренко, О.А. Бурковский // Вестник СВНЦ ДВО РАН. – 2016. – №2. – С. 93–100.

Статьи, опубликованные в других изданиях:

4. Нестеренко, В.А. Структура изменения таксоценов землероек Центрального Сахалина / В.А. Нестеренко, **Е.Ю. Локтионова (Е.Ю. Масловская)**, О.А. Бурковский // Амурский зоол. журн. – 2015. – Т. 7. – №2. – С. 175–182.
5. **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.

Работы, опубликованные в материалах международных и всероссийских конференций:

6. **Локтионова, Е.Ю. (Масловская, 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.
7. **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. – С. 20.