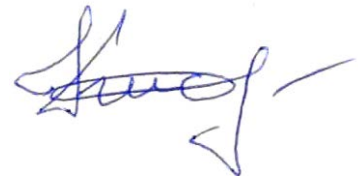


На правах рукописи



Киселев Сергей Викторович

**ДИНАМИКА ЧИСЛЕННОСТИ И ИЗМЕНЧИВОСТЬ ЭКОЛОГО-
ФИЗИОЛОГИЧЕСКИХ ПОКАЗАТЕЛЕЙ У БУРОЗУБОК (род *SOREX*)
ВЕРХНЕЙ КОЛЫМЫ**

03.02.08 – экология

Автореферат
диссертации на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

Владивосток – 2015

Работа выполнена в лаборатории экологии млекопитающих Федерального государственного бюджетного учреждения науки Института биологических проблем Севера Дальневосточного отделения Российской академии наук

Научный руководитель: доктор биологических наук
Докучаев Николай Евгеньевич

Официальные оппоненты: **Виноградов Владислав Владиславович**
доктор биологических наук, доцент, ГБОУ ВПО
«Красноярский государственный медицинский
университет им. профессора В.Ф. Войно-
Ясенецкого» Минздрава России, заведующий
кафедрой биологии с экологией и курсом
фармакогнозии
Шереметьев Илья Сергеевич
кандидат биологических наук, ФГБУН Биолого-
почвенный институт ДВО РАН, старший
научный сотрудник лаборатории териологии

Ведущая организация: ФГБУН Институт проблем экологии и эволюции
им. А.Н. Северцова РАН, г. Москва

Защита состоится «25» февраля 2016 года в 13 часов на заседании
диссертационного совета Д 005.003.03 на базе Федерального государственного
бюджетного учреждения науки Биолого-почвенный институт ДВО РАН по
адресу: 690022, г. Владивосток, пр-т 100-летия Владивостока, 159.

Факс: 8 (423) 231-01-93, e-mail: info@biosoil.ru

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

С диссертацией можно ознакомиться в Центральной научной библиотеке
ДВО РАН и на сайте института <http://www.biosoil.ru>

Автореферат разослан «___» _____ 2015 г.

Ученый секретарь
диссертационного совета,
кандидат биологических наук

Е.М. Саенко

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Актуальность исследования. Динамика численности животных является одной из центральных проблем экологии. Несмотря на огромное количество работ, посвященных данному вопросу, закономерности изменений численности у млекопитающих до сих пор остаются недостаточно изученными. В настоящее время можно считать общепризнанным, что динамика численности животных формируется под совокупным воздействием как эндогенных, так и экзогенных факторов. Однако набор и сила влияния различных факторов могут существенно отличаться в зависимости от географического положения. Для решения этих вопросов необходимы долгосрочные исследования.

Бурозубки представляют большой интерес для популяционно-экологических исследований в связи с их широким распространением и многочисленностью. Многолетние исследования динамики численности этих насекомоядных на Крайнем Северо-Востоке Азии (СВА) проводились лишь в Северном Приохотье в бассейне р. Челомджа (Докучаев, 1990). Длительные работы по изучению популяционной динамики бурозубок в континентальной части данного региона не выполнялись, что определяет актуальность нашего исследования. Выбор местом работ Сеймчано-Буюндинской впадины (бассейн Верхней Колымы) обусловлен своеобразием и уникальностью территории - особенностями климатических условий, наличием обширных таликовых зон и связанных с ними растительных сообществ. Эта местность в пределах СВА характеризуется наиболее теплым летом и при этом очень морозной, многоснежной зимой (Справочник..., 1966, 1968; Ключкин, 1970), чем контрастно отличается от Северного Приохотья. Данные по бурозубкам, населяющим Сеймчано-Буюндинскую впадину, в литературе практически отсутствуют.

В ряде работ было показано, что в регуляции численности бурозубок важную роль играют плотностно-зависимые механизмы (Henttonen et al., 1989; Sheftel, 1989; Калинин и др., 2008), одним из проявлений которых может быть ухудшение физиологического состояния зверьков (в результате стресса и голодания) при повышенной плотности. Это, в свою очередь, может приводить к снижению их выживаемости. Однако данные о физиологическом состоянии бурозубок при разных уровнях численности отсутствуют. В связи с этим представляется актуальным использование в работе комплекса физиолого-биохимических показателей, который был разработан и успешно применен для оценки физиологического состояния особей

в природных популяциях различных видов грызунов (Мосин и др., 1985; Лазуткин, 1997; Чернявский, Лазуткин, 1999, 2004; Чернявский и др., 2003).

Цель исследования: 1. Изучение биологических особенностей и популяционной динамики землероек-бурозубок в Сеймчано-Буондинской впадине (бассейн Верхней Колымы). 2. Использование комплекса физиолого-биохимических показателей для оценки физиологического состояния бурозубок при разных уровнях численности.

Задачи работы:

1. Выявить видовой состав бурозубок в Сеймчано-Буондинской впадине.
2. Изучить особенности размножения и половозрастной структуры их популяций.
3. Проследить многолетний ход динамики численности разных видов бурозубок.
4. Оценить влияние различных факторов на популяционную динамику.
5. Установить значения ряда физиолого-биохимических показателей при разных уровнях численности бурозубок.
6. На основании полученных показателей определить роль в популяционной динамике бурозубок таких факторов, как стресс и голодание.

Научная новизна. Впервые на основе многолетних наблюдений исследована популяционная динамика землероек-бурозубок в континентальной части Крайнего Северо-Востока Азии. Показано, что изменения численности бурозубок в Сеймчано-Буондинской впадине носят циклический характер с трехлетней периодичностью и характеризуются межвидовой синхронностью. Впервые изучен комплекс физиолого-биохимических показателей (содержание гликогена и липидов в печени, относительная масса селезенки, бурой жировой ткани, клеточность костного мозга) у обитающих в районе исследований видов бурозубок, охарактеризованы половозрастные и видовые особенности данных показателей и их изменчивость в зависимости от численности зверьков. В частности, установлено, что с увеличением численности происходят физиологические перестройки, свидетельствующие об ухудшении питания животных.

Теоретическая и практическая значимость работы. Исследования экологии бурозубок на территории Крайнего Северо-Востока Азии важны для понимания механизмов, обеспечивающих существование столь мелких млекопитающих в суровых климатических условиях. Полученные результаты вносят существенный

вклад в изучение механизмов регуляции численности землероек-бурозубок, являющихся важным компонентом лесных экосистем.

Установлено, что некоторые физиолого-биохимические и демографические показатели бурозубок находятся в зависимости от фазы динамики численности. Выявленные закономерности могут использоваться для разработки методов прогнозирования численности природных популяций. Полученные значения физиолого-биохимических показателей могут служить основой для сравнения с таковыми у бурозубок из других территорий, с целью выявления механизмов адаптации животных к разным условиям, оценки силы и масштабов антропогенного воздействия на зверьков и т. д. Результаты исследования могут быть включены в курс лекций по экологии животных.

Положения, выносимые на защиту.

1. Динамика численности бурозубок в Сеймчано-Буюндинской впадине носит циклический характер с трехлетней периодичностью.
2. Численность бурозубок в конце репродуктивного сезона в значительной степени определяется количеством перезимовавших животных, т. е. выживаемостью зверьков в предшествующий осенне-зимне-весенний период.
3. Физиолого-биохимические показатели сеголеток бурозубок закономерно изменяются в зависимости от уровня численности. Наибольшая связь с численностью установлена для содержания резервных энергетических веществ (бурого жира и гликогена печени).

Апробация работы. Материалы диссертации были представлены на II, III, IV и V Межрегиональных конференциях молодых ученых «Научная молодежь – Северо-Востоку России» (Магадан, 2008, 2010, 2012, 2014), на XVI, XVII, XVIII и XX Региональных научных конференциях аспирантов, соискателей и молодых исследователей «Идеи, гипотезы, поиск...» (Магадан, 2009, 2010, 2011, 2013), на Дальневосточной региональной конференции, посвященной памяти А.П. Васьяковского и в честь его 100-летия «Геология, география, биологическое разнообразие и ресурсы Северо-Востока России» (Магадан, 2011), на Всероссийской научной конференции «Чтения памяти академика К.В. Симакова» (Магадан, 2013).

Личный вклад автора. Сбор материала в полевых условиях и его камеральная обработка проводились при непосредственном участии автора. Анализ полученных результатов проводился автором самостоятельно.

Публикации. По теме диссертации опубликовано 20 научных работ, в том числе 3 в журналах из списка ВАК.

Структура и объем диссертации. Диссертация состоит из введения, 4 глав, заключения, выводов и списка литературы, включающего 316 источников (из них 105 на иностранных языках). Работа изложена на 167 страницах машинописного текста и включает 32 рисунка и 19 таблиц.

Благодарности. В сборе материала в отдельные годы также принимали участие сотрудники лаборатории экологии млекопитающих ИБПС ДВО РАН - А.В. Ямборко, А.Ф. Чернявский, А.Н. Лазуткин. Определение видовой и половозрастной принадлежности зверьков за ряд лет, а также подсчет послеплодных пятен у рожавших самок были выполнены Н.Е. Докучаевым. Автор выражает искреннюю благодарность всем вышеперечисленным коллегам. Особую благодарность автор выражает д.б.н. Н.Е. Докучаеву за научное руководство и неоценимую поддержку при выполнении работы и к.б.н. А.Н. Лазуткину за помощь в освоении методик определения физиолого-биохимических показателей и ценные советы.

ОСНОВНОЕ СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

1. МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

В работе использован материал, собранный в период с 2002 по 2010 гг. на базе стационара ИБПС ДВО РАН, расположенного на месте заброшенного пос. Верхняя Буюнда. Эта территория является частью Сеймчано-Буюндинской впадины. Отлов зверьков проводили с конца июня по начало сентября при помощи конусов в двух основных биотопах: лиственничном и тополево-чозениевом лесах. Конуса располагались в линию на расстоянии 10 м друг от друга и наполовину заполнялись водой, что ускоряло гибель зверьков и препятствовало израсходованию резервных энергетических веществ. Проверяли конуса каждое утро. У всех животных определяли пол, возраст (перезимовавшие и сеголетки) и репродуктивное состояние. В случае беременности подсчитывалось количество эмбрионов. У рожавших самок методом, разработанным Н.Е. Докучаевым (1992), определялось количество послеплодных пятен. В 2006-2010 гг. у зверьков оценивались следующие физиолого-биохимические показатели: относительная масса паховой и межлопаточной бурой жировой ткани (БЖТ), селезенки, клеточность костного мозга, содержание гликогена и липидов в печени. Методика определения комплекса вышеуказанных показателей была подробно описана сотрудниками лаборатории экологии млекопитающих ИБПС ДВО РАН (Mosin, 1982; Мосин и др., 1985; Чернявский, Лазуткин, 2004).

Эксперименты по влиянию голодания и возобновления питания на исследуемые физиолого-биохимические показатели были выполнены в сентябре 2014 г. в окрестностях г. Магадан на сеголетках равнозубой бурозубки. Зверьки отлавливались при помощи цилиндров, доставлялись в лабораторию и содержались поодиночке в пластиковых контейнерах с подстилкой из сфагновых мхов. Бурозубки обеспечивались водой (поилками) и кормом (фаршем из куриной грудки, минтая, говяжьего сердца) в свободном доступе. Всем животным дополнительно в небольших количествах предоставлялись беспозвоночные. При планировании экспериментов руководствовались данными, что время жизни *S. isodon* в неволе без доступа пищи составляет около 10 ч (Hanski, 1994). После двух суток передержки, зверьков пересаживали в другой контейнер и обеспечивали водой и подстилкой как описано выше. Контрольная группа снабжалась кормом в свободном доступе, тогда как остальным животным корм не предоставляли. Спустя 8 ч контрольных и часть голодающих животных декапитировали под эфирным наркозом и анализировали на физиолого-биохимические показатели. Другим зверькам после восьмичасового периода голодания предоставляли корм. В этом случае животных декапитировали через 13 ч после возобновления питания. Каждая группа животных (контроль, голодание и возобновление питания) состояла из семи особей.

Статистическую обработку данных проводили с использованием пакета программ STATISTICA 6.0. Анализ корреляционной связи показателей осуществляли при помощи рангового коэффициента корреляции Спирмена. Сравнение долей производили при помощи критерия Фишера с φ -преобразованием. Для оценки различий в соотношении полов использовался критерий согласия Пирсона (χ^2). Для проведения спектрального анализа ежегодный период отлова разбивался на три отрезка, равных 20 дням, для каждого из которых определялся показатель относительной численности. Для выявления половозрастных, межвидовых и межгодовых различий по физиолого-биохимическим показателям использовали свободные от типа распределения непараметрические методы (тест Краскелла-Уоллиса, критерий Манна-Уитни).

Температура воздуха, даты формирования, разрушения устойчивого снежного покрова и его полного схода, а также высота снежного покрова приведены по данным ближайшей метеостанции (п. Сеймчан). Выживаемость бурозубок оценивалась косвенным путем, как отношение численности перезимовавших особей в июле к численности сеголеток в августе предшествующего года, и выражалась в процентах.

За весь период отработано 12555 конусо-суток. Всего поймано и обследовано 1821 экз. *S. caecutiens*, 396 экз. *S. isodon*, 178 экз. *S. daphaenodon*, 35 экз. *S. roboratus* и 20 экз. *S. minutissimus*.

2. ФИЗИКО-ГЕОГРАФИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАЙОНА ИССЛЕДОВАНИЙ

Сеймчано-Буюндинская впадина расположена в бассейне Верхней Колымы и занимает нижнее течение р. Буюнда (правого притока Колымы), а также сопредельные низменные территории колымского левобережья. Эта межгорная депрессия распространяется на 100 км в северо-западном направлении перпендикулярно течению р. Колыма, которая разделяет ее на две примерно равные части (Михайлов, Банцекина, 2001). Ширина впадины равна приблизительно 30 км. Эта впадина относится к зоне хвойных лесов с резко континентальным климатом (Клюкин, 1970). Для него характерны достаточное увлажнение, теплое лето, снежная очень морозная зима. В работе приводится более подробное описание климата, дается характеристика рельефа, растительности и териофауны.

Сообщество землероек-бурозубок в Сеймчано-Буюндинской впадине представлено шестью видами: средней, равнозубой, крупнозубой, бурой, крошечной и тундровой бурозубками. Последний вид в районе п. Верхняя Буюнда, несмотря на длительный период исследований, нами отловлен не был, хотя отмечался на границах Сеймчано-Буюндинской впадины (Охотина, 1973; Юдин и др., 1976). Средняя бурозубка доминировала в сообществе (74,3% от всех отловленных бурозубок). Равнозубая занимала положение субдоминанта (16,2%), что отличает Сеймчано-Буюндинскую впадину от других районов Верхней Колымы и континентальной части Северо-Восточной Азии в целом, где данный вид редок или отсутствует. Крупнозубая бурозубка оказалась малочисленным видом (7,3%), а бурая и крошечная – редкими (1,4% и 0,8% соответственно).

3. ЭКОЛОГО-БИОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ БУРОЗУБОК СЕЙМЧАНО-БУЮНДИНСКОЙ ВПАДИНЫ

3.1. Размножение

Все взрослые самки бурозубок в конце июня - июле были рожавшими (имели обсосанные соски), некоторые уже были беременные во второй раз. В августе часть перезимовавших самок заканчивала кормление выводков (имела спавшиеся молочные железы) и не имела эмбрионов. На примере наиболее многочисленного вида – средней бурозубки было выявлено, что доля беременных и кормящих среди

перезимовавших самок в августе пиковых по численности лет (2004, 2007, 2009 гг.) была достоверно меньшей в сравнении с годами со средней численностью (2003, 2006, 2010 гг.). В годы средней численности этот показатель составил 81,8%, в годы пика – 53,6%. В годы низкой численности материала оказалось недостаточно для сравнений по данному показателю. Выявленная особенность, по всей видимости, свидетельствует о более ранних сроках окончания размножения перезимовавшими самками в годы высокой численности. Связи величины выводка перезимовавших самок с плотностью популяции выявлено не было. Плодовитость самок уменьшалась с конца июня к сентябрю. В среднем за все годы данный показатель составил для *S. caecutiens* – $7,1 \pm 0,21$ ($n = 43$), для *S. isodon* – $8,3 \pm 0,89$ ($n = 7$), для *S. daphaenodon* – $5,8 \pm 0,43$ ($n = 21$) эмбрионов на самку. За весь период исследований были пойманы только две беременные самки *S. minutissimus* (с 8 и 9 эмбрионами), среди *S. roboratus* таковые отсутствуют.

Самцы-сеголетки в размножение практически не вступали. Самки-сеголетки средней бурозубки принимали участие в размножении во все годы (от 0,8 до 20,9%). Большинство авторов отмечалось, что процент участвующих в размножении самок-сеголеток находится в обратной зависимости от численности зверьков. В месте наших исследований динамика численности землероек-бурозубок носила циклический характер. В пределах каждого цикла (2002-2004, 2005-2007, 2008-2010 гг.) в годы пика численности (2004, 2007, 2009 гг.) доля участвующих в размножении молодых самок была минимальной (3,1, 0,8 и 5,0% соответственно). Однако максимальный процент размножающихся самок-сеголеток наблюдался в годы средней численности (2003 г. – 20,9%, 2006 г. – 14,3%, 2010 г. – 8,3%). Нелинейная зависимость степени участия в размножении молодых самок *S. caecutiens* от численности ранее отмечалась в Северо-Восточной Якутии (Вольперт, 1986). По мнению автора этого исследования, доля участвующих в размножении молодых зверьков может зависеть не только от непосредственной плотности популяции, но и фазы популяционного цикла. Помимо средней бурозубки участие в размножении самок-сеголеток было зафиксировано также у равнозубой и крошечной, хотя у них такие события были относительно редки.

3.2. Половозрастная структура

У средней, равнозубой и бурой бурозубок возрастной состав как в июле, так и в августе характеризовался преобладанием сеголеток над перезимовавшими особями (соответственно: июль – 74,4, 80,9 и 70,6%; август – 88,8, 90,4 и 83,3%). Доля сеголеток у крупнозубой бурозубки в летний период была ниже, чем у других видов

(июль – 27,5%, август – 59,2%), что может быть связано с низкой интенсивностью размножения в популяции (Ивантер, 1975) и/или повышенной смертностью молодняка вследствие конкурентных отношений с доминирующими видами (Докучаев, 1990). У крошечной бурозубки в июле также преобладали перезимовавшие особи (69,2%), в августе – сеголетки (85,7%), однако различия были недостоверны.

У средней бурозубки в межгодовом отношении доля сеголеток в августе находилась в обратной зависимости от июльской численности взрослых зверьков ($r = -0,8$; $p = 0,01$). Данная особенность, по-видимому, связана с относительно ранними сроками окончания репродуктивного периода в годы высокой численности. В эти годы к тому же значительно сокращается доля участвующих в размножении сеголеток. В годы же невысокой плотности популяции период репродукции длится дольше, в размножение вступают самки-сеголетки. В результате в конце лета популяция оказывается более молодой по составу.

В июльских уловах среди перезимовавших особей в популяциях бурозубок преобладали самцы, что связано с их повышенной активностью в репродуктивный период, в то время как самки во время беременности и вскармливания потомства придерживаются определенной территории и реже попадают в ловушки (Юдин, 1962; Ивантер, Макаров, 2001; Щипанов и др., 2001; Олейниченко и др., 2007). В августе соотношение полов более-менее выравнивалось. Связи половой структуры с численностью выявлено не было. Среди сеголеток всех видов бурозубок соотношение полов во все годы было примерно равное, достоверных отличий от пропорции 1:1 не наблюдалось.

3.3. Динамика численности

Среди обследованных биотопов средняя бурозубка достигала наибольшей численности в лиственничнике, тогда как равнозубая бурозубка была наиболее обильна в тополево-чозениевом лесу (Киселев, Ямборко, 2014). Несмотря на отличия в биотопическом предпочтении доминирующих в районе исследований видов, *S. caecutiens* численно преобладала среди бурозубок во всех биотопах. Встречаемость второстепенных по численности видов в двух биотопах была примерно одинакова.

Изменения численности доминирующих в районе исследования видов бурозубок (*S. caecutiens*, *S. isodon*) по годам происходили синхронно ($r = 0,8$; $p < 0,01$) (Рис. 1). Амплитуда колебаний, рассчитанная как отношение максимальной среднегодовой численности к минимальной, составила 6 и 13 крат для средней и равнозубой бурозубок соответственно. Согласно результатам спектрального анализа

динамика численности обоих видов бурозубок характеризовалась трехлетней цикличностью, о чем свидетельствуют пики спектральной плотности в области частот, равной трем годам (Рис. 2). Циклический характер динамики численности бурозубок в Сеймчано-Буондинской впадине отличает ее от другой обследованной части Крайнего Северо-Востока Азии – Северного Приохотья, где изменения численности бурозубок были нециклическими (флуктуирующими) (Докучаев, 1990).

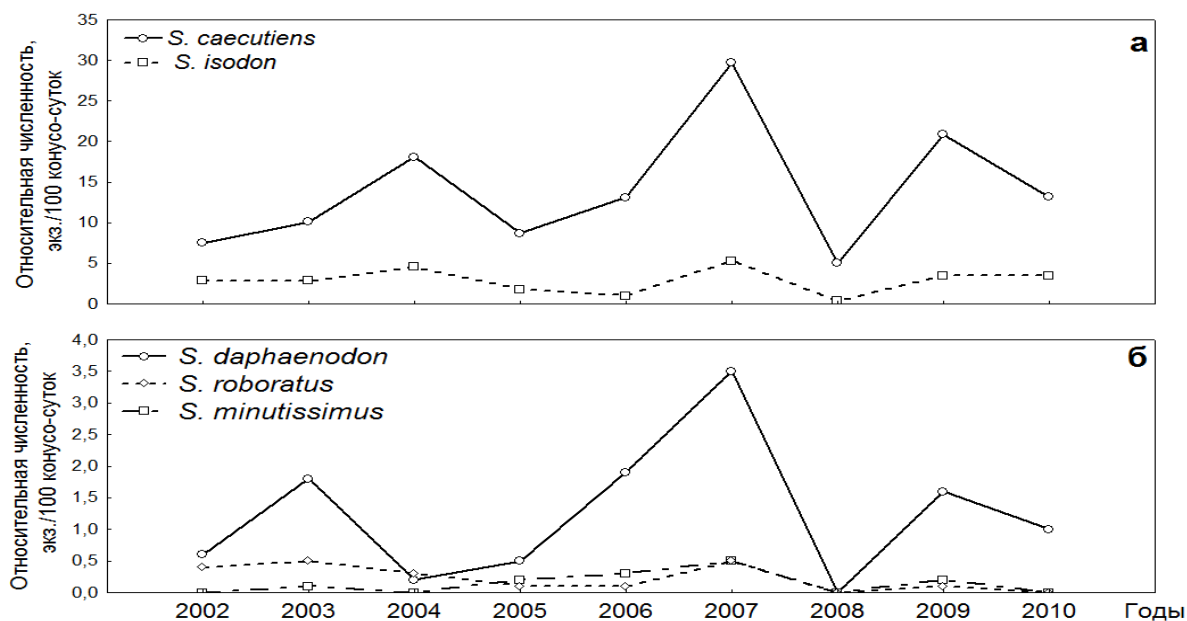


Рисунок 1. Динамика численности бурозубок в 2002-2010 гг. в бассейне Верхней Колымы: а – доминирующие виды, б – второстепенные по численности виды.

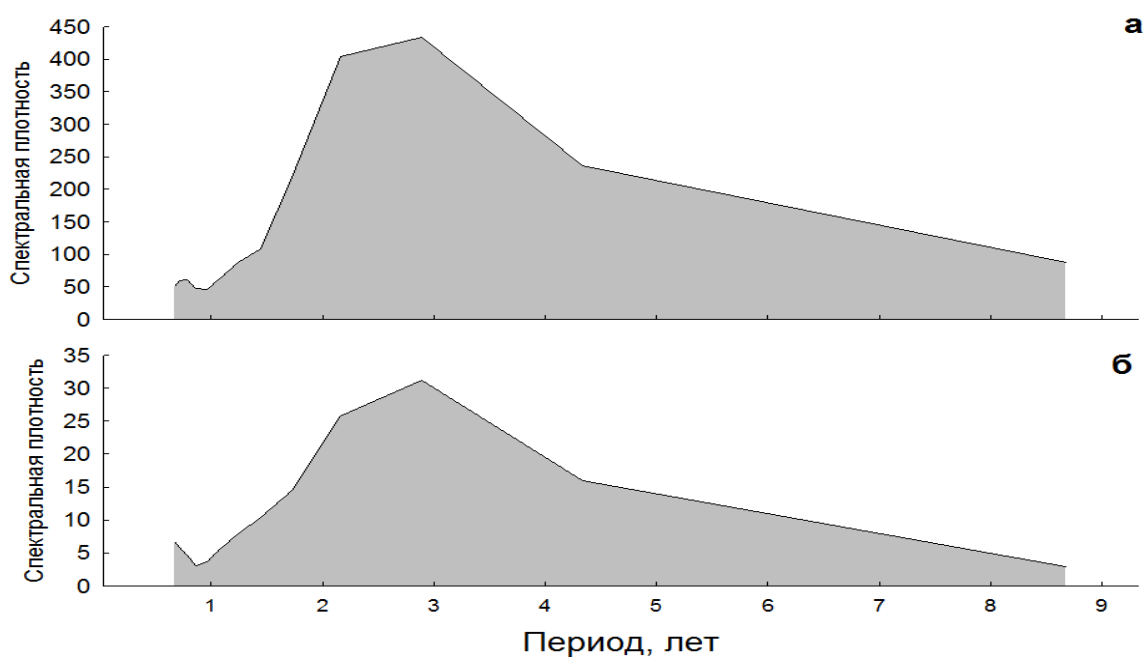


Рисунок 2. Спектры мощности рядов относительной численности у средней (а) и равнозубой (б) бурозубок в бассейне Верхней Колымы.

Изменения второстепенных по численности видов (крупнозубой, бурой и крошечной бурозубок) также в целом были синхронны как между собой, так и с доминирующими видами (Рис. 1). Однако в период с 2002 по 2004 гг. (первый цикл доминирующих видов) наибольшей численностью для этих трех видов выделялся 2003 г. (год средней численности для доминирующих видов). В 2004 г. (год пика доминирующих видов) численность второстепенных видов сократилась.

Выявление факторов регуляции численности землероек-бурозубок проводилось нами на примере средней бурозубки, по которой имелось наибольшее количество материала. Однако синхронность изменений численности разных видов бурозубок предполагает наличие сходных механизмов ее регуляции.

Была установлена прямая зависимость численности *S. caecutiens* в августе от численности перезимовавших зверьков в июле ($r = 0,8$; $p < 0,05$). Из этого следует, что плотность популяции бурозубок в конце периода размножения во многом определяется численностью перезимовавших особей, т. е. выживаемостью зверьков в осенне-зимне-весенний период. Наименьшей выживаемостью средней бурозубки отличались периоды с осени по весну, следующие за летом с высокой плотностью популяции (2004, 2007, 2009 гг.). Высокая смертность животных в эти годы не была связана с какими-либо погодно-климатическими условиями. В другие годы прослеживалась положительная связь выживаемости зверьков с высотой снежного покрова в зимний период (Киселев, 2009; Киселев, Ямборко, 2014).

Падение численности после ее пика в циклических популяциях бурозубок, вероятно, происходит в результате конкуренции и повышенной стрессированности особей (Моралева, 1987; Sheftel, 1989; Zakharov et al., 1991, 1997). Подтверждением тому может служить ухудшение физиологического состояния зверьков в районе наших исследований с увеличением их численности (см. ниже). Негативное влияние высокой численности на животных также подтверждается снижением интенсивности репродукции в их популяциях при пиковой плотности. При этом синхронные фазы депрессии численности у различных видов землероек-бурозубок, а также полевок рода *Myodes* (Лазуткин и др., 2007; Ямборко, Киселев, 2009) позволяют предполагать наличие не только внутри-, но и межвидовых взаимодействий в годы высокой численности зверьков. Негативное воздействие высокой численности животных как на особей своего, так и других видов, а также роль этого фактора в синхронизации популяционных циклов мелких млекопитающих ранее обсуждалось многими исследователями (Кошкина, 1965; Моралева 1987; Sheftel., 1989; Zakharov et al., 1991,

1997; Dmitriev et al., 1997; Huitu et al., 2004; Tast et al., 2005). Межвидовые отношения у бурозубок могут возникать на основе конкуренции за пространство и кормовые ресурсы. Несмотря на частичное разделение, экологические ниши разных видов землероек перекрываются в довольно значительной степени (Докучаев, 1981, 1990; Вольперт, 1984; Шефтель, 1985; Dickman, 1991; Churchfield et al., 1997, 1999; Ивантер, Макаров, 2001; Rychlik, 2005). Взаимодействия между бурозубками и растительноядными полевыми возможны только на основе пространственных отношений (Henttonen et al., 1989; Sheftel., 1989; Докучаев, 1990; Zakharov et al., 1991, 1997; Huitu et al., 2004; Tast et al., 2005).

Влияние других возможных плотностно-зависимых факторов, таких как пресс хищников, болезни и паразиты, на формирование и синхронизацию популяционных циклов мелких млекопитающих в районе наших исследований представляется малозначительным. В результате многолетних исследований на Крайнем Северо-Востоке Азии был сделан вывод, что хищники, ввиду относительной немногочисленности, не вносят значительных изменений в формирование циклов даже мелких грызунов, в то время как было представлено много фактов, подтверждающих наличие авторегуляторных механизмов (Чернявский, Лазуткин, 2004). Доля бурозубок в питании хищных млекопитающих в данном регионе (лисица, соболь, горноста́й) незначительна и лишь немного увеличивается в годы низкой численности основного корма – мышевидных грызунов (Кривошеев, 1981; Девяткин, Иванов, 1995; Дубинин, 2012). Пернатые хищники в районе исследований малочисленны (Кищинский, 1968; Кречмар и др., 1978).

Несмотря на малое количество данных по влиянию на численность землероек болезней и паразитов, большинство исследователей считают, что данный фактор не является определяющим в формировании их популяционной динамики (Юдин, 1962; Ивантер, 1978; Докучаев, 1990; Sheftel, 2010). Паразиты, также как и болезни, могут лишь ускорить сокращение популяции, когда животных уже ослабили другие факторы, такие как стресс и голодание (Sheftel, 2010).

Имеются сведения, что на выживаемость землероек-бурозубок также заметное влияние способно оказывать обилие кормовой базы, особенно благоприятными оказываются годы с высоким урожаем хвойных пород (Докучаев, 1990; Виноградов, 2012). Биомасса беспозвоночных – основного корма землероек-бурозубок – нами не учитывалась, однако синхронные изменения численности насекомоядных землероек и растительноядных полевок позволяют полагать, что продуктивность данного

кормового ресурса не оказывала значительного влияния на формирование популяционной динамики. Связи выживаемости с урожаем семян лиственницы выявлено не было.

4. ИЗМЕНЧИВОСТЬ ФИЗИОЛОГИЧЕСКИХ И БИОХИМИЧЕСКИХ ПОКАЗАТЕЛЕЙ У БУРОЗУБОК

4.1. Половозрастные различия

Среди сеголеток половых различий по исследуемым физиолого-биохимическим показателям выявлено не было. Среди перезимовавших особей самцы средней бурозубки имели достоверно большее содержание гликогена в печени по сравнению с самками. Остальные половые различия были недостоверны, что может быть связано с относительно небольшим количеством обследованных перезимовавших особей. Многие из возрастных различий у бурозубок оказались достоверными.

В связи с выявленными особенностями, данные по самкам и самцам у сеголеток объединялись для анализа. Исследуемые показатели перезимовавших особей разного пола рассматривались по отдельности.

4.2. Межвидовые различия

Многие физиолого-биохимические показатели бурозубок проявили достоверные межвидовые отличия. Наблюдалась тенденция к увеличению относительной массы БЖТ с уменьшением размеров тела. Такая особенность отмечалась и ранее и, по-видимому, связана с большей интенсивностью недрожательного термогенеза у мелких видов (Huvärginen, 1994). Относительная масса селезенки, напротив, повышалась по мере увеличения массы тела. Причины данного явления пока не ясны.

4.3. Зависимость физиолого-биохимических показателей от температуры, голодания, стресса

В связи с тем, что сбор материала проводился нами в теплое время года (июль, август), роль температурного фактора в межгодовой динамике исследуемых показателей представляется не столь существенной. Лишь в отдельные периоды погодно-климатические условия (такие как затяжные дожди, ночные заморозки) могли оказывать воздействие на землероек. При сопоставлении усредненных за пятидневный период значений физиолого-биохимических показателей средней бурозубки и температуры окружающего воздуха, достоверная связь ($r = 0,4$; $p < 0,05$) была выявлена лишь для непосредственно выполняющей термогенную роль межлопаточной БЖТ. По другим показателям достоверной связи с температурой выявлено не было. В межгодовом отношении связь относительной массы

межлопаточного бурого жира с температурой также не наблюдалась, тогда как часть из физиолого-биохимических показателей, в том числе и масса БЖТ, находились в значительной зависимости от численности животных.

Из возможных зависящих от численности условий, приводящих к ухудшению физиологического состояния мелких млекопитающих в летний период, наиболее вероятными представляются возникновение стресса и трофическое неблагополучие (Мосин, Лазуткин, 1985). Для оценки влияния голодания на физиолого-биохимические показатели бурозубок был проведен эксперимент. Было выявлено, что при 8-часовом голодании (по сравнению с контролем) у зверьков происходило увеличение содержания липидов и уменьшение содержания гликогена в печени, понижалась относительная масса паховой и межлопаточной БЖТ (Рис. 3). Через 13 часов после возобновления питания содержание гликогена в печени оказалось достоверно большим по отношению к контролю. Различия по относительной массе селезенки и клеточности костного мозга были недостоверны. Однако существенное снижение данных показателей при голодании отмечалось у грызунов (Archdeacon et al., 1961; Howard et al., 1999; Bermudes et al., 2011). Грызуны, по сравнению с бурозубками, способны голодать более длительное время. Возможно, что различия по данным показателям проявляются спустя больший промежуток времени после начала голодания. В нашем эксперименте относительная масса селезенки и клеточность костного мозга проявили тенденцию к наименьшим значениям в группе возобновивших питание зверьков.

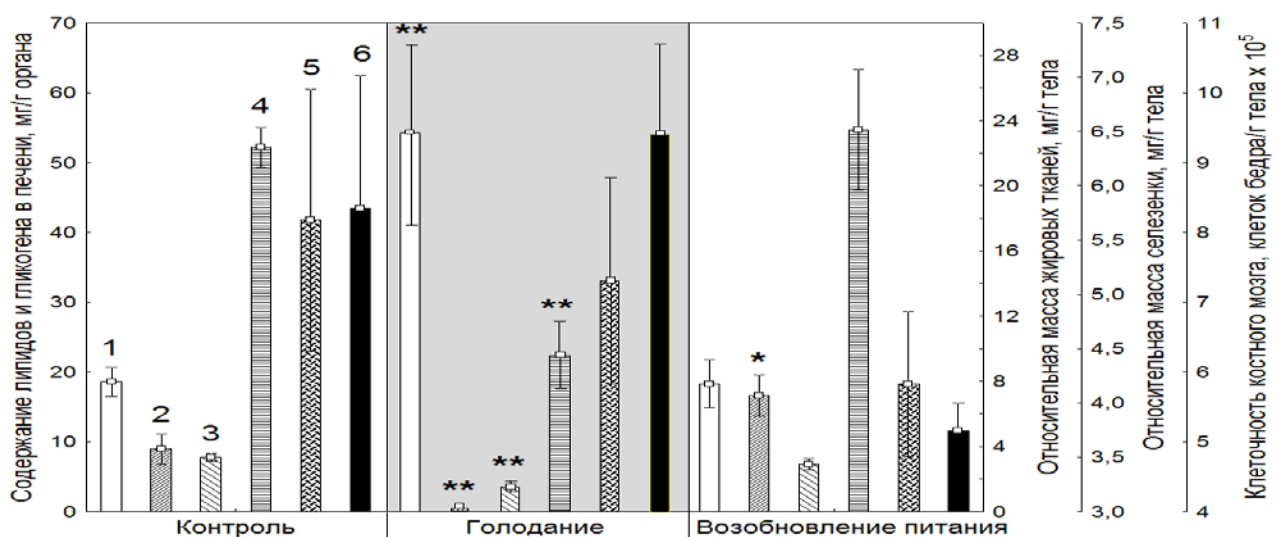


Рисунок 3. Содержание липидов (1) и гликогена (2) в печени, относительная масса паховой (3) и межлопаточной (4) бурой жировой ткани, селезенки (5) и клеточность костного мозга (6) у сеголеток равнозубой бурозубки в контроле, при голодании и возобновлении питания. *, ** - достоверные отличия от контроля по критерию Манна-Уитни ($p < 0,05$, $p < 0,01$ соответственно).

В данной главе также проводится обзор литературных данных по влиянию стресса на исследуемые физиолого-биохимические показатели мелких млекопитающих.

4.4. Связь физиолого-биохимических показателей бурозубок с уровнем численности

Так как изменения численности различных видов землероек-бурозубок по годам происходили синхронно, при оценке влияния обилия зверьков на их физиолого-биохимические показатели использовалась совокупная численность бурозубок. Годы группировались в соответствии с численностью животных следующим образом: низкая численность – 2008 г., средняя – 2006 г., 2010 г., выше среднего – 2009 г., высокая – 2007 г.

Различия по всем исследуемым физиолого-биохимическим показателям сеголеток средней бурозубки в годы с разной численностью зверьков были достоверны. Наибольшую связь с численностью у сеголеток *S. caecutiens* проявило содержание резервных энергетических веществ (Рис. 4). Количество гликогена в печени изменялось в прямой зависимости, а относительная масса жировых тканей в противоположной с численностью животных. При этом была выявлена достоверная отрицательная корреляция между среднемесячной численностью и относительной массой межлопаточной БЖТ ($r = -0,8$; $p < 0,01$), и положительная корреляция между численностью и содержанием гликогена в печени ($r = 0,7$; $p < 0,01$). Для относительной массы пахового жира коэффициент корреляции с численностью оказался недостоверным ($r = -0,4$; $p = 0,24$), хотя между абсолютными индивидуальными значениями массы паховой и межлопаточной БЖТ наблюдалась достоверная положительная связь ($r = 0,5$; $p < 0,01$). Зависимость остальных физиолого-биохимических показателей от численности животных была не столь выражена (Рис. 4), однако при высокой плотности физиологическое состояние сеголеток *S. caecutiens* было ухудшено практически по всем показателям (низкая относительная масса жировых тканей и селезенки, высокое содержание липидов и гликогена в печени).

У сеголеток *S. isodon* изменчивость физиолого-биохимических показателей в зависимости от численности имела сходную картину с таковой у средней бурозубки (Рис. 5). В отличие от *S. caecutiens* различия по относительной массе БЖТ и селезенки у равнозубой бурозубки оказались недостоверны, однако по данным

показателям также имелась тенденция к противоположному с численностью изменению.

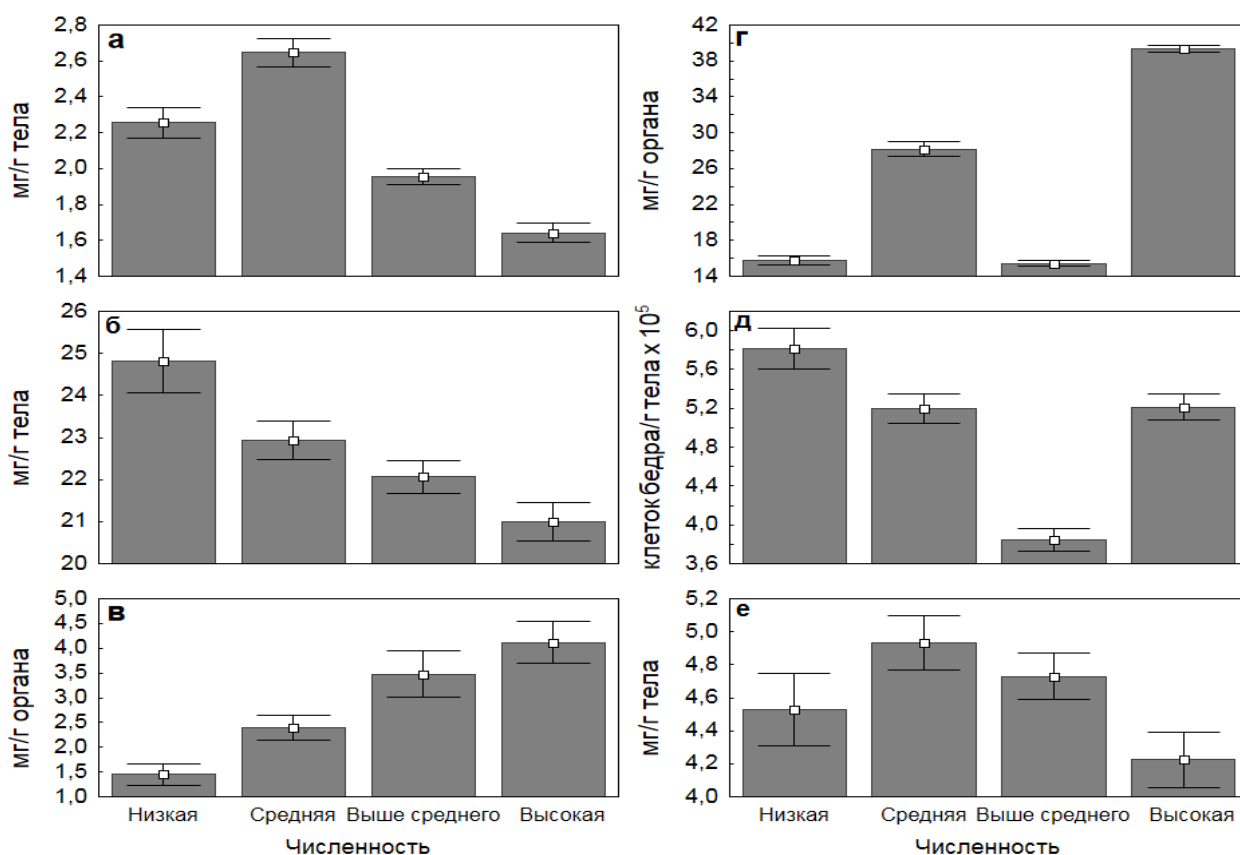


Рисунок 4. Относительная масса паховой (а) и межлопаточной (б) жировой ткани, содержание гликогена (в) и липидов (г) в печени, клеточность костного мозга (д) и относительная масса селезенки (е) у сеголеток средней бурозубки при разных уровнях численности.

Высокое содержание липидов в печени, наряду с низкой относительной массой селезенки при повышенной численности бурозубок, может быть следствием как значительного голодания, так и повышенной стрессированности зверьков (Мосин, 1980; Mosin, 1982; Goda et al., 1991; Yasuhara et al., 1991; Howard et al., 1999; Горбачева и др., 2003; Чернявский, Лазуткин, 2004; Городецкая, Корневская, 2009), тогда как связь содержания резервных энергетических веществ сеголеток бурозубок с численностью свидетельствует об ухудшении питания животных в годы их высокой плотности. Как было выявлено в эксперименте, масса БЖТ уменьшается при голодании. Воздействие стресса (показано экспериментами на грызунах) приводит к увеличению значений данного показателя (Kuroshima et al., 1984; Nozu, 1992; Nozu et al., 1992). Распределение особей по содержанию гликогена в печени у сеголеток бурозубок резко отличалось от нормального с ярко выраженными положительными асимметрией и эксцессом (Киселев и др., 2013). Большинство значений (59% и 84%

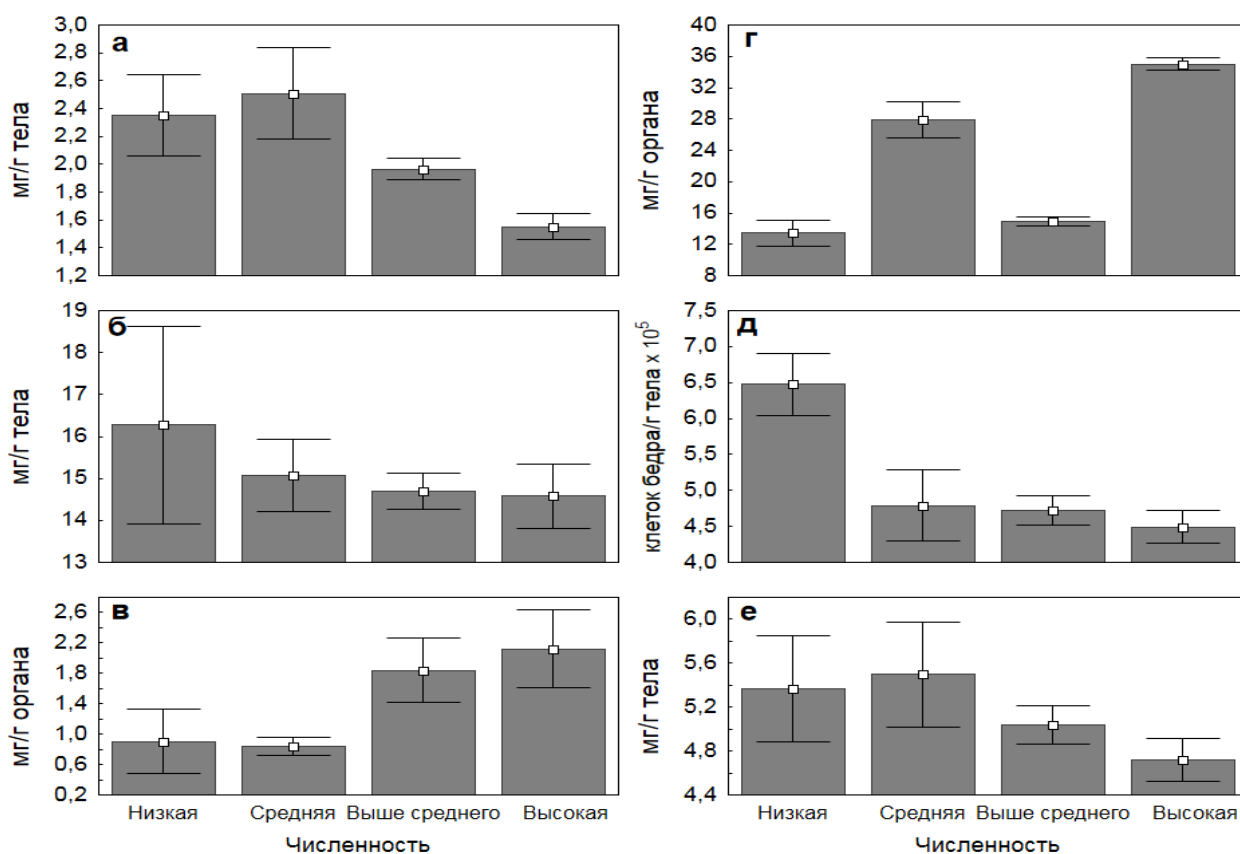


Рисунок 5. Относительная масса паховой (а) и межлопаточной (б) жировой ткани, содержание гликогена (в) и липидов (г) в печени, клеточность костного мозга (д) и относительная масса селезенки (е) у сеголеток равнозубой бурозубки при разных уровнях численности.

для средней и равнозубой бурозубок соответственно) находилось в области от 0 до 2 мг/г органа, что свидетельствует о том, что в норме содержание данного углевода в печени у сеголеток не велико. Следовательно, снижение содержания гликогена при стрессе и голодании будет незначительным. Однако, как было показано в эксперименте, содержание этого углевода может значительно возрастать при возобновлении питания после голодания. Подобная особенность отмечалась и у грызунов (Mosin, 1982; Мосин, Петрова, 1982; Nur et al., 1995). Таким образом, комплекс выявленных физиологических сдвигов, по всей видимости, свидетельствует о перебоях в питании животных в годы их высокой численности, хотя вполне вероятно, что влияние ухудшения питания зверьков на их физиолого-биохимические показатели могло быть сопряжено с воздействием стресса. Трофическое неблагополучие бурозубок, с одной стороны, могло быть следствием истощения их кормовой базы. Рядом авторов (Королькова, 1975, 1977; Ивантер, Макаров, 2001) отмечалось, что доля изъятия беспозвоночных бурозубками в относительно малопродуктивных северных экосистемах довольно высока. С другой стороны,

нормальному питанию зверьков могли препятствовать антагонистические взаимодействия с особями своего и других видов, в том числе и с полевками. Известно, что при высокой численности взаимодействия между бурозубками становятся более агрессивными (Лучникова и др., 1999; Калинин, Щипанов, 2003). Предположения о негативных взаимодействиях бурозубок с полевками также высказывались многими авторами (Sheftel, 1989; Докучаев, 1990; Zakharov et al., 1991, 1997; Huitu et al., 2004; Tast et al., 2005; Дидорчук, 2010). Как отмечалось выше, изменения численности полевок и бурозубок в районе наших исследований происходили синхронно.

Учитывая, что конусами отлавливаются в основном нерезиденты (Наумов, 1955; Щипанов и др., 2003), ухудшение физиологического состояния зверьков могло быть также следствием того, что расселяющимся особям в годы повышенной численности сложнее найти свободную территорию. Отсутствие индивидуального участка для зверьков может быть причиной перебоев в питании. Тем не менее, ухудшение трофических условий бурозубок в годы высокой численности косвенно было выявлено и по данным, полученным при отловах зверьков давилками. В Западной Финляндии индекс упитанности (разность между реальной массой тела и теоретически ожидаемой, вычисленной по уравнению регрессии массы тела на длину) обыкновенной бурозубки в конце лета находился в обратной зависимости от плотности популяции в его начале (Norrdahl, Korpimäki, 2002). Авторы этого исследования также полагают, что данная особенность является результатом конкуренции или социальных взаимодействий между особями. Обратная зависимость индекса упитанности бурозубок (пойманных давилками) от их численности отмечалась даже при расчете этого показателя как простое отношение веса тела к его длине (Толкачев, 2007). Эти факты позволяют предполагать о схожей физиологической реакции нерезидентных и оседлых особей на высокую численность.

У перезимовавших особей средней бурозубки межгодовые различия практически по всем физиолого-биохимическим показателям были недостоверны, что, вероятно, связано с относительно малой выборкой животных данной возрастной группы. С другой стороны, на физиологическое состояние взрослых зверьков в летний период в значительной степени могут оказывать влияние и другие факторы, например, интенсивность размножения, условия предшествующего осенне-зимне-весеннего периода и т. д.

Перезимовавших зверьков равнозубой бурозубки, а также особей всех возрастных категорий крупнозубой, бурой и крошечной бурозубок оказалось недостаточно для выявления межгодовой изменчивости исследуемых физиолого-биохимических показателей.

ВЫВОДЫ

1. Сообщество землероек-бурозубок Сеймчано-Буюндинской впадины (бассейн Верхней Колымы) представлено шестью видами: *S. caecutiens*, *S. isodon*, *S. daphaenodon*, *S. roboratus*, *S. minutissimus*, *S. tundrensis*. Доминирующее положение в сообществе занимает средняя бурозубка. В роле субдоминанта выступает равнозубая бурозубка, что не типично для других районов Верхней Колымы и континентальной части СВА в целом, где этот вид редок или вовсе отсутствует. Тундровая бурозубка, несмотря на длительный период исследований, в окрестностях пос. Верхняя Буюнда не была отловлена, хотя отмечалась на границах Сеймчано-Буюндинской впадины.

2. Динамика численности бурозубок носила циклический характер с трехлетней периодичностью. Численность разных видов бурозубок по годам изменялась синхронно.

3. Плотность популяций бурозубок в конце сезона размножения во многом определялась численностью перезимовавших животных, т. е. выживаемостью зверьков в предшествующий осенне-зимне-весенний период.

4. Выживаемость бурозубок в осенне-зимне-весенние периоды зависела от их численности в предшествующее лето. При высокой плотности смертность зверьков возрастала независимо от погодно-климатических условий, хотя в другие годы показатели зимней смертности определялись высотой снежного покрова.

5. Изменчивость в соотношении полов не имела существенного значения в регуляции численности бурозубок в районе исследования. Среди сеголеток соотношение полов во все годы было близко к 1:1. Среди перезимовавших особей в июльских уловах преобладали самцы, в августе соотношение полов, как правило, выравнивалось.

6. На пике численности у бурозубок снижалась интенсивность репродукции. На примере средней бурозубки (доминирующего вида) показано, что в годы высокой численности у бурозубок уменьшалась доля участвующих в размножении самок-сеголеток, а перезимовавшие самки заканчивали размножение в более ранние сроки. При этом связи разовой плодовитости с численностью выявлено не было. Самцы-сеголетки участия в размножении практически не принимали.

7. Физиолого-биохимические показатели сеголеток бурозубок при разных уровнях численности существенно различались. Наибольшую зависимость от численности проявили запасы резервных энергетических веществ. С увеличением численности содержание жировых отложений уменьшалось, а гликогена в печени возрастало. В годы высокой численности практически весь комплекс физиолого-биохимических показателей (низкая относительная масса жировых резервов, селезенки, высокое содержание липидов и гликогена в печени) свидетельствовал об ухудшении питания и, возможно, повышенной стрессированности животных.

СПИСОК РАБОТ, ОПУБЛИКОВАННЫХ ПО ТЕМЕ ДИССЕРТАЦИИ

Статьи, опубликованные в изданиях, рекомендованных ВАК

1. Киселев, С.В. Энергетический гомеостаз у средней бурозубки *Sorex caecutiens* (Soricidae) в ходе динамики численности / **С.В. Киселев** // Вестник СВНЦ ДВО РАН. - 2012. - № 1. - С. 15-19.

2. Киселев, С.В. Некоторые физиолого-биохимические показатели сеголеток средней (*Sorex caecutiens* Laxmann) и равнозубой (*Sorex isodon* Turov) бурозубок при разной плотности популяции / **С.В. Киселев**, А.Н. Лазуткин, А.В. Ямборко // Известия РАН. Серия биологическая. - 2013. - № 4. - С. 485-494.

3. Киселев, С.В. Динамика численности средней (*Sorex caecutiens*) и равнозубой (*Sorex isodon*) бурозубок в бассейне Верхней Колымы / **С.В. Киселев**, А.В. Ямборко // Зоологический журнал. - 2014. - Т. 93, № 9. - С. 1106-1116.

Статьи, опубликованные в периодических изданиях

4. Ямборко, А.В. О синхронности флуктуаций лесных полевок (*Clethrionomys*, Rodentia) и землероек-бурозубок (*Sorex*, Insectivora) / А.В. Ямборко, **С.В. Киселев** // Вестник СВГУ. - 2009. - Вып. 11. - С. 94-95.

Работы, опубликованные в материалах международных, всероссийских и региональных конференций

5. Лазуткин, А.Н. Динамика численности лесных полевок и землероек Верхней Колымы / А.Н. Лазуткин, А.В. Ямборко, **С.В. Киселев** // Териофауна России и сопредельных территорий (VIII съезд Териологического общества). Материалы международного совещания - М.: Тов-во научных изданий КМК, 2007. - С. 249.

6. Киселев, С.В. Биотопическое распределение землероек-бурозубок (*SOREX*, *INSECTIVORA*) Сеймчано-Буяндинской впадины / **С.В. Киселев** // Научная молодежь - Северо-Востоку России: сб. материалов II Межрегион. конф. молодых ученых. - Магадан: СВКНИИ ДВО РАН, 2008. - Вып. 2 - С. 95-99.

7. Киселев, С.В. Зимняя выживаемость бурозубок (*Sorex*) на Северо-Востоке Азии в зависимости от климатических условий / **С.В. Киселев** // Идеи, гипотезы, поиск...: сб. статей по материалам науч. конф. аспирантов, соискателей и молодых исследователей. - Магадан: Изд-во СВГУ, 2009. - С. 89-92.

8. Киселев, С.В. Влияние температурных условий в летний период на жировые запасы средней бурозубки (*Sorex caecutiens* Laxmann, 1788) / **С.В. Киселев** // Идеи, гипотезы, поиск...: сб. статей по материалам науч. конф. аспирантов, соискателей и молодых исследователей. - Магадан: Изд-во СВГУ, 2010. - С. 111-114.

9. Киселев, С.В. Динамика содержания гликогена в печени средней (*Sorex caecutiens* Laxmann, 1788) и равнозубой (*Sorex isodon* Turon, 1924) бурозубок / **С.В. Киселев** // Научная молодежь – Северо-Востоку России: материалы III Межрегион. конф. молодых ученых. - Магадан: СВНЦ ДВО РАН, 2010. - С. 61-65.

10. Киселев, С.В. Содержание липидов в печени у землероек-бурозубок (*Sorex*, MAMMALIA) как показатель неблагополучия их популяций / **С.В. Киселев** // Новое в биологии землероек. Материалы Международ. конф. - М.: Тов-во научных изданий КМК, 2010. - С. 26-27.

11. Киселев, С.В. Динамика численности бурозубок (*Sorex*, Insectivora) в долине р. Буюнда / **С.В. Киселев**, Н.Е. Докучаев // Геология, география, биологическое разнообразие и ресурсы Северо-Востока России: Материалы Дальневосточной регион. конф., посвящ. памяти А.П. Васьковского и в честь его 100-летия. - Магадан: СВНЦ ДВО РАН, 2011. - С. 137.

12. Киселев, С.В. К вопросу о применении индекса печени в качестве показателя содержания гликогена у землероек-бурозубок (*Sorex*, Insectivora) / **С.В. Киселев**, А.В. Ямборко // Идеи, гипотезы, поиск...: сб. статей по материалам науч. конф. аспирантов, соискателей и молодых исследователей. - Магадан: Изд-во СВГУ, 2011. - Вып. 18. - С. 113-115.

13. Киселев, С.В. Межвидовые различия некоторых показателей энергетического гомеостаза у сеголеток трех видов бурозубок (*Sorex caecutiens*, *S. isodon*, *S. daphaenodon*) Северо-Восточной Азии / **С.В. Киселев** // Фундаментальные и прикладные исследования в биологии: Материалы II Международ. науч. конф. студентов, аспирантов и молодых ученых. - Донецк: Изд-во «Ноулидж» (донецкое отделение), 2011. - С. 90-91.

14. Киселев, С.В. Некоторые физиолого-биохимические показатели равнозубой бурозубки (*Sorex isodon* Turon, 1924) при разной плотности популяции / **С.В. Киселев**

// Актуальные проблемы современной териологии: Тез. докл. - Новосибирск: ООО «Сибрегион Инфо», 2012. - С. 104.

15. Киселев, С.В. О цикличности популяций средней (*Sorex caecutiens*) и равнозубой (*S. isodon*) бурозубок в таежной зоне Верхней Колымы / **С.В. Киселев** // Биологические проблемы криолитозоны: Материалы Всеросс. конф., посвящ. 60-летию со дня образования Института биологических проблем криолитозоны СО РАН. - Якутск: Сфера, 2012. - С. 95-97.

16. Киселев, С.В. Половозрастные особенности некоторых физиолого-биохимических показателей равнозубой бурозубки (*Sorex isodon*) на Северо-Востоке Азии / **С.В. Киселев** // Научная молодежь – Северо-Востоку России: Материалы IV Межрегион. конф. молодых ученых. - Магадан: ООО «Новая полиграфия», 2012. - Вып. 4. - С. 128-131.

17. Киселев, С.В. Половые и возрастные особенности некоторых физиологических показателей средней бурозубки (*Sorex caecutiens* Laxmann) в бассейне верхней Колымы / **С.В. Киселев** // Зоологические и охотоведческие исследования в Казахстане и сопредельных странах. Материалы Международ. науч.-практ. конф., посвящ. 100-летию со дня рождения основателя казахстанских школ териологии и охотоведения, лауреата Государственных премий СССР и КазССР, член-корр. АН КазССР Аркадия Александровича Слудского. - Алматы, 2012. - С. 126-127.

18. Киселев, С.В. Соотношение полов в популяции средней бурозубки (*S. caecutiens*, Laxmann, 1788) в таежной зоне правобережья Колымы (Северо-Восток Азии) / **С.В. Киселев** // Шевченковская весна 2012: биол. науки: материалы X Международ. междисциплин. науч. конф. студентов и молодых ученых. - Киев: КНУ им. Т.Г. Шевченко, 2012. - С. 142-144.

19. Киселев, С.В. Некоторые физиологические и биохимические показатели средней бурозубки *Sorex caecutiens* при разной плотности популяции / **С.В. Киселев** // Чтения памяти академика К.В. Симакова: Материалы докл. Всерос. науч. конф. - Магадан: СВНЦ ДВО РАН, 2013. - С. 198-200.

20. Киселев, С.В. Репродуктивные характеристики средней бурозубки (*Sorex caecutiens*) в ходе динамики численности в Сеймчано-Буюндинской впадине / **С.В. Киселев** // Идеи, гипотезы, поиск...: сб. ст. по материалам XX Регион. науч. конф. аспирантов, соискателей и молодых исследователей. - Магадан: Сев.-Вост. гос. ун-т, 2013. - Вып. 20. - С. 140-144.