

ФЕДЕРАЛЬНОЕ ГОСУДАРСТВЕННОЕ БЮДЖЕТНОЕ УЧРЕЖДЕНИЕ НАУКИ
ИНСТИТУТ БИОЛОГИЧЕСКИХ ПРОБЛЕМ СЕВЕРА
ДАЛЬНЕВОСТОЧНОГО ОТДЕЛЕНИЯ РОССИЙСКОЙ АКАДЕМИИ НАУК

На правах рукописи

КИСЕЛЕВ СЕРГЕЙ ВИКТОРОВИЧ



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

Специальность: 03.02.08 – экология

Диссертация на соискание ученой степени

кандидата биологических наук

Научный руководитель:

доктор биологических наук

Н.Е. Докучаев

Магадан - 2015

ОГЛАВЛЕНИЕ

Введение.....	3
Глава 1. Материал и методы исследования.....	10
Глава 2. Физико-географическая характеристика района исследований.....	15
Глава 3. Эколого-биологические особенности бурозубок Сеймчано-Буюндинской впадины (бассейн Верхней Колымы).....	23
3.1. Размножение	23
3.2. Половозрастная структура	39
3.3. Динамика численности.....	50
Глава 4. Изменчивость физиологических и биохимических показателей у бурозубок.....	72
4.1. Половозрастные различия	73
4.2. Межвидовые различия.....	82
4.3. Зависимость физиолого-биохимических показателей от температуры, голодания, стресса.....	88
4.4. Связь физиолого-биохимических показателей бурозубок с уровнем численности.....	98
Заключение.....	123
Выводы.....	127
Список литературы.....	129

ВВЕДЕНИЕ

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 (Наумов, 1958; Садыков, Бененсон, 1992; Окулова, Катаев, 2003; Балакирев и др., 2004; Шефтель, 2007; Бобрецов, 2009; Zub et al., 2012; и др.). Это обусловлено сложностью и неоднозначностью протекания популяционных процессов и характером взаимодействий животных со средой обитания (Ивантер, 1978; Шилов, 1991, 1998; Бобрецов, 2009). В настоящее время можно считать общепризнанным, что изменения численности мелких млекопитающих формируются под совокупным воздействием как эндогенных, так и экзогенных факторов. Однако влияние различных факторов на популяционную динамику животных неодинаково и может значительно варьировать в зависимости от географического положения. В связи с этим характер динамики численности одного и того же вида в различных частях ареала может иметь существенные отличия (Докучаев, 1990; Zakharov et al., 1991; Балакирев и др., 2004; Sheftel, 2010). Мелкие млекопитающие, в частности различные грызуны и насекомоядные, наиболее часто используются как модельные объекты в исследованиях динамики численности животных (Sheftel, 2010; Каштальян, Спрингер, 2012). Эти группы имеют преимущество в подобного рода исследованиях в связи с многочисленностью, широким географическим распространением, высокой плодовитостью и способностью к раннему половому созреванию при относительно короткой продолжительности жизни (Каштальян, Спрингер, 2012). Перечисленные свойства обуславливают в популяциях мелких млекопитающих наличие широкого спектра демографических изменений, происходящих в относительно короткий промежуток времени.

Для решения вопросов, касающихся особенностей формирования популяционной динамики и основных определяющих ее факторов в конкретном

районе, необходимы долгосрочные исследования. Наряду с оценкой влияния внешних условий необходимо учитывать внутрипопуляционные механизмы регуляции численности. На Северо-Востоке Азии (СВА) был проведен ряд работ по изучению динамики численности различных видов грызунов (Чернявский, 1979; Чернявский, Короленко, 1979; Чернявский, Лазуткин, 1985, 1999, 2004; Чернявский и др., 1985, 1995; Лазуткин, 1997, 2015; и др.). Авторами этих исследований подтверждается полифакторный характер регуляции численности грызунов. При помощи комплекса физиолого-биохимических показателей было установлено, что существенную роль при этом играют авторегуляторные механизмы. Популяционная же динамика землероек-бурозубок и регулирующие ее механизмы на СВА изучены недостаточно. Многолетние исследования (10 лет) динамики численности этих насекомоядных проводились здесь только в Северном Приохотье (бассейн р. Челомджа) (Докучаев, 1990). Аналогичные работы в континентальной части СВА (бассейн р. Омолон) были ограничены тремя годами (там же), что определяет необходимость дополнительных исследований.

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. Сеймчано-Буюндинская впадина в пределах СВА характеризуется наиболее теплым летом и при этом очень морозной, многоснежной зимой (Справочник..., 1966, 1968; Клюкин, 1970), чем контрастно отличается от бассейна р. Челомджа. Литературные сведения по насекомоядным этой территории ограничены данными по отловам бурозубок на границе Сеймчано-Буюндинской впадины - в районе пос. Сеймчан в 1964 г. и в долине р. Колыма, в 20 км ниже пос. Усть-Среднекан в 1969 г. (Охотина, 1971; Юдин и др., 1976; Докучаев и др., 2006).

Выявление факторов регуляции численности землероек-бурозубок представляет значительный интерес в связи с тем, что они играют значительную роль в природных экосистемах. В пределах Северо-Восточной Азии они широко распространены и заселяют как горно-таежные, так и тундровые территории,

нередко превосходя по численности мышевидных грызунов (Докучаев, 1990). Роль их в лесных биогеоценозах весьма многообразна. Постоянно перемещаясь в лесной подстилке и гумусовом слое в поисках корма, бурозубки дренируют и аэрируют почву, что способствует прорастанию семян древесных и кустарниковых пород (Юдин, 1962; Бромлей и др., 1984). В связи с высоким уровнем метаболизма многие виды этих насекомоядных за сутки потребляют количество пищи, превосходящее их массу тела (Тупикова, 1949; Morrison et al., 1957; Юдин, 1962; Buckner, 1964; Pernetta, 1976; Докучаев, 1990). Обладая круглогодичной активностью, за год эти зверьки перерабатывают биомассу корма в 1000 раз превышающую собственную, что имеет существенное значение для ускорения биологического круговорота (Докучаев, 1981, 1990). Поедая большое количество беспозвоночных, составляющих основу их питания, бурозубки участвуют в регуляции численности лесных энтомофитов (Юдин, 1962; Buckner, 1964; Бромлей и др., 1984). Кроме того, бурозубки сами являются кормом для хищных птиц, особенно сов, а также важных в промысловом отношении пушных видов – соболя, норки, колонка, горностая и других миофагов, особенно в годы низкой численности мышевидных грызунов (Юдин, 1962; Бромлей и др., 1984; Иванов, 1985; Девяткин, 1993; Дубинин, 1995, 2012). С другой стороны, землеройки-бурозубки, наряду с грызунами, способствуют поддержанию природных очагов инфекций, являются хозяевами переносчиков возбудителей различных болезней, таких как энцефалит, туляремия и др. (Шварц, 1955; Лаврова и др., 1960; Юдин, 1962; Долгов и др. 1968; Поляков и др., 1999). Таким образом, исследование экологии и популяционной динамики землероек-бурозубок имеет как теоретическое, так и прикладное значение.

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 практически 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, Петрова, 1982 б; Мосин, Лазуткин, 1985; Мосин и др., 1985; Лазуткин, 1997, 2009; Чернявский, Лазуткин, 1999, 2004; Чернявский и др., 2003).

Цель исследования: 1. Изучение биологических особенностей и популяционной динамики землероек-бурозубок в Сеймчано-Буюндинской 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-Буюндинской 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-Буюндинской 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. Васьковского 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.

Степень достоверности полученных результатов, приведенных в диссертации, обеспечивается использованием популяционного подхода с применением традиционных методов сбора, полевой и камеральной обработки материала, а также постановкой экспериментов. В основе работы лежат обширные многолетние материалы, собранные в бассейне Верхней Колымы. Достоверность результатов оценивалась статистическими методами, выбранными исходя из задач исследования и типа данных.

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.

Работа выполнена при финансовой поддержке грантов РФФИ № 02-04-48024, № 07-04-00069, № 08-04-10013к, № 09-04-10015к, и ДВО РАН № 2007-2008-Р1-Гр0-СО6.

Глава 1. МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Работы проводили с конца июня по начало сентября 2003-2010 гг. на базе стационара ИБПС ДВО РАН, расположенного на месте заброшенного пос. Верхняя Буюнда (62°26' с.ш., 153°20' в.д.). Данная территория принадлежит бассейну р. Буюнда, впадающей в р. Колыма в ее верхнем течении. Район исследований относится к континентальной части Крайнего Северо-Востока Азии и расположен на территории Сеймчано-Буюндинской впадины. Отлов зверьков проводили при помощи конусов в двух пойменных биотопах: лиственничном и тополево-чозениевом лесах. Располагались конуса в линию на расстоянии 10 м друг от друга и наполовину заполнялись водой, что ускоряло гибель зверьков и препятствовало израсходованию резервных энергетических веществ. По нашим наблюдениям, время жизни бурозубок после попадания в конус составляло не более 10 минут (Киселев и др., 2013). Сходные результаты в других районах Северо-Восточной Азии были получены Н. Е. Докучаевым (устное сообщение). Причина быстрой гибели зверьков, вероятно, обусловлена ограниченным пространством и низкой температурой воды в конусах (4-6°С) (Киселев и др., 2013). Проверяли конуса каждое утро. Направляющие канавки и заборчики не использовали. Места постановки конусов и соотношение обловленных биотопов в различные годы были постоянными. Относительная численность зверьков приведена в экземплярах на 100 конусо-суток.

У всех отловленных животных определяли пол и возраст. Возраст зверьков (перезимовавшие и сеголетки) устанавливали по степени стертости зубов, массе тела и состоянию мехового покрова (Дунаева, 1955; Тупикова, 1964). Наличие лактации выявлялось по степени развития млечных желез. Осматривалось состояние сосков, вытертость вокруг них шерстного покрова. В случае беременности подсчитывалось количество эмбрионов, определялось число резорбирующихся. У рожавших самок методом, разработанным Н. Е. Докучаевым (1992), определялось количество послеплодных пятен. Участие самцов в репродукции устанавливали по степени развития генеративных органов, для чего

определяли массу их семенников, а также брали мазки из придатков семенников для выявления под микроскопом наличия зрелых сперматозоидов.

Выживаемость бурозубок оценивалась косвенным путем, как отношение численности перезимовавших особей в июле к численности сеголеток в августе предшествующего года, и выражалась в процентах.

В 2006-2010 гг. у отловленных животных определялись следующие физиолого-биохимические показатели: относительная масса паховой и межлопаточной бурой жировой ткани, селезенки, клеточность костного мозга, содержание гликогена и липидов в печени. Методика определения комплекса вышеуказанных показателей была разработана и подробно описана в ряде публикаций сотрудников лаборатории экологии млекопитающих ИБПС ДВО РАН (Мосин, Петрова, 1981, 1982 а, б; Mosin, 1982; Мосин, Лазуткин, 1985; Мосин и др., 1985; Лазуткин, 1997; Чернявский, Лазуткин, 2004).

Паховую (с одной стороны) и межлопаточную бурую жировую ткань, а также селезенку взвешивали на весах с точностью до 1 мг. Массу паховой жировой ткани у перезимовавших самок не определяли в связи с наличием у большинства особей желез лактации, препятствующих отделению этого жира. Относительную массу органов и жировой ткани выражали в мг/г массы тела.

Гликоген в печени определяли по методу Дэвидсона и Берлинера (Davidson, Berliner, 1974). Кусочки органа взвешивали, помещали в пробирку, содержащую 2 мл 30-процентного гидроксида калия, прогревали при 100⁰С в течение одного часа, добавляли 0,2 мл насыщенного раствора сульфата натрия и продолжали нагревание при той же температуре в течение 0,5 часа. Затем добавляли в пробирку двойной объем этилового спирта и центрифугировали в течение 10 мин при 3000 об/мин. Осадок растворяли в 2 мл дистиллированной воды и повторяли центрифугирование. Супернатант смешивали с двойным объемом этилового спирта и вновь центрифугировали. Далее осадок растворяли в 2 мл 2 N серной кислоты и прогревали в течение 2,5 часа при температуре 100⁰С. Полученную в результате кислотного гидролиза глюкозу определяли ортотолуидиновым

методом. Для этого 0,3 мл получившегося раствора глюкозы переносили в пробирку, добавляли 2,7 мл коммерческого ортолуидинового реактива, нагревали при температуре 100⁰С в течение 10 минут и охлаждали. Далее на спектрофотометре определяли оптическую плотность при $\lambda = 365$ нм. В качестве стандарта использовали свежеприготовленный раствор глюкозы. Количество гликогена в печени выражали в миллиграммах глюкозы на 1 г сырой массы ткани.

Была произведена оценка связи относительной массы печени с содержанием в ней гликогена. Для наиболее точных результатов, анализ проводился на зверьках, отловленных конусами без воды, снабженными сигнализацией. Устройство данных конусов было разработано и описано А. Н. Лазуткиным (2011 б). При этом в анализ включались только перезимовавшие самцы и сеголетки обоих полов. Попавшиеся в конуса перезимовавшие самки, в связи с наличием у большинства беременности и/или лактации, выпускались поблизости места отлова. Обследуемые животные декапитировались в течении 3-5 минут после поимки, их печень извлекалась и взвешивалась с точностью до 1 мг. Содержание гликогена определялось описанным выше способом и сопоставлялось с относительной массой печени.

Общие липиды в печени экстрагировали смесью Блора и определяли по методу Канела с соавторами (Canal et al., 1972). К 0,2 мл экстракта добавлялось 3,6 мл смеси 0,05-процентного раствора сульфата декстрана и 0,1 М раствора хлористого магния в соотношении 1:1. Концентрация липидов определялась спустя 45 мин турбидиметрическим способом при $\lambda = 620$ нм. В качестве стандарта использовали спирто-эфирные растворы растительного масла.

Клеточность костного мозга определяли путем подсчета клеток в камере Горяева.

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. Этот год

характеризовался общей низкой численностью землероек-бурозубок и *S. isodon* доминировала в уловах. Животных отлавливали при помощи пластиковых цилиндров, снабженных кормом и подстилкой. Ловушки проверяли утром и вечером. Пойманных животных доставляли в лабораторию, пересаживали в пластиковые контейнеры (37x26x26 см) с подстилкой и обеспечивали водой (поилками) и кормом в свободном доступе. В качестве подстилки использовали сфагновые мхи. Кормом для зверьков служила смесь (примерно в равной пропорции) филе куриной грудки, минтая и говяжьего сердца. Корм был разделен на небольшие порции и заморожен при -20°C . Размораживались кусочки корма непосредственно перед подачей животному (каждое утро и вечер). Всем животным дополнительно в небольших количествах предоставлялись беспозвоночные, для сбора которых использовали врытые в землю стаканчики, наполовину заполненные водой. При планировании экспериментов руководствовались данными, что время жизни *S. isodon* в неволе без доступа пищи составляет около 10 ч (Hanski, 1994). Зверьков передерживали в контейнерах поодиночке в течение двух суток при комнатной температуре ($\sim 22^{\circ}\text{C}$) и естественном освещении, после чего пересаживали в другой контейнер. Животных после пересадки 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. Так как достоверных половых различий по физиолого-биохимическим показателям у сеголеток бурозубок выявлено не было (см. главу по изменчивости физиолого-биохимических показателей), данные по самцам и самкам объединялись для анализа.

Статистическую обработку данных проводили с использованием пакета программ STATISTICA 6.0. Анализ корреляционной связи показателей осуществляли при помощи рангового коэффициента корреляции Спирмена (r_s). Сравнение долей производили при помощи критерия Фишера с φ -преобразованием. Для оценки различий в соотношении полов также 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 зверьков использовали свободные от типа распределения непараметрические методы. Проверку влияния плотности популяции на физиолого-биохимические показатели осуществляли, используя тест Краскелла–Уоллиса. Половозрастные и межвидовые различия по этим показателям выявляли с использованием критерия Манна-Уитни. При этом делалась поправка на множественные сравнения с помощью метода контроля ложных эффектов (False Discovery Rate method: Benjamini, Hochberg (1995)). В качестве достоверных рассматривались лишь те эффекты, которые оставались достоверными на уровне значимости (p) < 0,05 после поправки «контроль ложных эффектов».

Температура воздуха, даты формирования, разрушения устойчивого снежного покрова и его полного схода, а также высота снежного покрова приведены по данным ближайшей метеостанции в пос. Сеймчан Магаданской области. Расстояние от метеостанции до района наших работ составляет приблизительно 70 км.

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*.

Глава 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 (там же).

Сеймчано-Буюндинская впадина относится к зоне хвойных лесов с резко континентальным климатом (Клюкин, 1970). Для него характерны достаточное увлажнение с отдельными засушливыми периодами, теплое лето, снежная очень морозная зима. Климатические условия местности, в особенности распределение температуры, ветра, осадков, суровости (жесткости) погоды, снежного покрова находятся под значительным влиянием рельефа. В связи с тем, что впадина со всех сторон окружена горными хребтами, её климат весьма своеобразен. Количество часов солнечного сияния здесь достигает 2000-2100 в год (столько же, сколько на Черноморском побережье Кавказа), хотя большая часть солнечного тепла отражается снежным покровом, устанавливающимся здесь в конце сентября – начале октября и разрушающимся полностью лишь в конце мая (Клюкин, 1970). Сеймчано-Буюндинская впадина принадлежит к числу районов, характеризующихся самым теплым летом в пределах всего Крайнего Северо-Востока Азии (Справочник..., 1966). Средняя температура июля (наиболее теплого месяца) составляет 15,6⁰С (Табл. 2.1). Суммы эффективных для развития растений и беспозвоночных температур в данном районе также существенно выше по сравнению с большей частью Крайнего Северо-Востока Азии (там же).

По данным метеостанции «Сеймчан» (Справочник..., 1966), абсолютный максимум температуры воздуха был зафиксирован на отметке термометра 37⁰ С,

средний максимум температуры воздуха в июле равен 22,4⁰С. Хотя максимальная температура в отдельные дни достигает 30-35⁰С, за дневным максимумом нередко наступает резкое похолодание и даже заморозки. Безморозный период, как правило, не превышает 60 дней (Клюкин, 1970), продолжительность устойчивых морозов в среднем занимает 205 дней в году. Средняя температура самого холодного месяца – января составляет –39,1⁰С (Табл. 2.1). Средний минимум температуры воздуха в январе достигает –43,4⁰С, абсолютный минимум равен –62⁰С.

Таблица 2.1. Средняя месячная и годовая температура воздуха, средний и абсолютный минимум и максимум температуры воздуха (⁰С) территории Сеймчано-Буондинской впадины (Справочник..., 1966)

Показатель	Месяцы												Годовая
	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X	XI	XII	
Ср. t ⁰ воздуха	-39,1	-35,2	-26,4	-11,8	2,8	13,2	15,6	11,6	3,8	-11,8	-28,1	-37,4	-11,9
Ср. Min t ⁰ воздуха	-43,4	-40,6	-34,8	-21,1	-4,4	5,0	7,7	4,4	-3,0	-17,2	-32,6	-41,8	-18,5
Ср. Max t ⁰ воздуха	-34,6	-29,2	-17,6	-4,4	8,1	20,0	22,4	19,0	10,6	-5,8	-23,0	-33,6	-5,7
Абс. Min t ⁰ воздуха	-62	-61	-60	-45	-26	-6	-4	-9	-22	-40	-55	-62	-62
Абс. Max t ⁰ воздуха	-14	-3	3	8	27	35	37	35	25	14	6	-5	37

Максимальная высота снежного покрова наблюдается в феврале-марте (Табл. 2.2) и чаще всего составляет 51-60 см (Табл. 2.3). Средняя дата появления снежного покрова по данным метеостанции «Сеймчан» - 29 сентября (Справочник..., 1968). Средние даты образования и разрушения устойчивого

снежного покрова – 8 октября и 11 мая соответственно. Сходит снежный покров по данным этой метеостанции приблизительно 17 мая. Таким образом, число дней со снежным покровом в Сеймчано-Буюндинской впадине равняется примерно 219 дням в году.

Таблица 2.2. Средняя декадная высота снежного покрова по постоянной рейке (см): точка (●) обозначает, что снежный покров у постоянных реек бывает менее чем в 50% лет (Справочник..., 1968)

Месяц	I			II			III			IV			V			VI			
	1	2	3	1	2	3	1	2	3	1	2	3	1	2	3	1	2	3	
Декада																			
Высота снежного покрова	43	46	50	54	57	58	58	58	57	56	53	46	30	10	●				

Таблица 2.2. Продолжение

VII			VIII			IX			X			XI			XII		
1	2	3	1	2	3	1	2	3	1	2	3	1	2	3	1	2	3
					●			●	4	9	13	19	26	29	33	36	40

Таблица 2.3. Повторяемость зим с различной наибольшей декадной высотой снежного покрова (Справочник..., 1968)

Максимальная высота снежного покрова, см	31-40	41-50	51-60	61-70	71-80	81-90	91-100
Количество зим, (%)	10	20	25	15	10	15	5

Река Буюнда – самый многоводный приток Верхней Колымы. При выходе во впадину она имеет площадь водосбора около 24000 км² (Михайлов, Банцеккина, 2001). Поверхность впадины представляет собой аллювиальную равнину, полого наклонённую на север и северо-запад. Аллювиальные отложения Сеймчано-Буюндинской впадины, несмотря на значительную мощность и древность, отличаются чрезвычайной рыхлостью и водопроницаемостью, что обусловлено интенсивным осадконакоплением при формировании внутренней части р. Буюнда. На ее территории существует крупный сквозной талик шириною около 19 км. Это наиболее обширный из всех известных к настоящему времени таликов. Талое состояние пород поддерживается конвективным переносом тепла от р. Буюнда и ряда более мелких водотоков. Большие значения теплового потока обеспечиваются значительной мощностью и высокой проницаемостью аллювиальных отложений (там же).

Таким образом, гидрогеологический режим территории характеризуется интенсивным движением подземных вод от р. Буюнда и ряда второстепенных водотоков к области разгрузки – болотам и водотокам, распределённым по оконечности внутренней дельты. При этом распространение многолетнемерзлотных пород большой мощности исключается, хотя возможно

наличие маломощных многолетнемерзлых пород, в том числе и на обширных площадях (Михайлов, Банцекина, 2001).

Такой характер реки обуславливает разнообразие биотопов и, как следствие, сравнительно богатую флору и фауну. В долинах рек развиваются пойменные тополёво-чозениевые леса в сочетании с лугами и болотами (Реутт, 1970). Второй ярус этих лесов образован различными видами ив. Подлесок представлен черной смородиной (*Ribes dikuscha*), шиповником (*Rosa acicularis*), свидиной (*Swida alba*) и густым травостоем. Приречные террасы заняты лиственничными лесами ленточного типа, в основном вырубленными в 1960-1990-е гг. и находящимися в стадии медленной сукцессии (Михайлов, Банцекина, 2001; Докучаев и др., 2006; Чернявский и др., 2007). Лиственница часто растет в смеси с березой, участие которой не превышает 30%. Под пологом лиственниц и берез и на обширных полянах с мощным вейниковым травостоем произрастают жимолость (*Lonicera edulis*), шиповник, красная смородина (*Ribes triste*), княженика (*Rubus arcticus*). Далее, в направлении от русла, надпойменные террасы покрыты обширными монотонными редкостойными лиственничными лесами на различных стадиях послепожарной сукцессии. Возраст этих пирогенных лесов, как правило, не превышает 60-70 лет. Наземная поверхность здесь покрыта мхами, лишайниками и брусникой (*Vaccinium vitis-idaea*), а подлесок состоит преимущественно из зарослей карликовой березки (*Betula exilis*), кедрового стланика (*Pinus pumila*) и голубики (*Vaccinium uliginosum*).

По данным зоогеографического районирования Сеймчано-Буюндинская впадина относится к Омолону-Ануйскому округу Сибирско-Европейской подобласти Голарктики (Чернявский, 1984). Териофауна этого района характеризуется весьма полным набором лесных (таежных) видов, относящихся в основном к колымским подвидам (*Lepus timidus kolymensis* Ognev, 1922 – колымский заяц-беляк, *Pteromys volans incanus* Miller, 1918 – якутская обыкновенная летяга, *Sciurus vulgaris jacutensis* Ognev, 1929 – якутская обыкновенная белка, *Myodes rutilus jochelsoni* J. Allen, 1903 – северовосточная

красная полевка, *Myopus schisticolor thayeri* Gl. Allen, 1914 – колымский лесной лемминг). Из млекопитающих для этого района также характерны: *Ochotona hyperborea* – северная пищуха, *Tamias sibiricus* – азиатский бурундук, *Myodes rufocanus* – красно-серая полевка, *Microtus oeconomus* – полевка-экономка, *Canis lupus* – волк, *Vulpes vulpes* – обыкновенная лисица, *Ursus arctos* – бурый медведь, *Mustela erminea* – горностай, *Mustela nivalis* – ласка, *Martes zibellina* – соболь, *Gulo gulo* – росомаха, *Lutra lutra* – речная выдра, *Alces alces* – лось. Имеются разрозненные популяции дикого северного оленя (*Rangifer tarandus*).

По литературным сводкам (Охотина, 1971; Юдин и др., 1976; Андреев и др., 2006; Докучаев и др., 2006) на территории Сеймчано-Буюндинской впадины обитают шесть видов бурозубок: *Sorex caecutiens* – средняя, *S. isodon* – равнозубая, *S. daphaenodon* – крупнозубая, *S. roboratus* – бурая, *S. minutissimus* – крошечная и *S. tundrensis* – тундровая. Последний вид был зарегистрирован в уловах, проводимых в 1964 г. в районе пос. Сеймчан (Юдин и др., 1976) и в 1969 г. в долине р. Колыма, в 20 км ниже пос. Усть-Среднекан (Охотина, 1971). В районе наших исследований, не смотря на многолетний период исследований, не было поймано ни одной особи тундровой бурозубки. Соотношение видов бурозубок в уловах из трех обследованных точек Сеймчано-Буюндинской впадины значительно отличается (Табл. 2.4). В сеймчанской выборке наибольшую долю от отловленных бурозубок составила крупнозубая бурозубка (77,8%), наименьшую – равнозубая (1,2%). Средняя бурозубка в этой выборке явилась вторым по обилию видом, ее доля составила 12,3%. По данным отлова вблизи Усть-Среднекана, также как и в месте наших работ (пос. Верхняя Буюнда), наибольшая доля отловленных зверьков приходилась на среднюю бурозубку, второе место по обилию принадлежало равнозубой бурозубке, третье – крупнозубой. Однако, в то время как в сборах из-под Усть-Среднекана доленое участие *S. caecutiens* и *S. isodon* отличалось не столь значительно (42,8% и 30,8% соответственно), в районе пос. Верхняя Буюнда на среднюю бурозубку приходилось 74,3% от всех отловленных землероек, на равнозубую – 16,2%. Таким образом, по данным отлова в пос. Сеймчан, видом-доминантом оказалась

крупнозубая бурозубка, средняя занимала положение субдоминанта. В Усть-Среднекане средняя и равнозубая бурозубки доминировали приблизительно в равной степени, положение субдоминанта занимала крупнозубая бурозубка. В районе наших работ явным доминантом выступала средняя бурозубка, равнозубая занимала положение субдоминанта. Бурая и крошечная бурозубки во всех трех пунктах Сеймчано-Буондинской впадины были редкими. Также были редки равнозубая бурозубка в окрестностях пос. Сеймчан и тундровая бурозубка в районе Сеймчана и Усть-Среднекана. Последний вид в бассейне р. Буонда зарегистрирован не был, крупнозубая бурозубка здесь была малочисленна. Несмотря на выявленные между пунктами различия в соотношении видов землероек, следует отметить, что выборки из Сеймчана и Усть-Среднекана (в отличие от Верхней Буонды) представлены однолетним материалом. Видовое соотношение в силу различных причин может значительно варьировать по годам, и для более точного его выявления необходимы многолетние исследования (Докучаев, 1990).

Таблица 2.4. Соотношение видов бурозубок в уловах в различных точках Сеймчано-Буондинской впадины

Виды бурозубок	Сеймчан, 1964 г.		Усть-Среднекан, 1969 г.		Верхняя Буонда, 2002-2010 гг.	
	n	%	n	%	n	%
<i>S. caecutiens</i>	10	12,3	39	42,8	1821	74,3
<i>S. isodon</i>	1	1,2	28	30,8	396	16,2
<i>S. daphaenodon</i>	63	77,8	17	18,7	178	7,3
<i>S. roboratus</i>	3	3,7	3	3,3	35	1,4
<i>S. minutissimus</i>	2	2,5	2	2,2	20	0,8
<i>S. tundrensis</i>	2	2,5	2	2,2	-	-
Всего:	81	100,0	91	100,0	2450	100,0

Роль субдоминанта для *S. isodon* отличает сообщество бурозубок Сеймчано-Буюндинской впадины от таковых в других районах Верхней Колымы и континентальной части СВА в целом, где данный вид редок или отсутствует (Юдин и др., 1976; Чернявский и др., 1978; Докучаев, 1990; Докучаев и др., 2006). Высокое доленое участие *S. isodon* в сообществе бурозубок характерно для Северного Приохотья (Докучаев, 1990; Андреев и др., 2006). В то же время тундровая и бурая бурозубки типичны для бассейна Колымы, а в Приохотской части СВА практически не встречаются (Докучаев, 1990; Андреев и др., 2006; Докучаев и др., 2006). Это указывает на переходный (смешанный) характер сообщества бурозубок Сеймчано-Буюндинской впадины, что можно объяснить ее географическим местоположением – в северной части Охотско-Колымского водораздела (Докучаев и др., 2006).

Глава 3. ЭКОЛОГО-БИОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ БУРОЗУБОК СЕЙМЧАНО-БУЮНДИНСКОЙ ВПАДИНЫ

3.1. Размножение

В условиях Северо-Восточной Азии с продолжительной суровой зимой, резкими весенними и осенними погодными перестройками, повторяющимися заморозками в бесснежный период гибель мелких млекопитающих довольно высока. И зверькам в короткий бесснежный период необходимо восстановить численность до уровня, обеспечивающего выживание достаточного количества особей до следующего репродуктивного периода (Вольперт, 1986). В тоже время землеройки-бурозубки наряду с мелкими грызунами обладают наибольшим среди млекопитающих потенциалом размножения (Ивантер, 1975), в связи с чем в определенные годы может возникать угроза перенаселения мест обитания, что также будет оказывать губительное действие на зверьков. В этой связи мелкие млекопитающие в процессе эволюции приспособились изменять интенсивность размножения под влиянием условий существования и плотности популяций. Лабильность репродуктивных особенностей отражает приспособленность популяций к меняющейся среде обитания и имеет важное регуляторное значение в поддержании оптимальной численности (Ивантер, 1975).

Средняя бурозубка. Согласно литературным данным, половое созревание у самцов различных видов бурозубок, включая *S. caecutiens*, происходит приблизительно на месяц раньше, чем у самок. Следовательно, сроки начала размножения в популяции определяются готовностью последних (Бородин, 1974; Ивантер и др., 1974; Ивантер, 1975; Чернявский и др., 1978; Докучаев, 1979 а, 1980 б, 1990; Лямкин и др., 1985; Ревин и др., 1988; Нестеренко, 1999; Dokuchaev, 2005). Большинство авторов указывает, что перезимовавшие самки средней бурозубки дают не менее 2-3 пометов (Ивантер и др., 1974; Ивантер, 1975; Бромлей и др., 1984; Долгов, 1985; Вольперт, 1986; Куприянова, Наумов, 1986; Ревин и др., 1988; Вольперт, Шадрина, 2002; Малышев, 2014), некоторые

отмечали до четырех выводков (Докучаев, 1990; Нестеренко, 1999; Dokuchaev, 2005). Вступают в размножение перезимовавшие самки довольно «дружно», в различных регионах начало спаривания приходится на конец апреля – начало мая, первые сеголетки обычно начинают встречаться в уловах с середины июня (Ивантер и др., 1974; Ивантер, 1975; Глотов и др., 1978; Докучаев, 1980 б, 1990; Рамазанова, 1983; Долгов, 1985; Лямкин и др., 1985; Вольперт, 1986; Куприянова, Наумов, 1986; Ревин и др., 1988; Большаков и др., 1996; Нестеренко, 1999; Вольперт, Шадрина, 2002; Лямкин, 2004; Dokuchaev, 2005; Малышев, 2014). Второе спаривание происходит сразу после рождения первого помета и является менее «дружным», чем первое. Появление молодых второго помета обычно приходится на июль (Ивантер, 1975; Вольперт, 1986; Нестеренко, 1999). После рождения второго выводка самки делают перерыв, после чего спариваются в третий раз. Перерыв, по-видимому, необходим в связи с нагрузкой на организм самок при размножении. Длительность такого перерыва индивидуальна и варьирует в очень широких пределах (Докучаев, 1990). Третий массовый выход молодняка происходит в конце августа (Вольперт, 1986). Некоторыми авторами отмечалось, что часть перезимовавших самок вступает в размножение четвертый раз (Докучаев, 1990; Нестеренко, 1999). Причем делают они это только после окончания кормления третьего выводка (Докучаев, 1990).

На Крайнем Северо-Востоке Азии размножение средней бурозубки исследовалось Н. Е. Докучаевым (1979 б, 1990; Dokuchaev, 2005) в бассейнах рек Челомджа и Омолон. По данным этого автора, первое спаривание у средней бурозубки происходит в конце апреля – начале мая. В уловах первые сеголетки встречаются, начиная со второй декады июня. Второе спаривание происходит сразу после рождения первого помета. Время второго спаривания на Омолоне приходилось в основном на конец мая – первые числа июня, на Челомдже – начало или вторую половину июня. Расселение молодых второго помета начинается с середины июля. Третья беременность проходит в основном в июле, хотя часть самок спаривается в третий раз лишь в конце июля и заканчивает размножение в августе. В некоторые годы часть самок в августе спаривалась в

четвертый раз (на Омолоне – около 30%, на Челомдже – около 50%). Выход молодых из гнезд в таком случае приходился на конец сентября – октябрь. Период размножения у средних бурозубок на Челомдже продолжается с конца апреля до конца сентября и длится пять месяцев, на Омолоне – на две недели короче за счет более раннего окончания размножения. Различия в сроках окончания размножения между районами, вероятно, связаны с их климатическими условиями (Докучаев, 1990).

Данные по размножению средней бурозубки в Сеймчано-Буюндинской впадине опубликованы автором (Киселев, 2013 б). Ежегодные сроки наших исследований (конец июня - начало сентября) не позволяют установить время начала и продолжительность периода размножения. Все обследованные перезимовавшие самцы имели развитые генеративные органы и наличие активного сперматогенеза. Признаков деградации семенников у зимовавших самцов в августе – начале сентября не было (Табл. 3.1.1). Подобная картина наблюдалась и в бассейне р. Челомджа, тогда как на Омолоне в сентябре сперматогенез затухал, а единичные особи с дряблыми семенниками отлавливались и в более ранние месяцы (Докучаев, 1990; Dokuchaev, 2005). В нашем материале были выявлены достоверные межгодовые различия абсолютной (К.-W.: $H = 21,0$; $p < 0,0005$) и относительной (К.-W.: $H = 13,7$; $p < 0,01$) массы семенников. Масса семенника в межгодовом отношении была положительно связана с численностью перезимовавших зверьков *S. caecutiens* ($r_s = 0,9$; $p < 0,05$ как для абсолютного, так и для относительного показателей) (Рис. 3.1.1). При этом абсолютная масса этого органа коррелировала с массой тела особей ($r_s = 0,4$; $p < 0001$), для относительной массы семенника подобная связь не отмечалась ($r_s = 0,0$; $p > 0,05$). Большую массу семенников самцов в годы высокой численности также отмечали у некоторых грызунов (Long, Montgomerie, 2006; Klemme et al., 2014). Причем исследованиями на пяти видах полевок (Klemme et al., 2014) было продемонстрировано, что связь массы семенников с численностью животных сложная и может принимать противоположную направленность в зависимости от вида животного и амплитуды колебаний численности.

Таблица 3.1.1. Средняя масса семенника у зимовавших самцов средней бурозубки по данным за 2006-2010 гг.

Месяц	n	Масса семенника	
		M±m	Min-Max
Конец июня	4	68,0±2,16	62-72
Июль	72	66,2±1,25	36-92
Август	31	66,1±2,17	47-94
Начало сентября	1	58	58

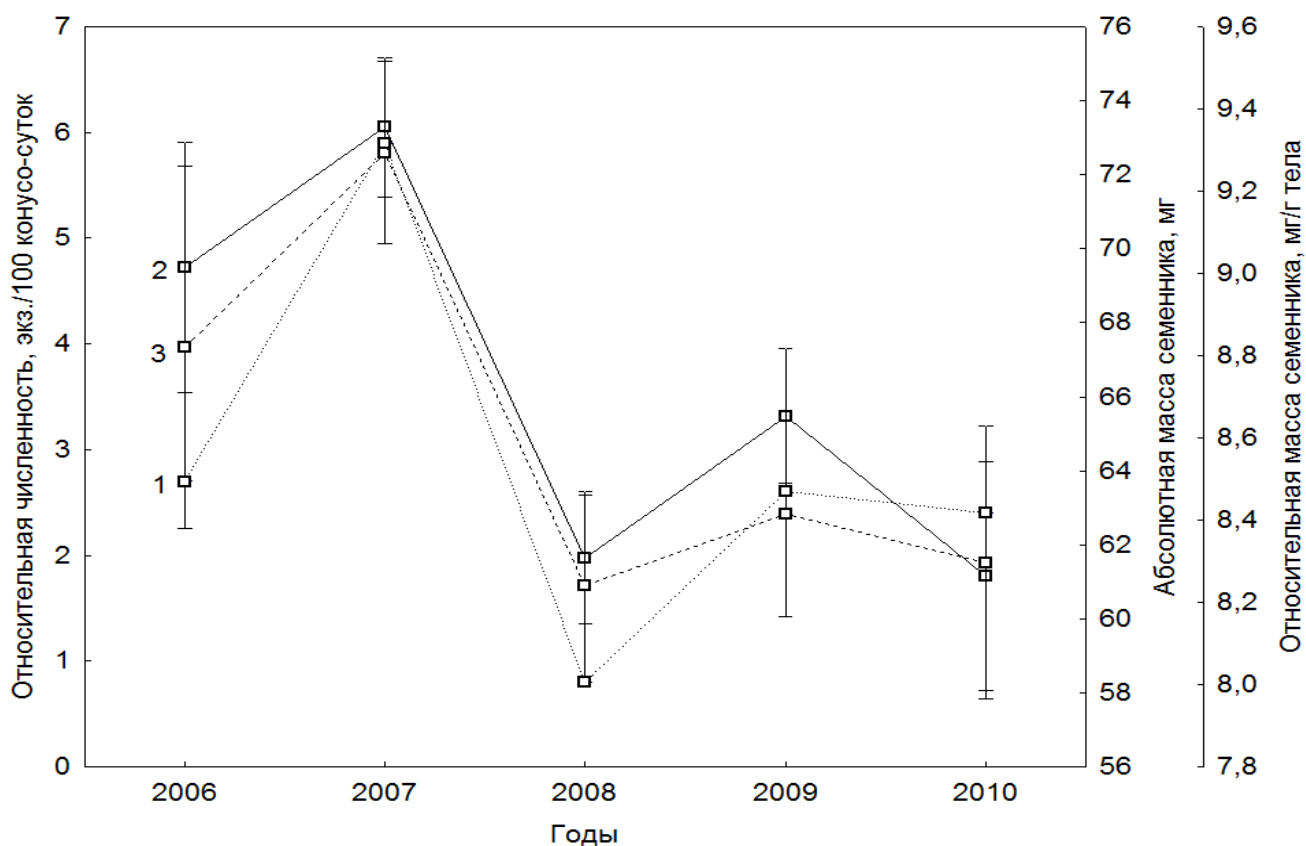


Рисунок 3.1.1. Относительная численность перезимовавших особей (1) и абсолютная (2) и относительная (3) масса семенника у взрослых самцов средней бурозубки в 2006-2010 гг.: горизонтальными линиями обозначены ошибки средних.

Положительная связь массы семенников с численностью животных объяснялась в рамках теории конкуренции спермы (Parker, 1970, 1990, цит. по: Long, Montgomerie, 2006, Klemme et. al., 2014). Самки многих видов в репродуктивный период спариваются с множеством самцов. И когда сперма двух или более самцов конкурирует за оплодотворение, успех этого оплодотворения будет зависеть от ряда черт эякулята (размер, морфология, подвижность сперматозоидов и пр.). Еще одним важным параметром успеха в конкуренции спермы может быть повышенный уровень продукции спермы. Таким образом, предполагалось, что изменчивость массы семенников в зависимости от численности животных может быть отражением интенсивности продуцирования спермы и являться ответом на уровень конкуренции за успешное оплодотворение самок (Long, Montgomerie, 2006, Klemme et. al., 2014).

Авторы исследования, выполненного на оленьих хомячках (*Peromyscus maniculatus*) (Long, Montgomerie, 2006) связывали увеличение массы семенников со способностью самцов к продуцированию большего количества спермы (увеличению ее содержания в эякуляте) в годы высокой плотности популяции. Однако авторами, исследовавшими факторы, способствующие репродуктивному успеху обыкновенной буроzubки (Stockley et al., 1996), связи массы семенников с количеством спермы выявлено не было. Хотя связь массы семенников с успехом в оплодотворении самок в природных условиях все же была установлена. Сопоставление относительного размера семенников у различных видов млекопитающих показало, что большая масса семенников связана с повышенной скоростью сперматогенеза, т. е. темпом продукции спермы (Ramm, Stockley, 2010). Это подтверждается исследованиями скорости сперматогенеза у землероек с разной массой семенников, наибольшей у полигамных видов (Parapanov et al, 2007, 2008, 2009). Возможно, что отмечаемая нами связь массы семенников с численностью средней буроzubки свидетельствует о большей скорости сперматогенеза у самцов при увеличенной плотности популяции. Повышенная скорость сперматогенеза в годы высокой численности могла бы способствовать успеху самцов в оплодотворении большего числа самок в период размножения. П.

Стокли с соавторами (Stockley et al., 1996), например, была выявлена связь массы семенника самцов обыкновенной бурозубки с числом перекрытия ими участков самок. Ускоренный темп производства спермы, таким образом, мог бы способствовать большему количеству спариваний для самцов в относительно короткий период размножения. С другой стороны, исследованиями на рыжей полевке (*Clethrionomys glareolus*), у которой абсолютная (но не относительная) масса семенников также была выше на пике численности по сравнению с популяционным ростом, было показано, что в годы высокой численности репродуктивные качества самцов по некоторым параметрам могут быть значительно ухудшены (Мамина, 2012). Таким образом, для понимания природы связи массы семенников с численностью перезимовавших животных требуются дополнительные исследования с более продолжительными рядами данных и детальным анализом.

Все взрослые самки в нашем материале были рожавшими (имели обсосанные соски) или беременными. В конце июня уже отлавливались особи, беременные во второй раз. В июле у всех пойманных самок данной половозрастной группы были эмбрионы и/или развитые молочные железы. В августе часть перезимовавших самок уже заканчивала кормление выводков (имела спавшиеся молочные железы) и не имела эмбрионов. Максимальное зарегистрированное количество выводков равнялось трем. За весь период исследований у семи перезимовавших самок были зафиксированы резорбирующиеся эмбрионы (у пяти по одному, у двух – по два).

По данным различных авторов, количество эмбрионов у самок разных видов бурозубок, в том числе и средней, постепенно убывает от весны к осени (хотя в мае данный показатель немного меньше, чем в июне), что, вероятно, является результатом ухудшения экологических условий и истощения самок, приносящих за лето несколько выводков (Попов, 1960; Юдин, 1962; Ивантер и др., 1974; Ивантер, 1975; Чернявский и др., 1978; Докучаев, 1979 а; Лямкин и др., 1982, 1985; Куприянова, 1984; Куприянова, Наумов, 1986; Sheftel, 1989; Нестеренко, 1999; Dokuchaev, 2005; Малышев, 2014). Хотя данная особенность также может

являться адаптивной стратегией, обеспечивающей максимальное выживание потомства (Докучаев, 1990; Dokuchaev, 2005), так как сроки выхода наибольшего количества молодых приурочены к месяцам с высоким обилием беспозвоночных. В нашем материале плодовитость перезимовавших самок также уменьшалась с конца июня к сентябрю (К.-W.: $H = 20,4$; $p = 0,0001$) (Табл. 3.1.2).

Таблица 3.1.2. Изменчивость величины выводка у зимовавших самок средней бурозубки по месяцам (2003-2010 гг.)

Месяцы	n	$M \pm m$	Min-Max
Конец июня	6	$9,0 \pm 0,26$	8,0-10,0
Июль	16	$7,4 \pm 0,18$	6,0-8,0
Август	20	$6,3 \pm 0,29$	4,0-8,0
Начало сентября	1	6,0	6,0
Итого	43	$7,1 \pm 0,21$	4,0-10,0

Имеются сведения, что плодовитость самок бурозубок в разные годы может изменяться в зависимости от численности животных. В годы низкой плотности популяции плодовитость оказывается наибольшей (Снигиревская, 1947; Попов, 1960; Ивантер и др., 1974; Ивантер, 1975; Докучаев, 1979 а, 1990; Рамазанова, 1983; Э. В. Ивантер, Т. В. Ивантер, 1984; Куприянова, 1984; Лямкин и др., 1985; Куприянова, Наумов, 1986). В годы высокой численности к тому же может понижаться процент перезимовавших самок с признаками беременности и лактации, что свидетельствует о меньшей интенсивности размножения в популяции и более ранних сроках его окончания (Снигиревская, 1947; Ивантер и др., 1974; Куприянова, Наумов, 1986; Sheftel, 1989). В нашем материале связи разовой плодовитости перезимовавших самок с плотностью популяции выявить не удалось ($r_s = -0,4$; $p > 0,05$), возможно, в связи с малой выборкой самок (43 в общей сложности) с известной величиной потенциального выводка. Процент

беременных и кормящих самок в совокупном материале по августу пиковых лет (2004, 2007, 2009 гг.) был достоверно меньшим ($p < 0,05$) в сравнении с таковым по годам со средней численностью (2003, 2006, 2010 гг.). В годы пика доля беременных и кормящих среди перезимовавших самок в августе в среднем составила 53,6% ($n = 28$), в годы средней численности – 81,8% ($n = 11$). Сравнения данного параметра с годами низкой плотности популяции провести не удалось из-за малого количества материала по взрослым самкам.

Многими авторами также отмечалось, что плодовитость животных, и бурозубок в частности, увеличивается на периферии ареала, особенно северной его части (Шварц, 1963; Ивантер, 1975; Докучаев, 1980 б, 1990; Ревин и др., 1988; Вольперт, Шадрина, 2002; Dokuchaev, 2005), что, вероятно, является механизмом компенсации их повышенной гибели в связи с менее благоприятными условиями обитания. Интересными являются данные В. Н. Большакова с соавторами (1996), демонстрирующие, что плодовитость бурозубок увеличивается и с продвижением в горную местность, где условия также экстремальные, а численность зверьков низка. Н. Е. Докучаевым (1979 б, 1990) приводятся данные, свидетельствующие, что на Крайнем Северо-Востоке Азии плодовитость перезимовавших самок средней бурозубки выше, чем во многих других частях ареала данного вида и составляет в среднем 8,6 эмбрионов на Омолоне и 7,5 эмбрионов на Челомдже. Для сравнения автор, ссылаясь на различные литературные источники, приводит данные по плодовитости этого вида в других регионах (Южная Якутия – 5,0; Алтае-Саянская горная страна – 5,8; побережье Охотского моря у пос. Аян и на Енисее – 5,9; Верхняя Лена – 6,0; Алтай – 5,4; Средняя Сибирь, Забайкалье и Прибайкалье – 6,5; Амурская область – 6,7; Татария, Западная Сибирь и о-в Хоккайдо – 7,0; Башкирия и Южный Урал – 7,1; Карелия – 7,5). В Сеймчано-Буюндинской впадине величина выводка в июле-августе оказалась лишь немного меньшей по сравнению с другими участками Крайнего Северо-Востока Азии (Табл. 3.1.3). Различия оказались недостоверными как в сравнении с Омолоном (М.-W.: $Z = 0,34$; $p > 0,05$), так и с Челомджой (М.-W.: $Z = 0,95$; $p > 0,05$). Таким

образом, наши материалы подтверждают факт увеличения плодовитости средней бурозубки в периферийных частях ареала.

Таблица 3.1.3. Плодовитость зимовавших самок средней бурозубки в июле-августе в бассейнах рек Буюнда (наши данные), Челомджа и Омолон (по: Докучаев, 1990)

Месяц	Буюнда		Челомджа		Омолон	
	n	M±m	n	M±m	n	M±m
Июль	16	7,4±0,18	16	7,9±0,40	11	7,7±0,59
Август	20	6,3±0,29	17	6,5±0,45	11	6,5±0,62
Итого	36	6,8±0,20	33	7,2±0,32	22	7,1±0,44

Некоторыми исследователями отмечалось участие самцов в размножении в год своего рождения (Вольперт, 1986; Ревин и др., 1988; Вольперт, Шадрина, 2002; Лямкин, 2004). На Крайнем Северо-Востоке Азии подобная особенность отмечалась в бассейне р. Челомджа, тогда как на Омолоне молодые самцы в размножении практически не участвовали (Докучаев, 1990; Dokuchaev, 2005). Самцы-сеголетки в районе нашего исследования в размножение практически не вступали. Большинство отловленных особей данной половозрастной группы имели неразвитые генеративные органы. Лишь в 2003, 2006 и 2009 гг. было поймано по одному молодому самцу с признаками участия в размножении. Масса двух семенников у этих особей равнялась 90, 90 и 92 мг соответственно.

Самки-сеголетки в районе наших исследований принимали участие в размножении во все годы (от 0,8 до 20,9%). В некоторых районах процент размножающихся самок данной возрастной категории находится в обратной зависимости от плотности популяции землероек-бурозубок в начале периода размножения (Долгов и др., 1968; Ивантер, 1975; Лямкин и др., 1982, 1985; Долгов, 1985; Kaikusalo, Hanski, 1985; Ревин и др., 1988; Sheftel, 1989; Докучаев,

1990; Лямкин, 2004; Dokuchaev, 2005; Черноусова, Толкачев, 2008). Впервые выявил зависимость доли участвующих в размножении сеголеток от численности популяции Г. Штайн (Stein, 1961, цит. по: Докучаев, 1990). В местности наших исследований динамика численности землероек-бурозубок носила циклический характер (см. главу по динамике численности). 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 (Табл. 3.1.4). Однако максимальный процент размножающихся самок-сеголеток наблюдался в годы средней численности (2003, 2006, 2010 гг.). Одной из возможных причин наблюдаемой меньшей доли участвующих в размножении самок-сеголеток в годы низкой численности в сравнении с годами средней численности может быть то, что для отлова зверьков мы использовали конуса. Данный тип ловушек чувствителен к подвижности особей, а самки в период беременности и вскармливания потомства ведут преимущественно скрытный малоподвижный образ жизни (Шефтель, 1983; Ивантер, Макаров, 2001). Но при условиях, препятствующих зверькам нормально произвести и вырастить потомство, их перемещения могут возрастать (Шефтель, 1983). Такие условия могут возникать с увеличением плотности популяции, когда значительная часть территории заселена и возрастает беспокойство самок особями своего и других видов. Однако большинство авторов, отмечавших максимальную долю участвующих в размножении сеголеток в годы наименьшей численности, для отлова животных также использовали конуса. Таким образом, причины данных отличий требуют дальнейших более детальных исследований. Нелинейная зависимость степени участия в размножении самок-сеголеток от численности средней бурозубки отмечалась также в Северо-Восточной Якутии (Вольперт, 1986). Автор этого исследования полагает, что доля участвующих в размножении молодых зверьков может зависеть не только от непосредственной плотности популяции, но и фазы популяционного цикла.

У трех молодых самок *S. caecutiens* в районе наших исследований были выявлены эмбрионы в состоянии резорбции (у одной самки - два, у двух – по одному резорбирующемуся эмбриону).

Таблица 3.1.4. Доля участвовавших в размножении самок-сеголеток средней бурозубки в 2003-2010 гг. в зависимости от численности

Годы	Популяционный цикл	Численность	n	% участвовавших в размножении
2003	I	Средняя	67	20,9
2004		Высокая	127	3,1
2005	II	Низкая	69	11,6
2006		Средняя	77	14,3
2007		Высокая	124	0,8
2008	III	Низкая	61	6,6
2009		Высокая	121	5,0
2010		Средняя	48	8,3

Примечание. n – количество обследованных молодых самок.

Величина выводка у самок-сеголеток также снижалась в более поздние месяцы исследований (Табл. 3.1.5), однако различия оказались недостоверными (К.-W.: $H = 4,0$; $p > 0,05$), по-видимому, вследствие меньшего количества материала по сравнению с перезимовавшими самками. В среднем за все годы плодовитость самок-сеголеток составила $7,2 \pm 0,24$ ($n = 23$) детенышей на самку, что сопоставимо с плодовитостью молодых самок в других районах Крайнего Северо-Востока Азии (Челомджа: $7,5 \pm 0,16$, $n = 49$; Омолон: $8,1 \pm 0,40$, $n = 15$ (Докучаев, 1990)). Различия в плодовитости между сеголетками и перезимовавшими самками в районе наших исследований были недостоверными (К.-W.: $H = 0,01$; $p > 0,05$).

Таблица 3.1.5. Изменчивость величины выводка у самок-сеголеток средней бурозубки по месяцам (2003-2010 гг.)

Месяцы	n	M±m	Min-Max
Конец июня	2	8,0±0,0	8,0-8,0
Июль	16	7,3±0,30	5,0-9,0
Август	5	6,4±0,40	5,0-7,0
Итого	23	7,2±0,24	5,0-9,0

Равнозубая бурозубка. По данным различных авторов, сроки начала и окончания размножения у *S. isodon* несколько сдвинуты к осени. На Крайнем Северо-Востоке Азии (бассейн р. Челомджа) самцы становятся готовыми к оплодотворению самок лишь с мая, что гораздо позже, чем у других видов бурозубок (Докучаев, 1990; Dokuchaev, 2005). Спаривание происходит в основном в третьей декаде мая, первые сеголетки встречаются в уловах с начала июля. Подобная особенность отмечалась и для других регионов (Юдин, 1971; Ивантер и др., 1974; Ивантер, 1975; Глотов и др., 1978; Ревин и др., 1988). Хотя по данным из Рязанской Мещеры (Дидорчук, 2010) и Приморья (Нестеренко, 1999), размножение у данного вида начинается в конце апреля, и выход молодых приурочен к июню. Второй раз самки спариваются сразу после рождения первого помета (конец июня – начало июля). Сроки третьей беременности, как и у других видов бурозубок, сильно варьируют (в основном – август, сентябрь). Общий период размножения в условиях Северного Приохотья составляет 4,5 месяцев. Плодовитость снижается от июня к сентябрю и от первой беременности к третьей (Докучаев, 1990). Размер выводка зимовавших самок в среднем равен 7,7. Плодовитость равнозубой бурозубки довольно стабильна на большом протяжении ее ареала (Докучаев, 1990). Самцы-сеголетки участия в размножении не принимают. Самки-сеголетки в размножение вступают редко. Хотя для Зейского заповедника (Амурская область) отмечалось, что в размножение вступают примерно 15% молодых самок (Бромлей и др., 1984).

В наших материалах все отловленные перезимовавшие самцы имели развитые генеративные органы и наличие активного сперматогенеза (Табл. 3.1.6).

Таблица 3.1.6. Средняя масса семенника у зимовавших самцов равнозубой бурозубки по данным за 2006-2010 гг.

Месяц	n	Масса семенника	
		M±m	Min-Max
Июль	12	128,6±5,42	95-160
Август	4	115,8±7,55	104-137
Начало сентября	1	108	108

В июле все самки были беременными и/или кормящими. Часть перезимовавших самок уже была беременна во второй раз (имели эмбрионы и обсосанные соски). В августе часть самок уже закончила вскармливание потомства и не имела эмбрионов. По нашим материалам, плодовитость перезимовавших самок составила $8,3 \pm 0,89$ эмбрионов на самку ($n = 7$). Самцы-сеголетки в размножение не вступали. В некоторых регионах часть самок-сеголеток участвует в размножении (Ревин и др., 1988; Нестеренко, 1999; Вольперт, Шадрина, 2002). В районе наших исследований, как и в Северном Приохотье (Докучаев, 1990; Dokuchaev, 2005), самки-сеголетки в размножение вступали редко. За весь период исследований были пойманы всего две беременные с 9 и 8 эмбрионами и одна кормящая самка-сеголетка. Резорбция наблюдалась лишь у одной перезимовавшей самки в августе 2003 г. Количество резорбирующихся эмбрионов равнялось трем.

Крупнозубая бурозубка. Как на Северо-Востоке Азии, так и в других регионах начало спаривания у данного вида приходится на середину мая, и

первые сеголетки встречаются в уловах с конца июня (Тавровский и др., 1971; Вольперт, 1986; Ревин и др., 1988; Докучаев, 1990; Нестеренко, 1999; Вольперт, Шадрина, 2002; Dokuchaev, 2005; Андреев и др., 2006). Хотя в Барабинской низменности наиболее ранняя поимка молодой особи была произведена 25 мая, а в первой половине июня их регистрация в уловах – уже обычное явление (Глотов и др., 1978). За лето самки успевают произвести до трех выводков (Шварц, 1963; Глотов и др., 1978; Вольперт, 1986; Ревин и др., 1988; Нестеренко, 1999; Вольперт, Шадрина, 2002; Dokuchaev, 2005; Андреев и др., 2006). В некоторых районах часть прибылых самцов и самок вступает в размножение (Шварц, 1962; Глотов и др., 1978; Вольперт, 1986; Ревин и др., 1988; Панов, 1999; Вольперт, Шадрина, 2002). В бассейне р. Омолон самки-сеголетки этого вида в размножении участвуют редко, молодые самцы – вообще не размножаются (Докучаев, 1979 а, 1990). Тогда как на Челомдже молодые самки включались в репродуктивный процесс более активно, здесь участвовали в размножении и самцы-сеголетки, но редко (Докучаев, 1990; Dokuchaev, 2005).

Как и у других видов землероек, в районе наших исследований все отловленные взрослые самцы имели развитые генеративные органы и активный сперматогенез. Все пойманные в июле самки были беременные и/или кормящие, в августе часть самок закончила кормление и не имела эмбрионов. У перезимовавших самок в среднем было $5,8 \pm 0,43$ эмбрионов ($n = 21$), что меньше чем в других районах Крайнего Северо-Востока Азии (Омолон: 7,9, $n = 10$; Челомджа: 6,6, $n = 5$ (Докучаев, 1990)). Сеголетки с признаками участия в размножении нами отловлены не было. Во время наших исследований было поймано пять перезимовавших самок с резорбирующимися эмбрионами. У четырех самок было по два эмбриона в состоянии резорбции, у одной – один.

Бурая бурозубка. В литературных источниках данные по размножению данного вида весьма скудны. В бассейне р. Омолон самки *S. roboratus* приходят в состояние эструса в позднем апреле-мае (Dokuchaev, 2005). В Якутии начало размножения приурочено к маю, окончание - к сентябрю (Тавровский и др., 1971;

Вольперт, 1986; Ревин и др., 1988; Вольперт, Шадрина, 2002). В Верхнеангарской котловине (Северное Забайкалье) размножение у бурых бурозубок также начинается в апреле – начале мая, первые сеголетки появляются в отловах во второй декаде июня (Малышев, 2015). Перезимовавшие самки данного вида, как и у других бурозубок, способны приносить до трех приплодов (Тавровский и др., 1971; Нестеренко, 1999; Андреев и др., 2006; Малышев, 2015). В некоторых районах сеголетки этого вида вступают в размножение (Юдин, 1962, 1971; Вольперт, 1986; Ревин и др., 1988; Вольперт, Шадрина, 2002; Андреев и др., 2006; Малышев, 2015).

За весь период исследований было поймано всего четыре зимовавших самца с развитыми генеративными органами и активным сперматогенезом. Не было поймано не одной беременной самки. У всех трех обследованных зимовавших самок были обсосаны соски, одна была кормящей. Признаков участия в размножении среди сеголеток не наблюдалось.

Крошечная бурозубка. Крошечная бурозубка в пределах своего ареала является малочисленным видом (Ивантер, 1975; Лямкин, 1988; Ревин и др., 1988; Нестеренко, 1999), в связи с чем данные по размножению этого вида весьма ограничены. Беременные самки отлавливались с мая по конец августа (Юдин, 1962; Лямкин и др., 1985). Первые сеголетки встречаются в уловах с июня – июля (Юдин, 1962; Ивантер и др., 1974; Ивантер, 1975; Глотов и др., 1978; Лямкин, 1988; Ревин и др., 1988; Дидорчук, 2010; Бородин, 2014).

Все обследованные нами перезимовавшие самцы имели развитые генеративные органы и наличие активного сперматогенеза. Самцов-сеголеток с признаками участия в размножении выявлено не было. 18 июля 2003 г. была поймана беременная самка-сеголетка с шестью эмбрионами. Способность сеголеток *S. minutissimus* из ранних пометов включаться в размножение на Крайнем Северо-Востоке Азии отмечалась и ранее (Андреев и др., 2006). Однако участие в репродукции молодых особей этого вида – явление довольно редкое. По известным из литературы сведениям, кроме рассматриваемого региона,

единичные случаи участия в размножении сеголеток крошечной бурозубки отмечались лишь в Якутии (Ревин и др., 1988; Вольперт, Шадрина, 2002), в Центральной (Sheftel, 1989) и Восточной (Лямкин и др., 1985; Лямкин, 1988, 2004) Сибири. Пойманные в районе наших исследований две беременные перезимовавшие самки крошечной бурозубки имели 8 и 9 эмбрионов. Самка с подобной величиной потенциального выводка - девятью эмбрионами была отловлена в Центральной Сибири (Sheftel, 1989). В южной тайге Средней Сибири была поймана самка с 7 эмбрионами (Юдин, 1971). В Северном Забайкалье и Прибайкалье плодовитость перезимовавших самок составила в среднем 7,5 эмбрионов на самку (Лямкин, 2004). В Предверхоянье была поймана самка с восьмью эмбрионами (Ревин и др., 1988). По некоторым другим регионам приводятся данные о меньшей плодовитости. На юге Дальнего Востока у двух самок было по четыре эмбриона, у одной – пять (Нестеренко, 1999). В Зейском заповеднике (север Амурской области) у одной самки также было отмечено 5 эмбрионов (Бромлей и др., 1984). В Карелии была поймана одна самка с 4 эмбрионами (Строганов, 1949, цит. по: Ивантер, 1975). В Западной Сибири величина выводка равна четырем-пяти (Юдин, 1962, 1971).

Таким образом, на примере средней бурозубки (по которой имелось наибольшее количество материала) было выявлено, что некоторые репродуктивные характеристики в популяции проявляют определенную связь с ее плотностью. В частности, в годы пика численности уменьшается доля участвующих в размножении самок-сеголеток. В августе в эти годы понижается процент беременных и кормящих среди перезимовавших самок, что, по-видимому, свидетельствует о более ранних сроках окончания размножения при повышенной численности животных. Это подтверждает мнение многих других исследователей о том, что репродуктивные особенности в популяции являются довольно лабильными, а их изменчивость выполняет функцию регуляции численности мелких млекопитающих. В тоже время отмечаемой некоторыми другими авторами связи разовой плодовитости с плотностью популяции нами выявлено не было. Самцы-сеголетки всех видов бурозубок участия в

размножении практически не принимали во все годы. Наши данные подтверждают выводы других авторов, что плодовитость самок уменьшается с течением лета, а на периферии ареала (по отношению к центральной части) величина выводка увеличивается. Следовательно, изменчивость в плодовитости, по всей видимости, имеет адаптивное значение, способствующее успешному существованию бурозубок в различных условиях окружающей среды.

3.2. Половозрастная структура

Известно, что изменения таких популяционных характеристик, как половая и возрастная структура существенным образом влияет на интенсивность репродукции, а соответственно на численность популяции и ее изменение во времени (Шилов, 1998).

Средняя бурозубка. Возрастной состав средних бурозубок представлен на рисунке 3.2.1. Во все годы как в июле, так и в августе преобладали молодые зверьки (в среднем: июль – 74,4%, август – 88,8%), что согласуется с результатами других исследователей (Ивантер и др., 1974; Ивантер, 1975; Докучаев, 1979 а, 1990; Ревин и др., 1988; Большаков и др., 1996; Вольперт, Шадрина, 2002; Малышев, 2014). Хотя на юге Дальнего Востока в июле сеголетки *S. caecutiens* составляют лишь 30-45% (Нестеренко, 1999). В межгодовом отношении процент молодых зверьков в июле находился в положительной связи с численностью перезимовавших особей в том же месяце, хотя коэффициент корреляции оказался недостоверным ($r_s = 0,6$; $p = 0,09$), возможно, вследствие относительно непродолжительного временного ряда (Рис. 3.2.2). Доля сеголеток в августе, напротив, находилась в обратной зависимости от июльской численности взрослых зверьков ($r_s = -0,8$; $p < 0,05$). Данная особенность, по-видимому, связана с тем, что при высокой весенней численности перезимовавших зверьков наибольшая интенсивность размножения приурочена к началу летнего периода, и окончание репродуктивного периода в эти годы происходит относительно рано (Дунаева, 1955; Межжерин, 1960; Попов, 1960;

Юдин, 1962; Докучаев, 1979 а; Шилов, 1991). При этом в конце репродуктивного сезона может существенно понижаться выживание молодых (Шилов, 1991). В годы высокой плотности популяции к тому же значительно сокращается доля участвующих в размножении сеголеток, тогда как в годы низкой весенней плотности популяции нарастание численности происходит более медленными темпами, вступают в размножение самки-сеголетки, и пик расселения молодых зверьков приурочен к концу лета.

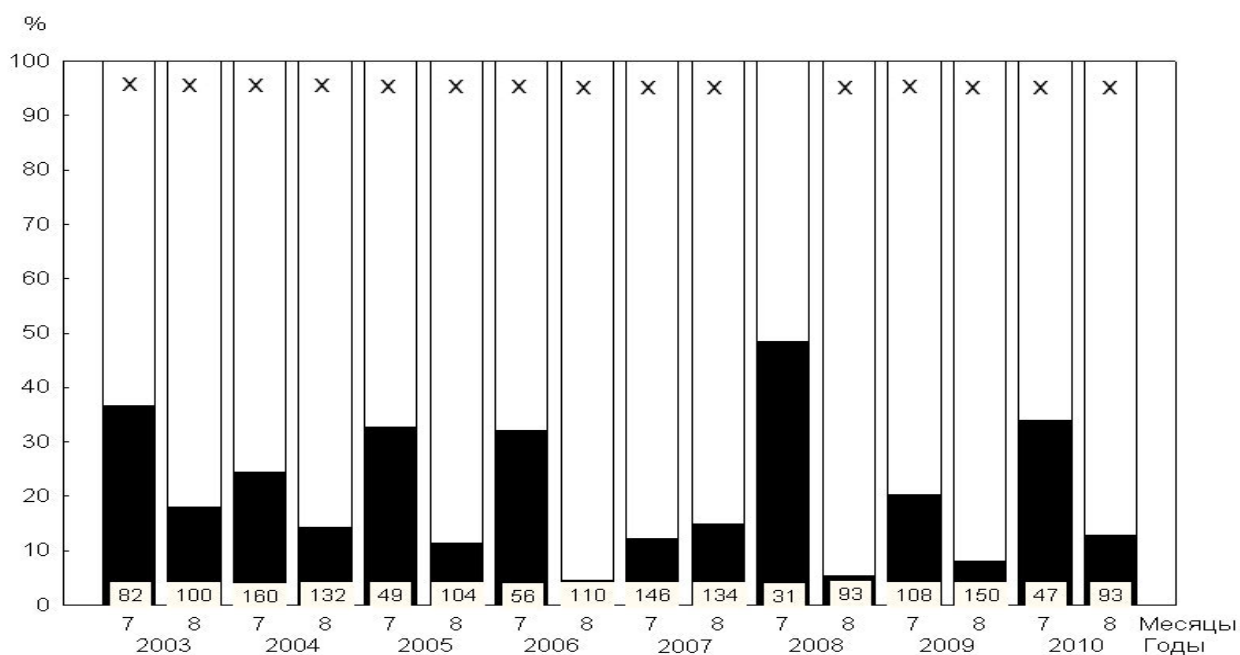


Рисунок 3.2.1. Возрастной состав средней бурозубки в июле-августе 2003-2010 гг.: черное – перезимовавшие особи, светлое – сеголетки; цифрами обозначено общее количество животных; X – достоверные различия ($p < 0,05$) по критерию χ^2 .

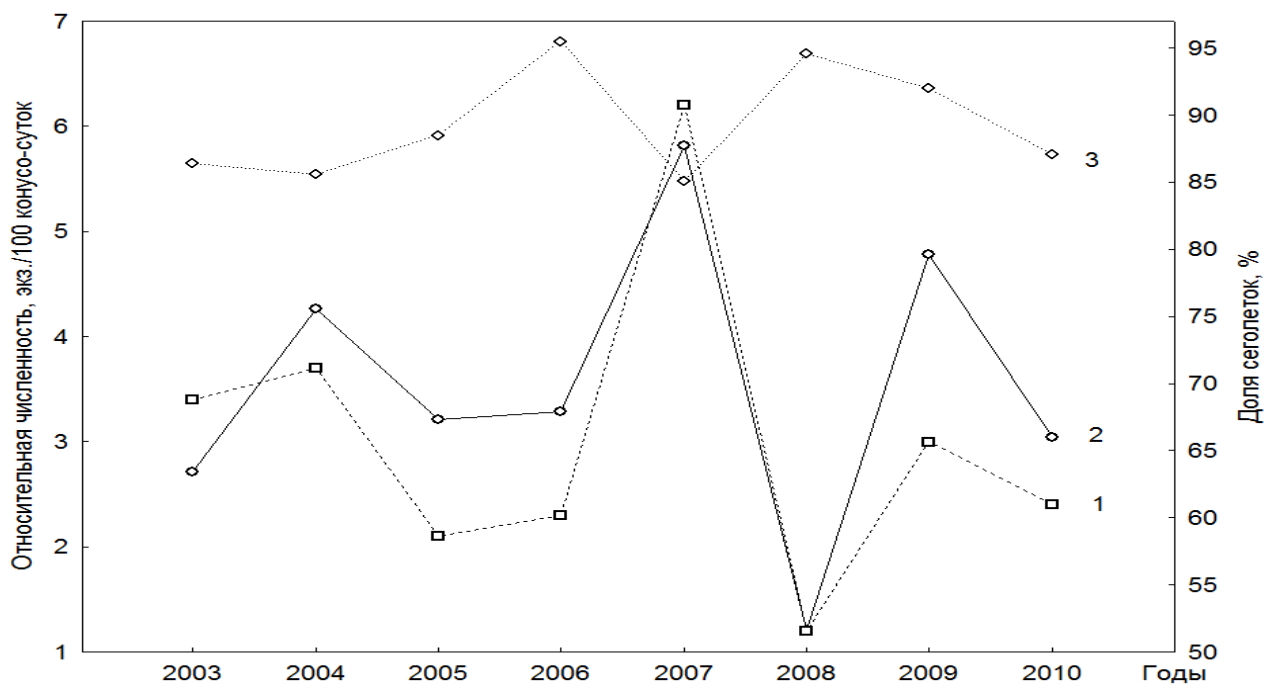


Рисунок 3.2.2. Численность перезимовавших средних бурозубок в июле (1) и доля сеголеток в июле (2) и августе (3) в 2003-2010 гг.

Соотношение полов у перезимовавших особей средней бурозубки в районе наших исследований представлено на рисунке 3.2.3. Можно видеть, что во все годы в июле достоверно преобладали самцы (в среднем 82,1%). В августе соотношение полов в данной возрастной группе более-менее выравнивалось, и различия, за исключением 2004 г. (больше самок) и 2010 г. (больше самцов), в этом месяце были недостоверны (в среднем: самцы – 54,4%, самки – 45,6%). Подобную особенность у бурозубок, и в частности *S. caecutiens*, отмечали и многие другие авторы (Снигиревская, 1947; Дунаева, 1955; Юдин, 1962; Buckner, 1969; Ивантер и др., 1974; Ивантер, 1975; Докучаев, 1979 а, 1990; Ревин и др., 1988; Большаков и др., 1996; Вольперт, Шадрина, 2002; Малышев, 2014; и др.) и связывали с тем, что взрослые самцы в период размножения обладают более высокой подвижностью, а также имеют значительно большие участки активности по сравнению с самками (Юдин, 1962; Ивантер, 1975; Moraleva, 1989; Ивантер, Макаров, 1994, 2001; Щипанов и др., 2001; Олейниченко и др., 2006, 2007; Олейниченко, 2009), в результате чего чаще попадают в ловушки. В связи с большей подвижностью гибель самцов от хищников и других факторов в летние

месяцы оказывается значительной, и к концу периода размножения их доля сокращается. Самцы к тому же, возможно, подвержены более раннему «старению» и отмиранию по сравнению с самками, в результате того, что их созревание происходит несколько раньше (Ивантер и др., 1974; Ивантер, 1975; Докучаев, 1990; Dokuchaev, 2005). Практически все самки в середине летнего периода являются беременными и/или вскармливают потомство, в связи с чем придерживаются определенной территории. В конце летнего периода, после окончания размножения самки становятся более подвижными и чаще попадают в ловушки. В результате всего этого и наблюдается резкое смещение соотношения полов в сторону самцов в июле и выравнивание его к концу летнего периода.

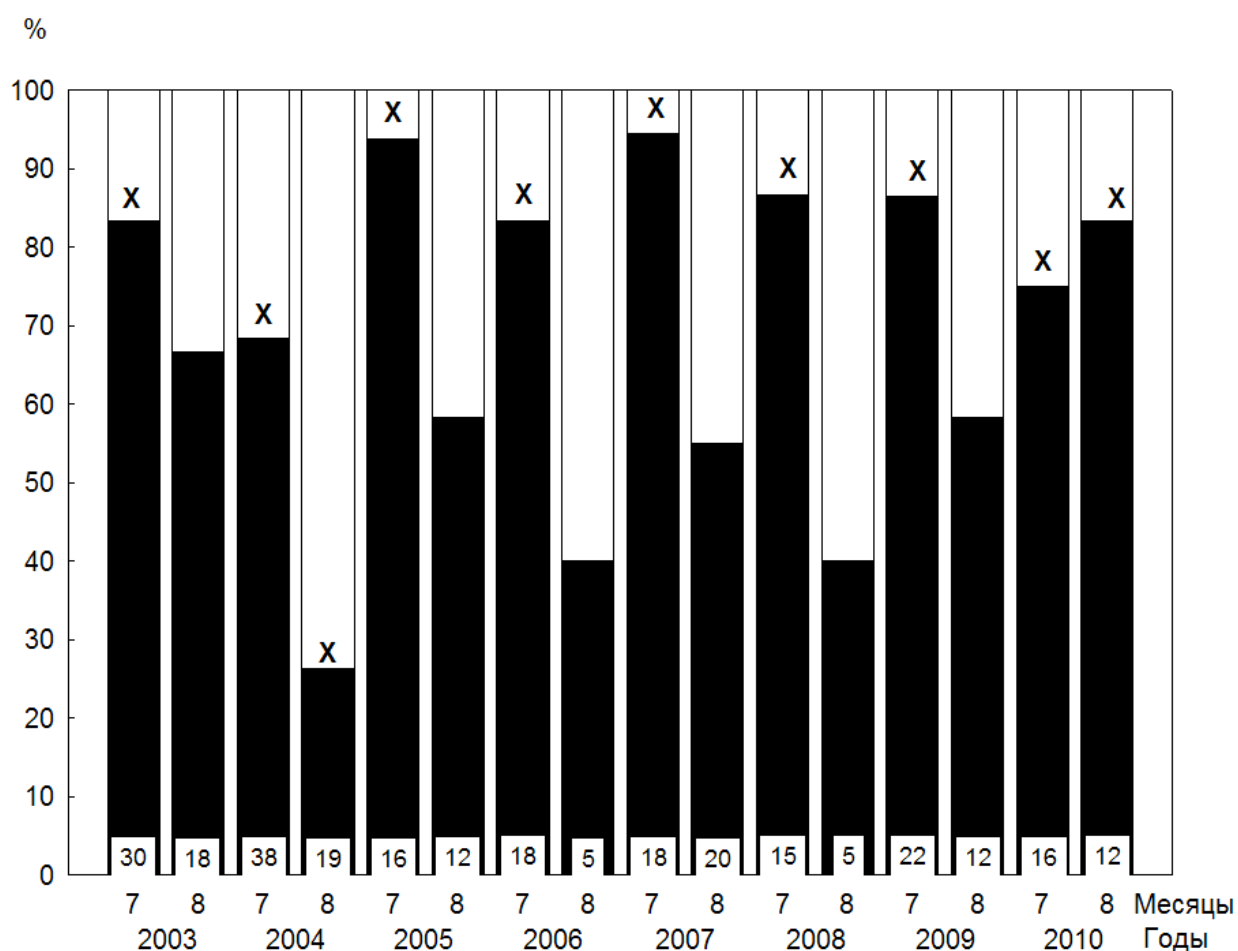


Рисунок 3.2.3. Соотношение полов у зимовавших средних бурозубок в июле-августе 2003-2010 гг.: черное – самцы, светлое – самки; цифрами обозначено общее количество животных; X – достоверные различия ($p < 0,05$) по критерию χ^2 .

Известно, что различия в соотношении полов у средних бурозубок между годами могут находиться в зависимости от численности животных. В некоторых популяциях средней бурозубки в годы низкой численности преобладают самцы, в годы высокой численности - самки (Sheftel, 1989). На Крайнем Северо-Востоке Азии подобная особенность отмечалась в бассейне р. Омолон, тогда как в Северном Приохотье данная закономерность выявлена не была (Докучаев, 1990). Для обыкновенной бурозубки в других регионах наблюдалась обратная зависимость – самцы преобладали в годы высокой численности, самки – в годы низкой (Ивантер и др., 1974; Ивантер, 1975; Куприянова, Калинин, 1986; Mažeikytė, 2009). В нашем материале выявить зависимости доли самцов среди взрослых особей от численности перезимовавших животных в начале летнего периода не удалось как для июля ($r_s = -0,2$; $p > 0,05$), так и для августа ($r_s = -0,01$; $p > 0,05$) (Киселев, 2012 д). В соотношении полов среди сеголеток достоверных различий выявлено не было. Во все годы как в июле, так и в августе, количество самцов и самок было примерно одинаковым (Рис. 3.2.4). В среднем за 2003-2010 гг. доля самцов составила в июле 49,2%, в августе 50,7%. Это отличает район наших исследований от другой обследованной континентальной части Крайнего Северо-Востока Азии (р. Омолон), где среди сеголеток самцы достоверно преобладали над самками (Докучаев, 1990).

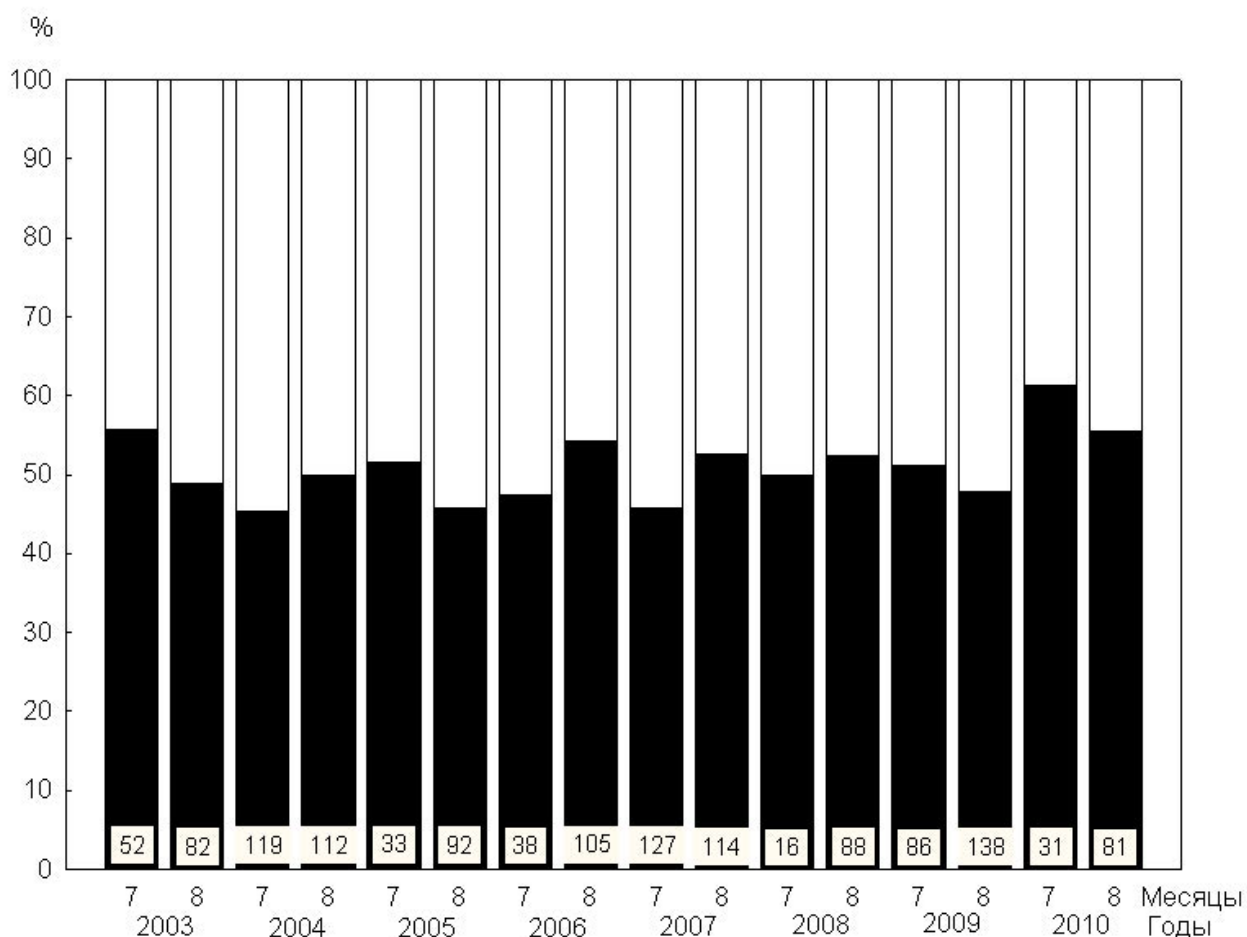


Рисунок 3.2.4. Соотношение полов у сеголеток средних бурозубок в июле-августе 2003-2010 гг.: черное – самцы, светлое – самки; цифрами обозначено общее количество зверьков.

Равнозубая бурозубка. Возрастной состав *S. isodon* в июле-августе характеризовался преобладанием сеголеток во все годы исследований (в среднем: июль – 80,9%, август – 90,4%) (Рис. 3.2.5), что согласуется с данными, полученными на материале из Северного Приохотья (Докучаев, 1990). Различия были недостоверны лишь в июле 2003, 2005, 2006 гг., а также в июле-августе 2008 г. (вероятно из-за малого количества обследованных в этот год животных).

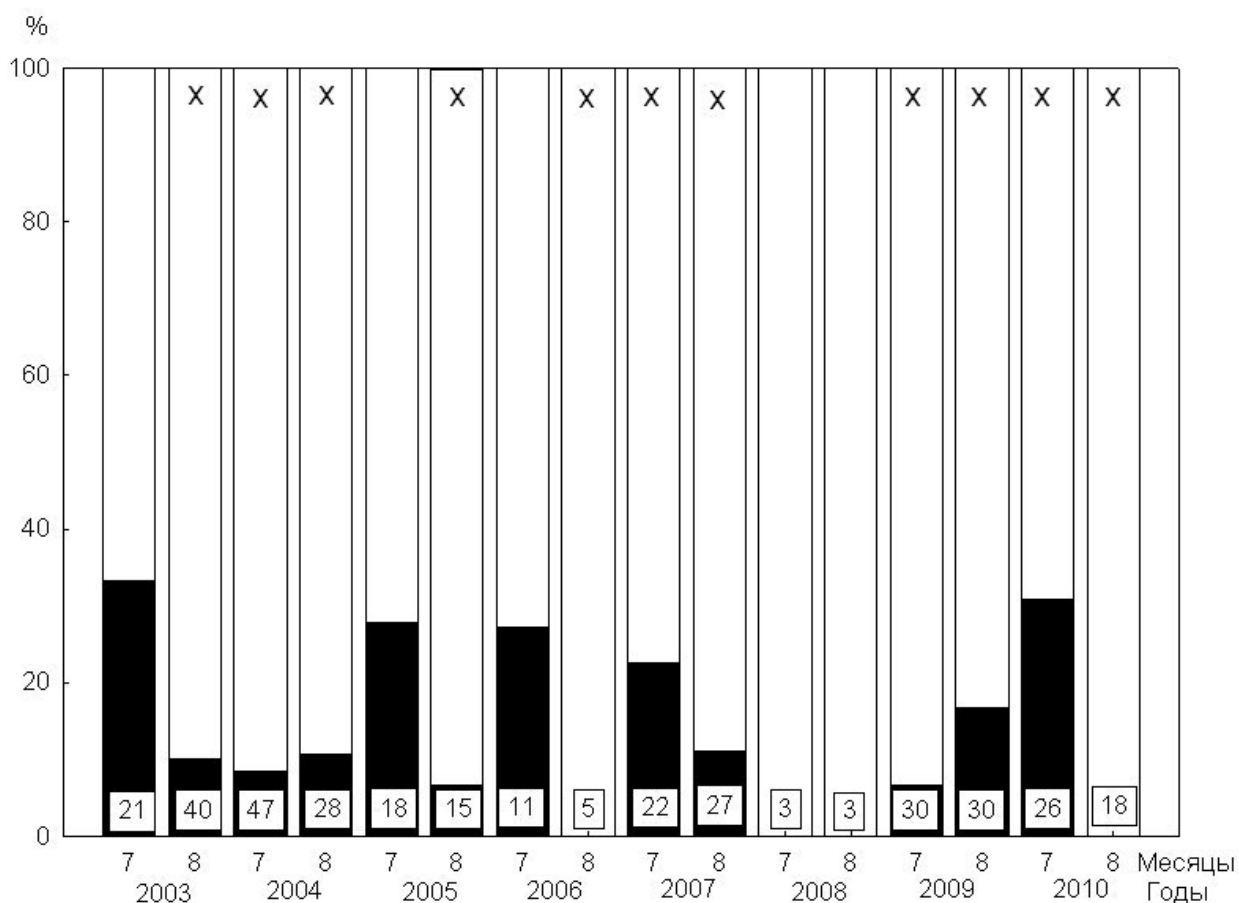


Рисунок 3.2.5. Возрастной состав равнозубой бурозубки в июле-августе 2003-2010 гг.: черное – перезимовавшие особи, светлое – сеголетки; цифрами обозначено общее количество животных; X – достоверные различия ($p < 0,05$) по критерию χ^2 .

В июле, также как и у средней бурозубки, среди взрослых животных преобладали самцы (в среднем 78,8%, $p < 0,05$ ($n = 33$)). В августе соотношение полов в данной возрастной категории выравнивалось, и в среднем за все годы доля самцов в этом месяце составила 50% ($n = 16$). В отдельности по годам выявление различий в соотношении полов среди перезимовавших особей не представляется возможным, вследствие небольшого количества материала. Соотношение полов среди сеголеток во все годы как в июле, так и в августе приближалось к 1:1, все различия были недостоверны (Рис. 3.2.6). В среднем доля самцов среди сеголеток была равна в июле 56,3% ($p > 0,05$), в августе – 54,6% ($p > 0,05$).

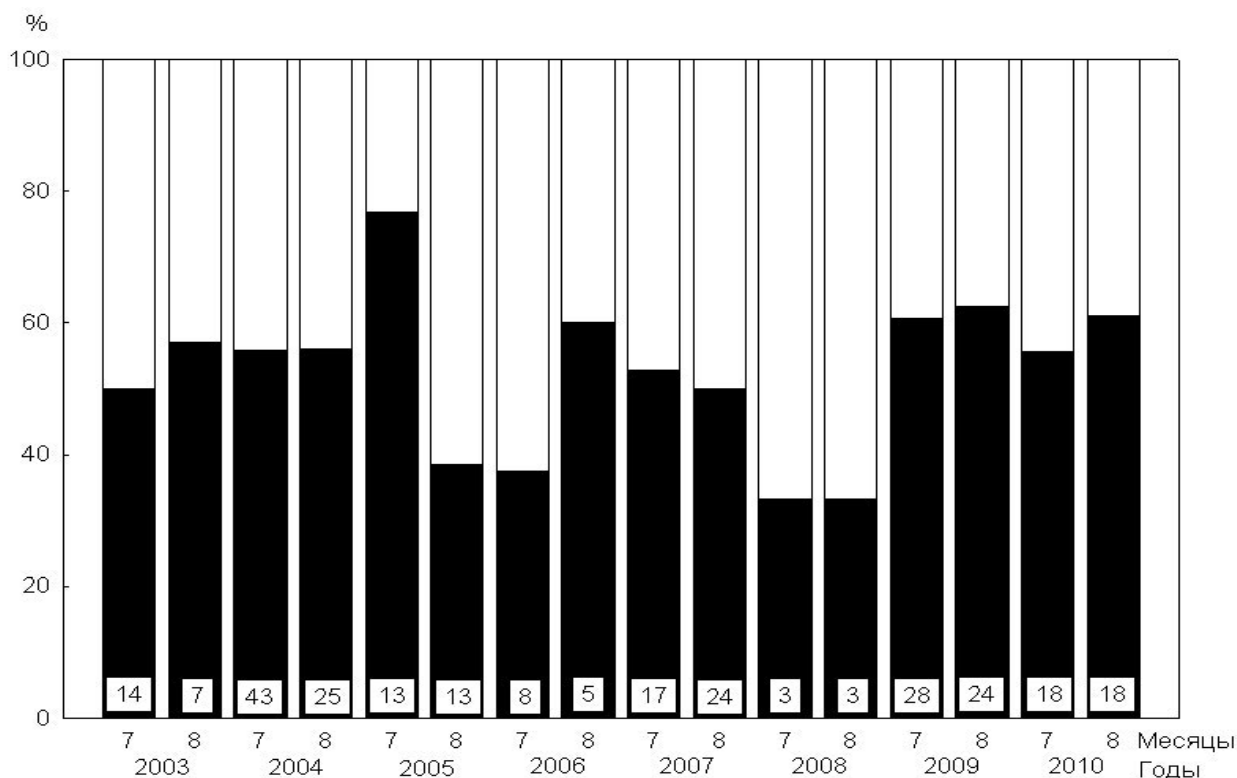


Рисунок 3.2.6. Соотношение полов у сеголеток равнозубых бурозубок в июле-августе 2003-2010 гг.: черное – самцы, светлое – самки; цифрами обозначено общее количество зверьков.

Крупнозубая бурозубка. Различия по соотношению возрастных групп были достоверными лишь в июле 2006 г. (преобладали перезимовавшие зверьки) и августе 2007, 2009 и 2010 гг. (преобладали сеголетки) (Рис. 3.2.7). В целом за все годы возрастной состав в июле характеризовался достоверным преобладанием перезимовавших зверьков (72,5%, $p < 0,05$), в августе – сеголеток (59,2%; $p < 0,05$). Следует отметить, что доля сеголеток у данного вида в летний период является низкой относительно других видов землероек-бурозубок. Подобная особенность отмечалась и в других районах Крайнего Северо-Востока Азии (Омолон и Челомджа (Докучаев, 1990)), а также в Якутии (Вольперт, Шадрина, 2002) и Барабинской низменности (Глотов и др., 1978). Однако в сравнении с бассейнами рек Омолон и Челомджа в районе наших исследований процент взрослых особей был еще больше (Табл. 3.2.1.). Такая низкая доля сеголеток может являться следствием более высокой смертности молодняка крупнозубой бурозубки вследствие конкурентных отношений с доминирующими видами

(Докучаев, 1990) и/или относительно низкой интенсивности размножения (Ивантер, 1975). Как отмечалось выше, средняя величина выводка самок равнялась 5,8, что является меньшим по отношению к другим видам бурозубок в районе исследований.

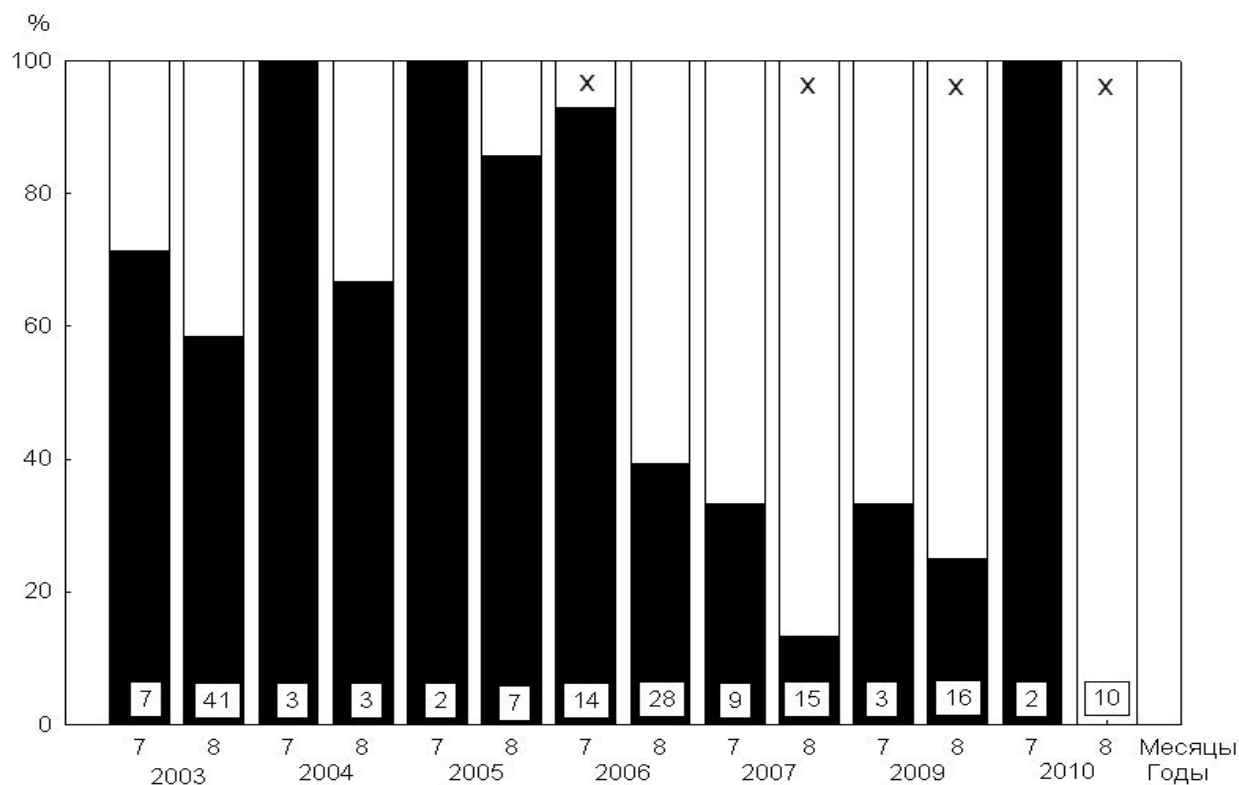


Рисунок 3.2.7. Возрастной состав крупнозубой бурозубки в июле-августе 2003-2010 гг.: черное – перезимовавшие особи, светлое – сеголетки; цифрами обозначено общее количество животных; X – достоверные различия ($p < 0,05$) по критерию χ^2 .

Таблица 3.2.1. Возрастной состав крупнозубой бурозубки в бассейнах рек Буюнда (наши данные), Челомджа и Омолон (по: Докучаев, 1990)

Месяцы	Буюнда		Челомджа		Омолон	
	п	%	п	%	п	%
Июль	<u>29</u>	<u>72,5</u>	<u>9</u>	<u>36,0</u>	<u>7</u>	<u>23,3</u>
	11	27,5	16	64,0	27	76,7
Август	<u>49</u>	<u>40,8</u>	<u>3</u>	<u>10,0</u>	<u>30</u>	<u>26,1</u>
	71	59,2	27	90,0	85	73,9
Итого	<u>78</u>	<u>48,8</u>	<u>12</u>	<u>21,8</u>	<u>37</u>	<u>24,8</u>
	82	51,2	43	78,2	112	75,2

Примечание. В числителе – перезимовавшие особи, в знаменателе – сеголетки.

По совокупным за все годы данным среди перезимовавших зверьков в июле преобладали самцы (79,3%, $p < 0,05$ ($n = 29$)), в августе – самки (77,6%, $p < 0,05$ ($n = 49$)). Среди сеголеток соотношение полов было близко к 1:1, достоверных отличий выявлено не было. В среднем за период исследований доля самцов среди молодых животных в июле составила 45,5% ($n = 11$), в августе – 47,9% ($n = 71$).

Бурая бурозубка. Сеголетки преобладали над перезимовавшими зверьками как в июле, так и в августе (70,6% и 83,3% соответственно), однако различия были достоверными ($p < 0,05$) лишь для последнего месяца. Вследствие малого количества материала, выявление различий в половой структуре перезимовавших особей не представляется возможным. Различия в соотношении полов среди сеголеток также были недостоверны.

Крошечная бурозубка. В среднем за все годы перезимовавшие зверьки в июле составляли 69,2%, в августе – 14,3%, однако различия были недостоверны. Достоверных различий в соотношении полов также выявлено не было.

Таким образом, возрастной состав землероек в июле-августе характеризовался достоверным преобладанием сеголеток у средней и равнозубой бурозубок. У бурой и крупнозубой бурозубок сеголетки достоверно преобладали над перезимовавшими особями лишь в августе. В июле у первого вида различия

были недостоверны, а у второго преобладали взрослые особи. У крошечной бурозубки в июле также преобладали перезимовавшие зверьки, в августе – сеголетки, но различия были недостоверны. Следует, однако, отметить, что в конуса отлавливается в основном нерезидентная часть популяции. И при отлове зверьков конусами и ловушками с приманкой (давилки, живоловки), данные по возрастному составу популяции могут несколько отличаться. Некоторыми исследователями отмечалось, что в конуса, в сравнении с давилками, попадает более молодая, расселяющаяся часть популяции (Шарова, 1980; Ельшин, 1988). В результате доля сеголеток среди животных, по данным учета конусами, оказывается выше, чем по данным учета давилками. С другой стороны, некоторыми авторами, напротив, отмечалась большая доля перезимовавших зверьков в конусах по сравнению с живоловками (Щипанов и др., 2003, 2008). В Мордовском заповеднике давилками отлавливались исключительно молодые особи бурозубок (Бородин, 1966, 1972).

На примере средней бурозубки (по которой имелось наибольшее количество материала) установлено, что связь с численностью животных в бассейне Верхней Колымы проявляет лишь возрастной состав популяции. Доля молодых зверьков в августе находится в обратной зависимости от июльской численности перезимовавших особей. В июле наблюдается тенденция к положительной связи пропорции сеголеток с численностью взрослых животных в том же месяце. Данная особенность, по всей видимости, отражает интенсивность репродукции в популяции. В тоже время отмечаемая многими авторами связь соотношения полов с численностью животных в районе наших исследований не проявлялась. Среди перезимовавших животных во все годы в июле преобладали самцы, в августе соотношение полов более-менее выравнивалось. Среди сеголеток соотношение полов было близко к 1:1. Это свидетельствует о том, что изменчивость в соотношении полов не имеет существенного значения в регуляции численности землероек-бурозубок в бассейне Верхней Колымы.

3.3. Динамика численности

Динамика численности животных и определяющие ее механизмы уже на протяжении нескольких десятилетий продолжают оставаться в центре внимания экологов. Несмотря на огромное количество публикаций, в данном вопросе до сих пор имеется множество пробелов. В настоящее время считается общепризнанным, что изменения численности мелких млекопитающих формируются под совокупным воздействием как эндогенных, так и экзогенных факторов. Однако влияние различных факторов на популяционную динамику животных неодинаково и может значительно варьировать в зависимости от географического местоположения популяций. Для решения вопросов, касающихся особенностей формирования популяционной динамики в конкретном районе, необходимы долгосрочные исследования. На сегодняшний день имеется значительное количество данных по результатам многолетних наблюдений за изменениями численности землероек-бурозубок, однако большинство из них относятся к Европе (Межжерин, 1960; Долгов и др., 1968; Skarén, 1972; Ивантер, 1978; Kaikusalo, Hanski, 1985; Sonerud, 1988; Henttonen et al., 1989; Балакирев и др., 2004; Korpimäki et al., 2005; Popov, 2005; Tast et al., 2005; Калинин и др., 2008; Дидорчук, 2009, 2010; Zub et al., 2012; Климов, 2013; Андрейчев, 2014; Гусева и др., 2014; Ивантер и др., 2014; и др.). Лишь немного работ посвящено многолетним исследованиям динамики численности бурозубок в Азии (Шефтель, 1985; Sheftel, 1989; Докучаев, 1990; Нестеренко, 1999; Сергеев и др., 2001; Виноградов, 2012). На Северо-Востоке Азии долгосрочный мониторинг динамики численности бурозубок (10 лет) проводился лишь в Северном Приохотье (Докучаев, 1990).

Средняя и равнозубая бурозубки. Материалы по динамике численности землероек-бурозубок в бассейне Верхней Колымы были представлены в ряде публикаций (Лазуткин и др., 2007; Киселев, Докучаев, 2011; Киселев, 2009, 2012 б; Киселев, Ямборко, 2014). Численность средней бурозубки достигала наивысших значений в лиственничнике (Рис. 3.3.1) (Киселев, 2008). Равнозубая

бурозубка в большинстве лет наблюдений была наиболее обильна в тополево-чозениевом лесу. Выявленное обстоятельство согласуется с данными по биотопическому распределению исследуемых видов землероек на территории Крайнего Северо-Востока Азии (Охотина, 1973; Юдин и др., 1976; Кривошеев и др., 1978; Чернявский и др., 1978; Чернявский, 1984; Докучаев, 1990; Позвоночные..., 1996; Андреев и др., 2006). Численность средней бурозубки по годам в исследуемых биотопах изменялась синхронно. Коэффициент ранговой корреляции Спирмена (r_s) между среднегодовыми показателями численности в лиственничном и тополево-чозениевом лесах оказался равным 0,9 ($p < 0,01$). Плотность популяции равнозубой бурозубки в разных биотопах изменялась не связано ($r_s = 0,0$; $p > 0,05$). Динамика численности доминирующих в районе исследований видов бурозубок носила синхронный характер (Рис. 3.3.1, 3.3.2). Коэффициент корреляции (r_s) между среднегодовыми показателями численности *S. caecutiens* и *S. isodon* был равен 0,8 ($p < 0,01$). Амплитуда колебаний, рассчитанная как отношение максимальной среднегодовой численности (2007 г.) к минимальной (2008 г.), составила 6 и 13 крат для средней и равнозубой бурозубок соответственно.

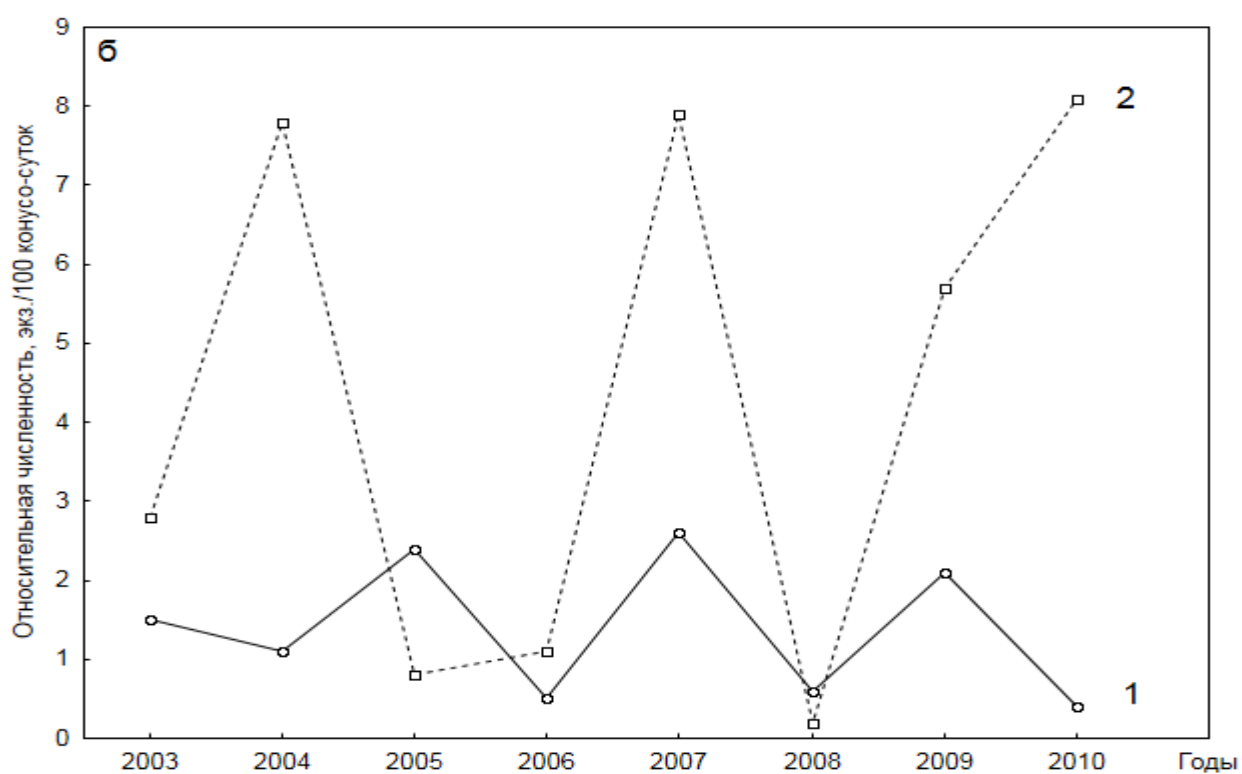
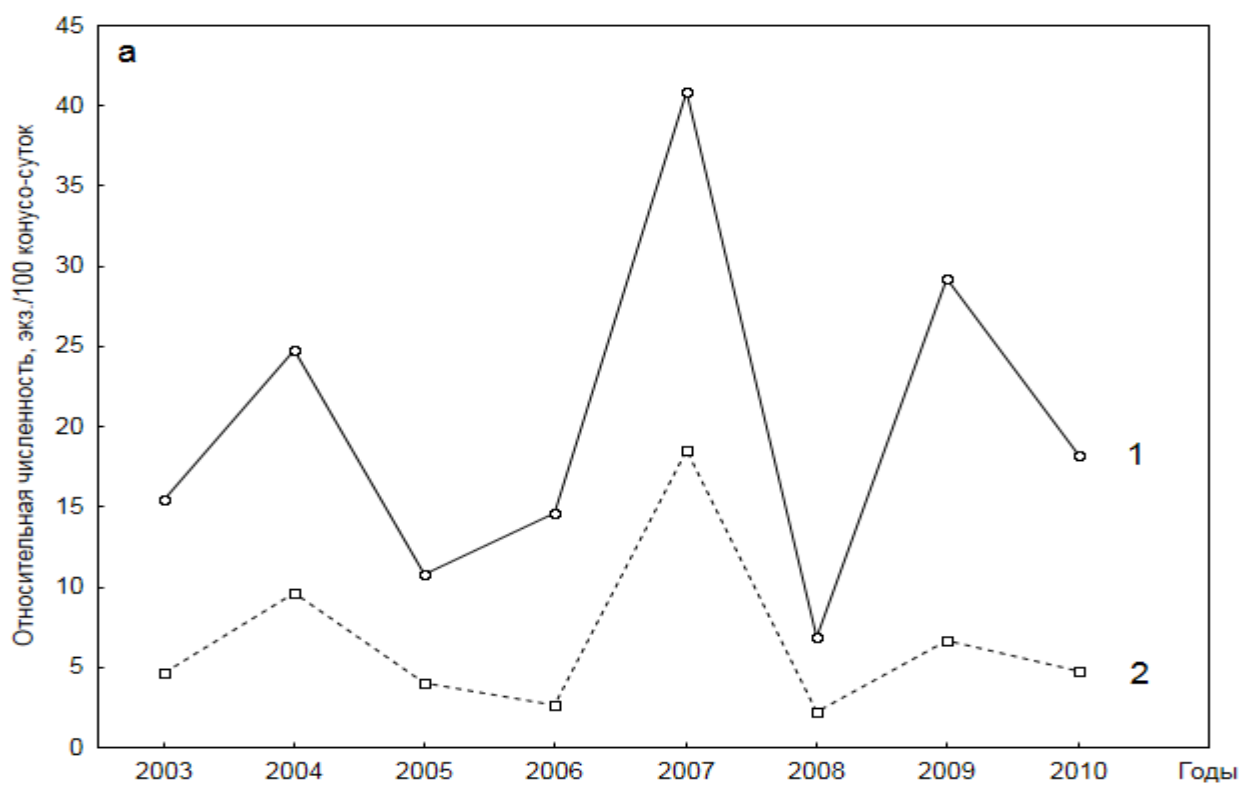


Рисунок 3.3.1. Динамика численности средней (а) и равнозубой (б) бурозубок в 2003-2010 гг. в лиственничнике (1) и тополево-чозениевом лесу (2).

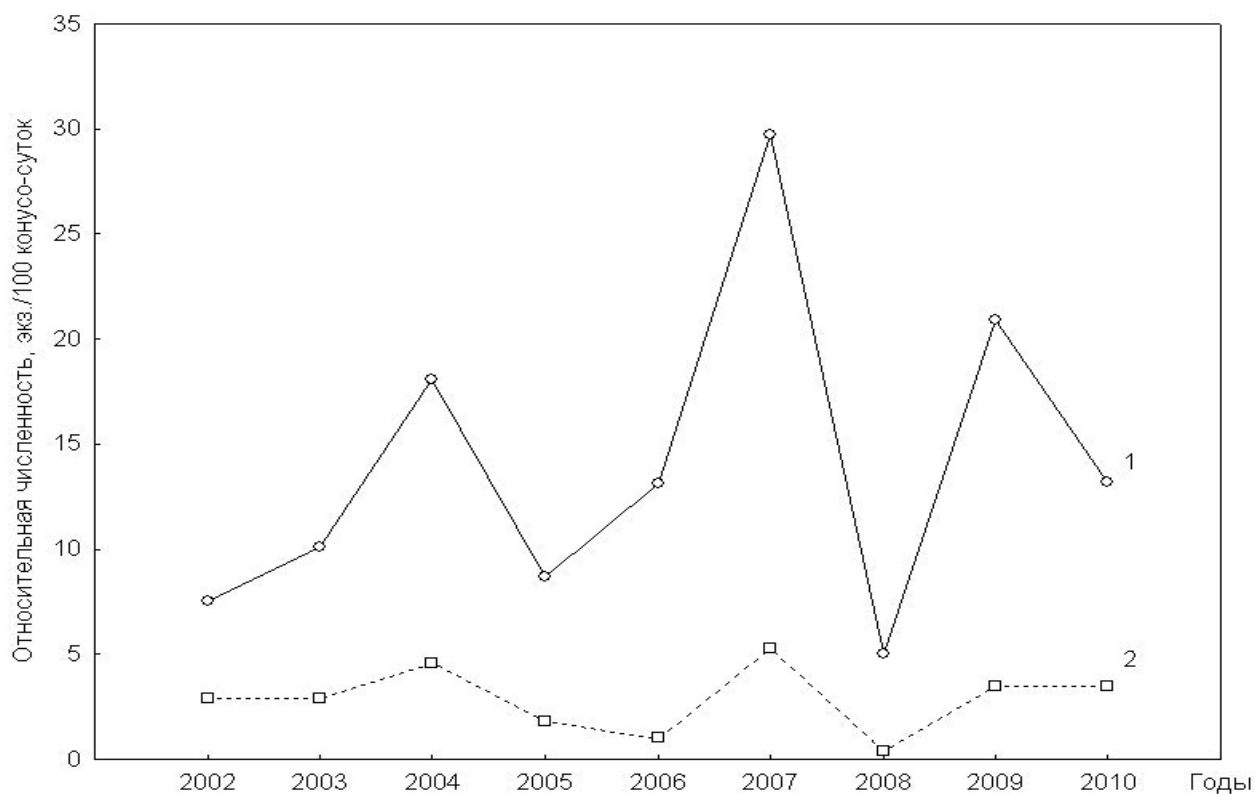


Рисунок 3.3.2. Динамика численности средней (1) и равнозубой (2) бурозубок в 2002-2010 гг. в среднем по двум биотопам (за 2002 г. данные по относительной численности предоставлены А. Н. Лазуткиным и А. В. Ямборко).

Согласно проведенному спектральному анализу динамика численности обоих видов бурозубок характеризовалась трехлетней цикличностью, о чем свидетельствуют пики спектральной плотности, расположенные в области частот, равной трем годам (Рис. 3.3.3). На рисунке 3.3.2 можно видеть, что в период с 2002 по 2010 гг. популяции обоих видов сформировали три следующих друг за другом цикла. Численность средней бурозубки в первые два цикла (2002-2004 и 2005-2007 гг.) характеризовалась последовательной сменой фаз депрессии, роста и пика. У равнозубой бурозубки как в первом (2002-2004 гг.), так и во втором (2005-2007 гг.) циклах по численности зверьков заметно выделялись лишь пиковые годы. Плотность популяции в годы предшествующие пиковым находилась на приблизительно одинаковом уровне. Третий цикл обоих видов землероек (2008-2010 гг.) отличался от двух предыдущих. Плотность популяции

S. caecutiens после депрессии 2008 г., минуя фазу роста, в 2009 г. достигла пикового значения, после чего произошел спад численности, и в 2010 г. она находилась около среднееголетнего уровня. Численность равнозубой бурозубки после депрессии 2008 г. также достигла высоких значений (2009 г.), однако осталась на таком же уровне и в 2010 г.

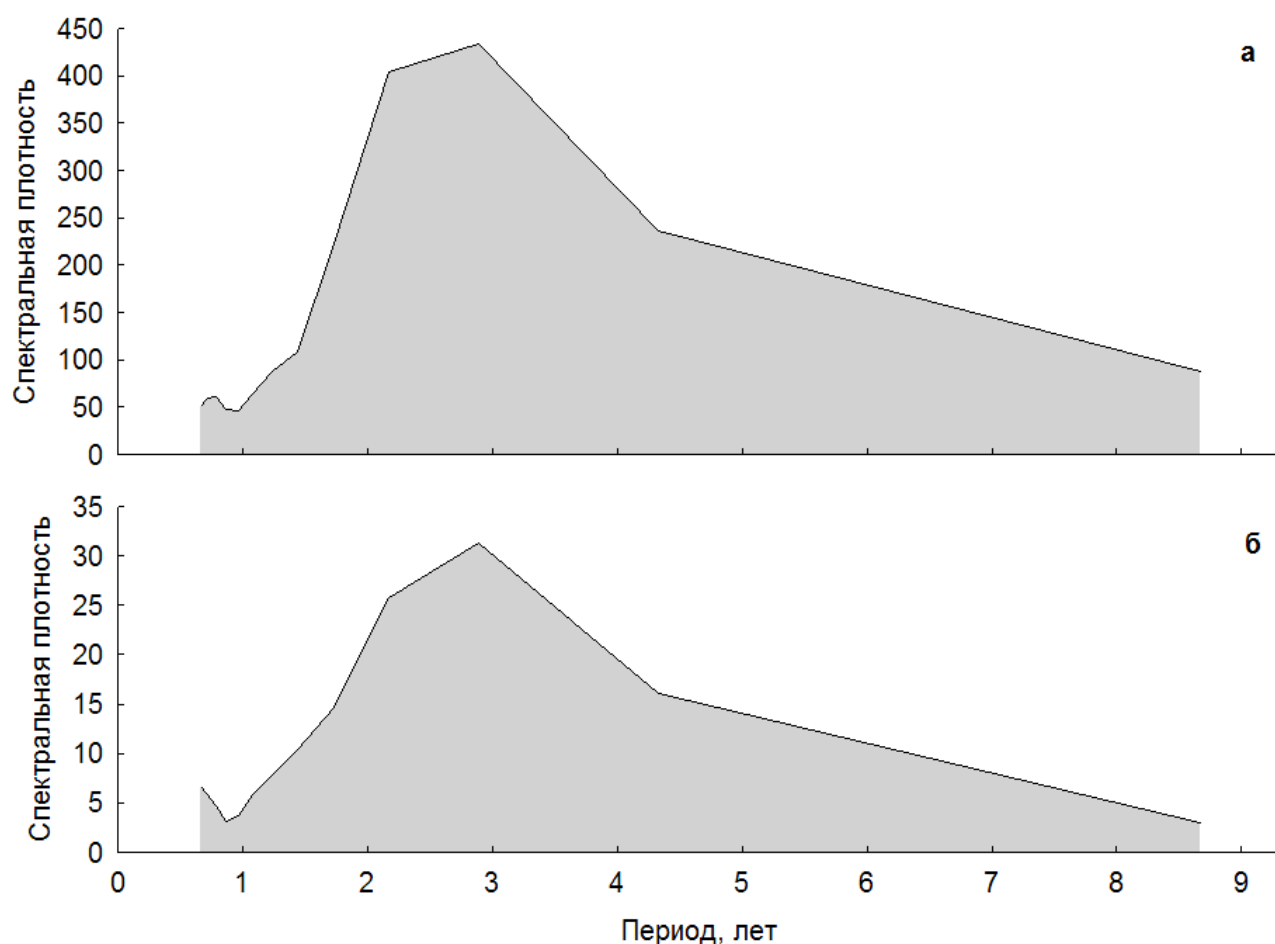


Рисунок 3.3.3. Спектры мощности рядов относительной численности популяций средней (а) и равнозубой (б) бурозубок.

Циклический характер динамики численности землероек-бурозубок отмечался и другими исследователями (Стадухин, 1979; Лабзин, Наумов, 1983; Шефтель, 1985; Sheftel, 1989; Korpimäki et al., 2005; Tast et al., 2005; Zub et al., 2012; Гусева и др., 2014). Высказывались предположения, что формирование регулярных циклов мелкими млекопитающими возможно лишь при относительно

стабильных благоприятных условиях окружающей среды (Sheftel, 1989; Шефтель, 2007; Захаров и др., 2011). В этом случае роль абиотических факторов снижается, и формирование динамики численности происходит под влиянием внутри- и межвидовых взаимодействий. Мы попытались установить основные факторы, влияющие на изменения численности зверьков в районе нашего исследования. Следует отметить, что выявление факторов регуляции популяционной динамики оказалось возможным только для средней бурозубки, по которой имелось достаточное количество материала. Однако синхронность колебаний численности *S. caecutiens* и *S. isodon* предполагает наличие сходных механизмов ее регуляции.

Одним из важных механизмов регуляции численности землероек-бурозубок является изменение репродуктивных характеристик особей, таких как плодовитость самок и участие в размножении сеголеток (Ивантер, 1975; Куприянова, 1978; Kaikusalo, Hanski, 1985; Sheftel, 1989; Докучаев, 1990). В главе по размножению отмечалось, что связь величины выводка самок с плотностью популяции в районе наших исследований выявлена не была. Самцы-сеголетки в размножение практически не вступали. Доля участвующих в размножении самок-сеголеток *S. caecutiens* проявила определенную связь с динамикой численности (но не *S. isodon*, самки-сеголетки которых в размножение вступали очень редко). При высокой плотности популяции количество размножающихся самок-сеголеток уменьшалось, хотя наибольшая их доля наблюдалась при средней численности. Тем не менее, несмотря на определенный вклад в величину прироста популяции, доля участвующих в размножении особей данной половозрастной категории отличалась не столь существенно, чтобы повлиять на ход динамики численности (в среднем: при низкой численности – 9,2%, при средней численности – 15,1%, при высокой численности – 3,0%). С другой стороны, была установлена прямая зависимость численности *S. caecutiens* в августе от численности перезимовавших зверьков в июле ($r_s = 0,8$; $p < 0,05$). Из этого следует, что плотность популяции бурозубок в конце периода размножения во многом определяется численностью перезимовавших животных. Подобная зависимость отмечалась и другими авторами (Попов, 1960; Докучаев, 1990; Калинин и др. 2008). Численность

перезимовавших особей, в свою очередь, зависит от численности животных в предшествующем году и их выживаемости в осенне-зимне-весенний период.

Землеройки-бурозубки имеют небольшой размер тела и экстремально высокий уровень обмена веществ (Morrison et al., 1959; Buckner, 1964; Vogel, 1976; Newman, Rudd, 1978; Taylor, 1998; Ochocińska, Taylor, 2005), вследствие чего находятся в значительной зависимости от факторов окружающей среды. Некоторыми исследователями отмечалось, что успех выживаемости данной группы насекомоядных значительно снижается в суровые, малоснежные зимы, когда зверьки оказываются подвержены воздействию низких температур (Формозов, 1948; Попов, 1960; Ивантер, 1975, 1978; Панов, Николаев, 1987; Дидорчук, 2010; Zub et al., 2012; Ивантер и др., 2014). Неблагоприятными для землероек также оказываются зимние паводки (Дидорчук, 2010) и оттепели, способствующие таянию снежного покрова и формированию в нем ледяных корок (Формозов, 1976; Solonen, 2006; Виноградов, 2012), которые препятствуют передвижениям зверьков. С другой стороны, имеются сведения, что смертность этих животных наиболее высока в переходные периоды (весна и осень), снижение численности бурозубок после сезонного максимума может начинаться уже в конце лета (Межжерин, 1960; Викторов, 1964; Бородин, 1974; Ивантер, 1975, 1978; Pernetta, 1977; Churchfield, 1980; Sheftel., 1989; Churchfield et al., 1995; Панов, 2001; Калинин, 2008; Калинин и др., 2008). Из весенних климатических условий особенно неблагоприятными оказываются заморозки, наступающие после разрушения снежного покрова (Ивантер, 1975, 1978; Sheftel, 1989; Панов, 2001; Zub et al., 2012). К повышенной смертности мелких млекопитающих в пойменных биотопах также могут приводить весенние паводки (Лавров, 1943; Формозов, 1948; Бородин, 1951; Маркина, 2010). Осеннюю гибель зверьков связывают с поздним установлением снежного покрова, когда снег ложится на уже глубоко промерзшую почву (Поддубная, 1991; Панов, 2001). Многими исследователями отмечалось, что значительное влияние на выживаемость зверьков оказывают плотностно-зависимые механизмы (Churchfield, 1980;

Шефтель, 1985; Henttonen et al., 1989; Sheftel, 1989; Калинин, 2008; Калинин и др., 2008).

Выше упоминалось, что для Сеймчано-Буондинской впадины – места проведения работ – характерен резко континентальный климат с теплым летом и очень морозной зимой (Клюкин, 1970). Установление устойчивого снежного покрова происходит относительно рано – в конце сентября – начале октября, сход снега – лишь в середине-конце мая. Средняя температура самого холодного месяца – января – в период наших исследований практически во все годы достигала отметки -40°C , однако температура под снегом, в непосредственных местах обитания зверьков, всегда имела более высокие значения (от $-8,0$ до $-25,2^{\circ}\text{C}$ в среднем по биотопам) (Лазуткин, 2011 а; Лазуткин и др., 2012). На данный показатель значительное влияние оказывают высота снежного покрова, наличие многолетней мерзлоты и удаленность от русла реки (Андреев, 1980). Поток тепла, идущий от воды, фильтрующейся сквозь толщу аллювия, способствует повышению температуры почвы по сравнению с окружающим воздухом. В результате вблизи русла рек многолетняя мерзлота отсутствует. Однако даже в удаленных от рек участках температура почвы существенно выше температуры воздуха (Докучаев, 1990). Данные обстоятельства оказывают благоприятное воздействие на существование мелких млекопитающих в суровых зимних условиях Крайнего Северо-Востока Азии. Малозначительными в связи с поздними сроками (по сравнению с более южными регионами) схода снежного покрова для зверьков оказываются весенние заморозки. Характерной особенностью континентальных районов региона к тому же является отсутствие в толще снега и на поверхности почвы ледяных корок, препятствующих нормальной жизнедеятельности зверьков. Горный характер рек СВА, присущий и р. Буонда, приводит к тому, что во время весенних паводков обильному затоплению подвергаются лишь пойменные острова и то не полностью (Докучаев, 1990).

Достаточно короткие сроки наших ежегодных работ (июль-август) не позволяют точно установить сезон, в котором смертность зверьков была наиболее высока. Для лесных полевков в районе наших исследований отмечена определенная связь выживаемости с зимними климатическими условиями (Лазуткин, 2011 а; Лазуткин и др., 2012), что свидетельствует о существенной гибели мелких млекопитающих в этот сезон в некоторые годы. Мы сопоставили выживаемость средней бурозубки с погодно-климатическими условиями в осенне-зимне-весенний период. Температура окружающего воздуха в определенные месяцы разных лет различалась не столь значительно (Лазуткин, 2011 а; Лазуткин и др., 2012) и не оказывала заметного влияния на выживаемость зверьков. Не значительными были и различия по датам установления, разрушения и схода снежного покрова (табл. 3.3.1.). В довольно больших пределах варьировала высота снежного покрова в зимний период. В прямой зависимости от уровня снега изменялись подснежные температуры (Лазуткин, 2011 а; Лазуткин и др., 2012). Самой малой высотой снежного покрова и, как следствие, самыми низкими подснежными температурами за период исследований отличались зимы 2004/2005 и 2005/2006 гг. (рис. 3.3.4). Температура под снегом самого холодного месяца – января в эти годы достигала $-25,2$ и $-24,7^{\circ}\text{C}$ соответственно. Выживаемость средних бурозубок в эти годы также была низкой. Максимальная выживаемость животных наблюдалась в 2003/2004, 2006/2007 и 2008/2009 гг., чему, возможно, способствовал высокий уровень снежного покрова. Однако в 2007/2008 и 2009/2010 гг. выживаемость бурозубок была низкой, несмотря на относительно благоприятные климатические условия. Этим осенне-зимне-весенним периодам предшествовало лето с высокой плотностью популяции, и низкая выживаемость бурозубок, по всей видимости, явилась следствием воздействия плотностно-зависимых механизмов. В 2004/2005 гг. высокая смертность животных, вероятно, оказалась результатом совокупного воздействия двух факторов – неблагоприятных климатических условий в зимний период и высокой плотности популяции в предшествующее лето.

Таблица 3.3.1. Даты установления, разрушения устойчивого снежного покрова и его схода в 2002-2010 гг. по данным метеостанции Сеймчан

Годы	Установление устойчивого снежного покрова	Разрушение снежного покрова	Окончательный сход снежного покрова
2002	11 октября	2 мая	12 мая
2003	14 октября	13 мая	22 мая
2004	6 октября	10 мая	19 мая
2005	5 октября	25 апреля	5 мая
2006	7 октября	30 апреля	8 мая
2007	11 октября	1 мая	9 мая
2008	9 октября	8 мая	16 мая
2009	7 октября	30 апреля	13 мая
2010	8 октября	6 мая	12 мая
В среднем	8 октября	3 мая	13 мая

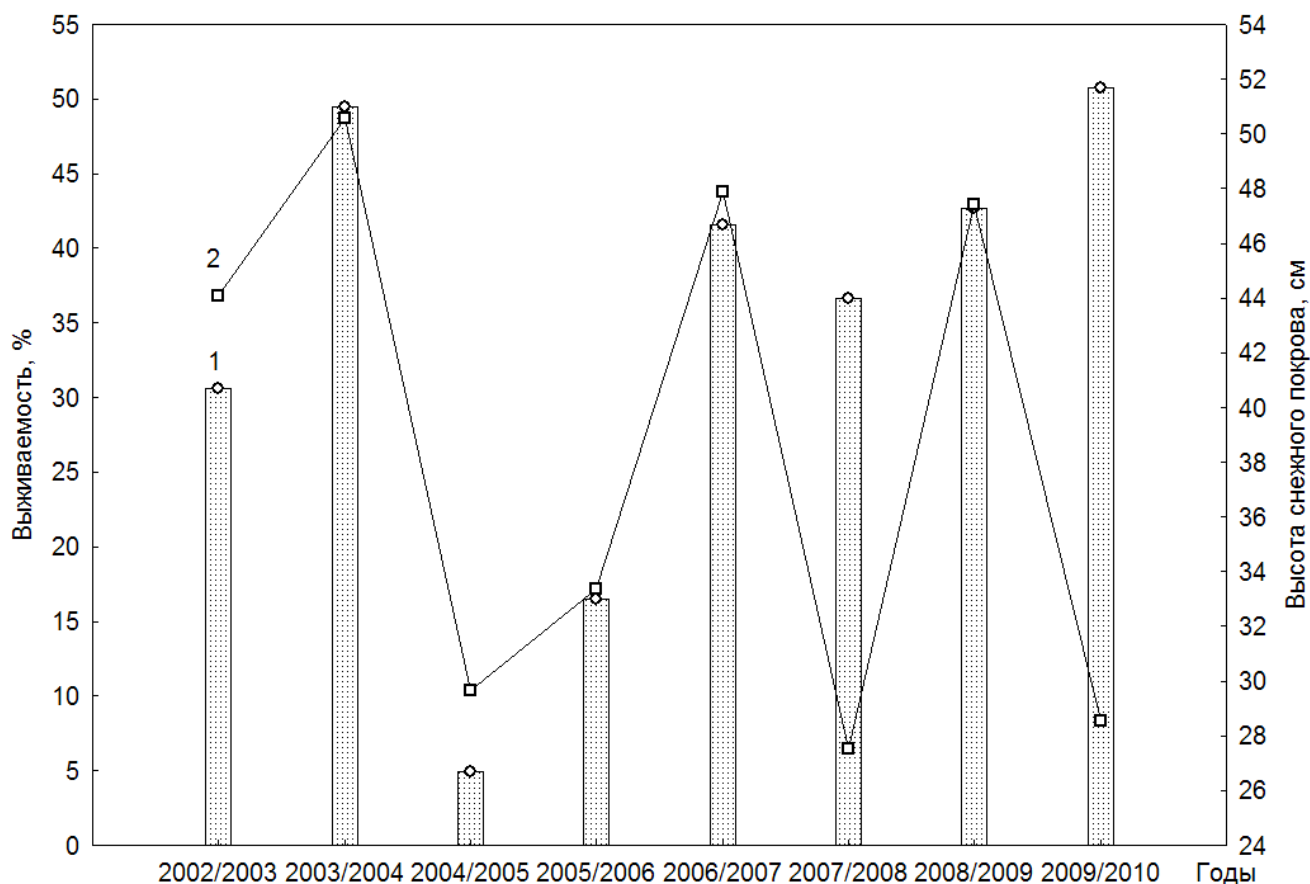


Рисунок 3.3.4. Средняя за декабрь-февраль высота снежного покрова (1) и выживаемость средних бурозубок (2) в 2002-2010 гг.

Таким образом, выживаемость бурозубок определялась с одной стороны высотой снежного покрова, с другой – плотностно-зависимыми механизмами. Последние, по-видимому, способствовали формированию циклической динамики численности бурозубок, так как депрессии численности наступали только после лет с пиковой плотностью популяции. В дальнейшем численность начинала расти до следующего пика. Воздействие погодно-климатических факторов, по всей видимости, лишь несколько увеличивало или уменьшало плотность популяции в различные годы, не нарушая при этом циклический характер динамики.

Падение численности после ее пика в циклических популяциях бурозубок, вероятно, происходит в результате конкуренции и повышенной стрессированности зверьков (Моралева, 1987; Sheftel, 1989; Zakharov et al., 1991,

1997). Некоторым подтверждением тому служит ухудшение физиологического состояния (см. следующую главу) животных в районе наших исследований с увеличением их численности. О том, что высокая численность оказывает негативное воздействие на зверьков, также может свидетельствовать снижение интенсивности репродукции в популяциях при пиковой плотности. При этом синхронные фазы депрессии численности у различных видов землероек-бурозубок, а также полевков рода *Myodes* (= *Clethrionomys*) (Лазуткин и др., 2007; Ямборко, Киселев, 2009) позволяют предполагать наличие не только внутри-, но и межвидовых взаимодействий в годы высокой численности зверьков. 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; Сергеев, Лучникова, 2002; Rychlik, 2005). Взаимодействия между питающимися беспозвоночными землеройками и растительноядными полевками 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).

Конкурентные отношения могут приводить к противоположным изменениям численности разных видов животных (Ивантер, 1975, 1978; Куприянова, 1982; Докучаев, 1990). Аналогично многим другим группам животных, среди землероек крупные виды (такие как *S. isodon*) по отношению к более мелким (в данном случае *S. caecutiens*) являются превосходящими в прямой, или интерференционной конкуренции (Dickman, 1988, 1991; Rychlik, Zwolak, 2006). Однако в относительно малопродуктивных северных экосистемах, вследствие меньшей потребности в пище в расчете на особь, более мелкие виды могут иметь преимущество в эксплуатационной конкуренции (Hanski, Kaikusalo, 1989; Sheftel, Hanski, 2002). Конкурентоспособность вида может и не зависеть от размеров тела особей и определяться оптимальностью для него местообитаний, а также плотностью его популяции (Кошкина, 1971; Ермаков, Сергеев, 1977). Подобная

особенность, возможно, наблюдалась нами в некоторые годы в лиственничнике (наиболее предпочитаемый биотоп для доминирующего вида – средней бурозубки) (рис. 3.3.1). Так, в 2003, 2004 и 2010 гг. при численности *S. caecutiens* не ниже среднего, плотность популяции *S. isodon* в данном биотопе была на низком уровне и значительно возросла в 2005 г., когда численность средней бурозубки резко сократилась. При этом биотопическое распределение *S. isodon* в годы общей высокой численности бурозубок (2004, 2007, 2009 гг.) характеризовалось низкой долей особей этого вида в лиственничнике, в годы депрессии численности (2005, 2008 гг.) – наоборот, наибольшей долей относительно других лет (Табл. 3.3.2). Это также может свидетельствовать о межвидовых конкурентных отношениях со средней бурозубкой. Для последнего вида подобной особенности не прослеживалось. Напротив, его доля в менее предпочитаемом биотопе – тополево-чозениевом лесу в годы высокой численности (2004, 2007 гг.) даже несколько повышалась в сравнении с другими годами (Табл. 3.3.3). Это, по-видимому, является следствием того, что в годы высокой численности население некоторых видов животных растекается по обширной территории, тогда как при низкой численности зверьки сосредоточены в наиболее оптимальных для них местообитаниях (Формозов, 1948; Викторов, 1964; Ивантер, 1975; Докучаев, 1990; Вольперт, Шадрина, 2002; Лямкин, 2004; Ивантер и др., 2014).

Таблица 3.3.2. – Относительная численность и процентное соотношение равнозубых бурозубок в двух биотопах в 2003 – 2010 гг.

Годы	Всего отловлено	Тополево-чозениевый лес		Лиственничник	
		Экз. на 100 конусо-суток	%	Экз. на 100 конусо-суток	%
2003	27	2,8	65,1	1,5	34,9
2004	43	7,8	87,6	1,1	12,4
2005	27	0,8	25,0	2,4	75,0
2006	10	1,1	68,8	0,5	31,2
2007	46	7,9	75,2	2,6	24,8
2008	6	0,2	25,0	0,6	75,0
2009	39	5,7	73,1	2,1	26,9
2010	27	8,1	95,3	0,4	4,7
Итого (в среднем)	225	(3,7)	(72,5)	(1,4)	(27,5)

Таблица 3.3.3. – Относительная численность и процентное соотношение средних бурозубок в двух биотопах в 2003 – 2010 гг.

Годы	Всего отловлено	Тополево-чозениевый лес		Лиственничник	
		Экз. на 100 конусо-суток	%	Экз. на 100 конусо-суток	%
2003	162	4,7	23,3	15,5	76,7
2004	218	9,6	27,9	24,8	72,1
2005	125	4,0	27,0	10,8	73,0
2006	132	2,6	15,1	14,6	84,9
2007	311	18,5	31,1	40,9	68,9
2008	73	2,2	24,2	6,9	75,8
2009	234	6,7	18,7	29,2	81,3
2010	108	4,8	20,9	18,2	79,1
Итого (в среднем)	1363	(6,1)	(24,5)	(18,8)	(75,5)

Несмотря на некоторые отличия динамики численности *S. caecutiens* и *S. isodon* в лиственничнике, изменения численности двух видов землероек в тополево-чозениевом лесу и в среднем по двум биотопам происходили однонаправлено (Рисунки 3.3.1, 3.3.2). Как отмечалось выше, циклический ход динамики предполагает наличие относительно благоприятных для мелких млекопитающих внешних условий. В подобных условиях негативные отношения между разными видами зверьков, возможно, будут достигать значительного эффекта лишь при высокой общей плотности, что в совокупности с

внутривидовыми взаимодействиями может привести к общему краху численности. Впоследствии численность всех видов начинает расти, пока снова не достигнет пиковых значений, и, таким образом, может происходить синхронизация циклов. Вообще, представляет интерес то, что для большинства известных к настоящему времени циклических популяций бурозубок характерна синхронность в изменениях численности как между различными видами рода *Sorex*, так и с некоторыми видами полевок (хотя пики численности разных видов животных в пределах общего для сообщества цикла могут происходить в различные годы; наиболее синхронизированы, как правило, депрессии численности) (Стадухин, 1979; Лабзин, Наумов, 1983; Sheftel, 1989; Korpimäki et al., 2005; Tast et al., 2005; Zub et al., 2012). Негативное воздействие высокой численности зверьков не только на особей своего, но и других видов и роль этого фактора в синхронизации популяционных циклов мелких млекопитающих ранее обсуждалось многими другими исследователями (Кошкина, 1965; Моралева 1987; Sheftel., 1989; Zakharov et al., 1991, 1997; Dmitriev et al., 1997; Huitu et al., 2004; Tast et al., 2005).

Другим плотностно-зависимым фактором регуляции численности, способствующим формированию и синхронизации циклов различных видов мелких млекопитающих, по мнению некоторых авторов, является пресс хищников (Hansson, 1984; Henttonen, 1985; Korpimäki, 1986; Henttonen et al., 1989; Korpimäki, Norrdahl, 1989, 1991; Norrdahl, Korpimäki, 2000; Korpimäki et al., 2005). Однако в результате многолетних исследований на Крайнем Северо-Востоке Азии был сделан вывод, что хищники, ввиду своей относительной немногочисленности, не вносят значительных изменений в формирование циклов даже мелких грызунов, таких как полевки и лемминги, в то время как было представлено много фактов, подтверждающих наличие авторегуляторных механизмов (Чернявский, Дорогой, 1981, 1988; Дорогой, 1987, 1995; Чернявский, Лазуткин, 2004). Участие хищников в формировании динамики численности бурозубок вообще представляется несущественным. Специальные исследования показали, что доля этих зверьков в питании наиболее представленных из хищных млекопитающих в данном регионе

(лисица (*Vulpes vulpes*), соболь (*Martes zibellina*), горноста́й (*Mustela erminea*)) незначительна и лишь немного увеличивается в годы низкой численности основного корма – мышевидных грызунов (Кривошеев, 1981; Девяткин, 1993; Девяткин, Иванов, 1995; Дубинин, 2012). В. В. Ивановым (1985) в декабре 1982 г. в среднем течении р. Кава отмечались остатки землероек в 46,1% обследованных экскрементов соболя. Однако данная особенность может быть связана с малой выборкой материала (всего 14 проб экскрементов). Отсутствие воздействия хищных млекопитающих на численность бурозубок было продемонстрировано в полевых экспериментах в Западной Финляндии, где доля насекомоядных в питании горностая и ласки также незначительна (Norrdahl, Korpimäki, 2000; Korpimäki et al., 2005). Авторы данных исследований предположили, что к синхронизации циклов землероек-бурозубок с циклами мелких грызунов приводят хищные птицы, так как сокращение пернатых хищников в год популяционного краха полевок (но не в другие фазы цикла) несколько увеличило численность бурозубок. В регионе наших исследований пернатые хищники немногочисленны, лишь для болотной совы (*Asio flammea*) в отдельные годы с высокой численностью полевок отмечалась гнездовая плотность, местами достигающая одной пары на 1 км² (Кищинский, 1968; Кречмар и др., 1978; Кречмар, 2010). Во время наших работ мы не наблюдали ни один из видов хищных птиц в значительном количестве даже в годы повышенной плотности популяции мелких грызунов. Следует к тому же учитывать, что наши работы проводились в лесной зоне. В лесах мелкие млекопитающие в меньшей степени подвержены воздействию хищных птиц, чем в открытых сельскохозяйственных угодьях, где были выполнены эксперименты с изъятием хищников (Korpimäki, Norrdahl, 1991).

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). Численность 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. Не было выявлено связи выживаемости и с урожаем семян лиственницы. Так, высокий урожай семян наблюдался летом 2004, 2005, 2009 и 2010 гг., однако смертность бурозубок в осенне-зимне-весенний период этих лет была относительно высокой.

Малоизученным в настоящее время остается участие в регуляции численности землероек паразитов и болезней. Однако, хотя о подобной зависимости и сообщалось (Buckner, 1969; Okhotina, Nadtochy, 1970), большинство исследователей считают, что данный фактор не является существенным в формировании популяционной динамики бурозубок (Юдин, 1962; Ивантер, 1975, 1978; Докучаев, 1990; Sheftel, 2010; Ивантер и др., 2014). Отмечаемая прямая связь между численностью гельминтов и плотностью популяции зверьков отражает не зависимость хозяина от паразита, а зависимость паразита от хозяина вследствие того, что при высокой численности землероек создаются условия, способствующие распространению инвазии (Ивантер, 1975, 1978; Ивантер и др., 2014). Паразиты, так же как и болезни, могут лишь ускорить сокращение популяции, когда животных уже ослабили другие факторы, такие как стресс и голодание (Sheftel, 2010).

Крупнозубая, бурая и крошечная бурозубки. Встречаемость этих видов в двух биотопах была примерно одинакова, лишь доля крупнозубой бурозубки в лиственничнике оказалась несколько большей в сравнении с тополево-чозениевым лесом (65,2% и 34,8% соответственно). Динамика численности малочисленных видов бурозубок зачастую находится в противофазе с таковой видов-доминантов, что связывают с межвидовой конкуренцией (Ивантер, 1975; Куприянова, 1982; Докучаев, 1990; Виноградов, 2012). Изменения численности крупнозубой, бурой и крошечной бурозубок в районе наших исследований (Рис. 3.3.5) в целом были синхронны с таковыми для доминирующих видов (средняя и равнозубая бурозубки (Рис. 3.3.2)). Обращает на себя внимание, что за период с

2002 по 2004 гг. (первый цикл доминирующих видов) наибольшей численностью для крупнозубой, бурой и крошечной бурозубок выделялся 2003 г. (год средней численности для доминирующих видов). В 2004 г. (год пика для доминирующих видов) численность второстепенных видов значительно сократилась. Возникновение пиков численности некоторых видов в более ранние годы по сравнению с другими видами в пределах общего для сообщества бурозубок популяционного цикла наблюдалось в Центральной Сибири Б. И. Шефтелем (Шефтель, 1985; Sheftel, 1989). Автор предположил, что данная особенность является следствием того, что определенные виды землероек являются менее конкурентноспособными, но обладают большим репродуктивным потенциалом. Вследствие этого их численность в пределах общего для сообщества бурозубок популяционного цикла может нарастать быстрее, но уменьшается по мере увеличения численности конкурентнопревосходящих видов. Большинство видов землероек, чьи пики наблюдались в более ранние годы в Центральной Сибири, являлись малочисленными или имели среднюю численность. Плодовитость самок этих видов была выше, чем у видов-доминантов. Сложно судить о плодовитости самок бурой и крошечной бурозубок в районе наших исследований. Как сказано выше, беременных самок *S. roboratus* отловлено не было, а две пойманные перезимовавшие самки *S. minutissimus* имели 8 и 9 эмбрионов, что является довольно высоким показателем. Однако плодовитость самок крупнозубой бурозубки оказалась равной 5,8, что ниже, чем у средней и равнозубой бурозубок (7,1 и 8,3 эмбриона на самку соответственно). У *S. daphaenodon* к тому же, в отличие от *S. caecutiens* и *S. isodon*, не было выявлено участвующих в размножении сеголеток. Таким образом, крупнозубая бурозубка в районе наших исследований, по всей видимости, обладает меньшим репродуктивным потенциалом по отношению к доминирующим видам. Возможно, несовпадение пиковых лет для разных видов землероек в пределах общего цикла (2002-2004 гг.) в большей степени было связано именно с подавлением численности менее конкурентноспособных второстепенных видов землероек доминирующими на пике их численности. Н. Е. Докучаевым (1990), например, в других районах

Крайнего Северо-Востока Азии, несмотря на довольно высокую плодовитость крупнозубой бурозубки, отмечалось более низкое в сравнении со средней и равнозубой бурозубками численное преобладание сеголеток над перезимовавшими особями. Он предположил, что данная особенность может быть следствием более высокой смертности молодняка крупнозубой бурозубки вследствие конкурентных отношений с доминирующими видами. Еще одной возможной причиной несовпадения пиков численности разных видов бурозубок в ходе популяционного цикла 2002-2004 гг. может быть то, что для поимки зверьков мы использовали конуса. В подобные ловушки в основном отлавливается нерезидентная часть популяции (Наумов, 1955; Щипанов и др., 2003), и причиной наблюдающихся отличий могут быть различия в активности этой части особей (Калинин, 2012).

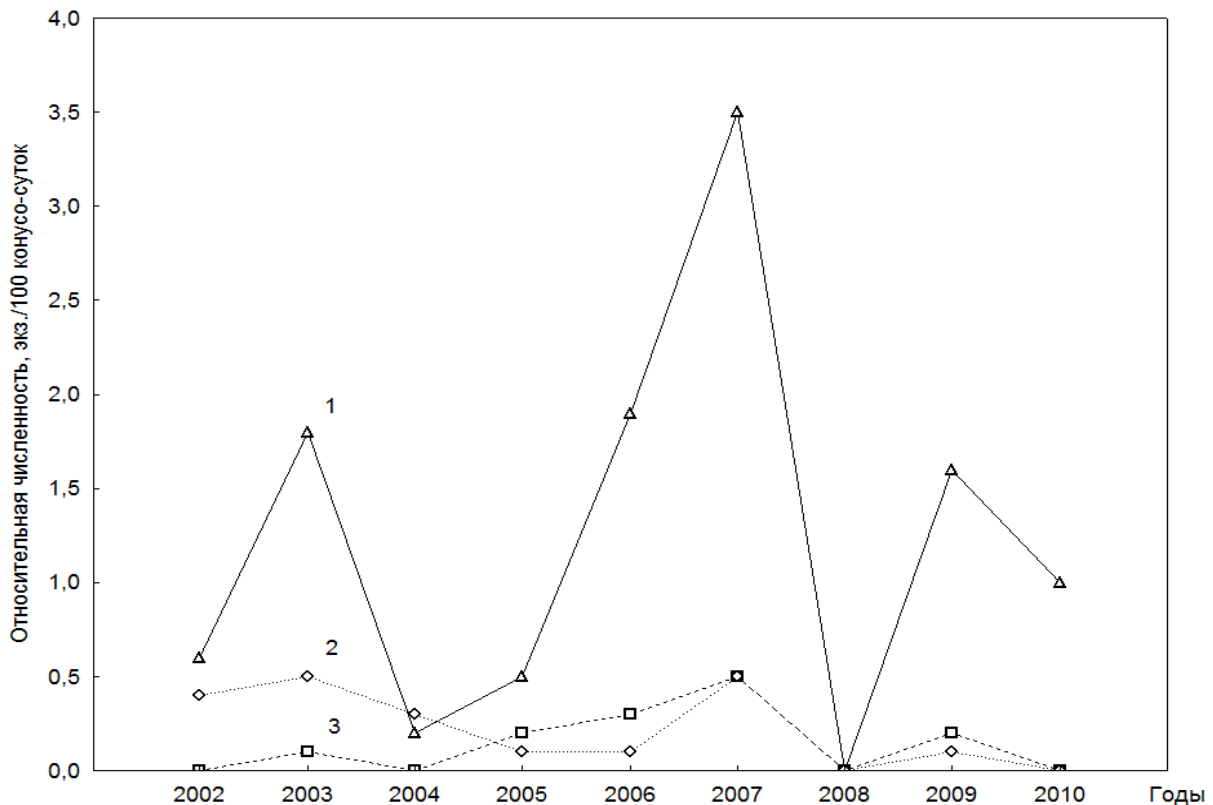


Рисунок 3.3.5. Динамика численности крупнозубой (1), бурой (2) и крошечной (3) бурозубок в 2002-2010 гг. (за 2002 г. данные по относительной численности предоставлены А. Н. Лазуткиным и А. В. Ямборко).

Таким образом, динамика численности землероек-бурозубок в период исследований характеризовалась трехлетней циклическостью. Изменения численности по годам доминирующих видов (*S. caecutiens*, *S. isodon*) происходили синхронно. Динамика численности второстепенных видов (*S. daphaenodon*, *S. roboratus*, *S. minutissimus*) также носила синхронный с доминирующими видами характер, однако в пределах первого цикла (2002-2004 гг.) пики численности малочисленных видов происходили в более ранние годы. На примере средней бурозубки установлено, что плотность популяции бурозубок в конце сезона размножения во многом определялась численностью перезимовавших зверьков в начале летнего периода. Несмотря на некоторую связь выживаемости животных с погодно-климатическими условиями зимнего периода, последние не помешали формированию циклической динамики численности бурозубок. Значительное влияние на выживаемость зверьков оказывали плотностно-зависимые механизмы. Максимальная смертность бурозубок отмечалась в осенне-зимне-весенние периоды, следующие за летом с высокой плотностью популяций. Приводя к депрессии в годы, следующие за пиком численности, плотностно-зависимые механизмы определяли циклический ход динамики численности. Погодно-климатические условия, по-видимому, лишь модифицировали уровень численности бурозубок в определенные годы, несколько увеличивая или уменьшая плотность популяции и не нарушая при этом циклический характер динамики.

Циклический ход динамики отличает сообщество бурозубок Сеймчано-Буондинской впадины от таковых в других обследованных районах Крайнего Северо-Востока Азии. По данным Н. Е. Докучаева (1990) в Северном Приохотье (бассейн р. Челомджа), изменения численности этих насекомоядных были нециклическими (флуктуирующими). В другой континентальной части Крайнего Северо-Востока Азии – бассейне р. Омолон этим автором отмечалась стабильная численность землероек-бурозубок в конце сезона размножения, хотя период исследований был невелик (3 года). Отличия в характере динамики численности бурозубок и механизмах ее регуляции между различными обследованными

районами Северо-Восточной Азии, по-видимому, связаны с условиями обитания животных. Как отмечалось выше, по мнению некоторых авторов, формирование регулярных популяционных циклов мелких млекопитающих и бурозубок в частности возможно лишь при относительно стабильных благоприятных условиях окружающей среды, характерных в основном для континентальных регионов (Sheftel, 1989; Шефтель, 2007; Захаров и др., 2011). В подобных условиях роль абиотических факторов снижается, и формирование динамики численности происходит в основном под влиянием внутри- и межвидовых взаимодействий. Сеймчано-Буяундинская впадина, где проводились наши работы, со всех сторон окружена горными хребтами, в связи с чем климат ее весьма своеобразен. Для нее характерны теплое лето и высокий снежный покров в зимний период (Справочник..., 1966, 1968; Клюкин, 1970), что должно оказывать благоприятное воздействие на мелких млекопитающих. Суммы эффективных для развития беспозвоночных (служащих кормом для бурозубок) температур в данном районе существенно выше, чем в бассейнах рек Челомджа и Омолон (Справочник..., 1966). Тогда как прибрежные популяции (в данном случае в Северном Приохотье) находятся под влиянием менее стабильного климата (Захаров и др., 2011). В связи с чем в формировании динамики численности этих популяций могут иметь большее (по сравнению с континентальными районами) значение внешние условия. Бассейн р. Омолон хоть и расположен в континентальной части СВА, находится значительно севернее Сеймчано-Буяундинской впадины. В связи с этим, животные на Омолоне подвержены воздействию гораздо более суровых условий.

Глава 4. ИЗМЕНЧИВОСТЬ ФИЗИОЛОГИЧЕСКИХ И БИОХИМИЧЕСКИХ ПОКАЗАТЕЛЕЙ У БУРОЗУБОК

Как было показано выше, значительную роль в регуляции численности землероек-бурозубок в районе исследований играли плотностно-зависимые механизмы. Одним из проявлений этих механизмов может быть ухудшение физиологического состояния зверьков (в результате стресса и/или голодания) при повышенной численности, что, в свою очередь, может приводить к снижению их выживаемости. Однако данные по физиологическому состоянию этих насекомоядных при разной плотности популяции в литературных источниках практически отсутствуют, лишь в общих чертах описана изменчивость некоторых интерьерных показателей бурозубок в зависимости от численности (Ивантер, 1974; Ивантер и др., 1985). Было также установлено, что в циклических популяциях землероек-бурозубок с увеличением численности возрастает уровень флуктуирующей асимметрии некоторых характеристик скелета молодых зверьков, что, по мнению авторов, свидетельствует о стрессовом состоянии размножающихся самок в период беременности (Захаров и др., 1984; Zakharov et al., 1991, 1997).

В данном исследовании была проверена гипотеза об ухудшении физиологического состояния бурозубок с повышением их численности. Для этого был использован комплекс физиолого-биохимических показателей (содержание липидов и гликогена в печени, масса селезенки, бурой жировой ткани, клеточность костного мозга), ранее успешно применявшийся для оценки физиологического состояния животных в природных популяциях различных грызунов (Мосин, Петрова, 1982 б; Мосин, Лазуткин, 1985; Мосин и др., 1985; Лазуткин, 1997, 2009; Чернявский, Лазуткин, 1999, 2004; Чернявский и др., 2003). При помощи данного комплекса исследованиями на полевках и леммингах было продемонстрировано, что с увеличением плотности популяции многие физиологические показатели животных изменяются характерным для стресса и

голодания образом. Данные же физиолого-биохимические показатели в природных условиях у исследуемых нами видов бурозубок практически не оценивались.

4.1. Половозрастные различия

При формировании выборок для изучения влияния численности землероек бурозубок на их физиолого-биохимические показатели, а также интерпретации полученных результатов прежде всего необходимо выявить половозрастные и видовые отличия по исследуемым параметрам. Результаты, полученные при сравнении этих показателей между различными половозрастными категориями доминирующих в районе исследования видов бурозубок, опубликованы автором (Киселев, 2012 в, г).

Средняя бурозубка. Среди сеголеток средней бурозубки масса самцов оказалась достоверно большей, чем самок (М.-W.: $Z = 2,9$, $p < 0,01$) (Табл. 4.1.1). Среди перезимовавших животных самцы и самки достоверных различий по массе тела не имели (М.-W.: $Z = 0,4$, $P > 0,05$). Из половых различий по физиолого-биохимическим показателям достоверным оказалось лишь большее содержание гликогена в печени у самцов среди перезимовавших особей (М.-W.: $Z = 3,8$, $p = 0,0001$). При сравнении животных разного возраста перезимовавшие особи имели меньшее содержание липидов в печени (М.-W.: $Z = 4,4$, $p < 0,00001$), меньшую клеточность костномозговой ткани (М.-W.: $Z = 2,4$, $p = 0,01$), большую относительную массу селезенки (М.-W.: $Z = 6,6$, $p < 0,00001$) и меньшую относительную массу межлопаточной БЖТ (М.-W.: $Z = 7,7$, $p < 0,00001$). Перезимовавшие самцы, также, по отношению к сеголеткам отличались достоверно большим содержанием гликогена в печени (М.-W.: $Z = 7,1$, $p < 0,00001$) и меньшей относительной массой пахового жира (М.-W.: $Z = 5,3$, $p < 0,00001$). Самки, в связи с наличием у большинства развитых желез лактации, препятствующих взятию пахового жира, на данный параметр не обследовались.

По содержанию гликогена в печени взрослые самки по сравнению с сеголетками достоверных отличий не имели (М.-W.: $Z = 0,04$, $p > 0,05$).

Таблица 4.1.1. Физиолого-биохимические показатели средней бурозубки

Показатель	Сеголетки		Зимовавшие особи	
	n	$M \pm m$ (Me)	n	$M \pm m$ (Me)
Масса тела, г	<u>482</u>	<u>$4,7 \pm 0,02$ (4,7)</u>	<u>139</u>	<u>$8,1 \pm 0,47$ (7,6)</u>
	486	$4,6 \pm 0,02$ (4,6)	39	$8,0 \pm 0,21$ (7,8)
Относительная масса паховой БЖТ, мг/г тела	<u>401</u>	<u>$2,1 \pm 0,05$ (1,9)</u>	<u>108</u>	<u>$1,6 \pm 0,07$ (1,5)</u>
	361	$2,1 \pm 0,05$ (2,0)	-	-
Относительная масса межлопачной БЖТ, мг/г тела	<u>402</u>	<u>$22,2 \pm 0,36$ (21,1)</u>	<u>106</u>	<u>$17,9 \pm 0,43$ (18,0)</u>
	366	$22,9 \pm 0,37$ (22,3)	28	$16,4 \pm 1,72$ (13,6)
Липиды в печени, мг/г органа	<u>471</u>	<u>$26,8 \pm 0,60$ (26,7)</u>	<u>134</u>	<u>$23,5 \pm 1,03$ (23,1)</u>
	472	$27,2 \pm 0,57$ (28,4)	39	$22,1 \pm 1,50$ (23,5)
Гликоген в печени, мг/г органа	<u>300</u>	<u>$3,2 \pm 0,31$ (1,7)</u>	<u>84</u>	<u>$9,2 \pm 1,23$ (4,7)</u>
	271	$3,1 \pm 0,29$ (1,8)	26	$2,4 \pm 0,39$ (1,6)
Относительная масса селезенки, мг/г тела	<u>462</u>	<u>$4,4 \pm 0,10$ (4,0)</u>	<u>139</u>	<u>$5,7 \pm 0,22$ (5,3)</u>
	459	$4,9 \pm 0,12$ (4,3)	35	$6,5 \pm 0,61$ (5,7)
Клеточность костного мозга, клеток бедра/г тела $\times 10^5$	<u>427</u>	<u>$5,7 \pm 0,15$ (5,1)</u>	<u>123</u>	<u>$4,9 \pm 0,20$ (4,8)</u>
	412	$5,8 \pm 0,20$ (5,0)	32	$4,8 \pm 0,48$ (4,0)

Примечание. n – количество обследованных животных, $M \pm m$ – среднее \pm ошибка среднего, Me – медиана; в числителе - данные по самцам, в знаменателе – по самкам.

Половозрастные различия по некоторым из представленных физиолого-биохимических показателей у средней бурозубки ранее рассматривались и другими исследователями. Н. Е. Докучаевым (1990) приводились данные,

свидетельствующие, что относительная масса бурого жира у сеголеток больше по сравнению с перезимовавшими особями *S. caecutiens* и в других районах Северо-Восточной Азии. Сезонные и половозрастные различия по жировым резервам в природных условиях также рассматривались у некоторых других видов бурозубок (Buchalczyk, Koribska, 1964; Pucek, 1965; Myrcha, 1969; Pasanen, 1969, 1971; Churchfield, 1981). Однако данные, представленные этими авторами, нельзя сопоставлять с нашими, так как почти все из них использовали материал от землероек, погибших в живоловках или конусах без воды. В подобных условиях животные подвергаются голоданию, и БЖТ успевает значительно израсходоваться (Краснощеков, Кривошеев, 1975; Докучаев, 1979 б, 1980 а, 1990). А. Бухальчук и С. Корибска (Buchalczyk, Koribska, 1964) к тому же использовали материал, предварительно фиксированный в метиловом спирте, а С. Чарчфилд (Churchfield, 1981) и А. Мирча (Myrcha, 1969) экстрагировали жир из всей тушки животного. С. Пасанен (Pasanen, 1969, 1971) обнаружил большую относительную массу межлопаточного бурого жира в июле-августе у перезимовавших особей обыкновенной бурозубки по сравнению с сеголетками, но не разъясняет какими ловушками отлавливал животных. Э. Малзан (Malzahn, 1974), напротив, отмечалась большая относительная масса межлопаточной БЖТ у сеголеток этого вида по отношению к взрослым особям, но данный автор некоторое время (1-2 дня) содержал зверьков в неволе, что также способно оказать воздействие на содержание бурого жира (Pucek, 1964; Краснощеков, Кривошеев, 1975; Докучаев, 1979 б, 1980 а; 1990). Большая относительная масса селезенки у взрослых особей средней бурозубки по отношению к молодым отмечалась в Карельской АССР и на юге республики Коми (Ивантер и др., 1985; Недосекина, Долгов, 1999). В районе наших работ значения этого морфофизиологического показателя (как у сеголеток, так и перезимовавших особей) оказались более низкими по сравнению с другими регионами. Причины этих различий пока неясны. Данные по содержанию липидов и гликогена в печени у средней бурозубки в литературных источниках нам неизвестны, однако подобные результаты (большее содержание липидов и меньшее содержание гликогена в печени у сеголеток по отношению к

взрослым особям) были получены для обыкновенной бурозубки (Межжерин, Лушник, 1969; Нувярinen, 1984). Большее содержание липидов в печени у сеголеток, по всей видимости, является следствием их более высокого уровня липидного метаболизма по сравнению с перезимовавшими особями. Нами было выявлено большее содержание гликогена в печени у самцов по сравнению с самками среди взрослых средних бурозубок. Подобная особенность была выявлена и у других мелких млекопитающих, в частности, у грызунов (Кротова, 1962; Седалищев, 1972; Золотухина, 1978; Чернявский, Лазуткин, 2004; Gustavsson et al., 2010). Возможно, половые различия по содержанию гликогена отражают большую способность печени самцов реагировать на повышение энергетических потребностей (связанных, например, с активностью особей) (Gustavsson et al., 2010).

Равнозубая бурозубка. У *S. isodon* достоверных половых различий не было выявлено ни по массе тела, ни по исследуемым физиологическим параметрам, однако в группе перезимовавших зверьков выявлению статистически значимых различий могло препятствовать малое количество обследованных особей (Табл. 4.1.2). При сравнении разновозрастных групп, сеголетки имели достоверно меньшее содержание гликогена в печени (M.-W.: $Z = 3,2$, $p = 0,001$), меньшую относительную массу селезенки (M.-W.: $Z = 2,8$, $p = 0,005$) и большую клеточность костномозговой ткани (M.-W.: $Z = 3,4$, $p < 0,001$). По остальным параметрам достоверных возрастных различий не наблюдалось.

Таблица 4.1.2. Физиолого-биохимические показатели равнозубой бурозубки

Показатель	Сеголетки		Зимовавшие особи	
	n	M±m (Me)	n	M±m (Me)
Масса тела, г	<u>92</u>	<u>8,4±0,07 (8,4)</u>	<u>19</u>	<u>12,9±0,27 (12,8)</u>
	71	8,3±0,07 (8,3)	12	13,0±0,44 (12,6)
Относительная масса паховой БЖТ, мг/г тела	<u>79</u>	<u>2,0±0,09 (1,9)</u>	<u>14</u>	<u>2,4±0,19 (2,3)</u>
	59	2,0±0,23 (1,7)	-	-
Относительная масса межлопаточной БЖТ, мг/г тела	<u>80</u>	<u>15,5±0,56 (15,0)</u>	<u>13</u>	<u>13,0±0,82 (12,6)</u>
	58	14,7±0,62 (14,8)	11	15,1±2,15 (13,0)
Липиды в печени, мг/г органа	<u>91</u>	<u>22,0±1,10 (18,0)</u>	<u>17</u>	<u>23,2±2,31 (23,9)</u>
	70	24,5±1,30 (24,6)	11	21,4±2,53 (23,2)
Гликоген в печени, мг/г органа	<u>59</u>	<u>1,8±0,38 (1,0)</u>	<u>14</u>	<u>4,2±1,71 (1,8)</u>
	46	1,7±0,42 (1,0)	9	6,4±2,38 (1,5)
Относительная масса селезенки, мг/г тела	<u>90</u>	<u>5,0±0,16 (4,7)</u>	<u>19</u>	<u>5,8±0,63 (4,9)</u>
	67	4,7±0,19 (4,5)	12	7,3±1,01 (6,5)
Клеточность костного мозга, клеток бедра/г тела x 10 ⁵	<u>88</u>	<u>5,4±0,29 (4,9)</u>	<u>16</u>	<u>4,1±0,42 (3,7)</u>
	66	5,8±0,31 (5,8)	12	3,6±0,49 (3,4)

Примечание. n – количество обследованных животных, M±m – среднее±ошибка среднего, Me – медиана; в числителе - данные по самцам, в знаменателе – по самкам.

Крупнозубая бурозубка. У крупнозубой бурозубки среди перезимовавших особей самки обладали достоверно большей массой тела по сравнению с самцами (M.-W.: $Z = 3,0$, $p < 0,005$) (Табл. 4.1.3). Сеголетки по сравнению с перезимовавшими зверьками имели достоверно большее содержание липидов в печени (M.-W.: $Z = 2,7$, $p < 0,01$), меньшее содержание гликогена в печени (M.-W.:

$Z = 2,7$, $p < 0,01$) и меньшую относительную массу селезенки (M.-W.: $Z = 5,4$, $p < 0,00001$). Остальные возрастные и половые различия оказались недостоверными.

Таблица 4.1.3. Физиолого-биохимические показатели крупнозубой бурозубки

Показатель	Сеголетки		Зимовавшие особи	
	n	$M \pm m$ (Me)	n	$M \pm m$ (Me)
Масса тела, г	<u>26</u>	<u>$5,6 \pm 0,06$ (5,7)</u>	<u>28</u>	<u>$8,2 \pm 0,14$ (8,3)</u>
	39	$5,7 \pm 0,09$ (5,5)	19	$9,0 \pm 0,18$ (8,9)
Относительная масса паховой БЖТ, мг/г тела	<u>25</u>	<u>$2,4 \pm 0,21$ (2,4)</u>	<u>22</u>	<u>$2,4 \pm 0,23$ (2,5)</u>
	38	$2,3 \pm 0,15$ (2,3)	-	-
Относительная масса межлопаточной БЖТ, мг/г тела	25	<u>$24,0 \pm 1,04$ (22,5)</u>	<u>22</u>	<u>$23,6 \pm 1,10$ (23,4)</u>
	37	$23,2 \pm 0,89$ (23,2)	17	$26,1 \pm 2,31$ (28,0)
Липиды в печени, мг/г органа	<u>25</u>	<u>$33,4 \pm 2,60$ (35,8)</u>	<u>28</u>	<u>$27,0 \pm 1,28$ (28,8)</u>
	37	$30,7 \pm 1,66$ (33,7)	18	$26,8 \pm 2,29$ (28,3)
Гликоген в печени, мг/г органа	<u>19</u>	<u>$3,2 \pm 1,07$ (1,7)</u>	<u>13</u>	<u>$7,6 \pm 1,98$ (6,1)</u>
	28	$5,1 \pm 1,71$ (1,4)	16	$4,0 \pm 0,76$ (3,6)
Относительная масса селезенки, мг/г тела	<u>26</u>	<u>$4,4 \pm 0,28$ (4,4)</u>	<u>28</u>	<u>$7,3 \pm 0,58$ (6,8)</u>
	39	$4,8 \pm 0,31$ (4,3)	18	$6,9 \pm 0,47$ (6,6)
Клеточность костного мозга, клеток бедра/г тела $\times 10^5$	<u>25</u>	<u>$5,5 \pm 0,54$ (5,3)</u>	<u>25</u>	<u>$4,9 \pm 0,40$ (4,9)</u>
	35	$4,9 \pm 0,37$ (4,5)	19	$3,9 \pm 0,51$ (2,9)

Примечание. n – количество обследованных животных, $M \pm m$ – среднее \pm ошибка среднего, Me – медиана; в числителе - данные по самцам, в знаменателе – по самкам.

Бурая и крошечная бурозубки. Исследуемые физиолого-биохимические показатели бурой и крошечной бурозубок представлены в таблицах 4.1.4 и 4.1.5 соответственно. Для выявления достоверных половозрастных различий у данных

видов землероек материала оказалось недостаточно. Среди взрослых зверьков у *S. roboratus* было обследовано всего два самца, у *S. minutissimus* – семь самцов и две самки. Все половые различия у молодых животных также были недостоверны.

Таблица 4.1.4. Физиолого-биохимические показатели бурой бурозубки

Показатель	Сеголетки		Зимовавшие особи	
	n	M±m (Me)	n	M±m (Me)
Масса тела, г	$\frac{6}{4}$	$\frac{9,5\pm 0,35 (9,6)}{8,7\pm 0,26 (8,6)}$	$\frac{2}{-}$	$\frac{13,6\pm 0,25 (13,6)}{-}$
Относительная масса паховой БЖТ, мг/г тела	$\frac{5}{4}$	$\frac{1,8\pm 0,30 (1,9)}{1,2\pm 0,08 (1,2)}$	$\frac{1}{-}$	$\frac{1,2 (1,2)}{-}$
Относительная масса межлопаточной БЖТ, мг/г тела	$\frac{5}{4}$	$\frac{16,7\pm 1,64 (16,5)}{17,7\pm 1,10 (17,5)}$	$\frac{1}{-}$	$\frac{16,4 (16,4)}{-}$
Липиды в печени, мг/г органа	$\frac{4}{4}$	$\frac{23,5\pm 5,70 (23,4)}{39,2\pm 3,14 (37,8)}$	$\frac{2}{-}$	$\frac{25,8\pm 12,95 (25,8)}{-}$
Гликоген в печени, мг/г органа	$\frac{2}{4}$	$\frac{9,4\pm 8,80 (9,4)}{2,5\pm 1,37 (1,4)}$	$\frac{1}{-}$	$\frac{8,3 (8,3)}{-}$
Относительная масса селезенки, мг/г тела	$\frac{6}{4}$	$\frac{4,9\pm 0,93 (4,5)}{5,7\pm 0,72 (5,4)}$	$\frac{2}{-}$	$\frac{6,3\pm 0,92 (6,3)}{-}$
Клеточность костного мозга, клеток бедра/г тела x 10 ⁵	$\frac{6}{4}$	$\frac{6,0\pm 1,41 (5,1)}{6,4\pm 1,32 (6,4)}$	$\frac{2}{-}$	$\frac{3,1\pm 0,83 (3,1)}{-}$

Примечание. n – количество обследованных животных, M±m – среднее±ошибка среднего, Me – медиана; в числителе - данные по самцам, в знаменателе – по самкам.

Таблица 4.1.5. Физиолого-биохимические показатели крошечной бурозубки

Показатель	Сеголетки		Зимовавшие особи	
	n	M±m (Me)	n	M±m (Me)
Масса тела, г	<u>6</u>	<u>1,8±0,04 (1,8)</u>	<u>7</u>	<u>2,3±0,08 (2,4)</u>
	3	1,9±0,15 (1,9)	2	3,1±0,20 (3,1)
Относительная масса паховой БЖТ, мг/г тела	<u>5</u>	<u>4,2±0,76 (3,9)</u>	<u>6</u>	<u>3,6±0,82 (2,8)</u>
	2	2,6±1,63 (2,6)	-	-
Относительная масса межлопаточной БЖТ, мг/г тела	<u>5</u>	<u>31,3±2,32 (32,6)</u>	<u>7</u>	<u>30,4±2,52 (31,7)</u>
	2	31,7±9,84 (31,7)	1	18,5 (18,5)
Липиды в печени, мг/г органа	<u>5</u>	<u>39,8±6,61 (40,0)</u>	<u>7</u>	<u>39,9±5,60 (39,9)</u>
	2	38,0±0,60 (38,0)	2	28,1±1,15 (28,1)
Гликоген в печени, мг/г органа	<u>5</u>	<u>3,5±1,34 (1,8)</u>	<u>6</u>	<u>5,1±1,13 (4,9)</u>
	2	1,3±0,06 (1,3)	1	6,5 (6,5)
Относительная масса селезенки, мг/г тела	<u>6</u>	<u>2,4±0,33 (2,5)</u>	<u>6</u>	<u>2,9±0,43 (2,8)</u>
	3	4,3±2,23 (2,1)	2	8,9±4,75 (8,9)
Клеточность костного мозга, клеток бедра/г тела x 10 ⁵	<u>4</u>	<u>7,8±2,10 (6,8)</u>	<u>3</u>	<u>4,9±1,13 (4,5)</u>
	2	11,2±2,96 (11,2)	1	7,8 (7,8)

Примечание. n – количество обследованных животных, M±m – среднее±ошибка среднего, Me – медиана; в числителе - данные по самцам, в знаменателе – по самкам.

Таким образом, из половых различий по рассматриваемым физиолого-биохимическим показателям землероек-бурозубок достоверными оказались лишь большее содержание гликогена в печени у самцов среди взрослых особей средней бурозубки. Однако отсутствие достоверных половых различий среди перезимовавших зверьков различных видов по остальным физиолого-биохимическим показателям могло быть связано с относительно малым

количеством обследованных особей. Наличие половых различий среди взрослых животных представляется вполне вероятным, так как большинство перезимовавших самок в летний период пребывают в состоянии беременности и/или вскармливают выводки. Эти процессы требуют значительных энергетических и пищевых ресурсов (Genoud, Vogel, 1990; Poppitt et al., 1993; Speakman, 2008), в связи с чем могут повлиять на исследуемые физиолого-биохимические показатели. Многие из возрастных различий зверьков всех видов (за исключением *S. roboratus* и *S. minutissimus*, по которым имелось малое количество материала) оказались достоверными. Сеголетки средней и крупнозубой бурозубок по отношению к перезимовавшим особям своего вида обладали достоверно большим содержанием липидов в печени. Как у равнозубой, так и у средней бурозубок клеточность костномозговой ткани у сеголеток была выше, чем у взрослых зверьков. У последнего вида достоверными оказались возрастные различия также по относительной массе пахового и межлопаточного бурого жира. Молодые зверьки средней, равнозубой и крупнозубой бурозубок по сравнению со взрослыми имели достоверно меньшую относительную массу селезенки и меньшее содержание гликогена в печени (в случае *S. caecutiens* только по сравнению со взрослыми самцами). Большая относительная масса селезенки у молодых отмечалась ранее для средней и малой бурозубок в других регионах (Ивантер и др., 1985; Недосекина, Долгов, 1999). Хотя у обыкновенных бурозубок относительная масса селезенки среди сеголеток и перезимовавших особей практически не отличалась, в последней группе значения данного показателя оказались даже немного меньшими (Русек, 1965; Ивантер и др., 1985). По мнению С. С. Шварца (1955), особенность, что взрослые особи имеют большую относительную массу некоторых органов в сравнении с молодыми, отличает землероек-бурозубок от многих других млекопитающих, у которых наибольшие относительные размеры органов наблюдаются в молодом возрасте; в дальнейшем же, по мере роста животного, относительные размеры органов падают.

Далее, ввиду отсутствия достоверных отличий, данные по физиолого-биохимическим показателям самцов и самок среди сеголеток каждого вида будут рассматриваться в совокупности. Исследуемые показатели перезимовавших особей разного пола необходимо рассматривать по отдельности.

4.2. Межвидовые различия

Данные по межвидовым отличиям рассматриваемых физиолого-биохимических показателей у бурозубок опубликованы автором (Киселев, 2011). При сравнении исследуемых показателей между сеголетками разных видов бурозубок были выявлены следующие особенности. Молодые особи равнозубой бурозубки обладали наименьшим содержанием липидов в печени по отношению ко всем видам; все различия достоверны, за исключением таковых в сравнении с бурой бурозубкой (М.-W., *S. isodon-S. caecutiens*: $Z = 3,7$, $p < 0,0005$; *S. isodon-S. daphaenodon*: $Z = 5,0$, $p < 0,000001$; *S. isodon-S. minutissimus*: $Z = 3,2$, $p < 0,005$) (Рис. 4.2.1). Сеголетки средней бурозубки имели достоверно меньшее содержание липидов в печени по сравнению с крупнозубой (М.-W.: $Z = 3,0$; $p < 0,005$) и крошечной (М.-W.: $Z = 2,3$; $p < 0,05$) бурозубками. По содержанию гликогена в печени среди зверьков данной возрастной категории равнозубая бурозубка отличалась достоверно меньшими значениями по сравнению со средней (М.-W.: $Z = 6,3$, $p < 0,000001$) и крупнозубой (М.-W.: $Z = 3,0$, $p < 0,005$). Наибольшими значениями относительного содержания пахового жира обладала крошечная бурозубка (М.-W., *S. minutissimus-S. caecutiens*: $Z = 2,5$, $p < 0,05$; *S. minutissimus-S. isodon*: $Z = 2,7$, $p < 0,01$; *S. minutissimus-S. daphaenodon*: $Z = 2,1$, $p < 0,05$; *S. minutissimus-S. roboratus*: $Z = 2,5$, $p < 0,05$). Крупнозубая бурозубка отличалась достоверно большей относительной массой пахового жира по отношению к равнозубой (М.-W.: $Z = 3,1$, $p < 0,005$) и бурой (М.-W.: $Z = 2,6$, $p = 0,01$) бурозубкам. По относительной массе межлопаточной БЖТ наибольшими значениями также отличалась крошечная бурозубка (М.-W., *S. minutissimus-S.*

caecutiens: $Z = 2,9$, $p < 0,005$; *S. minutissimus*-*S. isodon*: $Z = 4,3$, $p < 0,00005$; *S. minutissimus*-*S. daphaenodon*: $Z = 2,8$, $p < 0,01$; *S. minutissimus*-*S. roboratus*: $Z = 3,3$, $p < 0,001$). Средняя и крупнозубая бурозубки обладали достоверно большими значениями данного параметра по отношению к равнозубой (М.-W.: $Z = 11,4$, $p < 0,00001$ и $Z = 8,6$, $p < 0,00001$ соответственно) и бурой (М.-W.: $Z = 2,5$, $p < 0,05$ и $Z = 3,4$, $p < 0,001$ соответственно) бурозубкам. Относительная масса селезенки у сеголеток увеличивалась соответственно размеру вида (Рис. 4.2.2), однако достоверными оказались различия лишь в сравнении данного параметра у средней бурозубки с равнозубой (М.-W.: $Z = 4,1$, $p < 0,00005$), а также крошечной бурозубки со всеми видами (М.-W., *S. minutissimus*-*S. caecutiens*: $Z = 3,1$, $p < 0,005$; *S. minutissimus*-*S. isodon*: $Z = 3,7$, $p < 0,0005$; *S. minutissimus*-*S. daphaenodon*: $Z = 3,4$, $p < 0,001$; *S. minutissimus*-*S. roboratus*: $Z = 2,4$, $p < 0,05$). Межвидовые различия по остальным физиолого-биохимическим показателям среди сеголеток оказались недостоверными.

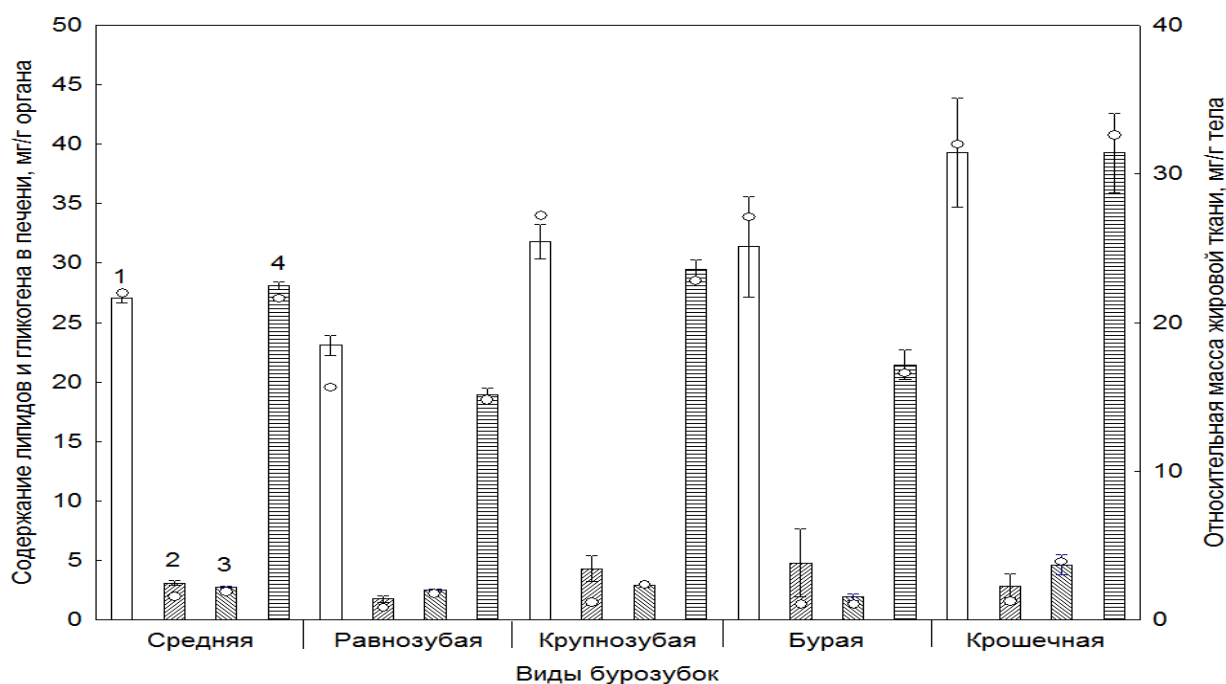


Рисунок 4.2.1. Содержание липидов (1) и гликогена (2) в печени и относительная масса паховой (3) и межлопачочной (4) БЖТ у сеголеток пяти видов землероек-бурозубок в бассейне р. Буюнда: столбцы – средние значения, горизонтальные линии – ошибки средних, круги - медианы.

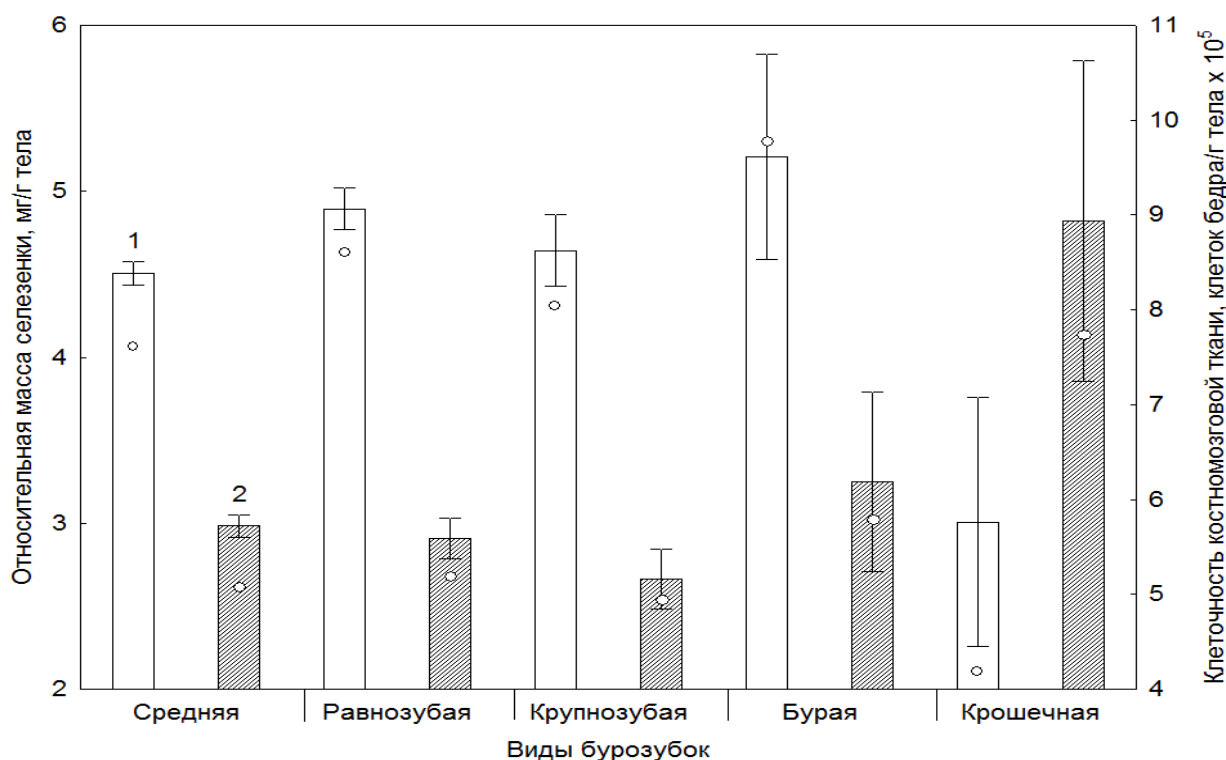


Рисунок 4.2.2. Относительная масса селезенки (1) и клеточность костномозговой ткани (2) у сеголеток пяти видов землероек-бурозубок в бассейне р. Буюнда: столбцы – средние значения, горизонтальные линии – ошибки средних, круги - медианы.

Среди перезимовавших самцов материала по бурым бурозубкам оказалось недостаточно для выявления достоверных различий. Между перезимовавшими самцами остальных видов достоверными оказались следующие различия. Крошечная бурозубка обладала большим содержанием липидов в печени по сравнению со средней (M.-W.: $Z = 2,8$, $p < 0,01$) и равнозубой (M.-W.: $Z = 2,4$, $p < 0,05$) бурозубками (Рис. 4.2.3). По относительной массе пахового жира взрослые самцы средней бурозубки обладали меньшими значениями в сравнении с таковыми равнозубой (M.-W.: $Z = 3,3$, $p = 0,001$), крупнозубой (M.-W.: $Z = 3,1$, $p < 0,005$) и крошечной (M.-W.: $Z = 3,5$, $p < 0,001$). По относительной массе межлопаточной БЖТ максимальными значениями среди самцов обладала крошечная бурозубка (M.-W., *S. minutissimus*-*S. caecutiens*: $Z = 4,1$, $p < 0,00005$; *S. minutissimus*-*S. isodon*: $Z = 3,6$, $p < 0,0005$; *S. minutissimus*-*S. daphaenodon*: $Z = 2,2$, $p < 0,05$). Второе место по величине этого параметра заняла крупнозубая

бурозубка (M.-W., *S. daphaenodon-S. caecutiens*: $Z = 4,6$, $p < 0,00005$; *S. daphaenodon-S. isodon*: $Z = 4,6$, $p < 0,00005$). Средняя бурозубка обладала большей относительной массой межлопаточного жира в сравнении с равнозубой (M.-W.: $Z = 3,9$, $p = 0,0001$). Наименьшая относительная масса селезенки среди взрослых самцов наблюдалась у крошечной бурозубки (M.-W., *S. minutissimus-S. caecutiens*: $Z = 3,1$, $p < 0,005$; *S. minutissimus-S. isodon*: $Z = 2,6$, $p < 0,01$; *S. minutissimus-S. daphaenodon*: $Z = 3,3$, $p = 0,001$) (Рис. 4.2.4). Крупнозубая имела большую относительную массу селезенки по сравнению со средней бурозубкой (M.-W.: $Z = 2,8$, $p < 0,01$). Остальные различия по исследуемым физиолого-биохимическим показателям среди взрослых самцов оказались недостоверными.

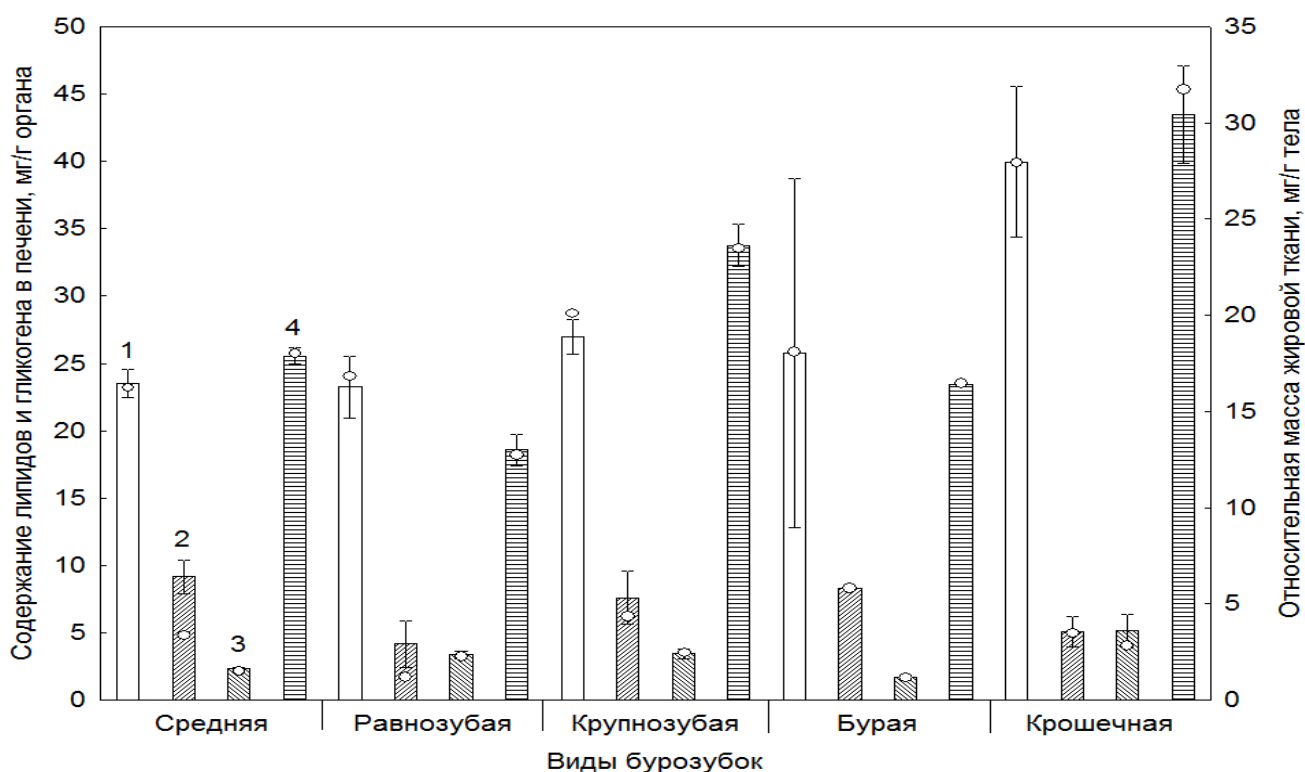


Рисунок 4.2.3. Содержание липидов (1) и гликогена (2) в печени и относительная масса паховой (3) и межлопаточной (4) БЖТ у перезимовавших самцов пяти видов землероек-бурозубок в бассейне р. Буюнда: столбцы – средние значения, горизонтальные линии – ошибки средних, круги - медианы.

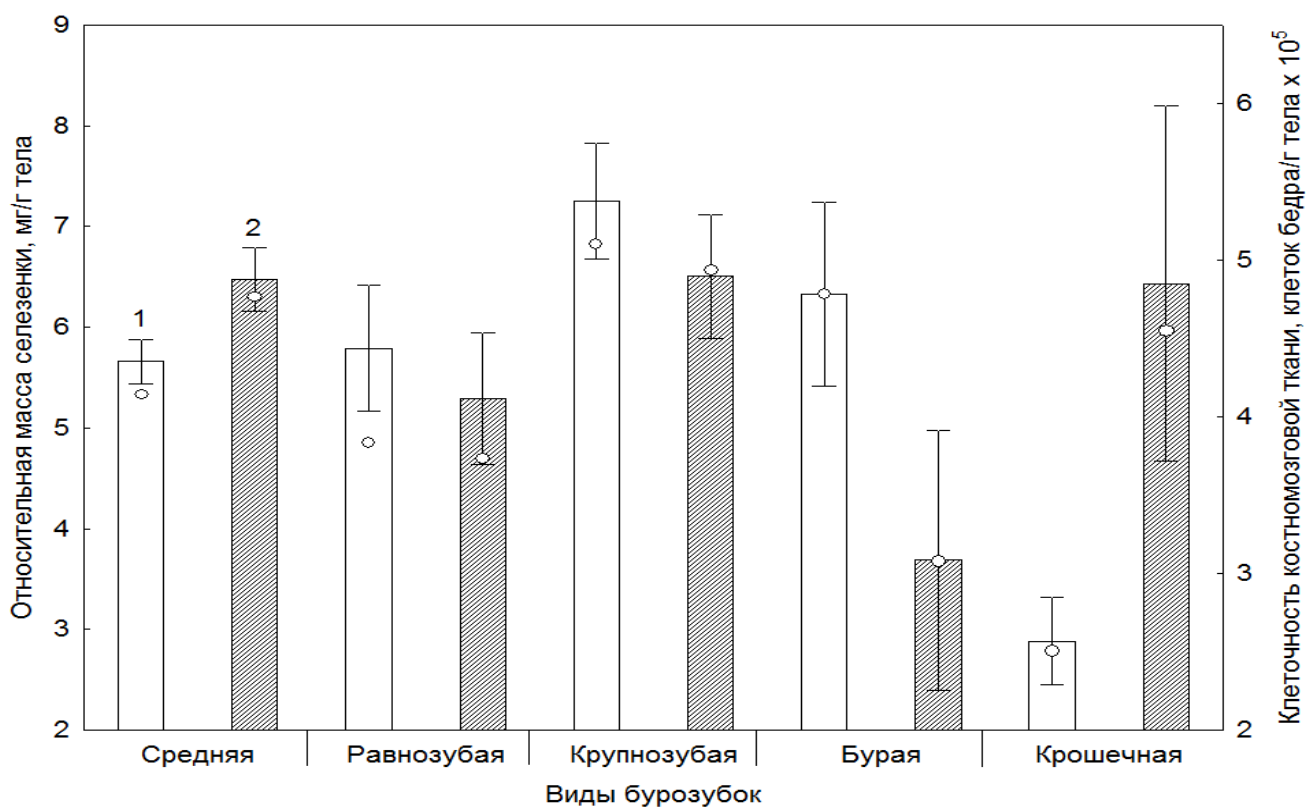


Рисунок 4.2.4. Относительная масса селезенки (1) и клеточность костномозговой ткани (2) у перезимовавших самцов пяти видов землероек-бурозубок в бассейне р. Буюнда: столбцы – средние значения, горизонтальные линии – ошибки средних, круги - медианы.

Перезимовавших самок практически всех видов бурозубок оказалось мало для выявления межвидовых различий по рассматриваемым параметрам. Достоверным оказалось лишь большее содержание бурого жира в межлопаточной области у самок крупнозубой бурозубки в сравнении со средней (М.-W.: $Z = 3,2$, $p < 0,005$) и равнозубой (М.-W.: $Z = 2,8$, $p < 0,01$) бурозубками (Рисунки 4.2.5, 4.2.6).

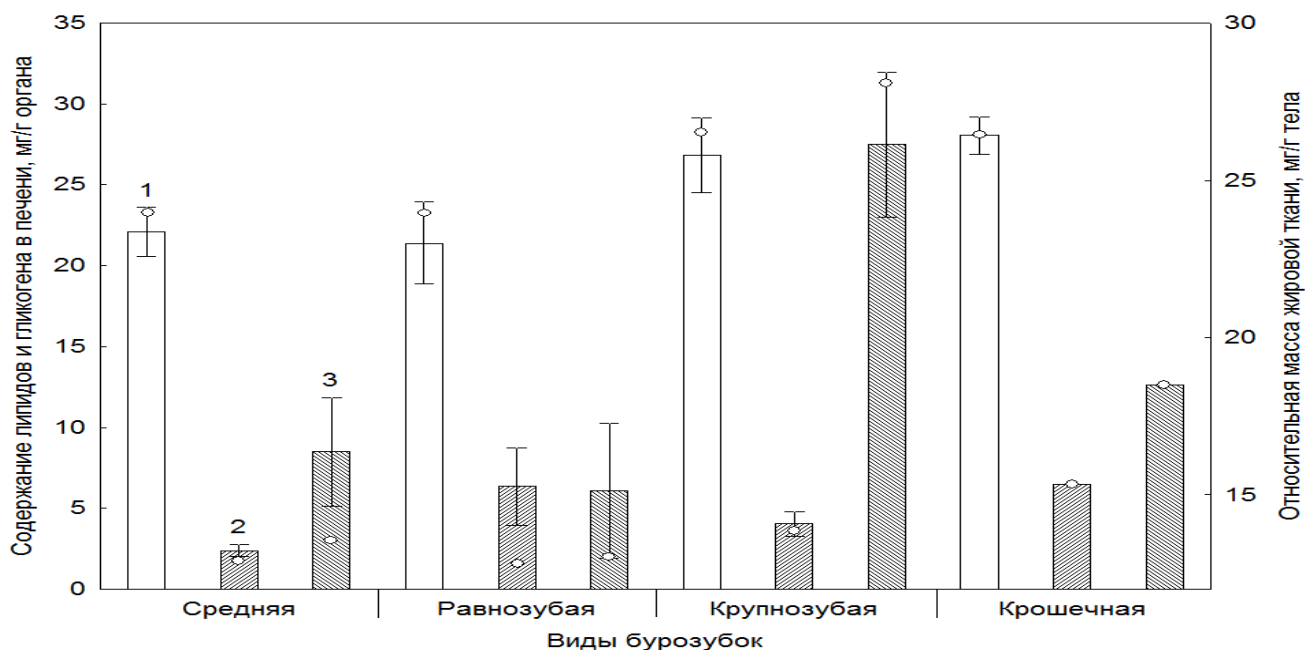


Рисунок 4.2.5. Содержание липидов (1) и гликогена (2) в печени и относительная масса межлопаточной БЖТ (3) у перезимовавших самок пяти видов землероек-бурозубок в бассейне р. Буюнда: столбцы – средние значения, горизонтальные линии – ошибки средних, круги - медианы.

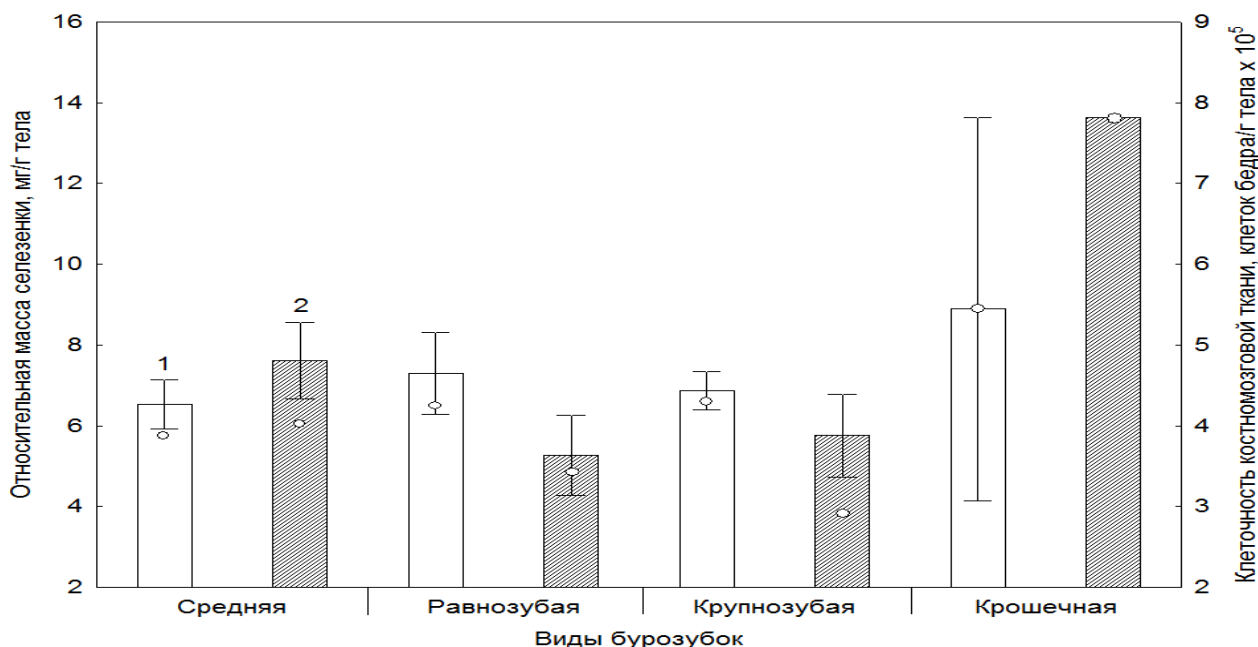


Рисунок 4.2.6. Относительная масса селезенки (1) и клеточность костномозговой ткани (2) у перезимовавших самок пяти видов землероек-бурозубок в бассейне р. Буюнда: столбцы – средние значения, горизонтальные линии – ошибки средних, круги - медианы.

Таким образом, среди сеголеток наблюдалась тенденция к увеличению относительной массы жировых резервов и повышенному содержанию липидов в печени с уменьшением размера тела вида. Более высокая относительная масса БЖТ у мелких видов бурозубок по сравнению с крупными отмечалась и другими авторами (Churchfield, 1981; Нувярinen, 1994). Данная закономерность, по-видимому, связана с более высокой интенсивностью недрожательного термогенеза у мелких видов (Нувярinen, 1994). Сеголетки равнозубой бурозубки по отношению к другим видам обладали минимальными запасами гликогена в печени. Максимальной клеточностью костномозговой ткани среди сеголеток выделялась крошечная бурозубка. Относительная масса селезенки в межвидовом сравнении среди сеголеток, напротив, повышалась по мере увеличения массы тела. Причины данного явления пока неясны.

По относительной массе межлопаточной БЖТ среди перезимовавших самцов, аналогично сеголеткам, наблюдалась тенденция к противоположному, а по относительной массе селезенки – к синхронному изменению с массой тела вида. Однако *S. daphaenodon* отличалась несколько большими значениями относительной массы БЖТ по сравнению с *S. caecutiens*, несмотря на большие размеры тела. Перезимовавших самок оказалась недостаточно для выявления достоверных межвидовых различий по большинству физиолого-биохимических показателей.

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

В природных условиях на представленные в данной работе показатели энергетического и иммунного гомеостаза мелких млекопитающих способны влиять многие факторы. Условия, приводящие к изменению энергозатрат, интенсификации метаболической и иммунной функций организма должны сопровождаться соответствующими физиологическими перестройками. Одними из наиболее важных факторов, существенно влияющих на энергетические

расходы мелких млекопитающих в природе, являются условия окружающей среды, в особенности температура (Белицкая, 1969; Башенина, 1977; Хаскин, 1981, 1984; Слоним, 1982; Шмидт-Ниельсен, 1982; Пантелеев, 1983; Speakman, 1997; Kusumoto, Saitoh, 2008; и др.). Хорошо известны сезонные физиологические перестройки у бурозубок, большинство из которых являются адаптивными (Buchalczyk, Korybska, 1964; Pucek, 1965; Межжерин, Мельникова, 1966; Межжерин, Лушник, 1969; Hissa, Tarkkonen, 1969; Myrcha, 1969; Pasanen, 1969, 1971; Ивантер, 1974; Malzahn, 1974; Churchfield, 1981; Нувярinen, 1984; Ивантер и др., 1985; Докучаев, 1990; и др.). Однако, учитывая, что сбор данных по физиологическим параметрам зверьков проводился нами в теплое время года (июль, август), роль температурного фактора в межгодовой динамике исследуемых показателей представляется не столь существенной. Мы сопоставили усредненные за пятидневный период значения физиолого-биохимических показателей сеголеток средней бурозубки (по этому виду имелось наибольшее количество материала) и температуры окружающего воздуха. Достоверная связь с температурой была установлена лишь для непосредственно выполняющей термогенную роль бурой жировой ткани, причем только межлопаточной ($r_s = 0,4$; $p < 0,05$) (Рис. 4.3.1) (Киселев, 2010 а). Следует отметить, однако, что влияние температуры окружающего воздуха на содержание бурого жира может быть как прямым, приводя к изменению интенсивности метаболизма и изменяя скорость липолиза в данной ткани (Joel, 1965, цит. по: Pasanen, 1969), так и опосредованным. Понижения температурных условий в летний период, часто сопровождаемые осадками, могут влиять на активность беспозвоночных, являющихся для бурозубок кормом, препятствовать нормальной кормодобыче зверьков. Ни по каким другим физиолого-биохимическим показателям достоверной связи с температурой окружающего воздуха выявлено не было. В межгодовом отношении связь относительной массы межлопаточного бурого жира с температурой не наблюдалась (Рис. 4.3.2). Из этого можно сделать вывод, что влияние погодно-климатических условий на физиолого-биохимические показатели зверьков в летний период в районе наших

исследований было не столь существенным. Лишь в отдельные периоды разных лет погодно-климатические условия (например, затяжные дожди, ночные заморозки) данного сезона могут оказывать значительное воздействие на землероек. В тоже время, как будет описано ниже, часть из рассматриваемых физиолого-биохимических показателей, в том числе и масса бурой жировой ткани, находились в значительной зависимости от численности животных.

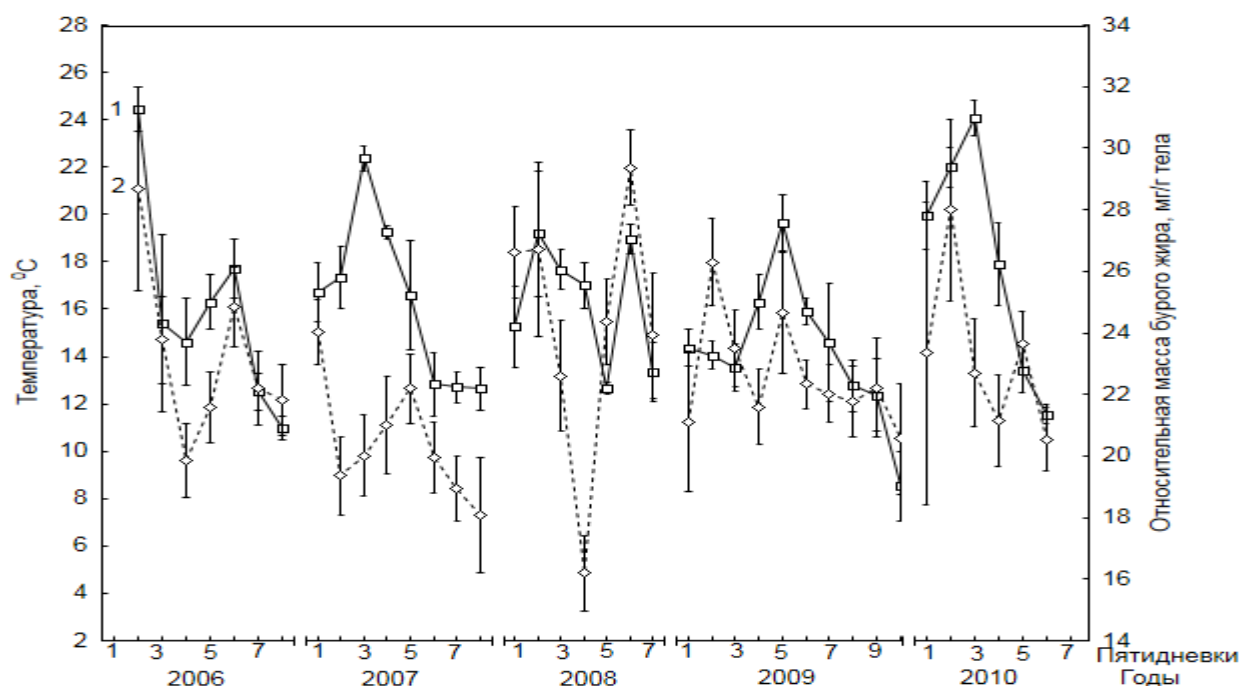


Рисунок 4.3.1. Динамика температуры воздуха (1) и относительной массы межлопаточной бурой жировой ткани у сеголеток средней бурозубки (2) в 2006–2010 гг.: каждая точка представляет усредненное за пятидневный период значение; вертикальные линии – ошибки средних.

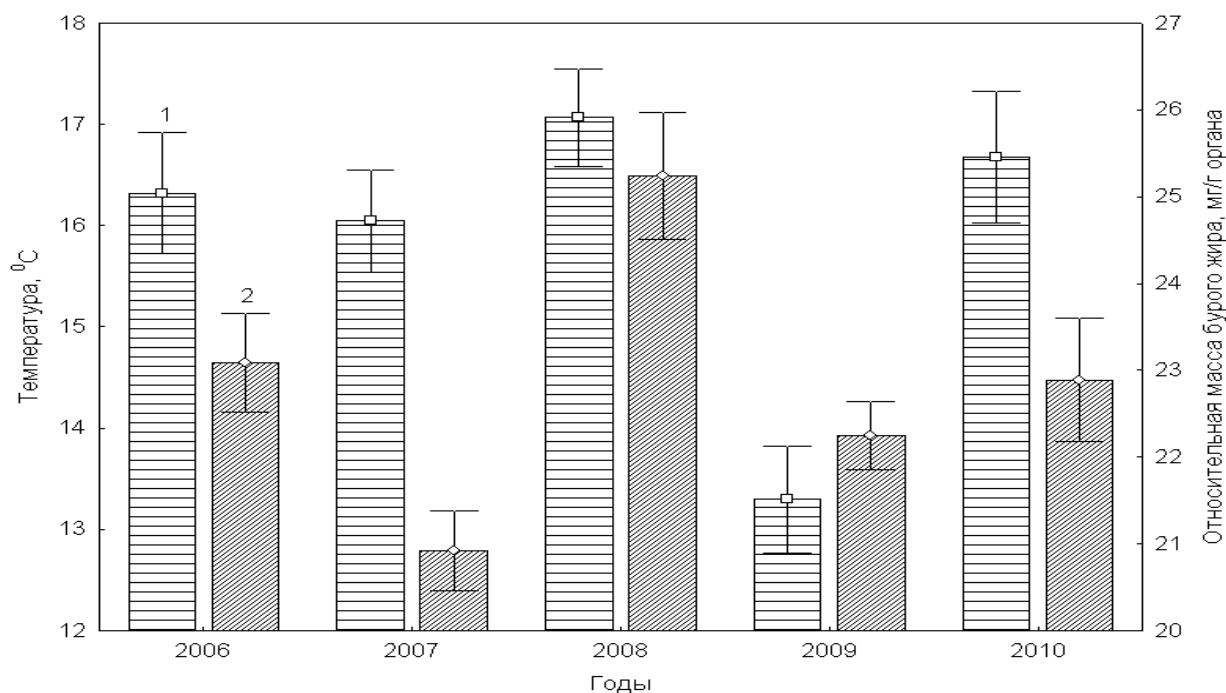


Рисунок 4.3.2. Значения температуры воздуха (1) и относительной массы межлопаточной бурой жировой ткани у сеголеток средней бурозубки (2) в 2006-2010 гг. (в среднем за июль-август): вертикальные линии – ошибки средних.

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 выявления характера изменчивости физиолого-биохимических показателей при голодании был проведен эксперимент. На рисунках 4.3.3 и 4.3.4 представлены исследуемые показатели сеголеток равнозубой бурозубки в контроле, после 8-часового голодания и 13-часового возобновления питания. Следует отметить, что содержание резервных энергетических веществ (гликоген печени и относительная масса жировых тканей) в контроле оказалось несколько большим, чем у зверьков в природных условиях. Большая масса бурого жира у животных, содержащихся в неволе по отношению к таковым из естественной среды отмечалась и другими исследователями (Русек, 1964; Докучаев, 1980 а, б; 1990). К подобной особенности, по всей видимости, приводят обильное питание, более высокие по отношению к окружающей среде температуры и меньшая подвижность особей

(Pucek, 1964). Масса тела зверьков составила в контроле – $9,2 \pm 0,43$ г, при голодании – $7,6 \pm 0,25$ г, при возобновлении питания – $8,9 \pm 0,25$ г. Различия по массе оказались достоверными между голодавшими особями в сравнении с контролем (M.-W.: $Z = 2,6$, $p < 0,05$) и животными после возобновления питания (M.-W.: $Z = 2,5$, $p < 0,05$). Существенное снижение веса тела при ограничении питания ранее наблюдалось и у других видов бурозубок (Тупикова, 1949; Morrison et al., 1957; Newman, Rudd, 1978). При голодании по отношению к контролю у зверьков происходило увеличение содержания липидов (M.-W.: $Z = 2,9$, $p < 0,005$) и уменьшение содержания гликогена (M.-W.: $Z = 3,0$, $p < 0,005$) в печени, понижалась относительная масса паховой (M.-W.: $Z = 2,7$, $p < 0,01$) и межлопаточной (M.-W.: $Z = 3,1$, $p < 0,005$) бурой жировой ткани (Рис. 4.3.3). После возобновления питания содержание гликогена в печени оказалось достоверно большим по отношению к контролю (M.-W.: $Z = 2,0$, $p < 0,05$). Различия по остальным физиолого-биохимическим показателям между контрольными и возобновившими питание животными были недостоверны. Последняя группа по отношению к голодавшим животным отличалась меньшим содержанием липидов (M.-W.: $Z = 2,6$, $p < 0,01$) и большим содержанием гликогена (M.-W.: $Z = 3,1$, $p < 0,005$) в печени, большей относительной массой паховой (M.-W.: $Z = 2,1$, $p < 0,05$) и межлопаточной (M.-W.: $Z = 2,5$, $p < 0,05$) жировой ткани. Различия по относительной массе селезенки оказались недостоверны в сравнении между всеми группами, однако наблюдалась тенденция к уменьшению данного показателя при голодании по сравнению с контролем, и при возобновлении питания по отношению к контрольным и голодающим животным (Рис. 4.3.4). Клеточность костного мозга при возобновлении питания оказалась достоверно меньшей, чем при голодании (M.-W.: $Z = 2,9$, $p < 0,005$), в сравнении между другими группами различия по данному параметру были недостоверны. При голодании значения данного показателя имели тенденцию быть даже большими, чем в контроле, что, вероятно, связано с меньшей массой голодающих зверьков.

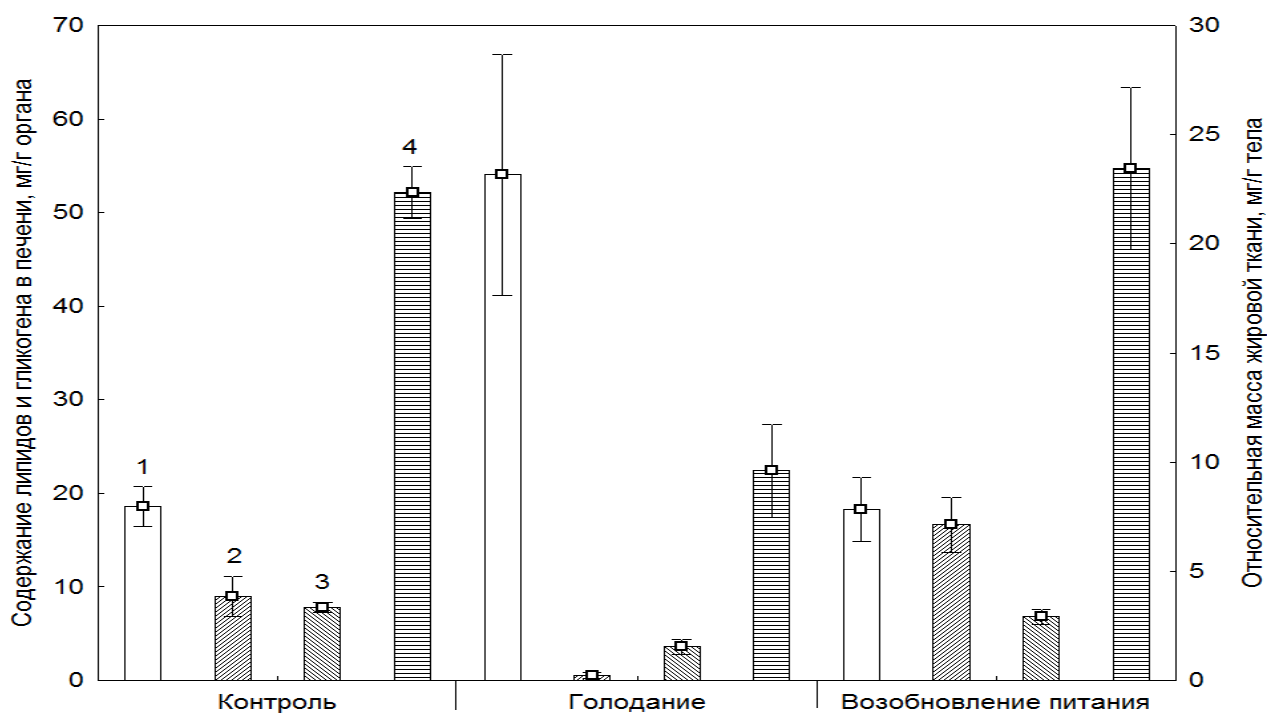


Рисунок 4.3.3. Содержание липидов (1) и гликогена (2) в печени, относительная масса паховой (3) и межлопаточной (4) бурой жировой ткани у сеголеток равнозубой бурозубки в контроле, при голодании и возобновлении питания.

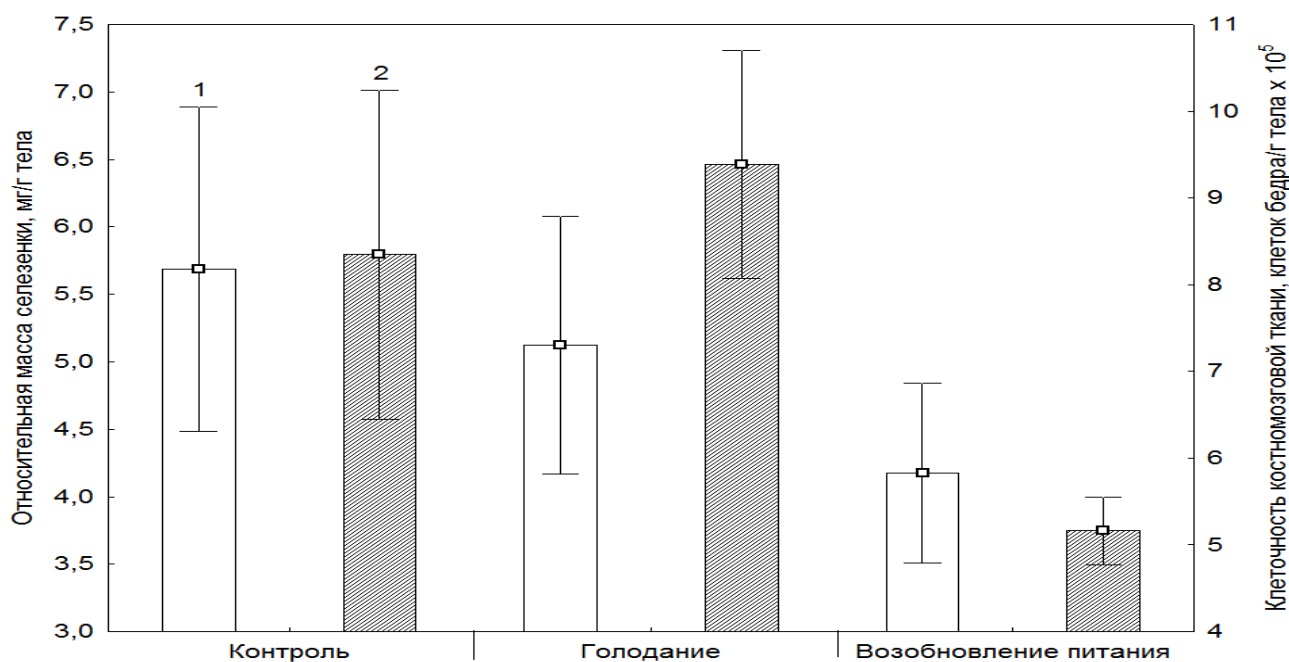


Рисунок 4.3.4. Относительная масса селезенки (1) и клеточность костного мозга (2) у сеголеток равнозубой бурозубки в контроле, при голодании и возобновлении питания.

В имеющейся литературе данные по физиологической реакции землероек-бурозубок на стресс и голодание практически отсутствуют. Известно лишь, что в конце голодания у них происходит резкое падение уровня метаболизма (Gębczyński, 1971; Newman, Rudd, 1978), может наблюдаться снижение температуры тела (Gębczyński, 1977), после этого животные становятся вялыми и погибают. Однако как описано ниже, сходная картина изменчивости рассматриваемых физиолого-биохимических показателей при голодании и возобновлении питания наблюдалась у некоторых других групп мелких млекопитающих, в частности у грызунов. Сходство физиологического ответа на голодание и некоторые другие неблагоприятные условия различных групп животных позволяет полагать, что изменчивость исследуемых физиолого-биохимических показателей бурозубок при стрессе будет соответствовать таковой большинства других мелких млекопитающих. Изменения физиологических показателей при стрессе и голодании во многом сходны, хотя имеются и некоторые отличия.

Как при стрессе, так и при голодании у млекопитающих происходит истощение гликогена в печени, вследствие мобилизации его в глюкозу (Barnett et al., 1960; Хочачка, 1973; Ньюсхолм, Старт, 1977; Mosin, 1982; Мосин, Петрова, 1982 а; Горизонтов и др., 1983; Панин, 1983; Goda et al., 1991). Однако при доступе к высококалорийной пище после голодания уровень гликогена может подниматься во много раз выше нормального значения. Синтез гликогена при этом происходит намного быстрее, чем при нормальных условиях (Хочачка, 1973; Mosin, 1982; Мосин, Петрова, 1982 а; Nur et al., 1995). В нашем эксперименте содержание гликогена в печени также достоверно снизилось при голодании, а после возобновления питания значения данного показателя были достоверно выше, чем в контроле.

Многими исследователями для оценки содержания гликогена в печени применялась относительная масса (индекс) этого органа (например, Пястолова и др., 1966; Шварц и др., 1968; Ивантер и др., 1985; и др.). Однако исследованиями

на различных мышевидных грызунах было показано, что при определенных условиях в печени может накапливаться значительное количество липидов, перекрывающее по своим значениям содержание гликогена (Мосин, 1980; Мосин, Петрова, 1981). Авторы данных исследований сделали предположение о неправомерности использования индекса печени в качестве показателя содержания в ней гликогена. Способность к накоплению значительного количества липидов в печени в природных условиях была выявлена нами и для бурозубок (Киселев, 2010 в; см. ниже). Мы проверили связь индекса печени с содержанием в ней гликогена и липидов на примере средней бурозубки (Киселев, Ямборко, 2011). Связи содержания липидов в данном органе с его индексом выявлено не было как для сеголеток ($r = 0,2$; $p > 0,05$), так и для перезимовавших самцов ($r = - 0,2$; $p > 0,05$). Для последней половозрастной группы была установлена достоверная положительная корреляция содержания гликогена с индексом печени ($r = 0,8$; $p < 0,05$). У сеголеток подобная связь выявлена не была ($r = 0,4$; $p > 0,05$). Данная особенность, вероятно, связана с тем, что у перезимовавших самцов *S. caecutiens* содержание гликогена в печени, в отличие от сеголеток, довольно высоко (см. выше). Отложения данного углевода сопровождаются накоплением в тканях воды (Шмидт-Ниельсен, 1982), что может оказать значительное влияние на массу органа. У сеголеток же, вследствие малого содержания гликогена, на массу печени в большей степени могут оказывать влияние другие факторы, такие как, например, уровень метаболизма. Перезимовавшие самки обладали наибольшей относительной массой печени среди всех половозрастных категорий средней бурозубки (Киселев, 2012 г), однако содержание гликогена в печени у них меньше, а содержание липидов сопоставимо со взрослыми самцами (см. выше). Это также свидетельствует об отсутствии связи индекса печени с содержанием гликогена и липидов у перезимовавших самок. Большинство взрослых самок в летний период являются беременными и/или кормящими. Известно, что гепатомегалия при беременности и лактации связана с повышенным уровнем метаболизма материнского организма, а также с детоксикацией эмбриональных метаболитов (Hollister et al., 1987; Milona

et al., 2010). Таким образом, индекс печени не проявил связи с содержанием в ней липидов. С содержанием гликогена в печени достоверная связь относительной массы печени наблюдалась лишь для перезимовавших самцов. Исходя из этого, можно заключить, что методы непосредственного определения количества гликогена являются более информативными по сравнению с использованием индекса печени в качестве показателя содержания этого углевода.

Содержание липидов в печени у мелких млекопитающих обычно невелико, считается, что печень не является местом их резервирования (Ньюсхолм, Старт, 1977). Однако при различных неблагоприятных условиях, таких как стресс и голодание, уровень липидов в крови, а затем и в печени значительно увеличивается (Мосин, 1980; Мосин, Петрова, 1981, 1982 а, б; Mosin, 1982; Hershoc, Vogel, 1989; Goda et al., 1991; Yasuhara et al., 1991). В нашем эксперименте содержание липидов в печени у *S. isodon* при голодании также оказалось значительно большим, чем в контроле. Следует отметить, что восстановление данного параметра после предоставления корма бурозубкам происходит довольно быстро. После 13-часового возобновления питания значения данного показателя вернулись к контрольному уровню. У лесных полевок через подобный промежуток времени приема пищи после голодания содержание липидов в печени остается все еще несколько повышенным (Mosin, 1982).

В отличие от многих других мелких млекопитающих, запасующих определенную долю энергетических веществ в виде белого жира, практически вся жировая ткань бурозубок (согласно гистологической структуре) является бурой (Murcha, 1969; Нувярinen, 1994). Бурая жировая ткань (БЖТ) в структурном, метаболическом и функциональном отношении отличается от белой жировой ткани (Ньюсхолм, Старт, 1977; Пантелеев, 1983; Хаскин, 1984; Дж. Тепперман, Х. Тепперман, 1989). Основная функция ее заключается в продукции тепла. Данная ткань подвержена значительным сезонным изменениям в своей ультраструктуре, что свидетельствует о ее особой роли в процессах терморегуляции в зимний период (Hissa, Tarkkonen, 1969; Pasanen, 1969;

Przełęcka, 1981; Dew et al., 1998). Летом и осенью БЖТ характеризуется наличием крупных сферических жировых капель (вакуолей) и плотно прилегающих друг к другу митохондрий. Зимой митохондрии рассеяны в цитоплазме, жировых капель в этот период становится больше и они имеют меньшие размеры, повышается количество капилляров, проникающих внутрь ткани. В зимний период в БЖТ также, возрастает активность некоторых ферментов и концентрация некоторых гормонов (Pasanen, 1969, 1971; Pasanen, Hyvärinen, 1970; Nieminen, Hyvärinen, 2000). Данные изменения указывают на ее высокую метаболическую активность в зимний период, что также подтверждается исследованиями потребления кислорода БЖТ *in vitro* (Malzahn, 1974). В то же время опытами на грызунах было показано, что содержание бурого жира находится в прямой зависимости от кормовой обеспеченности животных (Rothwell et al., 1984; Nagashima et al., 1995; Groscolas, Herzberg, 1997; Cannon, Nedergaard, 2004; Zhan et al., 2009). Аналогичная особенность была выявлена нами и для землероек-бурозубок. После 8-часового голодания равнозубой бурозубки в эксперименте масса БЖТ существенно уменьшилась по отношению к контролю. Возобновление питания в течение 13-часового периода в нашем эксперименте вернуло значения этого параметра к контрольному уровню. Другими исследователями также отмечалось, что обильное питание, при содержании данной группы зверьков в неволе, ведет к значительному увеличению массы бурого жира (Pucek, 1964; Докучаев, 1980 а, б, 1990), тогда как погибшие от голода зверьки имеют очень низкие значения данного морфофизиологического показателя (Докучаев, 1979 б, 1980 а, 1990). Воздействие же стресса (по данным, полученным на грызунах), в условиях нормального питания, приводит к увеличению как абсолютной, так и относительной массы БЖТ, вследствие повышения ее метаболической активности (Kuroshima et al., 1984; Nozu, 1992; Nozu et al., 1992; Cannon, Nedergaard, 2004).

Костный мозг и селезенка, как показано на примере обыкновенной бурозубки, функционально схожи с таковыми у других видов млекопитающих, однако гемопоэтическая функция селезенки у бурозубок сохраняется на протяжении всей жизни (Bray et al., 2008). Мы не наблюдали достоверных

отличий по относительной массе селезенки и клеточности костного мозга у бурозубок при голодании по сравнению с контролем. Однако на грызунах было показано, что как при стрессе, так и при голодании клеточность костномозговой ткани и селезенки понижается, масса последней при этом уменьшается (Archdeacon et al., 1961; Горизонтов и др., 1983; Howard et al., 1999; Горбачева и др., 2003; Городецкая, Корневская, 2009; Сержникова и др., 2010; Bermudes et al., 2011). Грызуны, по сравнению с бурозубками, способны голодать более длительное время. Возможно, что различия по данным показателям проявляются спустя бóльший промежуток времени после начала голодания. В нашем эксперименте имелась тенденция к уменьшению относительной массы селезенки при голодании по отношению к контролю, а возобновившие питание животные имели еще меньшую (недостоверно) относительную массу этого органа. Клеточность костномозговой ткани также обладала наименьшими значениями в группе возобновивших питание животных, но различия оказались достоверны лишь в сравнении с голодающими зверьками.

4.4. Связь физиолого-биохимических показателей бурозубок с уровнем численности

Результаты, полученные при сравнении физиолого-биохимических показателей животных при разных уровнях их численности, опубликованы в ряде статей (Киселев, 2010 б, в; 2012 а, е; 2013 а; Киселев и др., 2013). 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. (Рис. 4.4.1).



Рисунок 4.4.1. Выделенные 4 уровня численности для оценки физиологического состояния бурозубок: пунктирной линией отмечена среднемноголетняя численность.

Средняя бурозубка. Достоверных различий по массе тела молодых зверьков в зависимости от численности выявлено не было (К.-W.: $N = 1,2$; $p > 0,05$) (Рис. 4.4.2). Физиолого-биохимические показатели сеголеток средней бурозубки при разной численности животных представлены на рисунке 4.4.3. Различия по всем исследуемым показателям оказались достоверными. Значения теста Краскелла-Уоллиса (К.-W.) были следующими: $N = 128,9$ ($p < 0,01$) и $N = 28,0$ ($p < 0,01$) для относительной массы паховой и межлопаточной БЖТ соответственно, $N = 397,1$ ($p < 0,01$) для содержания липидов и $N = 103,7$ ($p < 0,01$) для содержания гликогена в печени, $N = 87,1$ ($p < 0,01$) для клеточности костного мозга и $N = 13,7$ ($p < 0,01$) для относительной массы селезенки.

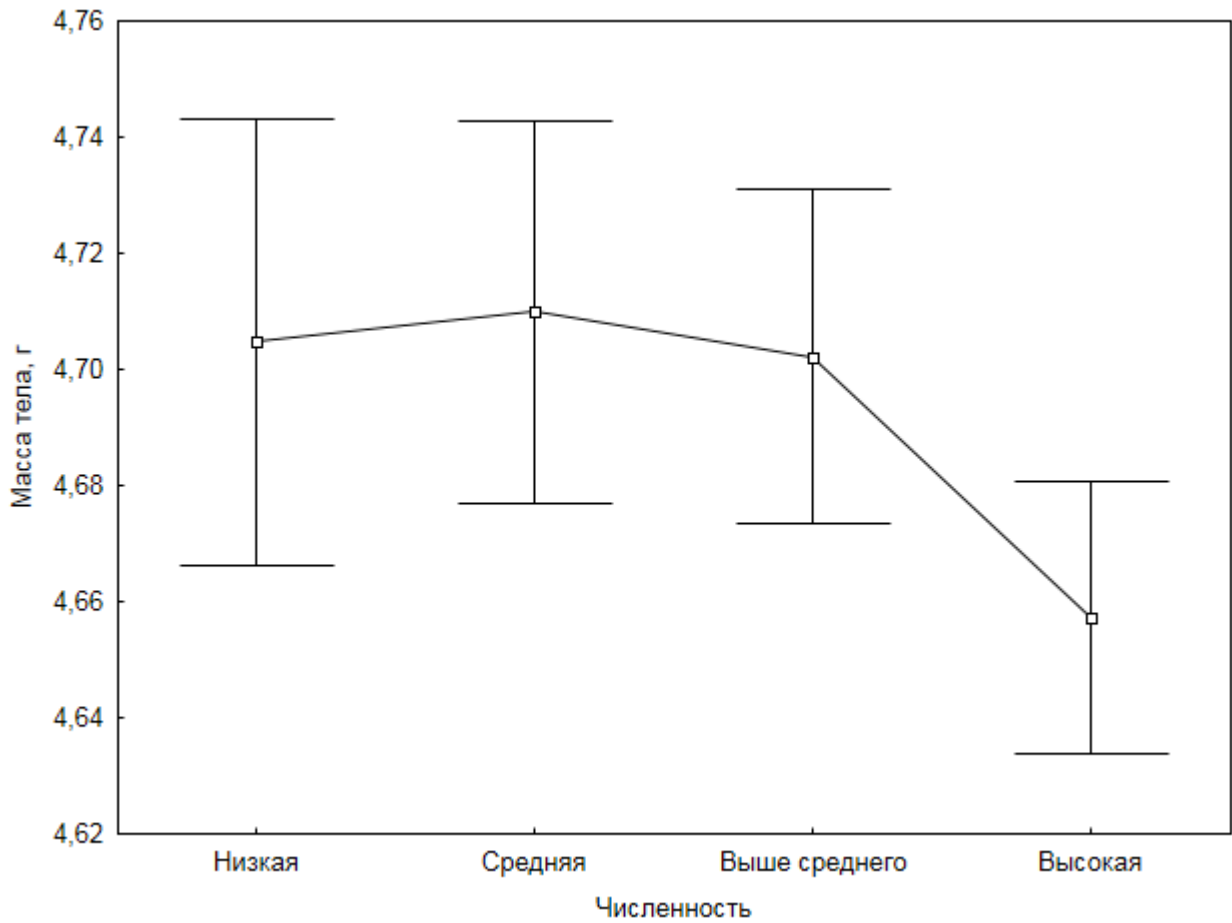


Рисунок 4.4.2. Масса тела сеголеток средней бурозубки при разных уровнях численности: данные представлены как средние и ошибки средних.

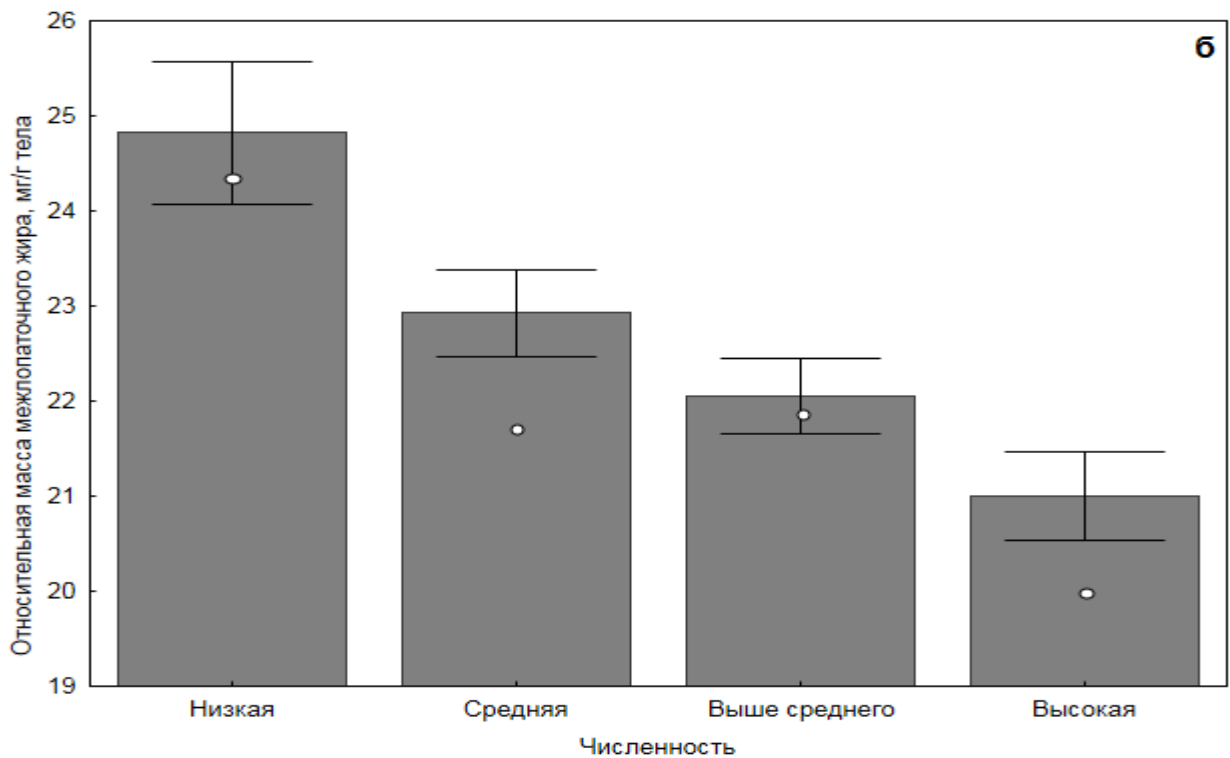
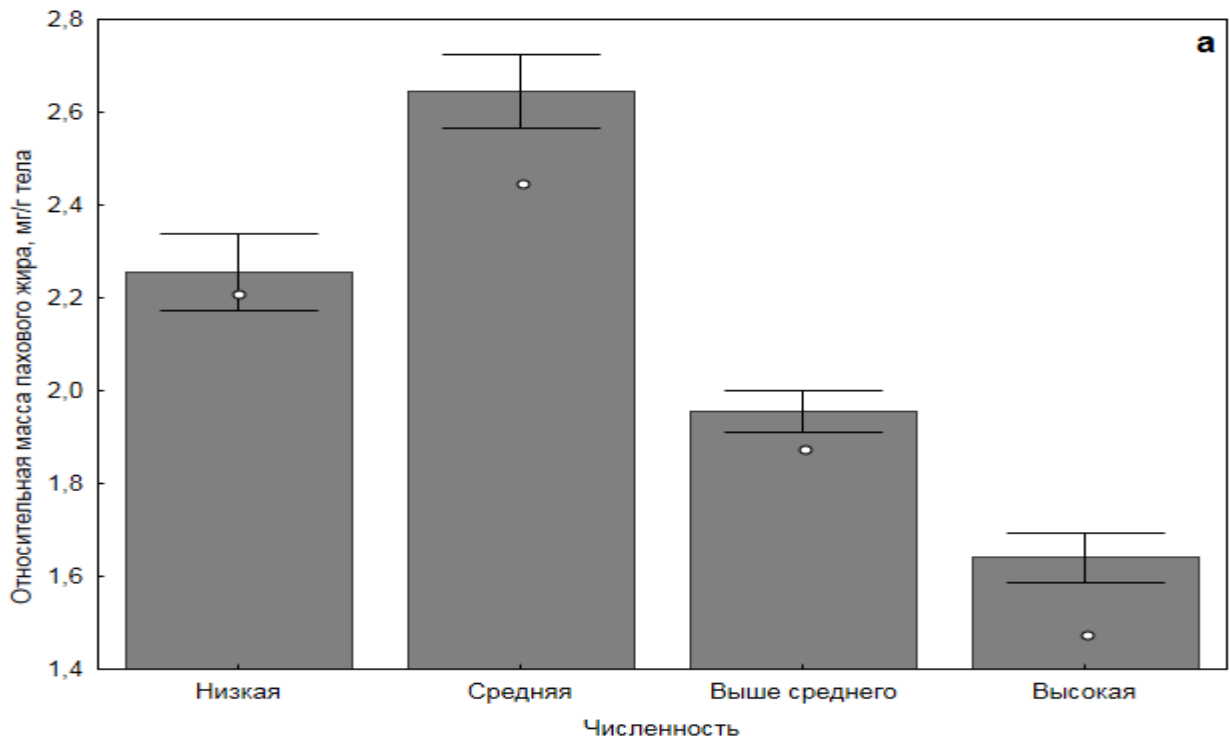
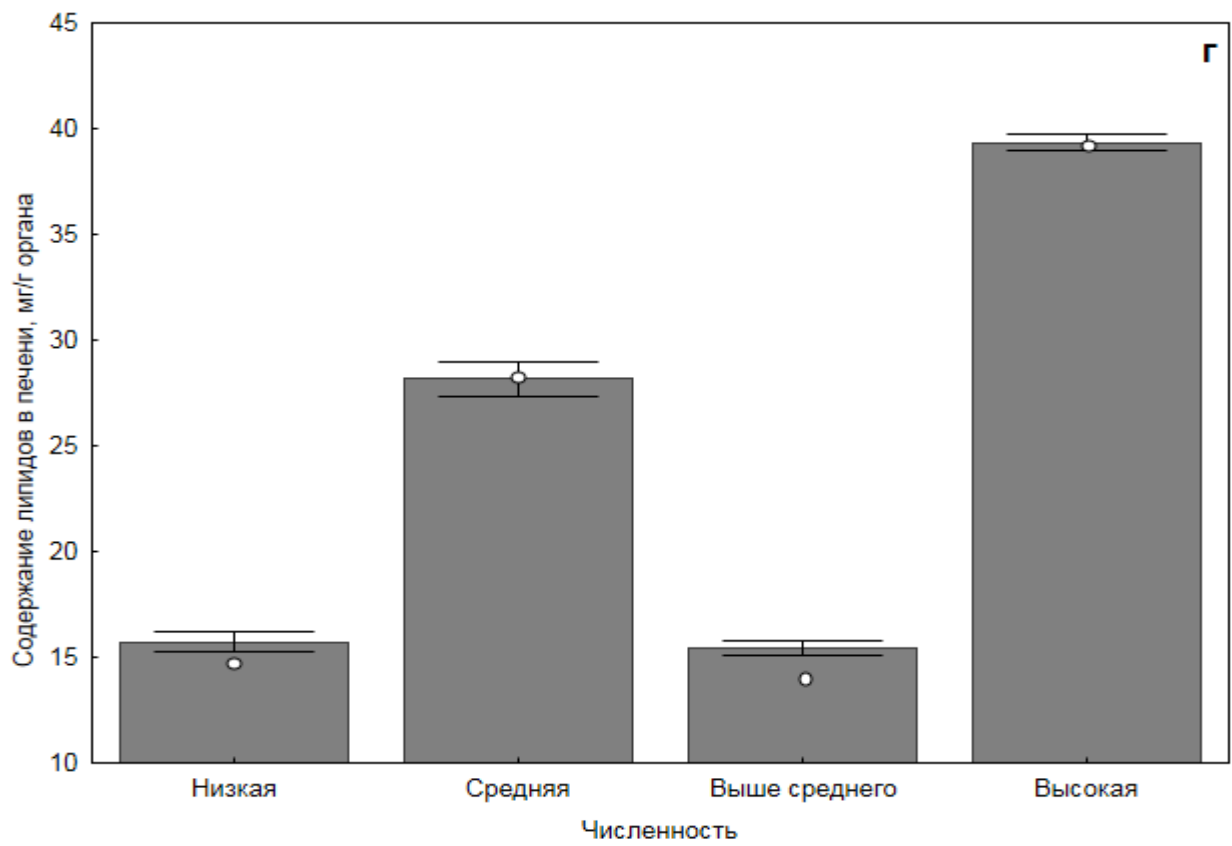
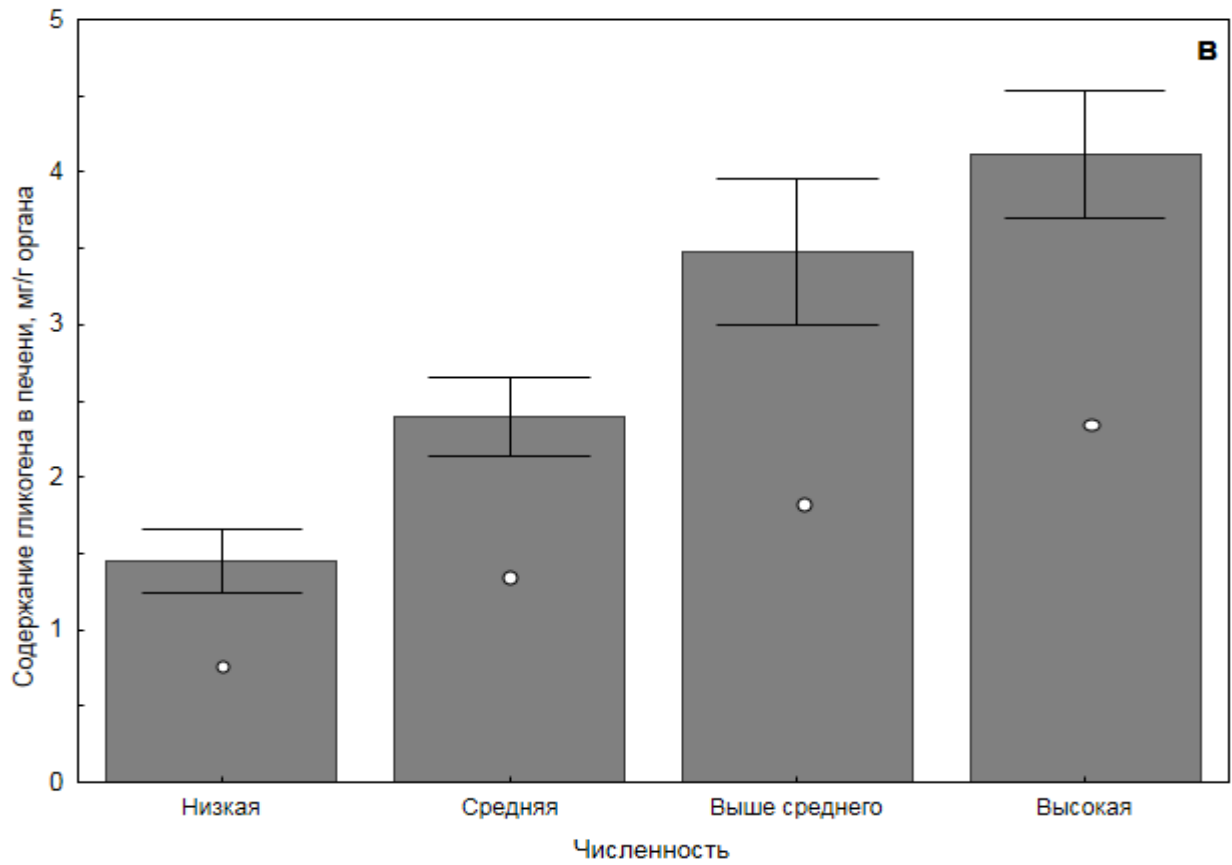
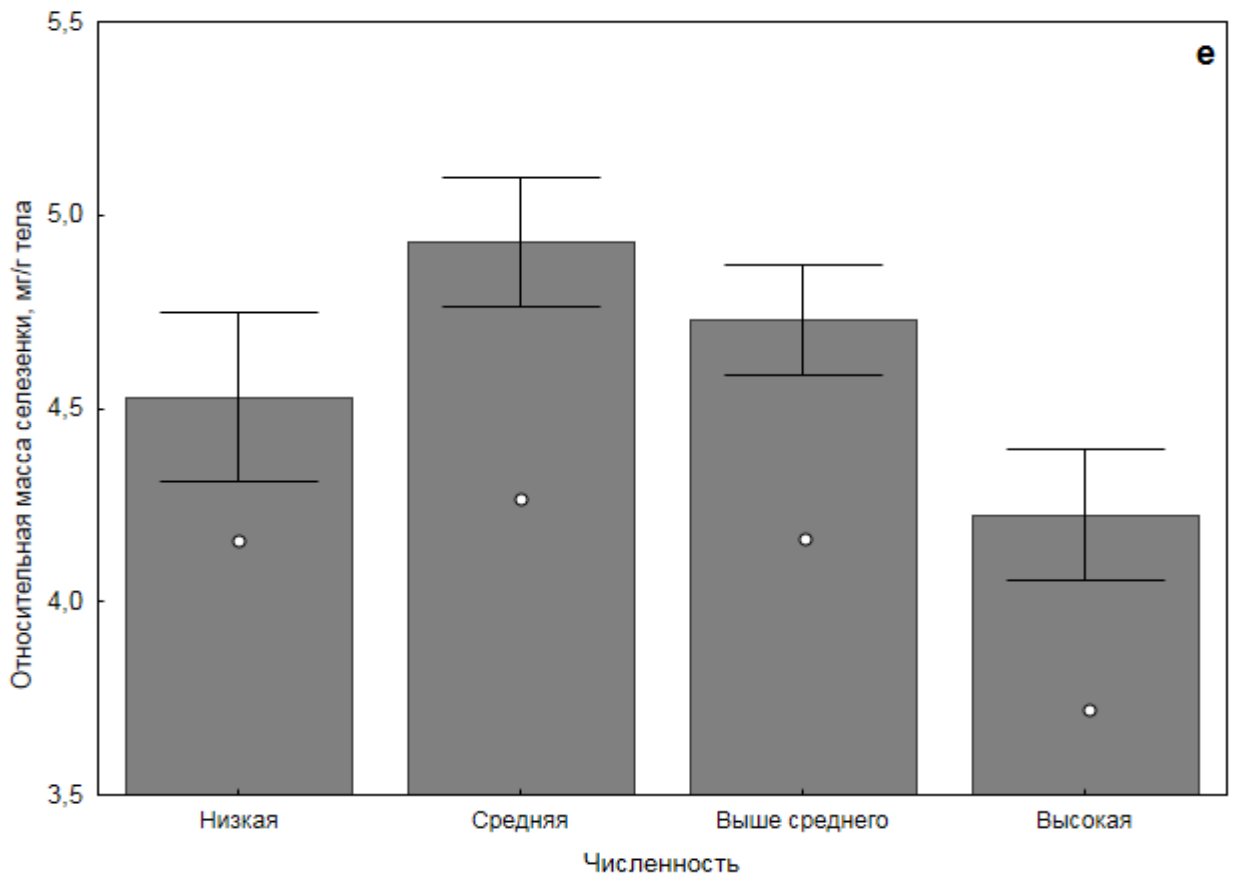
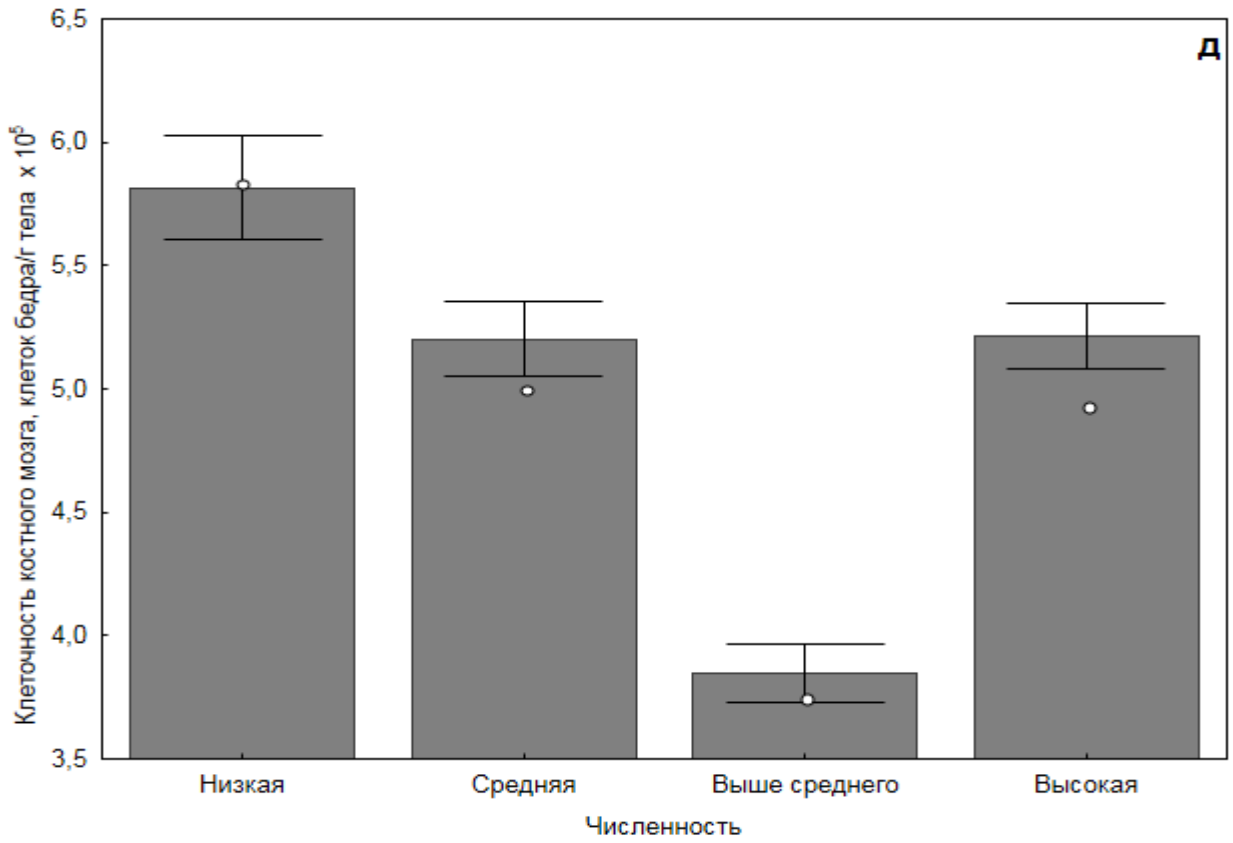


Рисунок 4.4.3. Некоторые физиолого-биохимические показатели сеголеток средней бурозубки при разных уровнях численности: столбцы – средние значения, горизонтальные линии – ошибки средних, круги - медианы (а – относительная масса пахового жира, б – относительная масса межлопаточного жира)



Продолжение рисунка 4.4.3 (в – содержание гликогена в печени, г – содержание липидов в печени)



Продолжение рисунка 4.4.3 (д – клеточность костного мозга, е – относительная масса селезенки).

Как видно из рисунка 4.4.3, наибольшую связь с численностью у сеголеток средней бурозубки проявило содержание резервных энергетических веществ. Количество гликогена в печени изменялось в прямой зависимости, а относительная масса жировых тканей в противоположной с численностью животных, хотя содержание пахового жира при средней численности оказалось немного большим, чем при низкой. При этом была выявлена достоверная отрицательная корреляция между среднемесячной численностью и относительной массой межлопаточного бурого жира ($r = -0,8$; $p < 0,01$). Для паховой жировой ткани 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 ($r = 0,5$; $p < 0,01$). Между содержанием гликогена в печени и численностью также была установлена корреляция ($r = 0,7$; $p < 0,05$) (Киселев, 2012 е).

Связь содержания резервных энергетических веществ сеголеток бурозубок с численностью, по всей видимости, свидетельствует о трофическом неблагополучии животных в годы их высокого обилия. Как обсуждалось выше, масса БЖТ уменьшается при голодании, в то время как в условиях стресса значения данного показателя увеличиваются. Как известно, землеройки-бурозубки неспособны к полному длительному голоданию, и время их жизни без доступа пищи составляет лишь несколько часов (Тупикова, 1949; Hanski, 1994). Однако даже непродолжительные перебои в питании (или увеличение промежутков времени между приемами пищи), могут сказаться на физиологическом состоянии этих зверьков. Землеройки-бурозубки имеют экстремально высокий уровень метаболизма (Morrison et al., 1959; Buckner, 1964; Vogel, 1976; Newman, Rudd, 1978; Hanski, 1984; Taylor, 1998; Ochocińska, Taylor, 2005), при котором скорость расходования резервных энергетических веществ без доступа пищи будет довольно высокой. Как показали эксперименты, 8-часовое голодание равнозубой бурозубки привело к значительному израсходованию жировых запасов. У средней бурозубки израсходование резервных энергетических веществ должно проходить еще быстрее, так как время жизни

этого вида без доступа пищи существенно меньше, чем у *S. isodon* (Hanski, 1994). Высокая скорость израсходования бурой жировой ткани у *S. caecutiens* подтверждается тем, что погибшие (от голода) в живоловках и конусах без воды, а также в давилках при попадании хвостом или лапой зверьки имеют крайне низкое содержание бурого жира (Докучаев, 1980 а, 1990; наши наблюдения). В экспериментах на *S. araneus* (крупный вид бурозубок) и *S. minutus* (мелкий вид бурозубок) было выявлено, что последний вид имеет большую скорость потери веса тела при голодании (Тупикова, 1949), что также может свидетельствовать о более высокой интенсивности расходования жировых резервов у меньших по размеру видов бурозубок.

Увеличение содержания гликогена в печени при повышенной численности животных, по-видимому, также явилось следствием нерегулярного питания. Количество данного углевода в печени является весьма вариабельным показателем, и его средние значения не всегда отражают реальную картину у отдельных особей (Мосин, Петрова, 1982 б; Мосин, Лазуткин, 1985; Мосин и др., 1985). На рисунке 4.4.4 можно видеть, что распределение особей по содержанию гликогена в печени резко отличается от нормального с ярко выраженными положительными асимметрией ($4,5 \pm 0,10$) и эксцессом ($22,4 \pm 0,20$). Большинство значений находится в области от 0 до 2 мг/г органа. Это свидетельствует о том, что в норме содержание этого углевода в печени у сеголеток бурозубок невелико. Вследствие малого содержания, снижение уровня гликогена в печени при голодании будет не столь значительным. К примеру, у полевки-экономки, которая в норме также имеет малое количество данного углевода, существенных изменений по содержанию гликогена в печени при голодании не отмечалось (Мосин, Петрова, 1981). Однако, как описано выше, при доступе пищи после голодания содержание гликогена в печени может увеличиваться, в несколько раз превышая нормальные значения, наблюдающиеся у животных до голодания. Синтез гликогена при этом происходит намного быстрее, чем при нормальных условиях. Следовательно, повышенное содержание гликогена в печени также может свидетельствовать о нерегулярном питании зверьков.

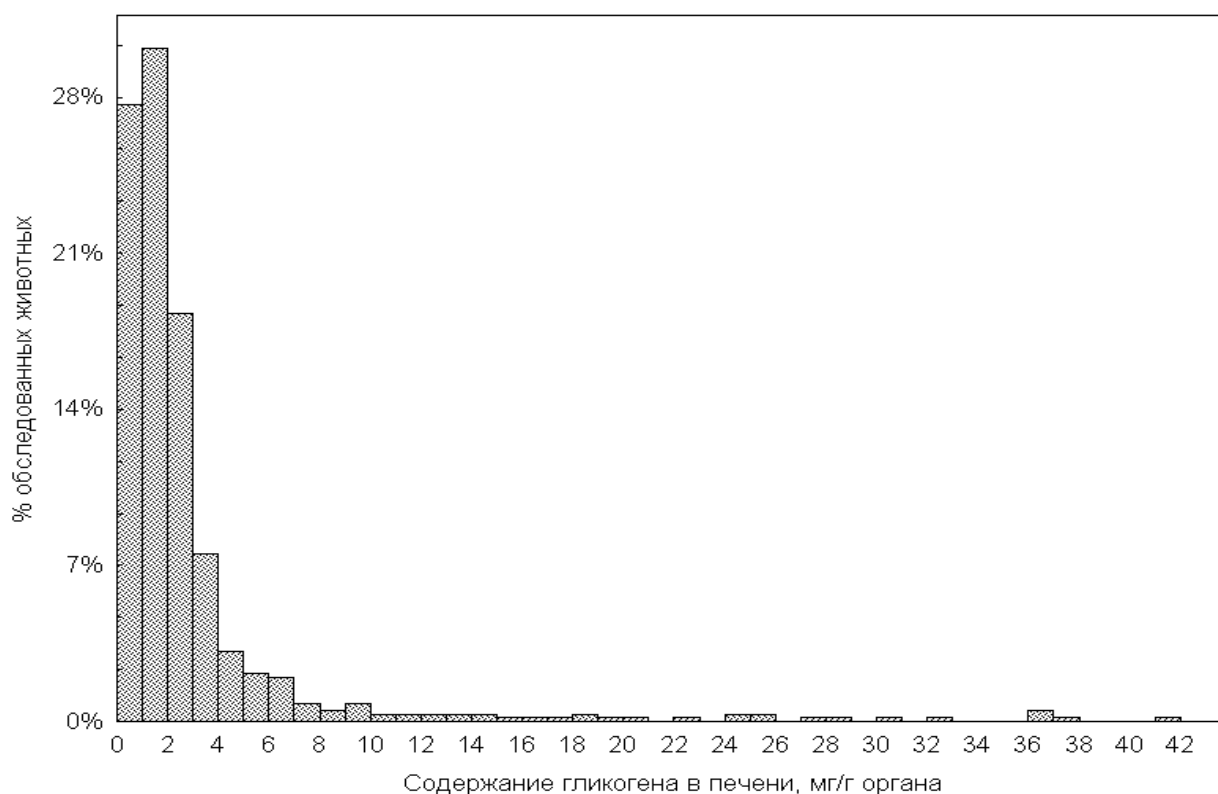


Рисунок 4.4.4. Распределение сеголеток средней бурозубки по содержанию гликогена в печени.

Связь остальных показателей средней бурозубки с численностью зверьков была не столь выражена (Рис. 4.4.3). Наибольшее содержание липидов в печени наблюдалось при высокой численности (2007 г.), что, вероятно, явилось следствием значительного трофического напряжения и/или стрессового состояния, однако при плотности зверьков выше среднего (2009 г.) данный показатель был на таком же уровне, как и при низкой численности (2008 г.). В то же время в 2006 и 2010 гг., несмотря на невысокую численность землероек, содержание липидов в печени оказалось значительно повышенным. Причины данного явления пока неясны. Возможно, на данный показатель оказывают значительное влияние и другие факторы.

Четкой связи клеточности костномозговой ткани и относительной массы селезенки с численностью животных также выявлено не было, хотя тенденция к таковой все же имелась. Масса селезенки постепенно убывала от средней к высокой численности. В последнем случае значения этого

морфофизиологического показателя оказались наименьшими за весь период исследований, что, как обсуждалось выше, также может быть проявлением значительного голодания и/или повышенной стрессированности особей. Однако при низкой численности животных относительная масса селезенки была меньше, чем при средней численности и таковой выше среднего. По мнению некоторых исследователей, селезенка мелких млекопитающих, включая землероек-бурозубок, вследствие своей полифункциональности, чувствительна к большому количеству различных факторов (Ивантер и др., 1985; Оленев, Пасичник, 2003). По этой причине селезенка обладает чрезвычайно высокой индивидуальной изменчивостью, что представляет определенную сложность при использовании ее в качестве морфофизиологического индикатора. Мы также считаем, что отсутствие достоверной связи относительной массы селезенки с плотностью популяции землероек-бурозубок может являться следствием воздействия на данный показатель и различных других факторов. Некоторую связь массы селезенки у бурозубок, например, отмечали с зараженностью их паразитами (Cowan et al., 2009).

Перезимовавшие зверьки средней бурозубки, как и сеголетки, достоверных различий по массе тела при разных уровнях численности не имели (Рис. 4.4.5). Однако у самцов данные различия были близки к достоверным (К.-W., самцы: $H = 7,8$, $p = 0,06$; самки: $H = 3,2$, $p > 0,05$).

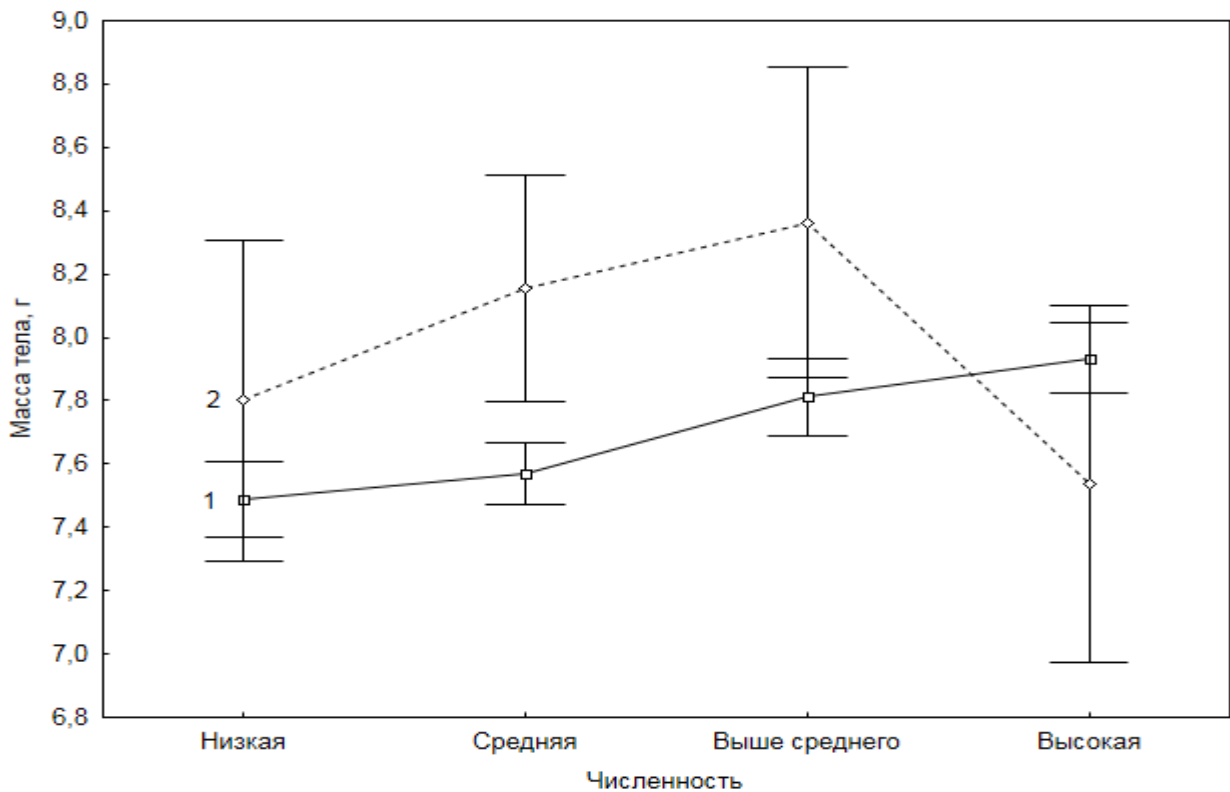


Рисунок 4.4.5. Масса тела перезимовавших самцов (1) и самок (2) средней бурозубки при разных уровнях численности: данные представлены как средние и ошибки средних.

Из физиолого-биохимических показателей перезимовавших зверьков *S. caecutiens* между годами с разной численностью достоверно отличались лишь относительная масса паховой БЖТ у самцов (К.-W.: $N = 33,6$, $p < 0,01$) и содержание липидов в печени у обоих полов (К.-W., самцы: $N = 50,5$, $p < 0,01$; самки: $N = 15,5$, $p < 0,01$) (Рис. 4.4.6). Отсутствие достоверных различий по остальным физиолого-биохимическим параметрам у взрослых особей, вероятно, связано с относительно малой выборкой животных данной возрастной группы. У самцов наблюдалась тенденция к синхронным межгодовым изменениям относительной массы межлопаточного бурого жира и содержания гликогена в печени с таковыми у сеголеток. У самок, напротив, содержание гликогена в печени при высокой численности было наименьшим, а относительная масса межлопаточного бурого жира – наибольшей (недостоверно).

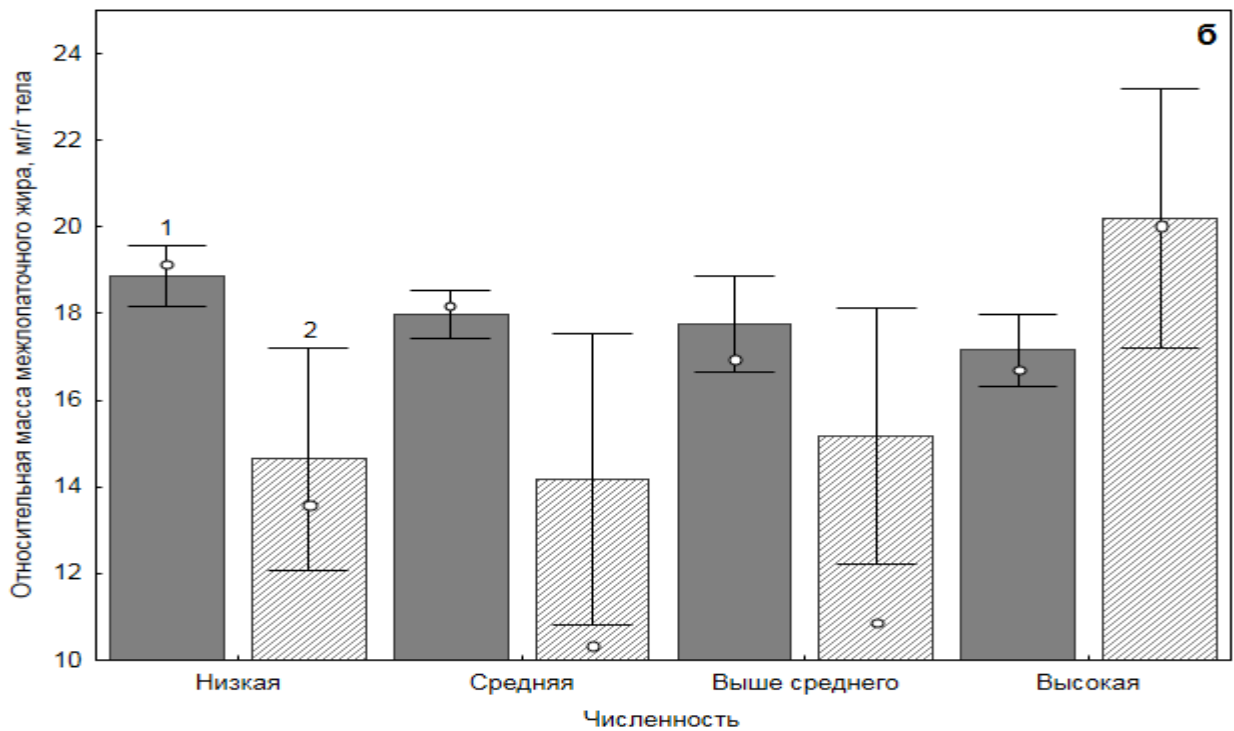
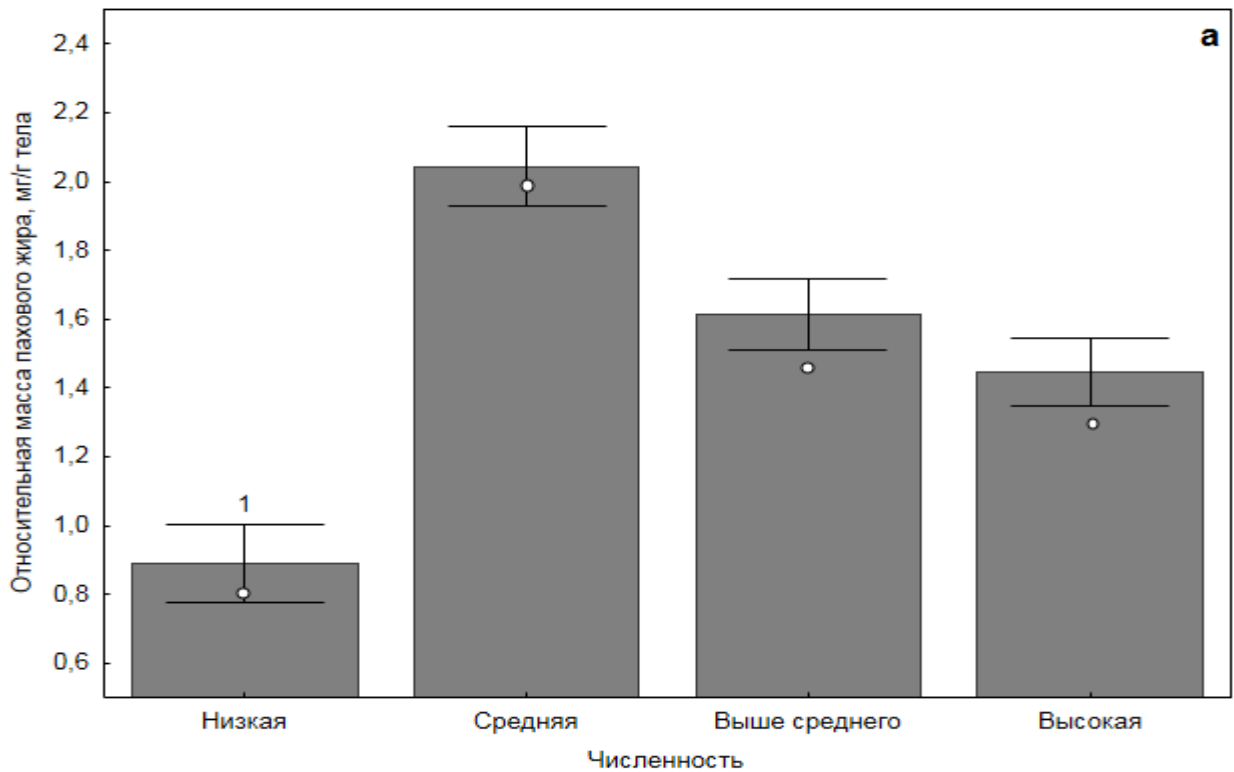
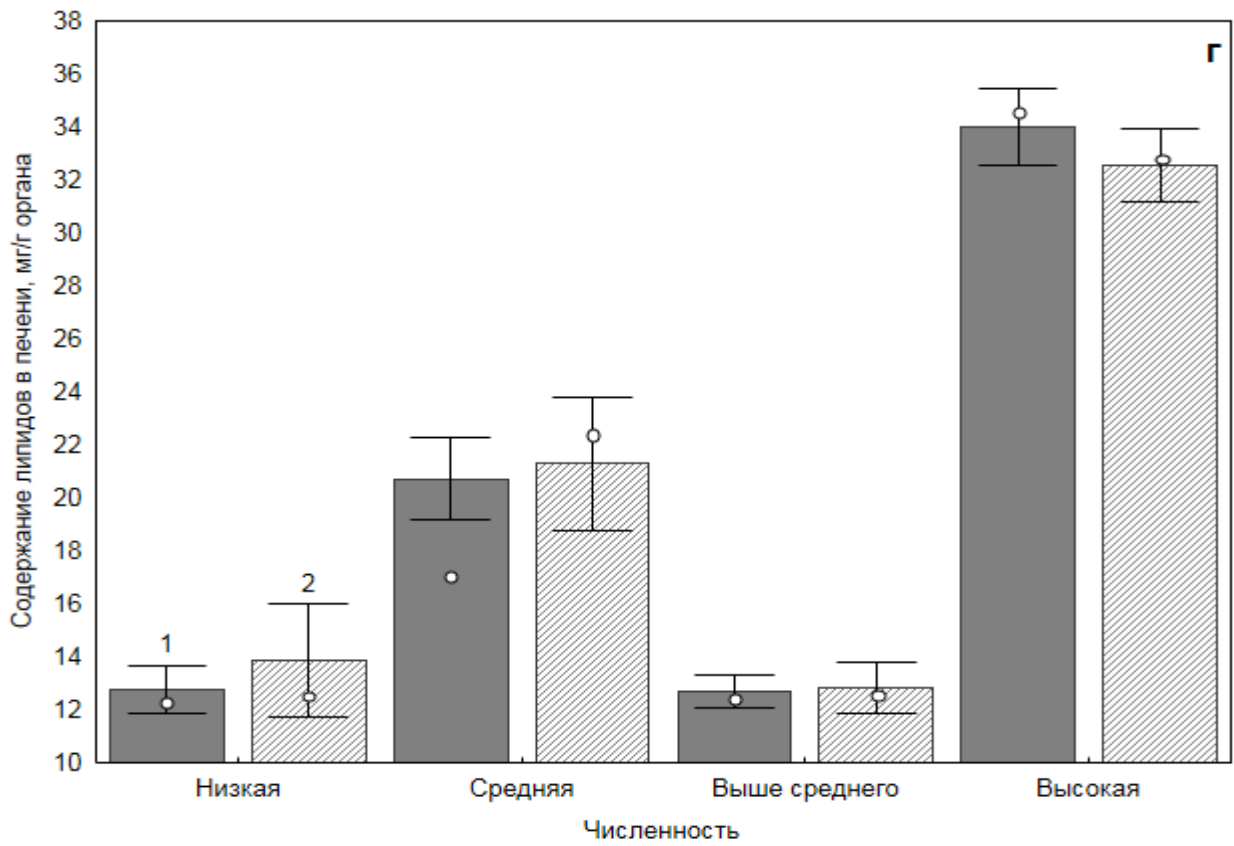
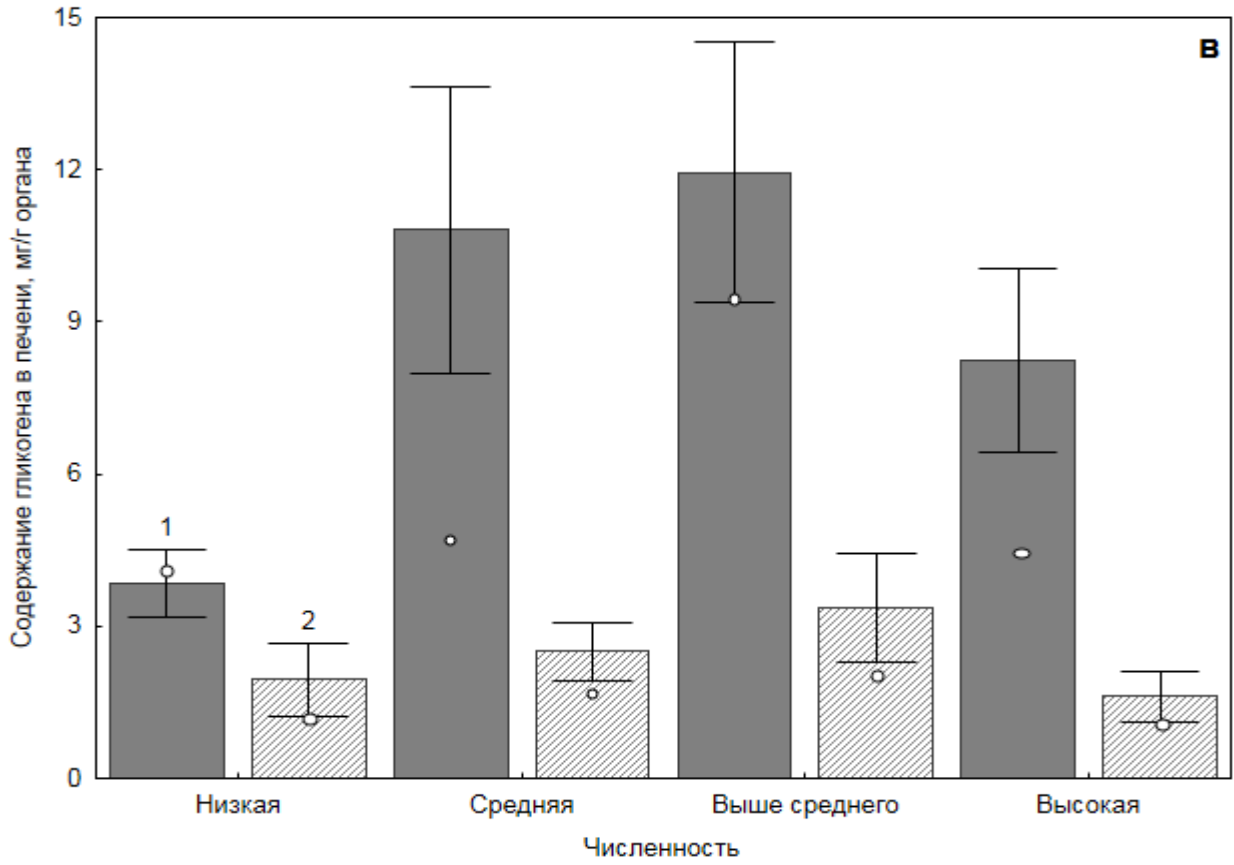
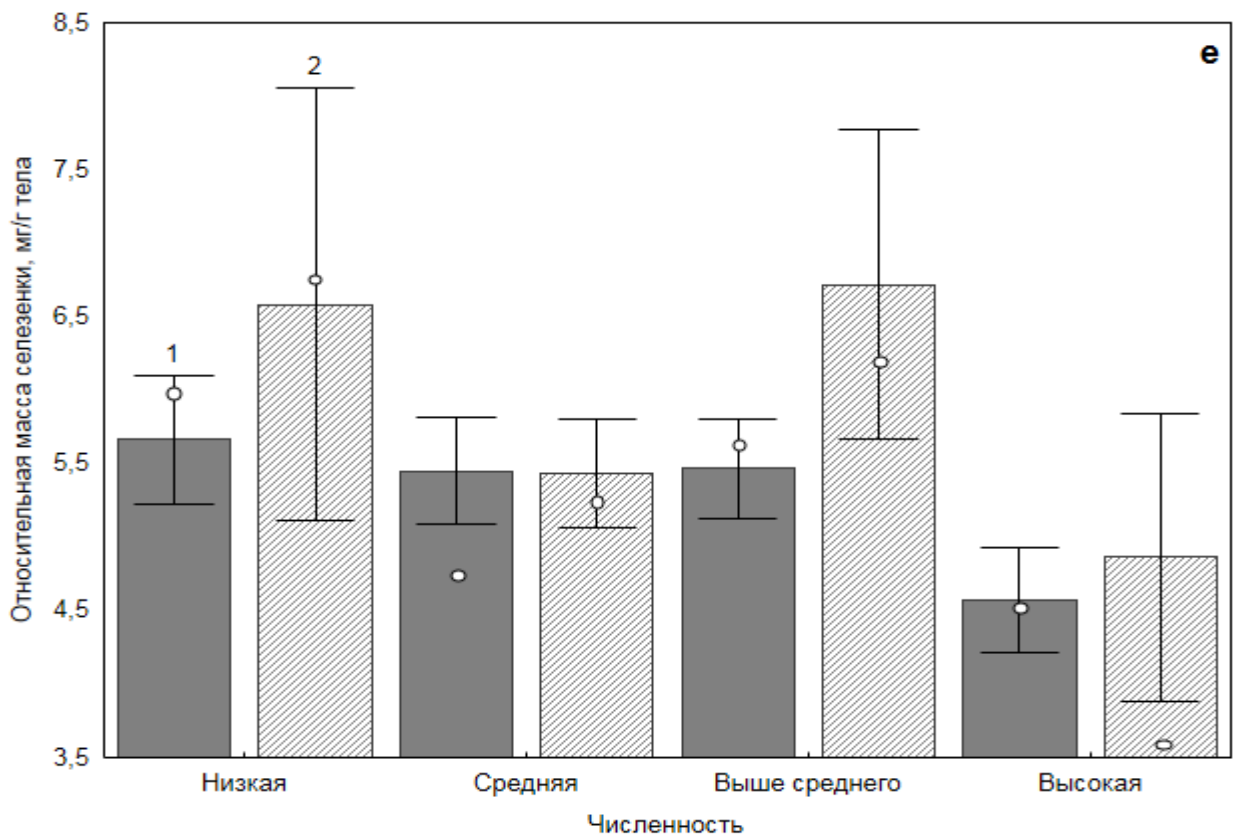
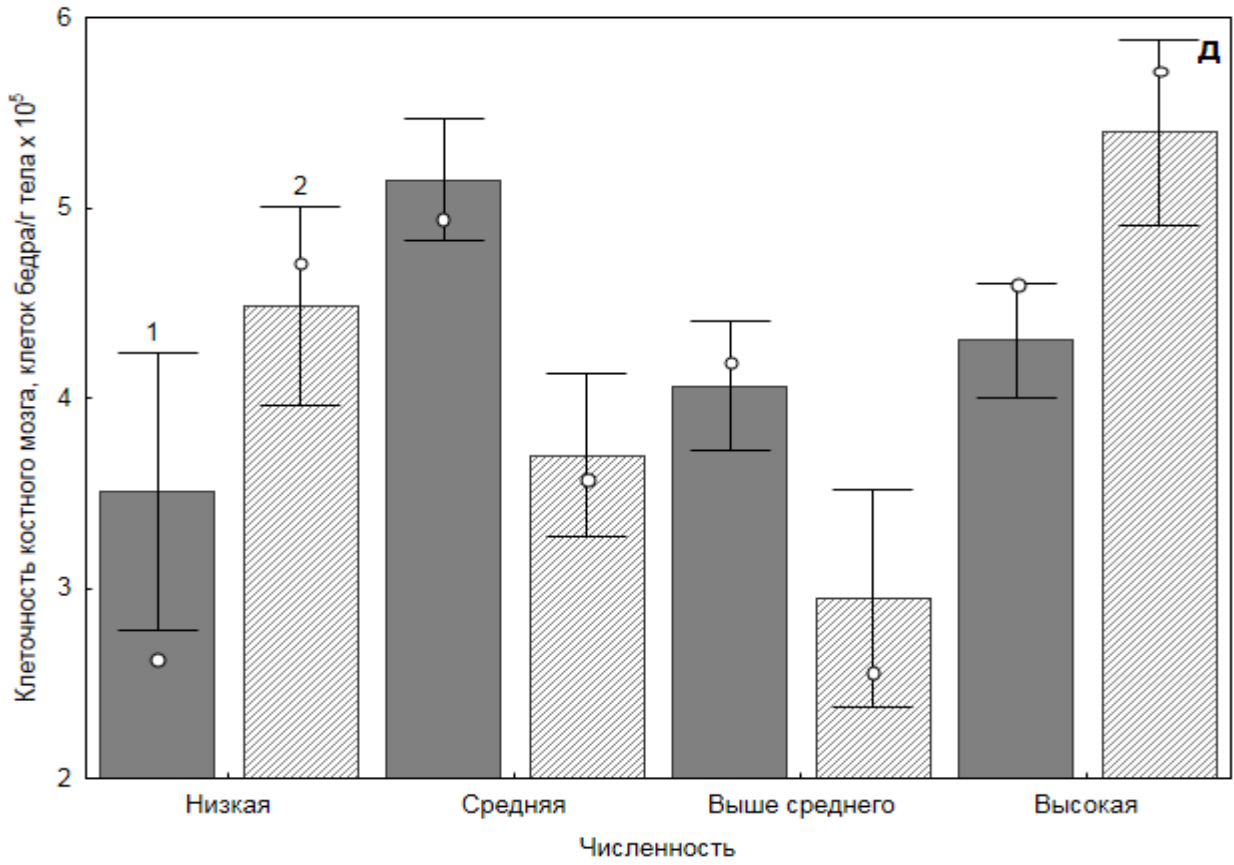


Рисунок 4.4.6. Некоторые физиолого-биохимические показатели перезимовавших самцов (1) и самок (2) средней бурозубки при разных уровнях численности: столбцы – средние значения, горизонтальные линии – ошибки средних, круги - медианы (а – относительная масса пахового жира, б – относительная масса межлопаточного жира).



Продолжение рисунка 4.4.6 (в – содержание гликогена в печени, г – содержание липидов в печени)



Продолжение рисунка 4.4.6 (д – клеточность костномозговой ткани, е – относительная масса селезенки).

Равнозубая бурозубка. Различия по массе тела молодых особей *S. isodon* при разных уровнях численности были недостоверны (К.-W.: $N = 4,3$; $p > 0,05$) (Рис. 4.4.7). Физиолого-биохимические показатели сеголеток равнозубой бурозубки представлены на рисунке 4.4.8. У данного вида достоверными оказались различия по относительной массе паховой БЖТ (К.-W.: $N = 18,7$; $p < 0,01$), содержанию гликогена (К.-W.: $N = 15,8$; $p < 0,01$) и липидов (К.-W.: $N = 62,6$; $p < 0,01$) в печени, клеточности костного мозга (К.-W.: $N = 9,8$; $p < 0,05$). В отличие от сеголеток средней бурозубки различия по относительной массе межлопаточной БЖТ и селезенки оказались недостоверными (К.-W.: $N = 1,8$; $p > 0,05$ и $N = 6,7$; $p > 0,05$ соответственно).

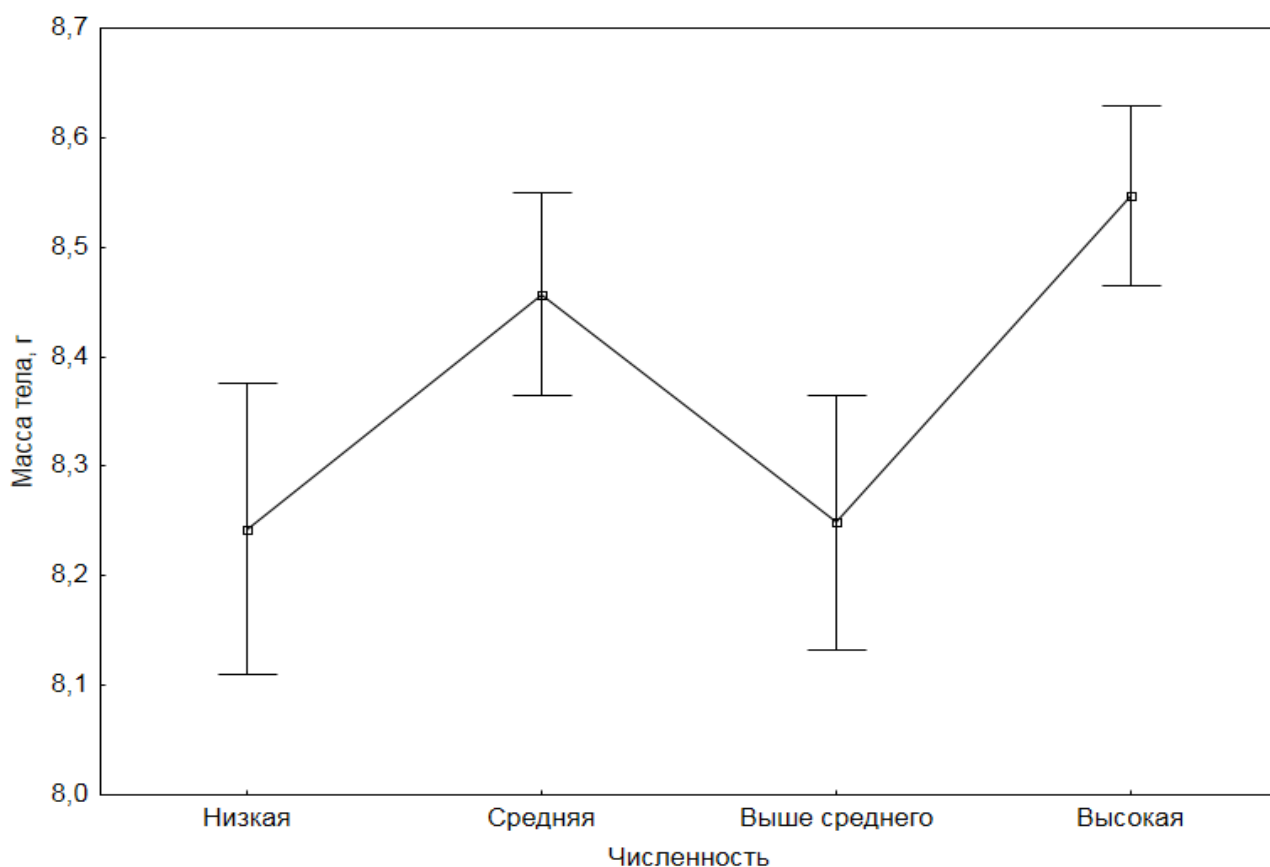


Рисунок 4.4.7. Масса тела сеголеток равнозубых бурозубок при разных уровнях численности: данные представлены как средние и ошибки средних.

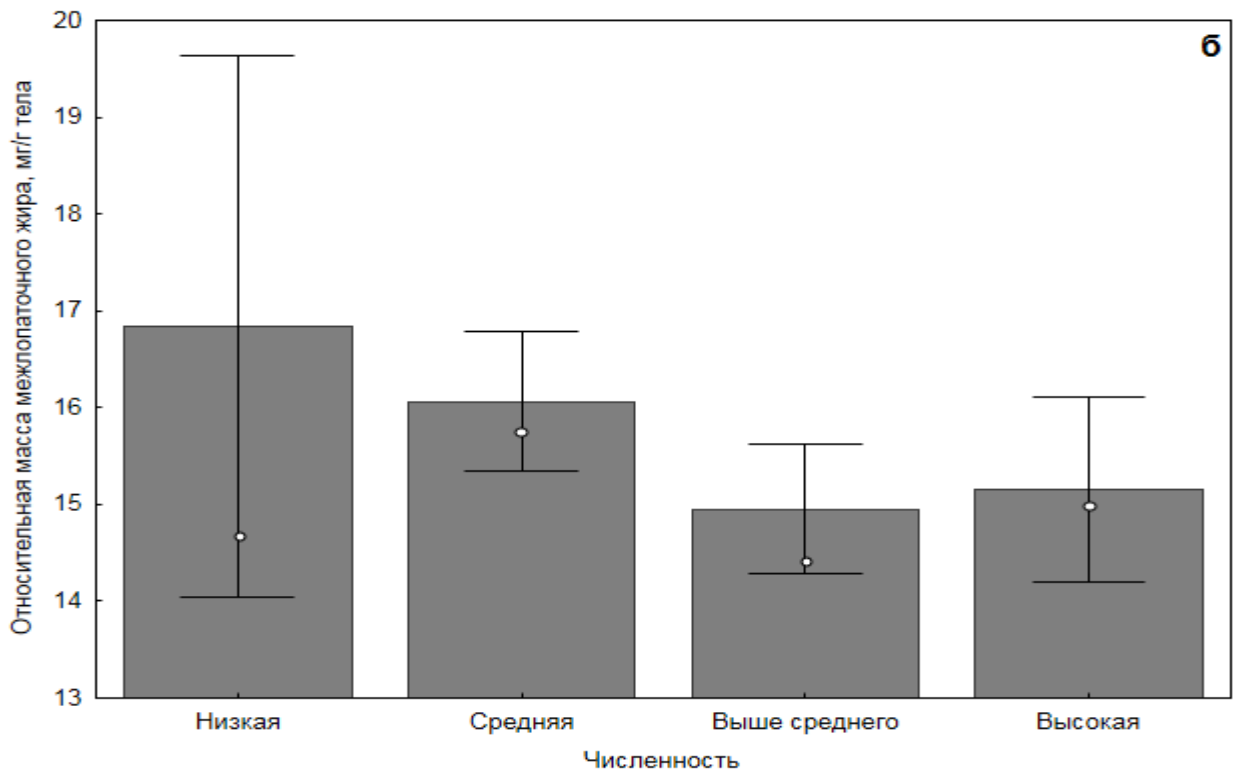
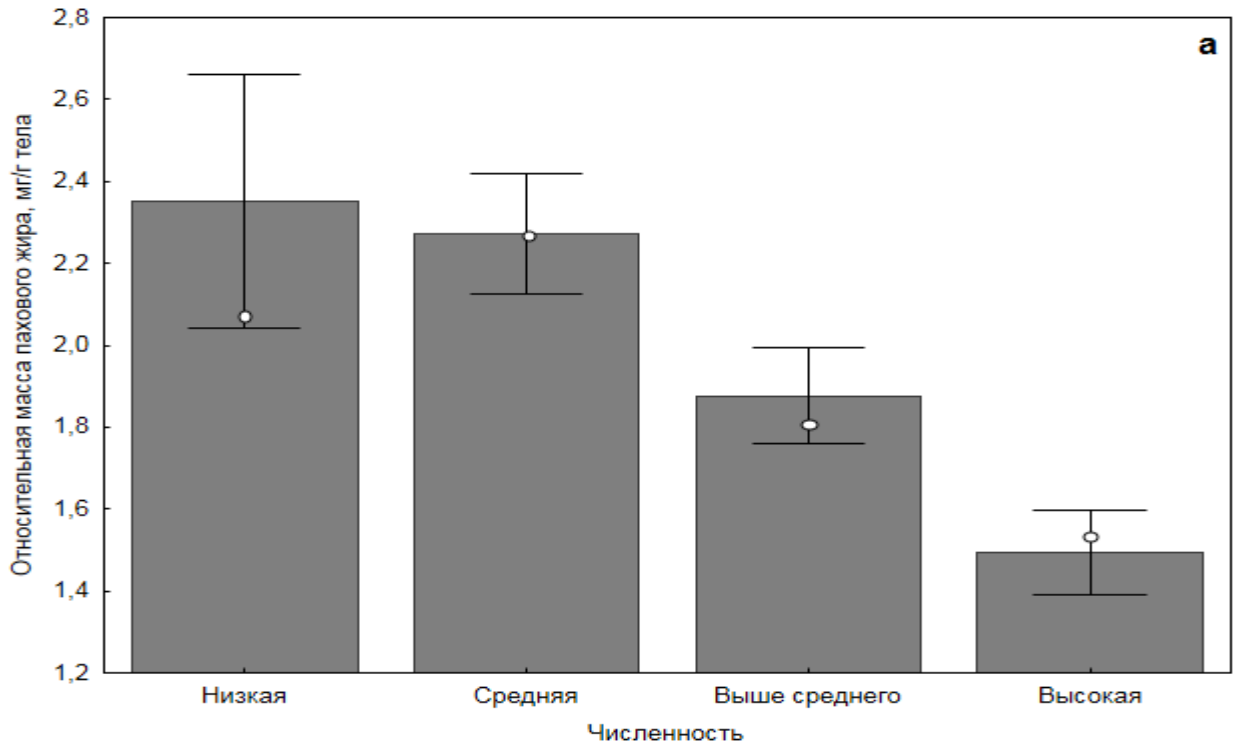
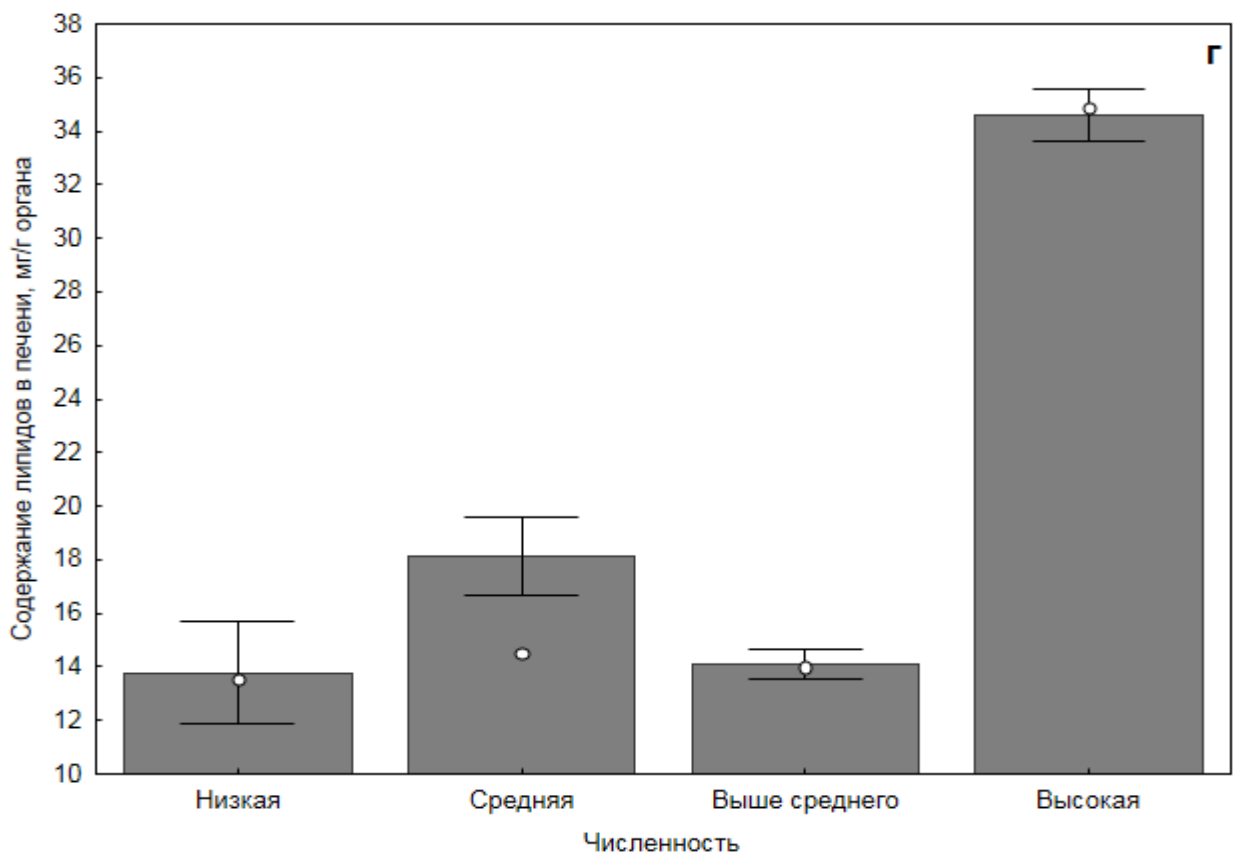
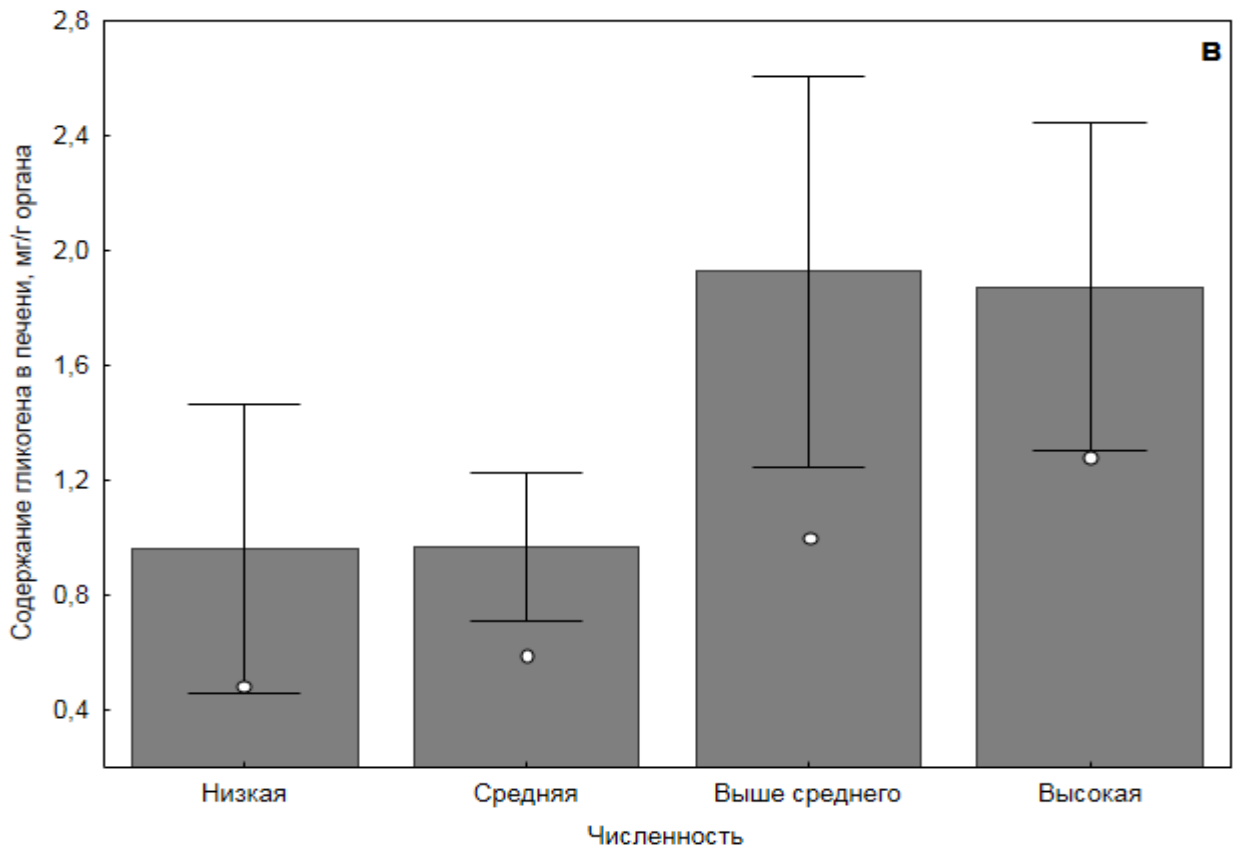
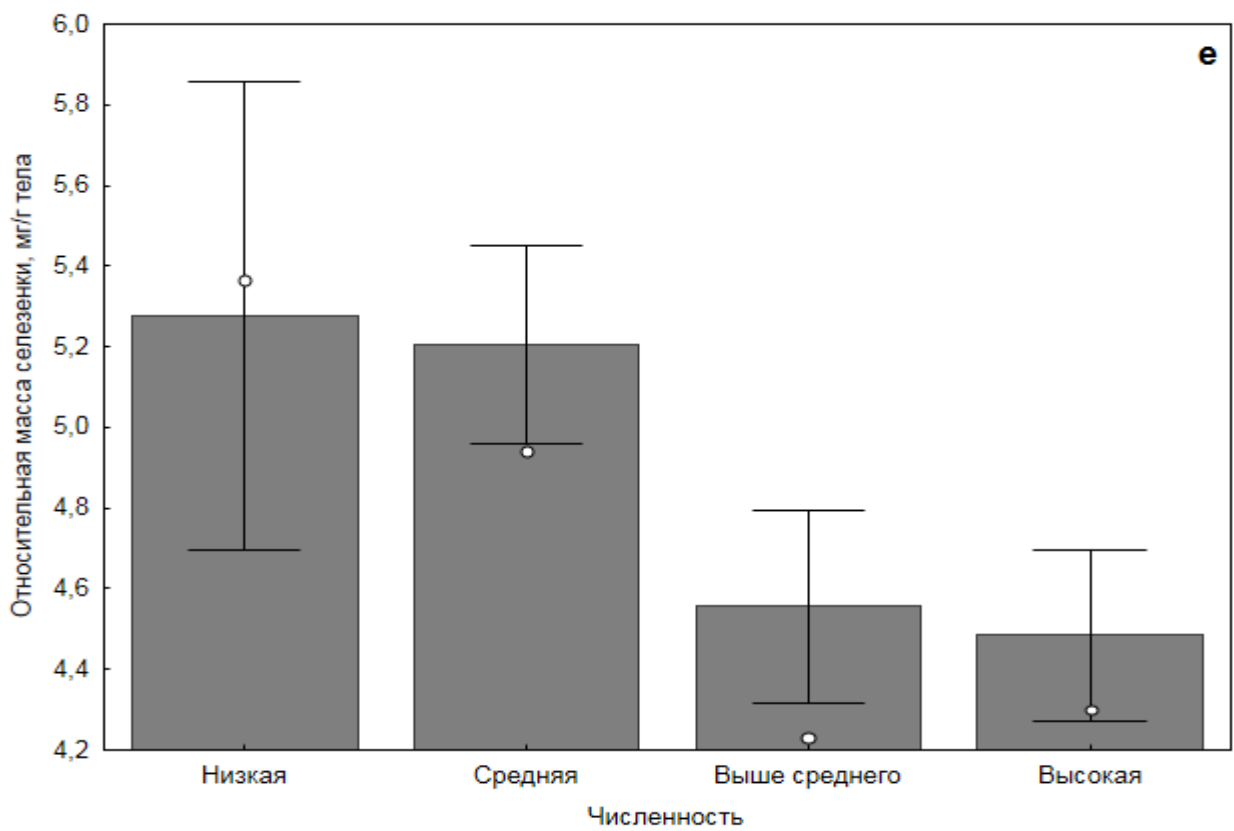
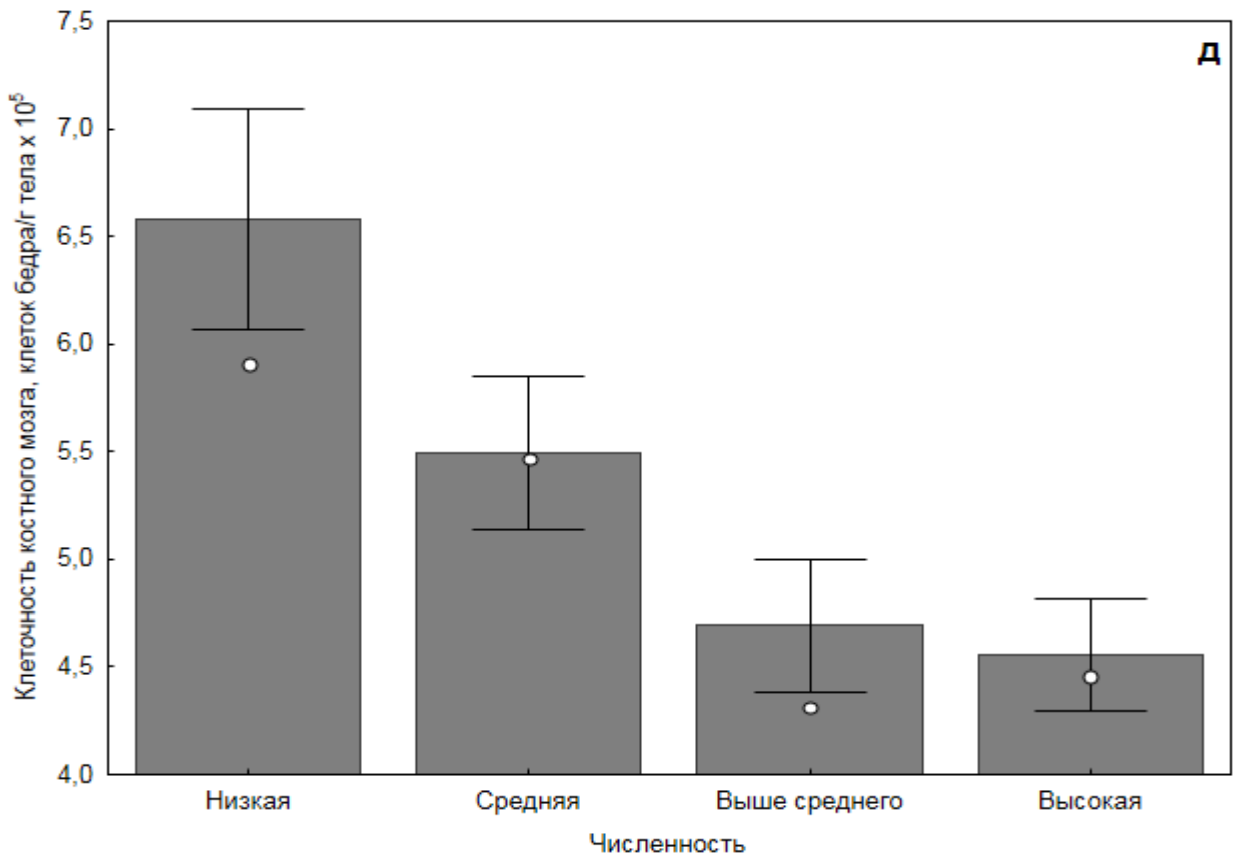


Рисунок 4.4.8. Некоторые физиолого-биохимические показатели сеголеток равнозубой бурозубки при разных уровнях численности: столбцы – средние значения, горизонтальные линии – ошибки средних, круги - медианы (а – относительная масса пахового жира, б – относительная масса межлопаточного жира)



Продолжение рисунка 4.4.8 (в – содержание гликогена в печени, г – содержание липидов в печени)



Продолжение рисунка 4.4.8 (д – клеточность костного мозга, е – относительная масса селезенки)

Относительная масса паховой БЖТ у сеголеток равнозубой бурозубки, аналогично *S. caecutiens*, изменялась обратно численности животных (Рис. 4.4.8). В отличие от средней бурозубки, различия по содержанию межлопаточного жира оказались недостоверными, однако по данному показателю также имелась тенденция к противоположному с численностью изменению. Между содержанием пахового и межлопаточного жира у зверьков наблюдалась достоверная корреляция ($r_s = 0,4$; $p < 0,01$). Аналогично сеголеткам средней бурозубки содержание гликогена в печени изменялось в положительной зависимости от численности животных. Распределение особей по содержанию данного углевода также имело положительную асимметрию ($4,1 \pm 0,10$) и эксцесс ($18,0 \pm 0,47$) (Рис. 4.4.9). Содержание липидов в печени при численности животных выше среднего было примерно таким же, как и при низкой численности, наибольшие значения данного показателя были при максимальной численности. В обратной зависимости от численности изменялась клеточность костномозговой ткани. По относительной массе селезенки различия были недостоверны, хотя также имелась тенденция к противоположному изменению ее с численностью животных.

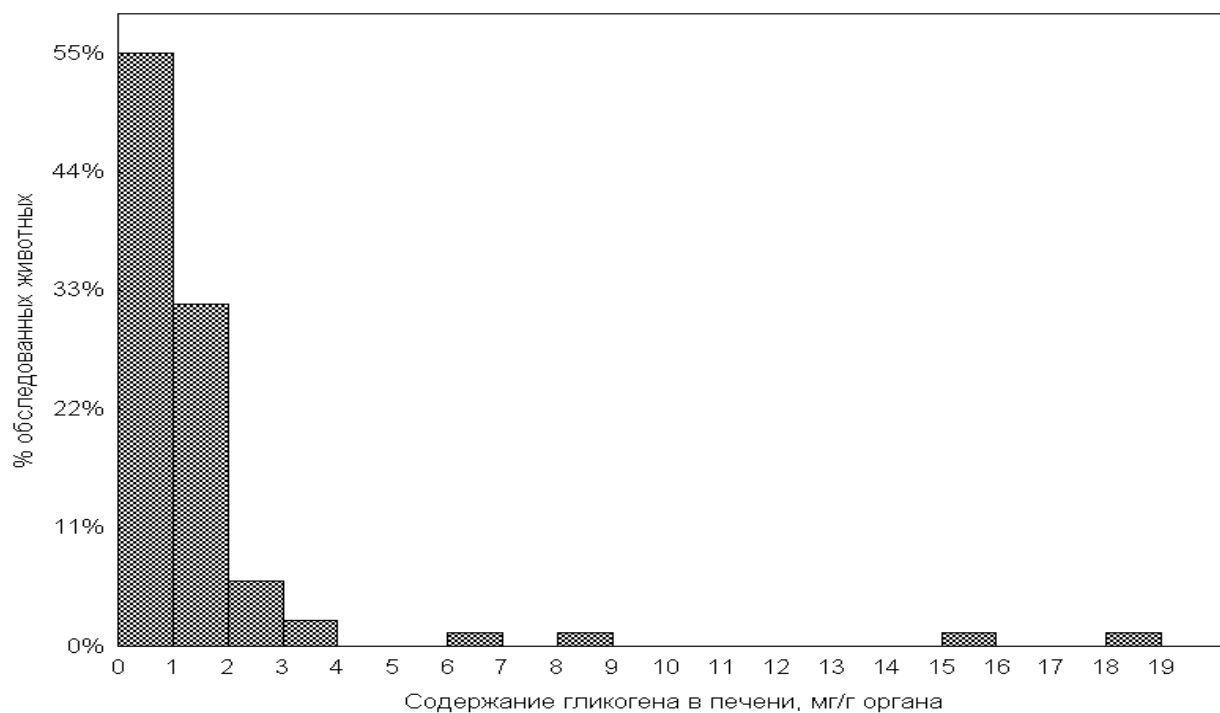


Рисунок 4.4.9. Распределение сеголеток равнозубой бурозубки по содержанию гликогена в печени.

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

Таким образом, содержание резервных энергетических веществ у сеголеток средней и равнозубой бурозубок (за исключением содержания межлопаточного жира у *S. isodon*) изменялось в тесной связи с численностью животных. При этом количество жировых запасов изменялось в обратной, а содержание гликогена в печени в прямой зависимости от численности. По остальным исследуемым показателям четкой связи с численностью выявлено не было, имелась лишь тенденция к таковой. При высокой численности, в отличие от других лет, физиологическое состояние сеголеток обоих видов было ухудшено практически по всем параметрам. Высокое содержание липидов в печени, наряду с низкой относительной массой селезенки, может быть следствием как значительного голодания, так и повышенной стрессированности зверьков, тогда как связь содержания резервных энергетических веществ с численностью бурозубок свидетельствует об ухудшении питания животных в годы их высокой плотности. Причиной данного явления, с одной стороны, может быть истощение кормовой базы. По данным Г. Е. Корольковой (1975), землеройки на посещаемых ими участках снижают численность беспозвоночных на 30-100%, хотя не все опытные площадки посещались этими насекомоядными (от 25 до 62%). При этом освоение кормовых участков бурозубками возрастает на север, где кормность угодий меньше. В северной тайге бурозубки полностью выедали беспозвоночных подстилки в пределах опытных площадок в 49% случаев (Королькова, 1977). Э. В. Ивантером и А. М. Макаровым (1994, 2001) было выявлено, что в Карелии доля изъятия биомассы беспозвоночных бурозубками на пике их численности может превышать 50% (от 17 до 83% в пределах индивидуальных участков). Таким образом, деятельность землероек является важным, но мозаично воздействующим фактором регулирования численности беспозвоночных (Королькова, 1977; Ивантер, Макаров, 2001).

Другой причиной ухудшения питания бурозубок в годы их высокой плотности могли быть социальные взаимодействия между зверьками. Агрессивные контакты с особями своего и прочих видов, доля которых существенно повышается с увеличением численности животных (Лучникова и др., 1999; Калинин, Щипанов, 2003), могли препятствовать нормальному питанию зверьков. Высокая агрессивность особенно характерна для взаимодействий между иммигрантами и резидентами (Rychlik, 1998). Некоторая роль в ухудшении нормального питания бурозубок к тому же могла принадлежать антагонистическим взаимодействиям с полевками, возникающими, прежде всего, на основе территориальной конкуренции. Как отмечалось выше, численность полевок и бурозубок в районе наших исследований изменялась синхронно. Предположения о негативных взаимодействиях этих двух групп животных высказывались многими исследователями (Sheftel, 1989; Докучаев, 1990; Zakharov et al., 1991, 1997; Huitu et al., 2004; Tast et al., 2005; Дидорчук, 2010).

Учитывая, что конусами в основном отлавливаются нерезиденты (Наумов, 1955; Щипанов и др., 2003, 2008), наблюдаемое нами голодание зверьков в годы их высокой численности также могло бы быть следствием малодоступности свободной территории. Помимо зверьков, совершающих экскурсии (временные выходы за пределы индивидуального участка) и переселения (переход с одного участка на другой), значительную часть нерезидентов представляют расселяющиеся сеголетки (перемещающиеся от места рождения к будущему участку обитания) (Щипанов и др., 2008; Калинин, 2012). В годы высокой численности расселяющимся зверькам может быть сложнее найти свободную территорию для установления участка обитания. Их перемещения при этом могут быть более длительными. Во время поиска подходящего участка расселяющиеся зверьки могут подвергаться голоданию.

По нашему материалу, вследствие отлова бурозубок конусами, невозможно заключить, характерны ли подобные физиологические перестройки в оседлой части популяций. Однако, по крайней мере, у лесных полевок нет существенных

отличий в изменчивости по годам исследуемых физиолого-биохимических показателей животных, отловленных конусами и ловушками с приманкой (давилки, живоловки) (Лазуткин, устное сообщение). Ухудшение трофических условий бурозубок в годы высокой численности, по данным отловов давилками, косвенным путем было выявлено в Западной Финляндии (Norrdahl, Korpimäki, 2002). 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. Что, по мнению авторов, вызвано или конкуренцией за пищевые ресурсы или социальным давлением особей старшего возраста. Отрицательная связь индекса упитанности бурозубок, пойманных давилками, с численностью зверьков отмечалась даже при расчете этого показателя как простое отношение веса тела к его длине (Толкачев, 2007). О зависимости трофических условий бурозубок от их численности может свидетельствовать и такой факт. В Северо-Западной Лапландии летом рост численности обыкновенной и средней бурозубок был плотностно-зависимым способом связан с доступностью кормов (Kaikusalo, Hanski, 1985). Увеличение численности с весны до осени было значительным в годы высокого обилия корма, но когда весенняя плотность популяции землероек была высока, подобной особенности не наблюдалось. Все это склоняет к тому, что в годы высокой численности в районе наших исследований ухудшение питания было характерно и для оседлых животных.

Некоторые признаки голодания летом в годы высокой численности ранее наблюдались и в популяциях различных видов грызунов (Мосин, Лазуткин, 1985; Лазуткин, 1997; Чернявский и др., 2003). Данная особенность была выражена в большей степени среди молодых особей. Авторы предположили, что дефицит кормов в летний период не может являться причиной голодания грызунов, и наиболее вероятно к данной особенности приводит переуплотнение популяции. Молодые зверьки, в частности, могут питаться нерегулярно из-за страха, возникающего при столкновении с более взрослыми агрессивными особями (Мосин, Лазуткин, 1985). Физиологические сдвиги, возникающие в результате

голодания, наряду со стрессом, могут нарушать энергетический и иммунный гомеостаз, ослаблять устойчивость животных к охлаждению и инфекциям, тем самым увеличивая смертность особей в популяции (Мосин, 1980; Мосин, Петрова, 1981, 1982 а; Мосин, Лазуткин, 1985; Чернявский и др., 2003). Для многих животных отмечалось, что при повышенной плотности популяции смертность увеличивается в большей степени среди молодых особей (Шилов, 1991). Следует упомянуть, что бурозубки по способности к голоданию весьма сходны с некоторыми полевками и леммингами, продолжительность жизни которых без доступа пищи также составляет лишь несколько часов (хотя и больше по сравнению с бурозубками). Было показано (Мосин, 1980, 1985; Мосин, Петрова, 1981, 1982 а; Mosin, 1982), что характерные для голодания физиологические перестройки при ограничении доступа к пище у таких животных возникают довольно быстро.

Явное влияние стресса на физиолого-биохимические показатели сеголеток нами выявлено не было, но его возникновение в популяциях бурозубок при высокой численности представляется вполне реальным. Известно, например, что при увеличении плотности популяции землероек-бурозубок возрастает их социальная активность, повышается доля агрессивных контактов (Лучникова и др., 1999; Калинин, Щипанов, 2003). Подобное социальное поведение в совокупности с различными другими факторами, характерными для переуплотненных популяций, несомненно, может привести к развитию стресса (Christian, 1963; Дэвис, Кристиан, 1977; Шилов, 1984, 1991; Чернявский, Лазуткин, 2004; Роговин, Мошкин, 2007). Однако в нашем случае воздействие стресса могло быть сопряжено с ухудшением питания зверьков, вследствие чего и не проявляться. Следует также отметить, что неблагоприятные трофические условия, вероятно, и сами могут играть роль стрессирующего фактора для животных (Роговин, Мошкин, 2007; Завьялов и др., 2012).

Наблюдающиеся отличия между изменчивостью некоторых из представленных физиолого-биохимических показателей средней и равнозубой

бурозубок могут быть связанными с размерами тела. Известно, что виды бурозубок большего размера способны к более длительному голоданию (Тупикова, 1949; Hanski, 1994). Равнозубая бурозубка является более крупным видом по сравнению со средней, в связи с чем, относительно непродолжительные перебои в питании могут быть менее значимы для данного вида. Возможно поэтому межгодовые различия по относительному содержанию межлопаточного жира у *S. isodon* оказались недостоверными (хотя отсутствие достоверных различий по этому показателю может быть связано и с меньшей выборкой равнозубых бурозубок). С другой стороны, различия в изменчивости исследуемых показателей равнозубой и средней бурозубок могут соответствовать различиям их популяционных структур. Известно, например, что данные виды различаются по территориальности, подвижности, поведению, реакции на изменение среды (Щипанов и др., 1998; Shchipanov et al., 2005).

Изучение метаболизма обыкновенной бурозубки в естественных условиях показало, что организм бурозубок функционирует практически на пределе своих физиологических возможностей (Ochocińska, Taylor, 2005). Интенсивность обмена веществ в естественных условиях приближается к предельно возможной для этих зверьков, что накладывает некоторые ограничения на способность бурозубок приспосабливаться к изменениям условий окружающей среды, требующих повышенных энергетических затрат. Таким образом, выявленное нами ухудшение физиологического состояния зверьков в годы повышенной численности может особенно неблагоприятно сказаться на их выживаемости. Имеются сведения, что падение численности землероек-бурозубок в сезонном аспекте начинается уже в конце лета – начале осени и наиболее выражено в годы высокой численности (Калинин, 2008; Калинин и др., 2008).

Межгодовые различия по большинству физиологических и биохимических показателей взрослых особей средней бурозубки оказались недостоверны, что, вероятно связано с относительно небольшой выборкой зверьков данной возрастной группы. С другой стороны, на физиологическое состояние взрослых

животных в летний период в значительной степени могут оказывать влияние и другие факторы, например, интенсивность размножения, условия предшествующего осенне-зимне-весеннего периода и т. д. Для перезимовавших самцов, например, имелась тенденция к синхронному с сеголетками изменению по годам содержания бурого жира и гликогена в печени. У самок, напротив, относительная масса бурого жира при высокой численности животных имела тенденцию к наибольшим значениям, а содержания гликогена в печени – к наименьшим. Данная особенность, возможно, связана с более ранними сроками окончания размножения в годы высокой численности и, как следствие, меньшим количеством беременных и кормящих самок в анализах (см. главу «размножение»). Известно, что беременность и, в особенности, лактация требуют значительных энергетических расходов (Genoud, Vogel, 1990; Poppitt et al., 1993; Speakman, 2008). Хотя, как обсуждалось выше, к подобным изменениям может приводить воздействие стресса. Известно, что на пике численности зверьков в циклических популяциях землероек-бурозубок увеличивается уровень флуктуирующей асимметрии некоторых скелетных характеристик молодых особей, что, по мнению авторов этого исследования, свидетельствует о повышенной стрессированности самок во время беременности (Захаров и др., 1984; Zakharov et al., 1991, 1997).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Сопоставляя биологические и экологические особенности землероек-бурозубок в различных обследованных районах Северо-Востока Азии, можно заключить, что сообщество землероек-бурозубок в Сеймчано-Буюндинской впадине (бассейн Верхней Колымы) по одним характеристикам более сходно с сообществом в бассейне р. Челомджа (Северное Приохотье), по другим – в бассейне р. Омолон (континентальная часть СВА). Это указывает на переходный характер сообщества бурозубок Сеймчано-Буюндинской впадины, что объясняется ее географическим местоположением - в северной части Охотско-Колымского водораздела (Докучаев и др., 2006). Также как в бассейне р. Омолон, в Сеймчано-Буюндинской впадине самцы-сеголетки практически не принимали участия в размножении. С другой стороны, высокое доленое участие в сообществе *S. isodon*, преобладание самцов среди перезимовавших зверьков в июльских уловах и отсутствие отличий в соотношении полов среди сеголеток придают больше сходства Сеймчано-Буюндинской впадине с бассейном р. Челомджа (Северное Приохотье).

Динамика численности землероек-бурозубок в Сеймчано-Буюндинской впадине характеризовалась межвидовой синхронностью и трехлетней цикличностью, что отличает сообщество бурозубок от таковых в других обследованных районах Северо-Восточной Азии. По данным Н. Е. Докучаева (1990) в Северном Приохотье (бассейн р. Челомджа), изменения численности этих насекомоядных были нециклическими (флуктуирующими). В другой континентальной части Крайнего Северо-Востока Азии – бассейне р. Омолон этим автором отмечалась стабильная численность землероек-бурозубок в конце сезона размножения, хотя период исследований был невелик (3 года). Отличия в характере динамики численности бурозубок и механизмах ее регуляции между различными обследованными районами Северо-Восточной Азии, по-видимому, связаны с условиями обитания животных. Для Сеймчано-Буюндинской впадины

характерны теплое лето и высокий снежный покров в зимний период (Справочник..., 1966, 1968; Ключкин, 1970), что должно оказывать благоприятное воздействие на мелких млекопитающих. Суммы эффективных для развития беспозвоночных (служащих кормом для бурозубок) температур в данном районе существенно выше, чем в бассейнах рек Челомджа и Омолон (Справочник..., 1966). Тогда как прибрежные популяции (в данном случае в Северном Приохотье) находятся под влиянием менее стабильного климата (Захаров и др., 2011). В связи с чем в формировании динамики численности этих популяций могут иметь большее (по сравнению с континентальными районами) значение внешние условия. Бассейн р. Омолон хоть и расположен в континентальной части СВА, находится значительно севернее Сеймчано-Буондинской впадины. В связи с этим, животные на Омолоне подвержены воздействию гораздо более суровых условий.

Результаты, полученные в работе, свидетельствуют о том, что в ходе динамики численности происходят закономерные изменения ряда экологических параметров популяций. На примере доминирующего вида (*S. caecutiens*) было установлено, что в годы пика численности понижается доля участвующих в размножении самок-сеголеток. В августе этих лет понижается процент беременных и кормящих среди перезимовавших самок, что, по-видимому, свидетельствует о более ранних сроках окончания размножения при повышенной плотности зверьков. Это подтверждает мнение многих других исследователей о том, что репродуктивные особенности в популяции являются довольно лабильными, а их изменчивость, наряду с прочими факторами, выполняет функцию регуляции численности мелких млекопитающих. В тоже время отмечаемой некоторыми другими авторами связи разовой плодовитости с плотностью популяции нами выявлено не было. Также как не было обнаружено связи с динамикой численности изменчивости в соотношения полов. Как отмечалось выше, среди перезимовавших животных во все годы в июльских уловах преобладали самцы (в связи с повышенной активностью), в августе соотношение полов более-менее выравнивалось. Среди сеголеток соотношение

полов не имело достоверных отличий от 1:1. Это свидетельствует о том, что изменчивость в соотношении полов не имеет существенного значения в регуляции численности землероек-бурозубок в бассейне Верхней Колымы.

С увеличением численности зверьков ухудшалось их физиологическое состояние. Наибольшую связь с численностью проявило содержание резервных энергетических веществ (жировых запасов и гликогена в печени). При максимальной численности практически весь комплекс физиолого-биохимических показателей свидетельствовал об ухудшении физиологического состояния зверьков. Данные физиологические изменения, по-видимому, свидетельствуют о трофическом неблагополучии зверьков в годы повышенной численности. Хотя ухудшение трофических условий для зверьков могло быть сопряжено с воздействием стресса.

Плотность популяций бурозубок в конце сезона размножения находилась в значительной зависимости от численности перезимовавших животных в начале летнего периода, т. е. от выживаемости зверьков в предшествующий осенне-зимне-весенний период. На выживаемость бурозубок в районе наших исследований влияли погодно-климатические условия зимнего периода. В частности, невысокая выживаемость зверьков наблюдалась в годы с низким уровнем снежного покрова. Роль последнего видится, в первую очередь, в воздействии на подснежные температуры. Тем не менее, малоснежные зимы были редки. За весь период исследований лишь две зимы в среднем за три наиболее холодных месяца – декабрь-февраль характеризовались уровнем снежного покрова менее 40 см. Максимальной смертностью характеризовались осенне-зимне-весенние периоды, следующие за летом с высокой плотностью популяции. Низкая выживаемость зверьков в эти годы не проявила четкой связи ни с какими из погодно-климатических условий и, по всей видимости, явилась следствием плотностно-зависимых механизмов. Именно эти механизмы способствовали формированию циклической динамики численности бурозубок, так как депрессии численности происходили только после лет с пиковой плотностью популяции. В

дальнейшем численность начинала расти до следующего пика. Воздействие погодно-климатических факторов, по-видимому, лишь несколько увеличивало или уменьшало численность животных в различные годы, не нарушая при этом циклический характер динамики. Из всевозможных плотностно-зависимых факторов регуляции численности в районе наших исследований наиболее значимыми представляются развитие стресса и трофическое неблагополучие зверьков на пике численности, что подтверждается снижением интенсивности репродукции и ухудшением физиологического состояния особей.

Для более полного понимания механизмов, формирования популяционной динамики и экологических особенностей, обеспечивающих существование столь мелких зверьков в условиях Севера, в дальнейшем необходимо провести аналогичные исследования и в других районах Крайнего Северо-Востока Азии. Представляет интерес также произвести оценку физиологического состояния бурозубок в местах, где их динамика численности является нециклической.

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 бурозубок 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 литературы

Андреев, А. В. Адаптация птиц к зимним условиям Субарктики / А. В. Андреев. – М.: Наука, 1980. – 176 с.

Андреев, А. В. Наземные позвоночные Северо-Востока России: аннотированный каталог / А. В. Андреев, Н. Е. Докучаев, А. В. Кречмар, Ф. Б. Чернявский. – Магадан: СВНЦ ДВО РАН, 2006. – 315 с.

Андрейчев, А. В. Структура населения и динамика численности мелких грызунов и насекомоядных млекопитающих Республики Мордовия / А. В. Андрейчев // Известия Самарского НЦ РАН. – 2014. – Т. 16, № 1. – С. 164–168.

Балакирев, А. Е. К анализу факторных воздействий на многолетнюю динамику численности обыкновенной бурозубки на севере и юге ареала / А. Е. Балакирев, Н. М. Окулова, Э. В. Ивантер // Поволж. экол. журн. – 2004. – № 2. – С. 111–122.

Башенина, Н. В. Адаптивные особенности теплообмена мышевидных грызунов / Н. В. Башенина. – М.: Изд-во Моск. ун-та, 1977. – 296 с.

Белицкая, Р. А. Обмен углеводов и липидов в ткани печени крыс при гипобиозе / Р. А. Белицкая // Украин. Біохім. журн. – 1969. – Т. 41, № 4. – С. 439–443.

Бобрецов, А. В. Динамика численности красной полевки (*Clethrionomys rutilus*, Rodentia) в Северном Предуралье за полувековой период) / А. В. Бобрецов // Зоол. журн. – 2009. – Т. 88, № 9. – С. 1115–1126.

Большаков, В. Н. Фауна и популяционная экология землероек Урала (Mammalia, Soricidae) / В. Н. Большаков, А. Г. Васильев, Л. П. Шарова. – Екатеринбург: Изд-во «Екатеринбург», 1996. – 286 с.

Бородин, Л. П. Роль весеннего паводка в экологии млекопитающих пойменных битопов / Л. П. Бородин // Зоол. журн. – 1951. – Т. 30, Вып. 6. – С.

607–615.

Бородин, Л. П. Сравнительная оценка эффективности разных методов лова мелких млекопитающих / Л. П. Бородин // Труды Мордовского государственного заповедника им. П. Г. Смидовича. – Вып. 3. – Саранск, 1966. – С. 186–202.

Бородин, Л. П. Материалы к фауне и экологии бурозубок северо-запада Мордовии / Л. П. Бородин // Труды Мордовского государственного заповедника им. П. Г. Смидовича. – Вып. 6. – Саранск, 1974. – С. 5–22.

Бородин, П. Л. Крошечная бурозубка в фауне Мордовского заповедника / П. Л. Бородин // Труды Мордовского государственного природного заповедника им. П. Г. Смидовича. – Вып. 12. – Саранск; Пушта, 2014. – С. 264–278.

Бромлей, Г. Ф. Млекопитающие Зейского заповедника / Г. Ф. Бромлей, В. А. Костенко, И. Г. Николаев и др. – Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1984. – 142 с.

Викторов, Л. В. Результаты количественного учета землероек в Калининской области / Л. В. Викторов // Учен. зап. кафедры зоологии Калининского гос. пед. Ин-та. – Калинин, 1964. – Т. 31. – С. 74–99.

Виноградов, В. В. Многолетняя динамика и структура сообщества землероек (*Soricidae*) горной тайги Восточного Саяна / В. В. Виноградов // Сиб. экол. журн. – 2012. – № 1. – С. 131–139.

Вольперт, Я. Л. Конкурентные отношения землероек-бурозубок в зооценозах Западного Предверхоянья / Я. Л. Вольперт // Вид и его продуктивность в ареале. Часть I. Млекопитающие (насекомоядные, грызуны). Материалы 4-го Всесоюзного совещания 3-7 апреля 1984 г. – Свердловск: Институт экологии растений и животных УНЦ АН СССР, 1984. – С. 16–17.

Вольперт, Я. Л. Размножение бурозубок (род *Sorex*) Северо-Восточной Якутии / Я. Л. Вольперт // Охотничье-промысловые ресурсы Сибири. – Новосибирск: Наука, 1986. – С. 209–218.

Вольперт, Я. Л. Мелкие млекопитающие северо-востока Сибири / Я. Л. Вольперт, Е. Г. Шадрина. – Новосибирск: Наука, 2002. – 246 с.

Глотов, И. Н. Сообщества мелких млекопитающих Барабы / И. Н. Глотов, Л. Н. Ермаков, В. А. Кузякин и др. – Новосибирск: Наука, 1978. – 231 с.

Горбачева, А. В. Стрессиндуцирующее действие циклофосфана и его коррекция настойкой лабазника вязолистного / В. А. Горбачева, С. Г. Аксиненко, В. Г. Нашинский // Сиб. онкол. журн. – 2003. – № 4. – С. 26–29.

Горизонтов, П. Д. Стресс и система крови / П. Д. Горизонтов, О. И. Белоусова, М. И. Федотова. – М.: Медицина, 1983. – 240 с.

Городецкая, И. В. Устойчивость организма к хроническому стрессу зависит от тиреоидного статуса / И. В. Городецкая, Н. А. Корневская // Вестн. ВГМУ. – 2009. – Т. 8, № 3. – С. 1–15.

Гусева, Т. Л. Многолетняя динамика биотопического размещения обыкновенной буроzubки (*Sorex araneus*, Linnaeus 1758) в мозаичных ландшафтах Карелии / Т. Л. Гусева, А. В. Коросов, Л. А. Беспятова, В. С. Аниканова // Ученые записки Петрозаводского государственного университета. Сер.: Естественные и технические науки. – 2014. – Т. 2, № 8. – С. 13–20.

Девяткин, Г. В. Материалы по питанию соболя (*Martes Zibellina* L.) на Северо-Востоке Сибири / Г. В. Девяткин // Фауна и экология промысловых зверей Северо-Востока Сибири (Биологические проблемы Севера). – Владивосток: Дальнаука, 1993. – С. 76–85.

Девяткин, Г. В. К экологии соболя (*Martes zibellina* L.) заповедника «Магаданский» / Г. В. Девяткин, В. В. Иванов // Фауна и экология млекопитающих Северо-Восточной Сибири: Сборник научных трудов. – Магадан: СВНЦ ДВО РАН, 1995. – С. 62–71.

Дидорчук, М. В. Динамика численности и структура населения мелких млекопитающих Рязанской Мещеры / М. В. Дидорчук // Зоол. журн. – 2009. – Т.

88, № 1. – С. 78–91.

Дидорчук, М. В. Экология землероек Рязанской Мещеры: дис. ... канд. биол. наук: 03.02.08 / Дидорчук Марина Викторовна. – Воронеж, 2010. – 161 с.

Докучаев, Н. Е. Особенности размножения и структуры популяций средней *Sorex caecutiens* Laxmann и крупнозубой *S. darphaenodon* Thomas бурозубок на Северо-Востоке Сибири / Н. Е. Докучаев // Экология полевков и землероек на Северо-Востоке Сибири. – Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1979 а. – С. 86–103.

Докучаев, Н. Е. Различия весовых и размерных показателей у бурозубок (Soricidae) отловленных разными способами / Н. Е. Докучаев // Экология. – 1979 б. – № 5. – С. 83–85.

Докучаев, Н. Е. Реакция землероек-бурозубок на приманку и ее связь с содержанием бурого жира / Н. Е. Докучаев // Экология. – 1980 а. – № 1. – С. 102–105.

Докучаев, Н. Е. Экология бурозубок (род *Sorex*) на Северо-Востоке Сибири и оценка их роли в биоценозах: автореф. дис. ... канд. биол. наук: 03.00.08 / Докучаев Николай Евгеньевич. – М., 1980 б. – 20 с.

Докучаев, Н. Е. Питание землероек-бурозубок (Soricidae) и оценка их роли в горно-таежных экосистемах Северо-Восточной Сибири / Н. Е. Докучаев // Экология млекопитающих Северо-Восточной Сибири. – М.: Наука, 1981. – С. 3–22.

Докучаев, Н. Е. Экология бурозубок Северо-Восточной Азии / Н. Е. Докучаев. – М.: Наука, 1990. – 160 с.

Докучаев, Н. Е. Методы исследования маток у самок землероек-бурозубок / Н. Е. Докучаев // Зоол. журн. – 1992. – Т. 71, № 8. – С. 132–135.

Докучаев, Н. Е. Бурозубки (*Sorex*, Insectivora) Сеймчано-Буюндинской впадины / Н. Е. Докучаев, А. Н. Лазуткин, А. В. Ямборко, А. Ф. Чернявский //

Геология, география и биологическое разнообразие Северо-востока России: Материалы Дальневост. регион. конф., посвящ. памяти А. П. Васьковского и в честь его 95-летия (28 – 30 ноября 2006 г.). – Магадан: СВНЦ ДВО РАН, 2006. – С. 338–340.

Долгов, В. А. Некоторые вопросы экологии бурозубок (*Mammalia, Sorex*) и их значение в очагах клещевого энцефалита / В. А. Долгов, В. И. Чабовский, С. А. Шилова, К. М. Эфрон // Бюл. МОИП. Отд. биол. – 1968. – Т. 73, Вып. 6. – С. 17–28.

Долгов, В. А. Бурозубки Старого Света / В. А. Долгов. – М.: Изд-во Моск. ун-та, 1985. – 221 с.

Дорогой, И. В. Экология хищников-миофагов острова Врангеля и их роль в динамике численности леммингов / И. В. Дорогой. – Владивосток: ДВО АН СССР, 1987. – 92 с.

Дорогой, И. В. Воздействие пернатых хищников на популяции тундровых леммингов Колымской низменности / И. В. Дорогой // Фауна и экология млекопитающих Северо-Востока Сибири. – Магадан: СВНЦ ДВО РАН, 1995. – С. 106–116.

Дубинин, Е. А. Питание американской норки (*Mustela Vison Schreber*) в Магаданской области / Е. А. Дубинин // Фауна и экология млекопитающих Северо-Восточной Сибири: Сборник научных трудов. – Магадан: СВНЦ ДВО РАН, 1995. – С. 22–31.

Дубинин, Е. А. Питание горностая в Магаданской области / Е. А. Дубинин // Сиб. экол. журн. – 2012. – № 1. – С. 149–155.

Дунаева, Т. Н. К изучению биологии размножения обыкновенной бурозубки (*Sorex araneus L.*) / Т. Н. Дунаева // Бюл. МОИП. Отд. биол. – 1955. – Т. 60, Вып. 6. – С. 27–43.

Дэвис, Д. Е. Регуляция популяций у млекопитающих / Д. Е. Дэвис, Д. Д. Кристиан // Успехи современной териологии. – М.: Наука, 1977. – С. 46–54.

Ельшин, С. В. Эффективность отлова мелких млекопитающих давилками и конусами на разновозрастных вырубках / С. В. Ельшин // Вопросы динамики популяций млекопитающих. Информ. материалы. – Свердловск: УрО АН СССР, 1988. – С. 22–23.

Ердаков, Л. Н. Особенности межвидовых отношений некоторых насекомоядных и грызунов / Л. Н. Ердаков, В. Е. Сергеев // Управление поведением животных. Докл. участ. II Всесоюз. конф. по поведению животных. – М.: Наука, 1977. – С. 108–110.

Завьялов, Е. Л. Факторы стресса в локальной популяции водяных полевок / Е. Л. Завьялов, Л. А. Герлинская, М. П. Мошкин // Журн. общ. биол. – 2012. – Т. 73, № 1. – С. 59–69.

Захаров, В. М. Нарушение стабильности развития на фазе пика численности в популяции млекопитающих / В. М. Захаров, Б. И. Шефтель, Д. Ю. Александров // Доклады АН СССР. – 1984. – Т. 275, № 3. – С. 761–764.

Захаров, В. М. Изменение климата и популяционная динамика: возможные последствия (на примере мелких млекопитающих в Центральной Сибири) / В. М. Захаров, Б. И. Шефтель, С. Г. Дмитриев // Успехи совр. биол. – 2011. – Т. 131, № 5. – С. 435–439.

Золотухина, С. И. Динамика содержания гликогена в печени серых полевок / С. И. Золотухина // Экология. – 1978. – № 2. – С. 102–105.

Иванов, В. В. Материалы по экологии соболя в Магаданской области / В. В. Иванов // Экология млекопитающих тундры и редколесья Северо-Востока СССР. – Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1985. – С. 146–153.

Ивантер, Т. В. Биология размножения и структура популяций землероек (*Soricidae*) Карелии / Т. В. Ивантер, Э. В. Ивантер, Е. И. Терноушко // Вопросы экологии животных. – Петрозаводск: Карел. фил. АН СССР, 1974. – С. 95–143.

Ивантер, Э. В. Морфофизиологические особенности обыкновенной бурозубки (*Sorex araneus* L.) в свете ее сезонной и возрастной экологии / Э. В. Ивантер // Вопросы экологии животных. – Петрозаводск: Карел. фил. АН СССР, 1974. – С. 36–94.

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

Ивантер, Э. В. Основные закономерности и факторы динамики численности мелких млекопитающих таежного Северо-Запада СССР / Э. В. Ивантер // Фауна и экология птиц и млекопитающих таежного Северо-Запада СССР. – Петрозаводск: Карельский фил. АН СССР, 1978. – С. 95–112.

Ивантер, Э. В. К изучению размножения и динамики популяций обыкновенной бурозубки / Э. В. Ивантер, Т. В. Ивантер // Вид и его продуктивность в ареале. Часть I. Млекопитающие (насекомоядные, грызуны). Материалы 4-го Всесоюзного совещания 3-7 апреля 1984 г. – Свердловск: Институт экологии растений и животных УНЦ АН СССР, 1984. – С. 27–28.

Ивантер, Э. В. Адаптивные особенности мелких млекопитающих: Эколого-морфологические и физиологические аспекты / Э. В. Ивантер, Т. В. Ивантер, И. Л. Туманов. – Л.: Наука, 1985. – 318 с.

Ивантер, Э. В. Пространственная организация популяций землероек-бурозубок (*Sorex*, *Insectivora*) и ее связь с кормностью биотопов / Э. В. Ивантер, А. М. Макаров // Зоол. журн. – 1994. – Т. 73, Вып. 9. – С. 124–138.

Ивантер, Э. В. Территориальная экология землероек-бурозубок (*Insectivora*, *Sorex*) / Э. В. Ивантер, А. М. Макаров. – Петрозаводск: Изд-во ПетрГУ, 2001. – 272 с.

Ивантер, Э. В. Обыкновенная бурозубка (*Sorex araneus* L.) в условиях антропогенной трансформации таежных лесов Восточной Фенноскандии / Э. В. Ивантер, Ю. П. Курхинен, Е. А. Моисеева // Ученые записки Петрозаводского государственного университета. Сер.: Естественные и технические науки. – 2014. – Т. 2, № 8. – С. 7–12.

Калинин, А. А. Плотностно-зависимое поведение землероек-бурозубок (*Sorex araneus*, *S. caecutiens* и *S. minutus*) в естественных и экспериментальных условиях / А. А. Калинин, Н. А. Щипанов // Известия РАН. Сер. биол. – 2003. – № 6. – С. 689–697.

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

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

Калинин, А. А. Оседлая и нерезидентная составляющая численности массовых видов мелких млекопитающих по данным учета на линиях живоловок / А. А. Калинин // Зоол. журн. – 2012. – Т. 91, № 6. – С. 759–768.

Каштальян, А. П. Многолетняя динамика численности мелких млекопитающих лесных экосистем Березинского биосферного заповедника / А. П. Каштальян, А. М. Спрингер // Поведение, экология и эволюция животных: монографии, статьи, сообщения // Сб. научных трудов РГУ имени С. А. Есенина (Серия Зоологическая). Т. 3. – Рязань: НП «Голос губернии», 2012. – С. 191–214.

Киселев, С. В. Биотопическое распределение землероек-бурозубок (*SOREX*, *INSECTIVORA*) Сеймчано-Буюндинской впадины / С. В. Киселев // Научная молодежь - Северо-Востоку России: сборник материалов II межрегиональной конференции молодых ученых (Магадан, 29-30 мая 2008 г.). – Магадан: СВКНИИ ДВО РАН, 2008. – Вып. 2 – С. 95–99.

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, 14-15 апреля 2009 г.): Северо-Восточный государственный университет. – Магадан: Изд-во СВГУ, 2009. – С. 89–92.

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, 25-26 марта 2010 г.): Северо-Восточный государственный университет. – Магадан: Изд-во СВГУ, 2010 а. – С. 111–114.

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 Межрегиональной конференции молодых ученых (Магадан, 27-28 мая 2010 г.): СВКНИИ ДВО РАН. – Магадан: СВНЦ ДВО РАН, 2010 б. – С. 61–65.

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 международной конференции (Сыктывкар, 14-17 сентября, 2010): Институт биологии Коми НЦ УрО РАН. – М.: Товарищество научных изданий КМК, 2010 в. – С. 26–27.

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 региональной конференции, посвященной памяти А. П. Васьковского и в честь его 100-летия (Магадан, 22-24 ноября 2011 г.). – Магадан: СВНЦ ДВО РАН, 2011. – С. 137.

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. Вып. 18. – Магадан: Изд-во СВГУ, 2011. – С. 113–115.

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 Международной научной конференции студентов, аспирантов и молодых ученых (19-22 сентября, 2011 г., г. Донецк) / Донецкий национальный университет. – Донецк: Изд-во «Ноулидж» (донецкое отделение), 2011. – С. 90-91.

Киселев, С. В. Некоторые физиолого-биохимические показатели равнозубой бурозубки (*Sorex isodon* Turon, 1924) при разной плотности популяции / С. В. Киселев // Актуальные проблемы современной териологии: Тезисы докладов, (18-22 сентября 2012 г., Новосибирск). – Новосибирск: ООО «Сибрегион Инфо», 2012 г. – С. 104.

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 Всероссийской конференции, посвященной 60-летию со дня образования Института биологических проблем криолитозоны СО РАН (30 июля-05 августа 2012 г., г. Якутск). – Якутск: Сфера, 2012 г. – С. 95–97.

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 Межрегиональной конференции молодых ученых, приуроченной к 35-летнему юбилею Музея естественной истории СВКНИИ ДВО РАН (Магадан, 24-25 мая 2012 г.). Вып. 4. – Магадан: ООО «Новая полиграфия», 2012 г. – С. 128–131.

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 Международной научно-практической конференции, посвященной 100-летию со дня рождения основателя казахстанских школ териологии и охотоведения, лауреата Государственных премий СССР и КазССР, член-корреспондента АН КазССР Аркадия Александровича Слудского (Алматы, 1-2 марта 2012 г.). – Алматы, 2012 г. – С. 126–127.

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: биологические науки: материалы X Международной междисциплинарной научной конференции студентов и молодых ученых (19-23 марта 2012 г., Киев). – Киев: КНУ им. Т.Г. Шевченко, 2012 д. – С. 142–144.

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

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

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 докладов Всероссийской научной конференции (Магадан, 26-28 ноября 2013 г.). – Магадан: СВНЦ ДВО РАН, 2013 а. – С. 198–200.

Киселев, С. В. Репродуктивные характеристики средней бурозубки (*Sorex caecutiens*) в ходе динамики численности в Сеймчано-Буяундинской впадине / С.

В. Киселев // Идеи, гипотезы, поиск...: сб. ст. по материалам XX регион. науч. конф. аспирантов, соискателей и молодых исследователей. Вып. 20. – Магадан: Сев.-Вост. гос. ун-т, 2013 б. – С. 140–144.

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

Кищинский, А. А. Птицы колымского нагорья / А. А. Кищинский. – М.: Наука, 1968. – 86 с.

Климов, А. С. Многолетняя динамика численности и современное состояние видов мелких млекопитающих низинных болот Усманского бора (Воронежская область) / А. С. Климов // Поволж. экол. журн. – 2013. – № 1. – С. 42–50.

Клюкин, Н. К. Климат / Н. К. Клюкин // Север Дальнего Востока. – М.: Наука, 1970. – С. 101–132.

Королькова, Г. Е. Влияние землероек-бурозубок на беспозвоночных животных лесной подстилки и почвы / Г. Е. Королькова // Роль животных в функционировании экосистем (Материалы совещания). – М.: Наука, 1975. – С. 140–143.

Королькова, Г. Е. Мелкие млекопитающие северотаежных биогеоценозов / Г. Е. Королькова // Основные типы биогеоценозов северной тайги. – М.: Наука, 1977. С. 260–269.

Кошкина, Т. В. Плотность популяции и ее значение в регуляции численности красной полевки / Т. В. Кошкина // Бюлл. МОИП. Отд. биол. – 1965. – Т. 70, Вып. 1. – С. 5–19.

Кошкина, Т. В. Межвидовая конкуренция у грызунов / Т. В. Кошкина // Бюлл. МОИП. Отд. биол. – 1971. – Т. 76, Вып. 1. – С. 50–62.

Краснощеков, Г. П. Особенности развития бурой жировой ткани у мелких млекопитающих Субарктики / Г. П. Краснощеков, В. Г. Кривошеев // Материалы по экологии мелких млекопитающих Субарктики. – Новосибирск: Наука, 1975. – С. 164–175.

Кречмар, А. В. Экология и распространение птиц на Северо-Востоке СССР / А. В. Кречмар, А. В. Андреев, А. Я. Кондратьев. – М.: Наука, 1978. – 196 с.

Кречмар, А. В. Ареалы северных птиц / А. В. Кречмар // Природа. – 2010. – № 9. – С. 56–63.

Кривошеев, В. Г. Новые данные по фауне млекопитающих Анадырского края / В. Г. Кривошеев, Ф. Б. Чернявский, Н. К. Железнов, В. С. Тархов // Фауна и зоогеография млекопитающих Северо-Востока Сибири. – Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1978. – С. 66–94.

Кривошеев, В. Г. Факторы регуляции численности мышевидных грызунов и хищных млекопитающих тайги Колымской низменности / В. Г. Кривошеев // Экология млекопитающих Северо-Восточной Сибири. – М.: Наука, 1981. – 144 с.

Кротова, Л. Г. Изменения надпочечников и углеводного обмена у водяной полевки в весенне-летний период / Л. Г. Кротова // Труды Ин-та биологии Уральского филиала АН СССР. – 1962. – Вып. 29. – С. 129–140.

Куприянова, И. Ф. Популяционные механизмы регуляции численности обыкновенной бурозубки на юге Архангельской области / И. Ф. Куприянова // II съезд Всесоюз. териол. О-ва. – М.: Наука, 1978. – С. 151.

Куприянова, И. Ф. Некоторые особенности биологии доминантных и подчиненных видов / И. Ф. Куприянова // Млекопитающие СССР. 3 съезд Всесоюз. териол. об-ва: тезисы докл. Т. 1. – М.: Изд-во АН СССР, 1982. – С. 233–234.

Куприянова, И. Ф. Воспроизводство обыкновенной и средней бурозубок и его годовые особенности в средней тайге Юга Архангельской области / И. Ф.

Куприянова // Вид и его продуктивность в ареале. Ч. 1. Млекопитающие (насекомоядные, грызуны). – Свердловск, 1984. – С. 37–38.

Куприянова, И. Ф. Многолетняя динамика полового состава бурозубок в средней тайге / И. Ф. Куприянова, А. А. Калинин // IV съезд Всесоюз. териол. общ. Тезисы докл. Т. 1. – М.: Изд-во АН СССР, 1986. – С. 259–260.

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

Лабзин, В. В. Циклические изменения численности мышевидных грызунов и землероек в Западном Саяне / В. В. Лабзин, Р. Л. Наумов // Грызуны: Материалы VI Всесоюзного совещания: Ленинград, 25-28 января 1984 г. – Л.: Наука, 1983. – С. 406–407.

Лавров, Н. П. К биологии обыкновенной землеройки (*Sorex araneus* L.) / Н. П. Лавров // Зоол. журн. – 1943. – Т. 22, Вып. 6. – С. 361–365.

Лаврова, М. Я. О лептоспирозе у мелких насекомоядных в Шаховском районе Московской области / М. Я. Лаврова, А. П. Вишняков, Е. В. Прохорова // Зоол. журн. – 1960. – Т. 39, Вып. 7. – С. 1069–1079.

Лазуткин, А. Н. Динамика численности и изменчивость эколого-физиологических показателей у лесных полевок (род *Clethrionomys*) в Северном Приохотье: автореф. дис. ... канд. биол. наук: 03.00.16 / Лазуткин Анатолий Николаевич. – Владивосток, 1997. – 23 с.

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 (31 янв. - 2 февр. 2007 г., г. Москва). – М.: Товарищество научных изданий КМК, 2007. – С. 249.

Лазуткин, А. Н. Оценка некоторых физиолого-биохимических показателей популяции красно-серой полевки (*Clethrionomys rufocanus*) в годы разной численности / А. Н. Лазуткин // Актуальные проблемы экологической физиологии, биохимии и генетики животных: Материалы II Междунар. науч. конф. – Саранск: Типография ООО «Мордовия – ЭКСПО», 2009. – С. 84–86.

Лазуткин, А. Н. Влияние зимних климатических условий на выживаемость лесных полевок / А. Н. Лазуткин // Геология, география, биологическое разнообразие и ресурсы Северо-Востока России: Материалы Дальневосточной региональной конференции, посвященной памяти А. П. Васьковского и в честь его 100-летия (Магадан, 22-24 ноября 2011 г.). – Магадан: СВНЦ ДВО РАН, 2011 а. – С. 140–141.

Лазуткин, А. Н. Метод отлова лесных полевок и землероек с помощью живоловок и конусов, снабженных сигнализацией / А. Н. Лазуткин // Дистанционные методы исследования в зоологии. Материалы научной конференции. – М.: Товарищество научных изданий КМК, 2011 б. – С. 42.

Лазуткин, А. Н. Популяционная динамика лесных полевок (р. *Clethrionomys*) верховьев Колымы (р. Буюнда) / А. Н. Лазуткин, А. В. Ямборко, С. В. Киселев // Вестник СВНЦ ДВО РАН. – 2012. – №4. – С. 66–74.

Лазуткин, А. Н. Динамика численности лесных полевок и регулирующие ее факторы на Кава-Челомджинском участке заповедника «Магаданский» в 1980-2010 годах / А. Н. Лазуткин // Научные исследования в заповеднике «Магаданский». – М.: АНО Изд. Дом «Науч. обозрение», 2015. – С. 173–181.

Лучникова, Е. М. Агрессивное поведение при внутри- и межвидовых контактах землероек и его связь с динамикой численности / Е. М. Лучникова, В. Е. Сергеев, А. С. Малашкина // Биология насекомоядных млекопитающих: Тезисы докладов международной конференции, Кемерово, 25–28 октября 1999 г. – Кемерово: Кузбассвуиздат, 1999. – С. 80–81.

Лямкин, В. Ф. Некоторые особенности размножения бурозубок Северного

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

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

Лямкин, В. Ф. Крошечная бурозубка (*Sorex minutissimus* Zimm.) в условиях северного Прибайкалья и Забайкалья / В. Ф. Лямкин // Вопросы биогеографии юга Восточной Сибири. Сборник научных трудов. – Иркутск: ИГ СО АН СССР, 1988. – С. 69–93.

Лямкин, В. Ф. Зоогеография и экология млекопитающих межгорных котловин Байкальской рифтовой зоны: диссертация ... доктора биологических наук в форме науч. доклада: 03.00.08 / Лямкин Валерий Федорович – Петрозаводск, 2004. – 62 с.

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

Малышев, Ю. С. Буря бурозубка – *Sorex roboratus* Hollister, 1913 Верхнеангарской котловины: численность, ландшафтное распределение, особенности структуры и репродукции популяции / Ю. С. Малышев // Байкальский зоол. журн. – 2015. – Вып. 16, № 1. – С. 113–120.

Мамина, В. П. Морфофункциональный анализ семенников и сперматозоидов в оценке репродуктивного успеха самцов рыжей полевки (*Clethrionomys glareolus*) / В. П. Мамина // Известия РАН. Сер. биол. – 2012. – № 5. – С. 554–562.

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

Межжерин, В. А. Численность обыкновенной бурозубки (*Sorex araneus* L.) и ее изменения за 17 лет / В. А. Межжерин // Зоол. журн. – 1960. – Т. 39, Вып. 7. – С. 1080–1087.

Межжерин, В. А. Адаптивное значение сезонных изменений некоторых морфо-физиологических показателей землероек-бурозубок / В. А. Межжерин, Г. Л. Мельникова // Acta Theriol. – 1966. – Vol. 11, № 25. – P. 503–521.

Межжерин, В. А. Сезонные и возрастные изменения содержания липидов в печени обыкновенной бурозубки / В. А. Межжерин, И. С. Лушник // Acta Theriol. – 1969. – Vol. 14, № 33. – P. 479–482.

Михайлов, В. М. Грунтово-фильтрационный талик в континентальной дельте р. Буюнда (Сеймчано-Буюндинская впадина) / В. М. Михайлов, Т. В. Банцекина // Криосфера Земли. – 2001. – Т. 5, № 2. – С. 20–28.

Моралева, Н. В. К проблеме межвидовых отношений близких видов землероек-бурозубок (*Insectivora, Sorex*) / Н. В. Моралева // Фауна и экология птиц и млекопитающих Средней Сибири. – М.: Наука, 1987. – С. 213–228.

Мосин, А. Ф. Особенности физиологических реакций некоторых мышевидных грызунов Северо-Востока Сибири на голодание / А. Ф. Мосин // Механизмы регуляции численности леммингов и полевок на Крайнем Севере. – Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1980. – С. 93–94.

Мосин, А. Ф. Некоторые биохимические и гематологические показатели у полевок и леммингов в норме и при голодании / А. Ф. Мосин, К. М. Петрова // Экология млекопитающих Северо-Восточной Сибири. – М.: Наука, 1981. – С. 90–97.

Мосин, А. Ф. Метаболические и гематологические сдвиги у красной *Clethrionomys rutilus* и красно-серой *Clethrionomys rufocanus* полевков при непродолжительном голодании и возобновлении питания / А. Ф. Мосин, К. М. Петрова // Журн. эволюц. биохим. физиол. – 1982 а. – Т. 18, № 1. – С. 47–52.

Мосин, А. Ф. Содержание липидов в печени как показатель голодания у различных видов полевков на Крайнем Севере / А. Ф. Мосин, К. М. Петрова // Экология. – 1982 б. – № 3. – С. 51–55.

Мосин, А. Ф. Об изменчивости некоторых физиологических и биохимических показателей у красной полевки в Приохотье / А. Ф. Мосин, А. Н. Лазуткин, Ф. Б. Чернявский // Экология. – 1985. – № 4. – С. 44–48.

Мосин, А. Ф. Физиологические и биохимические характеристики лесных полевков при разной плотности популяции / А. Ф. Мосин, А. Н. Лазуткин // Экология млекопитающих тундры и редколесья Северо-Востока Сибири. – Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1985. – С. 10–23.

Мосин, А. Ф. Энергетический гомеостаз и скорость метаболизма у красной и красно-серой полевков при экспериментальном голодании / А. Ф. Мосин // Экология млекопитающих тундры и редколесья Северо-Востока Сибири. – Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1985. – С. 3–9.

Наумов, Н. П. Изучение подвижности и численности мелких млекопитающих с помощью ловчих канавок / Н. П. Наумов // Вопросы краевой, общей и экспериментальной паразитологии и медицинской зоологии. – М.: Наука, 1955. – Т. 9. – С. 179–202.

Наумов, Н. П. Некоторые основные вопросы динамики населения животных / Н. П. Наумов // Зоол. журн. – 1958. – Т. 37, Вып. 5. – С. 659–679.

Недосекина, И. Б. Морфологические особенности *S. caecutiens* на юге республики Коми / И. Б. Недосекина, В. А. Долгов // Биология насекомыхных

млекопитающих: Тезисы докладов международной конференции, Кемерово, 25–28 октября 1999 г. – Кемерово: Кузбассвузиздат, 1999. – С. 26–27.

Нестеренко, В. А. Насекомоядные Юга Дальнего Востока и их сообщества / В. А. Нестеренко. – Владивосток: Дальнаука, 1999. – 173 с.

Ньюсхолм, Э. Регуляция метаболизма / Э. Ньюсхолм, К. Старт; пер. с англ. – М.: Мир, 1977. – 402 с.

Окулова, Н. М. Многолетняя динамика численности красно-серой полевки (*Clethrionomys rufocanus*, Microtinae, Rodentia) в разных частях ареала / Н. М. Окулова, Г. Д. Катаев // Зоол. журн. – 2003. – Т. 82, № 9. – С. 1095–1111.

Олейниченко, В. Ю. Использование пространства перезимовавшими самками землероек-бурозубок (*Insectivora*, *Soricidae*) по данным мечения с применением живоловок / В. Ю. Олейниченко, А. А. Калинин, Т. Б. Демидова, А. В. Купцов // Зоол. журн. – 2006. – Т. 85, № 4. – С. 533–543.

Олейниченко, В. Ю. Использование пространства перезимовавшими самцами землероек-бурозубок (*Insectivora*, *Soricidae*) по данным мечения с применением живоловок / В. Ю. Олейниченко, А. А. Калинин, Т. Б. Демидова, А. В. Купцов // Зоол. журн. – 2007. – Т. 86, № 3. – С. 340–348.

Олейниченко, В. Ю. Пространственно-этологическая организация популяций обыкновенной бурозубки *Sorex araneus* / В. Ю. Олейниченко // поведение и поведенческая экология млекопитающих. Материалы 2-й научной конференции 9–12 ноября 2009 г., г. Черноголовка. – М.: Тов-во научных изданий КМК, 2009. – С. 28.

Оленев, Г. В. Экологический анализ феномена гипертрофии селезенки с учетом типов онтогенеза цикломорфных грызунов / Г. В. Оленев, Н. М. Пасичник // Экология. – 2003. – № 3. – С. 208–219.

Охотина, М. В. Бурозубки (*Sorex*, Insectivora) Колымского Нагорья / М. В. Охотина // Биологические ресурсы суши севера Дальнего Востока. – Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1971. – Т. 2. – С. 312–314.

Охотина, М. В. Бурозубки (Insectivora, *Sorex*) Анадырской низменности / М. В. Охотина // Вестник зоологии. – Киев, 1973. – № 5. – С. 30–34.

Панин, Л. Е. Биохимические механизмы стресса / Л. Е. Панин. – Новосибирск: Наука, 1983. – 232 с.

Панов, В. В. Динамика численности и видовая структура населения мелких млекопитающих Северной Барабы / В. В. Панов, А. С. Николаев // Фауна, таксономия, экология млекопитающих и птиц. – Новосибирск: Наука, 1987. – С. 5–11.

Панов, В. В. Участие сеголеток землероек в размножении / В. В. Панов // Биология насекомоядных млекопитающих: Тезисы докладов международной конференции, Кемерово, 25–28 октября 1999 г. – Кемерово: Кузбассвузиздат, 1999. – С. 82.

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

Пантелеев, П. А. Биоэнергетика мелких млекопитающих. Адаптация грызунов и насекомоядных к температурным условиям среды / П. А. Пантелеев. – М.: Наука, 1983. – 272 с.

Поддубная, Н. Я. Насекомоядные, зайцеобразные, грызуны и трофически связанные с ними хищные млекопитающие лесов восточных склонов Южного Сихоте-Алиня: автореф. дис. ... канд. биол. наук: 03.00.08 / Поддубная Надежда Яковлевна. – Владивосток, 1991. – 17 с.

Позвоночные животные Северо-Востока России / Институт биологических проблем Севера ДВО РАН. – Владивосток: Дальнаука, 1996. – 308 с.

Поляков, А. Д. Значение насекомоядных млекопитающих в формировании и поддержании клещевых очагов переходного типа в Кемеровской области / А. Д. Поляков, Ю. С. Калягин, А. Ф. Белянкин // Биология насекомоядных млекопитающих: Тезисы докладов международной конференции, Кемерово, 25–28 октября 1999 г. – Кемерово: Кузбассвузиздат, 1999. – С. 85–86.

Попов, В. А. Млекопитающие Волжско-Камского края / В. А. Попов. – Казань: АН СССР, Казанский фил., 1960. – 468 с.

Пястолова, О. А. К вопросу о специфике накопления и расходования энергетических резервов самками и самцами животных в природных и в условиях эксперимента / О. А. Пястолова, Л. Н. Добринский, Н. А. Овчинников // Экспериментальное изучение внутривидовой изменчивости позвоночных животных. Тр. Ин-та биологии УФ АН СССР. – Свердловск, 1966. – Вып. 51. – С. 87–93.

Рамазанова, Ф. Р. Размножение средней бурозубки в тайге заповедника «Малая Сосьва» / Ф. Р. Рамазанова // Исследование актуальных проблем териологии. (Информационные материалы). – Свердловск: УНЦ АН СССР, 1983. – С. 72–74.

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

Реутт, А. Т. Растительность / А. Т. Реутт // Север Дальнего Востока. – М.: Наука, 1970. – С. 257–299.

Роговин, К. А. Авторегуляция численности в популяциях млекопитающих и стресс (штрихи к давно написанной картине) / К. А. Роговин, М. П. Мошкин // Журн. общ. биол. – 2007. – Т. 68, № 4. – С. 244–267.

Садыков, О. Ф. Динамика численности мелких млекопитающих: Концепции, гипотезы, модели // О. Ф. Садыков, И. Е. Бененсон. – М.: Наука, 1992. – 191 с.

Седалищев, В. Т. Некоторые эколого-физиологические особенности полевков Средней Лены: автореф. дис. ... канд. биол. наук: 03.00.08 / Седалищев Виктор Тимофеевич. – Фрунзе, 1972. – 22 с.

Сергеев, В. Е. Многолетняя динамика таксоцены бурозубок черневой тайги юга Западной Сибири / В. Е. Сергеев, В. Б. Ильяшенко, С. С. Онищенко, И. А. Колегова // Сиб. экол. журн. – 2001. – № 6. – С. 785–790.

Сергеев, В. Е. Этолого-биоритмологические факторы организации сообществ землероек / В. Е. Сергеев, Е. М. Лучникова // Сиб. экол. журн. – 2002. – № 6. – С. 785–790.

Сережникова, Т. К. Влияние информационного и физического стресса на клеточное звено иммуногенеза / Т. К. Сережникова, М. А. Самотруева, Д. Л. Теплый и др. // XXI Съезд Физиологического общества им. И. П. Павлова. Тезисы докладов. – М. - Калуга: Типография ООО «БЭСТ-принт», 2010. – С. 555–556.

Слоним, А. Д. Термические адаптации и температурная компенсация у гомойотермных организмов / А. Д. Слоним // Экологическая физиология животных. Ч. 3. Физиология животных в различных физико-географических зонах. В серии: Руководство по физиологии. – Л.: Наука, 1982. – С. 41–47.

Снигиревская, Е. М. Материалы по биологии размножения и колебаниям численности землероек в Башкирском заповеднике / Е. М. Снигиревская // Тр. Башкирского гос. заповедника. – 1947. – Вып. 1. – С. 49–68.

Справочник по климату СССР. Вып. 33. Магаданская область, ч. 2. Температура воздуха и почвы. – Л.: Гидрометеиздат, 1966. – 288 с.

Справочник по климату СССР. Вып. 33. Магаданская область, ч. 4. Влажность воздуха, атмосферные осадки, снежный покров. – Л.: Гидрометеиздат, 1968. – 258 с.

Стадухин, О. В. О цикличности численности грызунов и бурозубок в Свердловской области / О. В. Стадухин // Млекопитающие Уральских гор. –

Свердловск: УНЦ АН СССР, 1979. – С. 65–67.

Тавровский, В. А. Млекопитающие Якутии / В. А. Тавровский, О. В. Егоров, В. Г. Кривошеев и др. – М.: Наука, 1971. – 660 с.

Теппермен, Дж. Физиология обмена веществ и эндокринной системы / Дж. Тепперман, Х. Тепперман; пер. с англ. – М.: Мир, 1989. – 656 с.

Толкачев, О. В. Воздействие урбанизации на население бурозубок лесных экосистем: автореф. дис. ... канд. биол. наук: 03.00.16 / Толкачев Олег Владимирович. – Екатеринбург, 2007. – 25 с.

Тупикова, Н. В. Питание и характер суточной активности землероек средней полосы СССР / Н. В. Тупикова // Зоол. журн. – 1949. – Т. 28, Вып. 6. – С. 561–572.

Тупикова, Н. В. Изучение размножения и возрастного состава популяций мелких млекопитающих / Н. В. Тупикова // Методы изучения природных очагов болезней человека. – М.: Изд-во «Медицина», 1964. – С. 154–191.

Формозов, А. Н. Мелкие грызуны и насекомоядные Шарьинского района Костромской области в период 1930-1940 гг. / А. Н. Формозов // Материалы по грызунам. – М.: Изд-во МОИП. 1948. – Вып. 3. – С. 3–110.

Формозов, А. Н. Звери, птицы и их взаимосвязи со средой обитания / А. Н. Формозов. – М.: Наука, 1976. – 309 с.

Хаскин, В. В. Энергетический обмен / В. В. Хаскин // Экологическая физиология животных. Ч. 2. Физиологические системы в процессе адаптации и факторы среды обитания. В серии: Руководство по физиологии. – Л.: Наука, 1981. – С. 379–407.

Хаскин, В. В. Биохимические механизмы адаптации к холоду / В. В. Хаскин // Физиология терморегуляции. В серии: Руководство по физиологии. – Л.: Наука, 1984. – С. 237–266.

Хочачка, П. Промежуточный обмен: сравнительные аспекты / П. Хочачка // Сравнительная физиология животных; пер. с англ. – М.: Мир, 1973. – Т. 1. – С. 430–535.

Черноусова, Н. Ф. Динамика половой структуры популяций мелких млекопитающих урбанизированных территорий / Н. Ф. Черноусова, О. В. Толкачев // Биоразнообразие, проблемы экологии Горного Алтая и сопредельных регионов: настоящее, прошлое, будущее: материалы международной конференции (22-26 сентября 2008 г., Горно-Алтайск). – Горно-Алтайск: РИО ГАГУ, 2008. – С. 132–137.

Чернявский, Ф. Б. Млекопитающие среднего течения реки Омолон / Ф. Б. Чернявский, Н. Е. Докучаев, Г. Е. Короленко // Фауна и зоогеография млекопитающих Северо-Востока Сибири. – Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1978. – С. 26–65.

Чернявский, Ф. Б. Динамика численности и изменчивость некоторых популяционных показателей красной полевки на Крайнем Северо-Востоке Сибири / Ф. Б. Чернявский, Г. Е. Короленко // Экология. – 1979. – № 1. – С. 80–88.

Чернявский, Ф. Б. Динамика численности и популяционные показатели сибирского (*Lemmus sibiricus*) и копытного (*Dicrostonyx torquatus*) леммингов острова Врангеля / Ф. Б. Чернявский // Зоол. журн. – 1979. – Т. 58, Вып. 4. – С. 553–563.

Чернявский, Ф. Б. О роли хищников в динамике численности леммингов (на примере острова Врангеля) / Ф. Б. Чернявский, И. В. Дорогой // Экология млекопитающих Северо-Востока Сибири. – М.: Наука, 1981. – С. 32–50.

Чернявский, Ф. Б. Млекопитающие крайнего северо-востока Сибири / Ф. Б. Чернявский. – М.: Наука, 1984. – 389 с.

Чернявский, Ф. Б. Материалы по динамике и демографии лемминговых

популяций в Колымской низменности / Ф. Б. Чернявский, Т. В. Кирющенко, С. П. Кирющенко // Экология млекопитающих тундры и редколесья Северо-Востока Сибири. – Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1985. – С. 44–54.

Чернявский, Ф. Б. О динамике численности и демографии красной и красно-серой полевок в Северном Приохотье / Ф. Б. Чернявский, А. Н. Лазуткин // Экология млекопитающих тундры и редколесья Северо-Востока Сибири. – Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1985. – С. 109–118.

Чернявский, Ф. Б. Взаимоотношения хищников-миофагов и леммингов в арктической экосистеме (на примере острова Врангеля) / Ф. Б. Чернявский, И. В. Дорогой // Журн. общ. биол. – 1988. – Т. 49, № 6. – С. 813–824.

Чернявский, Ф. Б. Популяционная динамика и трофические связи настоящих леммингов (род *Lemmus*) в Чаунской низменности (Западная Чукотка) / Ф. Б. Чернявский, А. А. Цветкова, С. В. Курышев и др. // Фауна и экология млекопитающих Северо-Восточной Сибири. – Магадан: СВНЦ ДВО РАН, 1995. – С. 82–92.

Чернявский, Ф. Б. Популяционная динамика и изменчивость эколого-физиологических показателей у сибирского лемминга (*Lemmus sibiricus* Kerr) в Колымской низменности / Ф. Б. Чернявский, А. Н. Лазуткин // Сиб. экол. журн. – 1999. – № 1. – С. 99–105.

Чернявский, Ф. Б. Изменчивость некоторых физиолого-биохимических показателей флуктуирующей популяции красной полевки (*Clethrionomys rutilus*) / Ф. Б. Чернявский, А. Н. Лазуткин, А. Ф. Мосин // Экология. – 2003. – № 3. – С. 356–364.

Чернявский, Ф. Б. Циклы леммингов и полевок на Севере / Ф. Б. Чернявский, А. Н. Лазуткин. – Магадан: ИБПС ДВО РАН, 2004. – 150 с.

Чернявский, Ф. Б. Динамика и демография популяций лесных полевок (р. *Clethrionomys*) в таежной зоне правобережья Колымы / Ф. Б. Чернявский, А. Н. Лазуткин, А. В. Ямборко // Вестник СВНЦ ДВО РАН. – 2007. – № 2. – С. 107–112.

Шарова, Л. П. О влиянии метода отлова зверьков на результаты популяционного анализа землероек / Л. П. Шарова // Внутри- и межпопуляционная изменчивость млекопитающих Урала. – Свердловск: УНЦ АН СССР, 1980. – С. 82–88.

Шварц, С. С. Биология землероек лесостепного Зауралья / С. С. Шварц // Зоол. журн. – 1955. – Т. 34, Вып. 4. – С. 915–927.

Шварц, С. С. Морфологические и экологические особенности землероек на крайнем северном пределе их распространения / С. С. Шварц // Тр. Ин-та биологии УФ АН СССР. – Свердловск, 1962. – Вып. 29. – С. 45–51.

Шварц, С. С. Пути приспособления наземных позвоночных животных к условиям существования в Субарктике. Т. 1. Млекопитающие / С. С. Шварц. – Свердловск: УФ АН СССР, 1963. – 132 с.

Шварц, С. С. Метод морфофизиологических индикаторов в экологии наземных позвоночных. Тр. Ин-та экологии растений и животных УФ АН СССР / С. С. Шварц, В. С. Смирнов, Л. Н. Добринский. – Свердловск, 1968. – Вып. 58. – 387 с.

Шефтель, Б. И. Зональные особенности населения насекомоядных млекопитающих Енисейской тайги и лесотундры / Б. И. Шефтель // Животный мир Енисейской тайги и лесотундры и природная зональность. – М.: Наука, 1983. – С. 184–203.

Шефтель, Б. И. Экологические аспекты пространственно-временных межвидовых взаимоотношений землероек Сибири: автореф. дис. ... канд. биол. наук / Шефтель Борис Ильич. – М., 1985. – 23 с.

Шефтель, Б. И. Новый взгляд на проблему динамики численности мелких млекопитающих / Б. И. Шефтель // Териофауна России и сопредельных территорий (VIII съезд Териологического общества). Материалы международного совещания. – М.: Т-во научных изданий КМК, 2007. – С. 557.

Шилов, И. А. Стресс как экологическое явление / И. А. Шилов // Зоол. журн. – 1984. – Т. 63, Вып. 6. – С. 805–812.

Шилов, И. А. Динамика популяций и популяционные циклы / И. А. Шилов // Структура популяций у млекопитающих. – М.: Наука, 1991. – С. 151–172.

Шилов, И. А. Экология: учеб. для биол. и мед. спец. вузов / И. А. Шилов. – М.: Высш. шк., 1998. – 512 с.

Шмидт-Ниельсен, К. Физиология животных. Приспособление и среда. Книга 1 / К. Шмидт-Ниельсен; пер. с англ. – М.: Мир, 1982. – 416 с.

Щипанов, Н. А. Общая характеристика поведения землероек-бурозубок *Sorex araneus*, *S. caecutiens*, *S. minutus* и *S. isodon* (Insectivora, Soricidae) / Н. А. Щипанов, А. А. Калинин, В. Ю. Олейниченко, Т. Б. Демидова // Зоол. журн. – 1998. – Т. 77, № 4. – С. 444–458.

Щипанов, Н. А. Использование пространства средней бурозубкой, *Sorex caecutiens* (Insectivora, Mammalia). Характеристики участков и дальних перемещений / Н. А. Щипанов, А. А. Калинин, В. Ю. Олейниченко и др. // Зоол. журн. – 2001. – Т. 80, № 5. – С. 576–585.

Щипанов, Н. А. Конуса и живоловки ловят разных землероек-бурозубок (Insectivora, Soricidae) / Н. А. Щипанов, А. В. Купцов, А. А. Калинин, В. Ю. Олейниченко // Зоол. журн. – 2003. – Т. 82, № 10. – С. 1258–1265.

Щипанов, Н. А. Нерезидентность и расселение у обыкновенных бурозубок (*Sorex araneus*, Insectivora) / Н. А. Щипанов, А. В. Купцов, Т. Б. Демидова и др. // Зоол. журн. – 2008. – Т. 87, № 3. – С. 331–343.

Юдин, Б. С. Экология бурозубок (род *Sorex*) Западной Сибири / Б. С. Юдин // Вопросы экологии, зоогеографии и систематики животных. Тр. Биол. ин-та. – Новосибирск: Изд-во СО АН СССР, 1962. – Вып. 8. – С. 33–134.

Юдин, Б. С. Насекомоядные млекопитающие Сибири. Определитель / Б. С. Юдин. – Новосибирск: Наука, 1971. – 171 с.

Юдин, Б. С. Мелкие млекопитающие севера Дальнего Востока / Б. С. Юдин, В. Г. Кривошеев, В. Г. Беляев. – Новосибирск: Наука, 1976. – 270 с.

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

Archdeacon, J. W. Bone marrow cellularity and Na and K levels in fasting and inanition after bile duct ligation / J. W. Archdeacon, W. R. Markesbery, B. R. Binford // Am. J. Physiol. – 1961. – Vol. 200, № 6. – P. 1207–1210.

Barnett, S. A. Physiological effects of “Social Stress” in wild rats. II Liver glycogen and blood glucose / S. A. Barnet, J. C. Eaton, N. M. Mc Callum // J. Psychosom. Res. – 1960. – Vol. 4. – P. 251–260.

Bray, D. P. Composition and function of haemolymphatic tissues in the European Common Shrew / D. P. Bray, M. Bennett, P. Stockley et al. // PLoS ONE. – 2008. – Vol. 3, № 10. – P. e3413.

Benjamini, Y. Controlling the false discovery rate: a practical and powerful approach to multiple testing / Y. Benjamini, Y. Hochberg // J. Royal Statist. Soc., Series B. – 1995. – Vol. 57, № 1. – P. 289–300.

Bermudes, F. A. Effects of short term fasting on the evolution of fecal peritonitis in mice / F. A. Bermudes, J. B. Dettoni, F. E. Pereira // Acta Cir. Bras. – 2011. – Vol. 26, № 3. – P. 181–185.

Buchalczyk, A. Variation in the weight of the brown adipose tissue of *Sorex araneus* Linnaeus, 1758 / A. Buchalczyk, Z. Korybska // Acta Theriol. – 1964. – Vol. 9, № 14. – P. 193–215.

Buckner, C. H. Metabolism, food capacity, and feeding behavior in four species of shrews / C. H. Buckner // Canad. J. Zool. – 1964. – Vol. 42, № 2. – P. 259–279.

Buckner, C. H. Some aspects of the population ecology of the common shrew, *Sorex araneus*, near Oxford, England / C. H. Buckner // J. Mammal. – 1969. – Vol. 50, № 2. – P. 326–332.

Canal, J. Acquisitions nouvelles dans le dosage des lipides totaux de serum: description d'une methode nephelometrique. 1. Technique manuelle / J. Canal, J. Delattre, M. L. Girard // Ann. Biol. Clin. – 1972. – Vol. 30. – P. 325–332.

Cannon, B. Brown adipose tissue: function and physiological significance / B. Cannon, J. Nedergaard // Physiol. Rev. – 2004. – Vol. 84, № 1. – P. 277–359.

Cowan, K. M. Splenic mass of Masked Shrews, *Sorex cinereus*, in relation to body mass, sex, age, day of the year, and Bladder Nematode, *Liniscus* (= *Capillaria*) *maseri*, infection / K. M. Cowan, D. Shutler, T. B. Herman, D. T. Stewart // J. Parasitol. – 2009. – Vol. 95, № 1. – P. 228–230.

Christian, J. J. Endocrine adaptive mechanisms and the physiologic regulation of population growth / J. J. Christian // Physiol. Mammalogy. Vol. 1. – N.Y.: Academic Press, 1963. – P. 189–353.

Churchfield, S. Population dynamics and the seasonal fluctuations in numbers of the common shrew in Britain / S. Churchfield // Acta Theriol. – 1980. – Vol. 25, № 34. – P. 415–424.

Churchfield, S. Water and fat contents of British shrews and their role in the seasonal changes in body weight / S. Churchfield // J. Zool. Lond. – 1981. – Vol. 194, № 2. – P. 165–173.

Churchfield, S. Population dynamics and survivorship patterns in the common shrew *Sorex araneus* in southern England / S. Churchfield, J. Hollier, V. K. Brown // Acta Theriol. – 1995. – Vol. 40, № 1. – P. 53–68.

Churchfield, S. Habitat occurrence and prey distribution of a multi-species community of shrews in the Siberian taiga / S. Churchfield, B. I. Sheftel, N. V. Moraleva, E. A. Shvarts // J. Zool. Lond. – 1997. – Vol. 241, № 1. – P. 55–71.

Churchfield, S. Food niche overlap and ecological separation amongst six species of coexisting forest shrews (Insectivora: Soricidae) in the Russian Far East / S. Churchfield, V. A. Nesterenko, E. A. Shvarts // J. Zool. Lond. – 1999. – Vol. 248, № 3. – P. 349–359.

Davidson, M. B. Acute effects of insulin on carbohydrate metabolism in rat liver slices: independence from glucagon / M. B. Davidson, J. A. Berliner // Amer. J. Physiol. – 1974. – Vol. 227, № 1. – P. 79–87.

Dew, E. M. Seasonal Changes in Brown Fat and Pelage in Southern Short-Tailed Shrews / E. M. Dew, K. A. Carson, R. K. Rose // J. Mammal. – 1998. – Vol. 79, № 1. – P. 271–278.

Dickman, C. R. Body size, prey size, and community structure in insectivorous mammals / C. R. Dickman // Ecology. – 1988. – Vol. 69, № 3. – P. 569–580.

Dickman, C. R. Mechanisms of competition among insectivorous mammals / C. R. Dickman // Oecologia. – 1991. – Vol. 85, № 4. – P. 464–471.

Dmitriev, S. G. Cytogenetic homeostasis and population density in red-backed voles *Clethrionomys glareolus* and *C. rutilus* in central Siberia / S. G. Dmitriev, V. M. Zakharov, B. I. Sheftel // Acta Theriol. – 1997. – Vol. 42, Suppl. 4. – P. 49–55.

Dokuchaev, N. E. Reproduction of shrews (*Sorex*) in Siberia / N. E. Dokuchaev // Advances in the biology of shrews II. Special publication of the Intern. Soc. of Shrew Biologists. – NY, 2005. – Vol. 1. – P. 419–431.

Gębczyński, M. Oxygen consumption in starving shrews / M. Gębczyński // *Acta Theriol.* – 1971. – Vol. 16, № 18. – P. 288–292.

Gębczyński, M. Body temperature in five species of shrews / M. Gębczyński // *Acta Theriol.* – 1977. – Vol. 22, № 35. – P. 521–530.

Genoud, M. Energy requirements during reproduction and reproductive effort in shrews (Soricidae) / M. Genoud, P. Vogel // *J. Zool. Lond.* – 1990. – Vol. 220, № 1. – P. 41–60.

Goda, T. Changes in hepatic metabolism through simulated weightlessness: decrease of glycogen and increase of lipids following prolonged immobilization in the rat / T. Goda, S. Takase, H. Yokogoshi et al. // *Res. Exp. Med.* – 1991. – Vol. 191, № 3. – P. 189–199.

Groscolas, R. Fasting-induced selective mobilization of brown adipose tissue fatty acids / R. Groscolas, G. R. Herzberg // *J. Lipid Res.* – 1997. – Vol. 38, № 2. – P. 228–238.

Gustavsson, C. Sex-different hepatic glycogen content and glucose output in rats / C. Gustavsson, K. Yassin, E. Wahlstrom et al. // *BMC Biochem.* – 2010. – 11:38.

Hanski, I. Food consumption, assimilation and metabolic rate in six species of shrew (*Sorex* and *Neomys*) / I. Hanski // *Ann. Zool. Fennici.* – 1984. – Vol. 21, № 2. – P. 157–165.

Hanski, I. Distribution and habitat selection of shrews in Finland / I. Hanski, A. Kaikusalo // *Ann. Zool. Fennici.* – 1989. – Vol. 26, № 4. – P. 339–348.

Hanski, I. Population biological consequences of body size in *Sorex* / I. Hanski // *Advances in the biology of shrews* / Eds Merritt J. F., Kirkland G. L. Jr., Rose R. K.: Carnegie Mus. Nat. Hist. Spec. publ. – 1994. – Vol. 18. – P. 15–26.

Hansson, L. Predation as the factor causing extended low densities in microtine cycles / L. Hansson // *Oikos.* – 1984. – Vol. 43, № 1. – P. 255–256.

Henttonen, H. Predation causing extended low densities in microtine cycles: further evidence from shrew dynamics / H. Henttonen // *Oikos*. – 1985. – Vol. 45, № 1. – P. 156–157.

Henttonen, H. Long-term population dynamics of the common shrew *Sorex araneus* in Finland / H. Henttonen, V. Haukisalmi, A. Kaikusalo et al. // *Ann. Zool. Fenn.* – 1989. – № 26. – P. 349–355.

Hershok, D. The effects of immobilization stress on serum triglycerides, nonesterified fatty acids, and total cholesterol in male rats after dietary modifications / D. Hershok, W. H. Vogel // *Life Sci.* – 1989. – Vol. 45, № 2. – P. 157–165.

Hissa, R. Seasonal variations in brown adipose tissue in two species of voles and the common shrew / R. Hissa, H. Tarkkonen // *Ann. Zool. Fenn.* – 1969. – Vol. 6. – P. 444–447.

Hollister, A. Reproduction in mice: liver enlargement in mice during pregnancy and lactation / A. Hollister, P. Okubara, J. G. Watson, S. Chaykin // *Life Sci.* – 1987. – Vol. 40, № 1. – P. 11–18.

Howard, J. K. Leptin protects mice from starvation-induced lymphoid atrophy and increases thymic cellularity in ob/ob mice / J. K. Howard, G. M. Lord, G. Matarese et al. // *J. Clin. Invest.* – 1999. – Vol. 104, № 8. – P. 1051–1059.

Huitu, O. Competition, predation and interspecific synchrony in cyclic small mammal communities / O. Huitu, K. Norrdahl, E. Korpimäki // *Ecography*. – 2004. – Vol. 27, № 2. – P. 197–206.

Hyvärinen, H. Wintering strategy of voles and shrews in Finland / H. Hyvärinen // *Winter ecology of small mammals. Special publication of Carnegie museum of natural history. № 10.* – Pittsburgh, 1984. – P. 139–148.

Hyvärinen, H. Brown fat and the wintering of shrews / H. Hyvärinen // *Advances in the biology of shrews* / Eds Merritt J. F., Kirkland G. L. Jr., Rose R. K.: Carnegie Mus. Nat. Hist. Spec. publ. – 1994. – Vol. 18. – P. 259–266.

Kaikusalo, A. Population dynamics of *Sorex araneus* and *S. caecutiens* in Finnish Lapland / A. Kaikusalo, I. Hanski // *Acta Zool. Fennica*. – 1985. – № 173. – P. 283–285.

Klemme, I. Contrasting effects of large density changes on relative testes size in fluctuating populations of sympatric vole species / I. Klemme, C. D. Soulsbury, H. Henttonen // *Proc. R. Soc. B*. – 2014. – Vol. 281, № 1792. – Pii: 20141291.

Korpimäki, E. Predation causing synchronous decline phases in microtine and shrew populations in western Finland / E. Korpimäki // *Oikos*. – 1986. – Vol. 46, № 1. – P. 124–127.

Korpimäki, E. Avian and mammalian predators of shrews in Europe: regional differences, between-year and seasonal variation, and mortality due to predation / E. Korpimäki, K. Norrdahl // *Ann. Zool. Fennici*. – 1989. – Vol. 26, № 4. – P. 389–400.

Korpimäki, E. Do breeding nomadic avian predators dampen population fluctuations of small mammals? / E. Korpimäki, K. Norrdahl // *Oikos*. – 1991. – Vol. 62, № 2. – P. 195–208.

Korpimäki, E. Predator-induced synchrony in population oscillations of coexisting small mammal species / E. Korpimäki, K. Norrdahl, O. Huitu, T. Klemola // *Proc. R. Soc. B*. – 2005. – Vol. 272, № 1559. – P. 193–202.

Kuroshima, A. Cross adaptation between stress and cold in rats / A. Kuroshima, Y. Habara, A. Uehara et al. // *Pflugers Arch*. – 1984. – Vol. 402, № 4. – P. 402–408.

Kusumoto, K. Effects of cold stress on immune function in the grey-sided vole, *Clethrionomys rufocanus* / K. Kusumoto, T. Saitoh // *Mammal Study*. – 2008. – Vol. 33, № 1. – P. 11–18.

Long, T. A. F. Ejaculate investment in a promiscuous rodent, *Peromyscus maniculatus*: effects of population density and social role / T. A. F. Long, R. Montgomerie // *Evol. Ecol. Res*. – 2006. – Vol. 8, № 2. – P. 345–356.

Malzahn, E. Tissue Metabolism in the common shrew and bank vole / E. Malzahn // *Acta Theriol.* – 1974. – Vol. 19, № 21. – P. 301–314.

Mažeikytė, J. R. Population dynamics of the common shrew and pygmy shrew (Soricomorpha: Soricidae) in a clear-cut of a mixed forest in eastern Lithuania / J. R. Mažeikytė // *Estonian J. Ecology.* – 2009. – Vol. 58, № 3. – P. 205–215.

Milona, A. The normal mechanisms of pregnancy-induced liver growth are not maintained in mice lacking the bile acid sensor Fxr / A. Milona, B. M. Owen, S. van Mil et al. // *Am. J. Physiol. Gastrointest Liver Physiol.* – 2010. – Vol. 298, № 2. – P. G151–G158.

Moraleva, N. V. Intraspecific interactions in the common shrew *Sorex araneus* in Central Siberia / N. V. Moraleva // *Ann. Zool. Fennici.* – 1989. – Vol. 26, № 4. – P. 425–432.

Morrison, P. R. Food consumption and body weight in the masked and short-tail shrews / P. R. Morrison, M. Pierce, F. A. Ryser // *Amer. Mid. Nat.* – 1957. – Vol. 57, № 2. – P. 493–501.

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

Mosin, A. F. Some physiological and biochemical features of starvation and refeeding in small wild rodents / A. F. Mosin // *Comp. Biochem. Physiol.* – 1982. – Vol. 71, № 3. – P. 461–464.

Myrcha, A. Seasonal changes in caloric value, body water and fat in some shrews / A. Myrcha // *Acta Theriol.* – 1969. – Vol. 14, № 16. – P. 211–227.

Nagashima, Y. Effects of fasting and refeeding on some metabolic characteristics of rat brown adipose tissue / Y. Nagashima, T. Ohno, K. Ogawa, A. Kuroshima // *Jap. J. Physiol.* – 1995. – Vol. 45, № 4. – P. 645–658.

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

Nieminen, P. Seasonality of leptin levels in the BAT of the common shrew (*Sorex araneus*) / P. Nieminen, H. Hyvärinen // *Z. Naturforsch. C.* – 2000. – Vol. 55, № 5–6. – P. 455–460.

Norrdahl, K. Do predators limit the abundance of alternative prey? Experiments with vole-eating avian and mammalian predators / K. Norrdahl, E. Korpimäki // *Oikos.* – 2000. – Vol. 91, № 3. – P. 528–540.

Norrdahl, K. Changes in individual quality during a 3-year population cycle of voles / K. Norrdahl, E. Korpimäki // *Oecologia.* – 2002. – Vol. 130, № 2. – P. 239–249.

Nozu, T. Effects of nonthermal stresses on brown adipose tissue thermogenesis / T. Nozu // *Hokkaido Igaku Zasshi.* – 1992. – Vol. 67, № 3. – P. 343–355.

Nozu, T. Effect of immobilization stress on *in vitro* and *in vivo* thermogenesis of brown adipose tissue / T. Nozu, S. Okano, K. Kikuchi et al. // *Jap. J. Physiol.* – 1992. – Vol. 42, № 2. – P. 299–308.

Nur, T. Starvation and refeeding regulate glycogen synthase gene expression in rat liver at the posttranscriptional level / T. Nur, I. Sela, N. J. Webster, Z. Madar // *J. Nutr.* – 1995. – Vol. 125, № 10. – P. 2457–2462.

Ochocińska, D. Living at the Physiological limits: field and maximum metabolic rates of the common shrew (*Sorex araneus*) / D. Ochocińska, J. R. E. Taylor // *Physiol. Biochem. Zool.* – 2005. – Vol. 78, № 5. – P. 808–818.

Okhotina, M. V. Effect of *Mammanidula asperocutis* Sadovskaja in Skrjabin, Sihobalova et Sulc, 1954 (Nematoda), on the population size of shrews of the genus *Sorex* / M. V. Okhotina, E. V. Nadtochy // *Acta Parasitol. Polonica.* – 1970. – Vol. 18, № 8. – P. 81–84.

Parapanov, R. Cycle length of spermatogenesis in shrews (Mammalia: Soricidae) with high and low metabolic rates and different mating systems / R. Parapanov, S. Nusslé, P. Vogel // *Biol. Repr.* – 2007. – Vol. 76. – P. 833–840.

Parapanov, R. Relationships of basal metabolic rate, relative testis size and cycle length of spermatogenesis in shrews (Mammalia, Soricidae) / R. Parapanov, S. Nusslé, J. Hausser, P. Vogel // *Reprod. Fertil. Dev.* – 2008. – Vol. 20, № 3. – P. 431–440.

Parapanov, R. Testis size, sperm characteristics and testosterone concentrations in four species of shrews (Mammalia, Soricidae) / R. Parapanov, S. Nusslé, M. Crausaz et al. // *Anim. Reprod. sci.* – 2009. – Vol. 114. – P. 269–278.

Pasanen, S. On the seasonal variation of the weight and of the alkaline phosphatase activity of the brown fat in the common shrew (*Sorex araneus* L.) / S. Pasanen // *Aquilo, Ser. Zool.* – 1969. – Vol. 8. – P. 36–43.

Pasanen, S. Seasonal variation of the activity of phosphorylase in the interscapular brown fat of some small mammals active in winter / S. Pasanen, H. Hyvärinen // *Aquilo, Ser. Zool.* – 1970. – Vol. 10. – P. 37–42.

Pasanen, S. Seasonal variations in interscapular brown fat in three species of small mammals wintering in active state / S. Pasanen // *Aquilo, Ser. Zool.* – 1971. – Vol. 11. – P. 1–32.

Pernetta, J. C. Bioenergetics of British shrews in grassland / J. C. Pernetta // *Acta Theriol.* – 1976. – Vol. 21, № 33. – P. 481–497.

Pernetta, J. C. Population ecology of British shrews in grassland / J. C. Pernetta // *Acta Theriol.* – 1977. – Vol. 22, № 20. – P. 279–296.

Popov, I. Yu. Structure and dynamics of shrews on permanent plots in the European southern taiga / I. Yu. Popov // *Advances in the Biology of Shrews II. Special publication of the Intern. Soc. of Shrew Biologists.* – NY, 2005. – Vol. 1. – P. 291–301.

Poppitt, S. D. The energetics of reproduction in the common shrew (*Sorex araneus*): a comparison of indirect calorimetry and the doubly labeled water method / S. D. Poppitt, J. R. Speakman, P. A. Racey // *Physiol. Zool.* – 1993. – Vol. 66, № 6. – P. 964–982.

Przełęcka, A. Seasonal changes in ultrastructure of brown adipose tissue in the common shrew (*Sorex araneus* L.) / A. Przełęcka // *Cell Tissue Res.* – 1981. – Vol. 214, № 3. – P. 623–632.

Pucek, Z. Morphological changes in shrews kept in captivity / Z. Pucek // *Acta Theriol.* – 1964. – Vol. 8, № 9. – P. 137–166.

Pucek, Z. Seasonal and age changes in the weight of internal organs of shrews / Z. Pucek // *Acta Theriol.* – 1965. – Vol. 10, № 26. – P. 369–438.

Ramm, S. A. Sperm competition and sperm length influence the rate of mammalian spermatogenesis / S. A. Ramm, P. Stockley // *Biol. Lett.* – 2010. – Vol. 6, № 2. – P. 219–221.

Rothwell, J. N. Brown fat activity in fasted and refed rats / J. N. Rothwell, M. E. Saville, J. M. Stock // *Biosci. Rep.* – 1984. – Vol. 4, № 4. – P. 351–357.

Rychlik, L. Evolution of social systems in shrews / L. Rychlik // *Evolution of shrews.* – Białowieża: Mammal research institute PAS, 1998. – P. 347–406.

Rychlik, L. Overlap of temporal niches among four sympatric species of shrews / L. Rychlik // *Acta Theriol.* – 2005. – Vol. 50, № 2. – P. 175–188.

Rychlik, L. Interspecific aggression and behavioural dominance among four sympatric species of shrews / L. Rychlik, R. Zwolak // *Canad. J. Zool.* – 2006. – Vol. 84, № 3. – P. 434–448.

Shchipanov, N. A. Population ecology of red-toothed shrews, *Sorex araneus*, *S. caecutiens*, *S. minutus*, and *S. isodon*, in central Russia / N. A. Shchipanov, A. A.

Kalinin, T. B. Demidova et al. // Advances in the biology of shrews II. Special publication of the Intern. Soc. of Shrew Biologists. – NY, 2005. – Vol. 1. – P. 199–214.

Sheftel, B. I. Long-term and seasonal dynamics of shrews in Central Siberia / B. I. Sheftel // Ann. Zool. Fennici. – 1989. – Vol. 26, № 4. – P. 357–369.

Sheftel, B. I. Species richness, relative abundances and habitat use in local assemblages of *Sorex* shrews in Eurasian boreal forests / B. I. Sheftel, I. Hanski // Acta Theriol. – 2002. – Vol. 47, Suppl. 1. – P. 69–79.

Sheftel, B. I. Role of different mechanisms in type determination of population dynamics for small mammals from boreal forestry zone / B. I. Sheftel // Biological diversity and nature conservation: theory and practice for teaching. – M.: KMK Scientific Press, 2010. – P. 130–143.

Skarén, U. Fluctuations in small mammal populations in mossy forests of Kuhmo, eastern Finland, during eleven years / U. Skarén // Ann. Zool. Fennici. – 1972. – Vol. 9, № 3. – P. 147–151.

Solonen, T. Overwinter population change of small mammals in southern Finland / T. Solonen // Ann. Zool. Fennici. – 2006. – Vol. 43, № 3. – P. 295–302.

Sonerud, G. A. What causes extended lows in microtine cycles? Analysis of fluctuations in sympatric shrew and microtine populations in Fennoscandia / G. A. Sonerud // Oecologia. – 1988. – Vol. 76, № 1. – P. 37–42.

Speakman, J. Factors influencing the daily energy expenditure of small mammals / J. Speakman // Proc. Nutr. Soc. – 1997. – Vol. 56, № 3. – P. 1119–1136.

Speakman, J. R. The physiological costs of reproduction in small mammals / J. R. Speakman // Phil. Trans. R. Soc. B. – 2008. – Vol. 363, № 1490. – P. 375–398.

Stockley, P. Correlates of reproductive success within alternative mating tactics of the common shrew / P. Stockley, J. B. Searle, D. W. Macdonald, C. S. Jones // Behav. Ecol. – 1996. – Vol. 7, № 3. – P. 334–340.

Tast, J. Population fluctuations of *Sorex araneus* at Kilpisjarvi, Finnish Lapland, as compared with rodent cycles / J. Tast, A. Kaikusalo, A. Jarvinen // *Advances in the Biology of Shrews II*. Special publication of the Intern. Soc. of Shrew Biologists. – NY, 2005. – Vol. 1. – P. 215–228.

Taylor, J. R. E. Evolution of energetic strategies in shrews / J. R. E. Taylor // *Evolution of shrews*. – Białowieża: Mammal Res. Inst. PAS, 1998. – P. 309–346.

Vogel, P. Energy consumption of European and African shrews / P. Vogel // *Acta Theriol.* – 1976. – Vol. 21, № 13. – P. 195–206.

Yasuhara, M. Induction of fatty liver by fasting in suncus / M. Yasuhara, T. Ohama, N. Matsuki et al. // *J. Lipid Res.* – 1991. – Vol. 32, № 6. – P. 887–891.

Zakharov, V. M. Developmental stability and population dynamics in the common shrew, *Sorex araneus* / V. M. Zakharov, E. Pankakoski, B. I. Sheftel et al. // *Amer. Nat.* – 1991. – Vol. 138, № 4. – P. 797–810.

Zakharov, V. M. Development stability and population dynamics of shrews *Sorex* in central Siberia / V. M. Zakharov, D. V. Demin, A. S. Baranov et al. // *Acta Theriol.* – 1997. – Vol. 42, Suppl. 4. – P. 41–48.

Zhan, X. M. Effects of fasting and refeeding on body mass, thermogenesis and serum leptin in Brandt's voles (*Lasiopodomys brandtii*) / X. M. Zhan, Y. L. Li, D. H. Wang // *J. Therm. Biol.* – 2009. – Vol. 34, № 5. – P. 237–243.

Zub, K. Cyclic voles and shrews and non-cyclic mice in a marginal grassland within European temperate forest / K. Zub, B. Jędrzejewska, W. Jędrzejewski, K.A. Bartoń // *Acta Theriol.* – 2012. – Vol. 57, № 3. – P. 205–216.