

## СТРУКТУРНЫЕ ИЗМЕНЕНИЯ ТАКСОЦЕНОВ ЗЕМЛЕРОЕК ЦЕНТРАЛЬНОГО САХАЛИНА

В.А. Нестеренко<sup>1</sup>, Е.Ю. Локтионова<sup>1</sup>, О.А. Бурковский<sup>2</sup>[<sup>1</sup>Nesterenko V.A., <sup>1</sup>Loktionova E.Yu., <sup>2</sup>Burkovsky O.A. Structural changes of shrew taxocenes in Central Sakhalin]<sup>1</sup>Биолого-почвенный институт ДВО РАН, пр-т 100-летия Владивостока, 159, Владивосток, 690022, Россия. E-mail: vanester@mail.ru, kateikka@mail.ru<sup>2</sup>Дальневосточный федеральный университет, Океанский проспект, 37, Владивосток, 690000, Россия. E-mail: burkovskiy.oa@dvvu.ru<sup>1</sup>Institute of Biology and Soil Science FEB RAS, 100-let Vladivostok pr., 159, Vladivostok, 69002, Russia. E-mail: vanester@mail.ru, kateikka@mail.ru<sup>2</sup>Far Eastern Federal University, Okeanskiy pr., 37, Vladivostok, 690000, Russia. E-mail: burkovskiy.oa@dvvu.ru**Ключевые слова:** Землеройки, Soricidae, бурозубки, Sorex, таксоцен, структура доминирования, Сахалин**Key words:** Shrews, Soricidae, Sorex, taxocene, dominance structure, Sakhalin

**Резюме.** По результатам мониторинга за динамикой модельного таксоцена землероек в центральной части о. Сахалин в 2009–2013 гг. рассмотрены закономерности трансформации его структуры. Ядро таксоцена, состоящего из шести видов, составляют три вида бурозубок (когтистая, средняя и тонконосая), доля участия которых всегда превышает 80%. Количественная динамика таксоцена интегрально изменяется в зависимости от специфического для каждого фоновый вида характера колебаний популяционной плотности. Выявлено два типа структуры таксоцена: монодоминантный, когда количественно преобладает только один фоновый вид, и двухдоминантный, когда в том или ином сочетании доминируют два вида. Циклический характер трансформации таксоцена землероек, обусловленный синхронизацией изменений количественных параметров составляющих его популяций близкородственных видов, обеспечивает устойчивость таксоцена в целом.

**Summary.** According to the results of monitoring the model shrew community in the central part of Sakhalin Island in 2009–2013, patterns of its structure transformation were considered. The shrew taxocene consists of six *Sorex* species, three of which (*S. unguiculatus*, *S. caecutiens* and *S. gracillimus*) form a taxocene core and the share of these species is always greater than 80%. Quantitative dynamics of the taxocene integrally varies depending on the fluctuations of three common species population density, each of one has specific character. Two consistent patterns of taxocene structure were revealed: monodominant, when only one common species dominates and didominant, when two species in one or another combination prevail. Cyclical transformation of shrew taxocene structure, occurring due to synchronization of changes of quantitative parameters of populations of closely related species, provides stability of taxocene as a whole.

Первые сведения по насекомоядным млекопитающим о. Сахалин были приведены в работах А.М. Никольского [1889] и О. Томаса [Thomas, 1907]. До 1945 г. териологическими исследованиями на острове занимались японские ученые и именно в их публикациях появились таксономические списки млекопитающих Сахалина [Kuroda, 1928; Kawachi, 1930; Kishida, 1930; Inukai, 1943], а первая обобщающая сводка по насекомоядным региона принадлежит С.У. Строганову [1957]. Список землероек (сем. Soricidae) в рамках современного отряда (Soricomorpha) включает 7 видов, относящихся к двум родам *Sorex* (*Sorex*) и *Neomys*. Бурозубки представлены 6 видами (*S. unguiculatus* Dobson, 1890 – бурозубка когтистая, *S. gracillimus* Thomas, 1907 – бурозубка тонконосая, *S. caecutiens* Laxmann, 1788 – бурозубка средняя, *S. isodon* (Turov, 1924) – бурозубка равнозубая, *S. minutissimus* Zimmermann, 1780 – бурозубка крошечная и *S. daphaenodon* Thomas, 1907 – бурозубка крупнозубая) а кутора – широко

распространенным видом *N. fodiens* (Pennant, 1771). С 1960-х годов в работах Н.Ф. Реймерса с соавторами [1966, 1968, 1970], Г.А. Воронова [1969], М.В. Охотиной [1977, 1984] и Х. Абе [Abe, 1967; Abe et al., 1996], были существенно дополнены сведения по биологии и экологии этой группы животных на о. Сахалин. Все опубликованные данные были обобщены в монографиях Б.С. Юдина [1989] и В.А. Нестеренко [1999а].

Землеройки являются уникальной группой млекопитающих, поскольку повсеместно от трех до 11 близкородственных видов обитает в составе таксоценов [Chodorowski, 1959; Николаев, 1977; Нестеренко, 1999а, б], которые представляют собой исторически связанные с определенным типом биоценозов надвидовые биосистемы, в которых каждая видовая популяция является частью многовидового сообщества, функционирующего в данных экосистемах как единое целое [Нестеренко, 1999б]. Предложено несколько объяснений феномена сосуществования экологически близких

видов землероек [Охотина, 1974; Churchfield et al., 1994, 1999; Нестеренко, 1999; Сергеев, 2003 и др.], но единого мнения о принципах формирования, организации и функционирования их таксоценов до сих пор нет. Исследование таких структур у землероек лимитируется не только сложностью изучения группы, но и недостатком многолетних исследований конкретных сообществ. Целью настоящей работы является выявление закономерностей трансформации структуры модельного таксоценоза землероек на основе данных многолетнего мониторинга сообществ мелких млекопитающих центральной части о. Сахалин.

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Сбор основной части материала осуществлялся в 2009–2013 гг. в центральной части о. Сахалин (рис. 1: б). Для слежения за динамикой структуры модельного таксоценоза землероек в окрестностях пос. Гастелло, расположенного к югу от г. Поронайск, был заложен мониторинговый участок, в пределах которого было установлено 4 учетные станции, удаленные друг от друга на расстояние от 0,5 до 4 км (рис. 1: а). Выбор данной территории кроме логистических причин был обусловлен и тем, что в границах этого участка ранее отловы мелких млекопитающих проводились в 2002 г. (табл. 1).

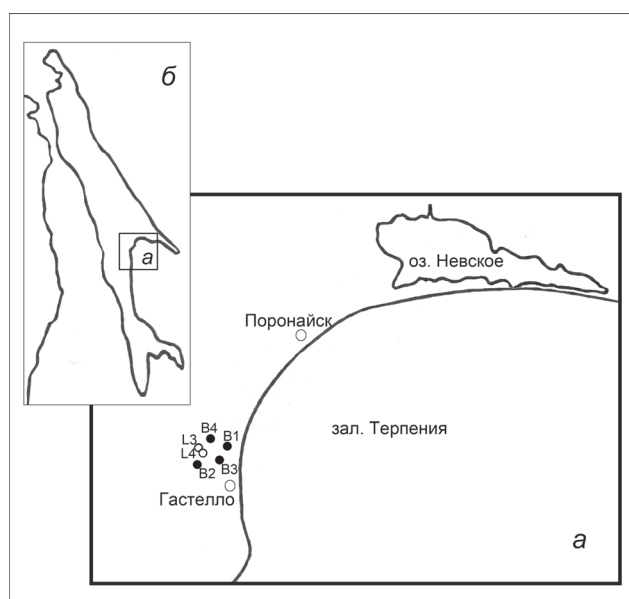


Рис. 1. Размещение учетных станций (B1–B4 и L3–L4) на площадке мониторинга (а) на о. Сахалин (б)

Fig. 1. Location of stations (B1-B4 and L3-L4) on monitoring area (a) in Sakhalin Isl. (b)

Район исследований характеризуется типичным для острова муссонным климатом. Летом средняя температура составляет  $+12,8^{\circ}\text{C}$ , а зимой  $-14,8^{\circ}\text{C}$ . Годовая сумма осадков достигает 790 мм, причем наименьшее их количество (26 мм) выпадает в январе, а наибольшее (112 мм) – в сен-

тябре. Самым сухим месяцем является февраль (влажность в среднем составляет 69%), а самым влажным – июль (91%). Образование устойчивого снежного покрова высотой до 50 см происходит в ноябре и сохраняется 160–180 дней.

Мониторинговый участок располагался на морской террасе, которая по геоморфологическому районированию относится к Тымь-Поронайская низменности, сложенной аллювиальными и морскими отложениями. С западной стороны террасу ограничивает Лисянский хребет Западно-Сахалинских гор, по направлению к которым слабохолмистая местность постепенно переходит к полого-наклоненной поверхности предгорного шлейфа.

Современная растительность Сахалина относится к южно-охотскому типу. В районе исследований, первичные темнохвойные леса были сведены рубками и пожарами более 30 лет назад. В настоящее время здесь развиты вторичные леса, наибольшие площади из которых занимают молодые багульниковые лиственничники и средневозрастные лиственничники с участием темнохвойных пород. Значительную площадь на территории мониторингового участка занимают мари. Долинный пойменный лес, состоящий из ольхи, ивы и березы, встречается только вдоль протекающего через северную часть мониторингового участка перемерзающего зимой горного ручья. Учетные станции заложены преимущественно в лесном типе растительности (табл. 1).

Учет землероек осуществлялся методом отлова их ловчими конусами в ловчих заборчиках по общепринятой методике [Охотина, Костенко, 1974; Карасева и др., 2008]. На каждой станции были установлены полиэтиленовые заборчики длиной 75 м, а ловчие конуса (диаметром 15 см и высотой 50 см) вкапывались через 5 м на 3–5 см ниже уровня земли и на 10 см заполнялись водой. Ловчие линии проверялись каждое утро. Ежегодно с 2009 г. по 2013 г. на каждой станции отработывалось не менее 180 ловушко-суток (л.-с.). Поскольку в 2002 г. применялись иные методы отлова (преимущественно канавки), полученные в этот год данные не использовались для анализа динамики таксоценоза землероек, а учитывались лишь при сравнении его структурных вариантов.

Суммарно за период исследований было отработано 5940 л.-с. и отловлено 2226 особей землероек 5 видов. Данные по отловам пересчитывались на 100 конусов и относительная численность для каждого вида выражалась в особях на 100 ловушко-суток (ос./100 л.-с.).

Анализ структурных изменений в таксоценозе землероек осуществлялся с учетом количества видов, их относительной численности и структуры доминирования. В данной работе мы при-

Характеристика учетных станций и количество обработанных ловушко-суток на площадке мониторинга модельного таксоцена землероек на о. Сахалин

Станция	Координаты	Тип растительности	Количество ловушко-суток					
			2002 01.10*	2009 05.08	2010 11.08	2011 17.08	2012 18.08	2013 17.08
B1	49°07'40"N, 142°57'52"E	Лиственничная марь	–	180	280	280	180	320
B2	49°07'05"N, 142°55'12"E	Лиственничник (старые посадки)	–	180	280	280	180	320
B3	49°07'18"N, 142°56'44"E	Багульниковая марь	–	180	280	240	180	280
B4	49°07'35"N, 142°56'21"E	Высокоствольный лиственничник	–	180	280	240	180	280
L3	49°07'10"N, 142°56'09"E	Приречный ольховник	30	–	–	–	–	–
L4	49°07'01"N, 142°55'29"E	Старые посадки кедра	30	–	–	–	–	–

\* Дата установки ловчей линии

держивались следующей шкалы доминирования: абсолютный доминант – доля участия в выборке более 50%, доминант – 30–49%, субдоминант – 10–29%, второстепенный – менее 10%. Для характеристики таксоцена землероек и при сравнении его структурных вариантов был использован индекс Шеннона ( $H$ ), расчет которого проводился с помощью программ Species Diversity & Richness 2.5. В остальных случаях использовались пакеты программы Statistica 10.0.

## РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

В 2009–2013 гг. на мониторинговом участке в окрестностях пос. Гастелло было отловлено пять видов землероек. Из зарегистрированных для Сахалина шести видов бурозубок за период мониторинга не было поймано ни одной равнозубой бурозубки. Этот вид на Сахалине является редким [Нестеренко, 1999а] и его представители занимают в основном интразональные участки, слабозаселенные когтистой бурозубкой [Охотина, 1977]. Из-за отсутствия равнозубой бурозубки в отловах в период мониторинга мы не включили этот вид в анализ динамики таксоценов землероек. Однако поскольку одна особь равнозубой бурозубки была отловлена в приречном ольховнике (площадка L3) в 2002 г., мы считаем, что как редкий второстепенный вид он может входить в состав сообществ землероек центральной части о. Сахалин. Не было отловлено ни одной особи еще одного редкого представителя семейства, внесенного на острове в региональную Красную книгу [Красная..., 2000], а именно куторы. Однако, в отличие от равнозубой бурозубки, мы считаем, что кутора, ввиду ярко выраженной экологической специфики [Добросельский, 1965; Охотина, 1977; Юдин, 1989 и др.], не может рассматриваться как элемент

таксоцена землероек [Нестеренко, 1999б].

К фоновым видам (наиболее типичным и многочисленным для большинства ландшафтов данного региона) относятся когтистая, средняя и тонконосая бурозубки, доля участия которых в фауне землероек суммарно всегда была больше 80%. Суммарная доля участия двух других видов в таксоцене землероек не превышала 20%. За весь период исследований было отловлено всего 8 особей крошечной бурозубки и 25 особей крупнозубой бурозубки, причем в 2009, 2011 и 2013 гг. последний вид вообще не регистрировался (рис. 2).

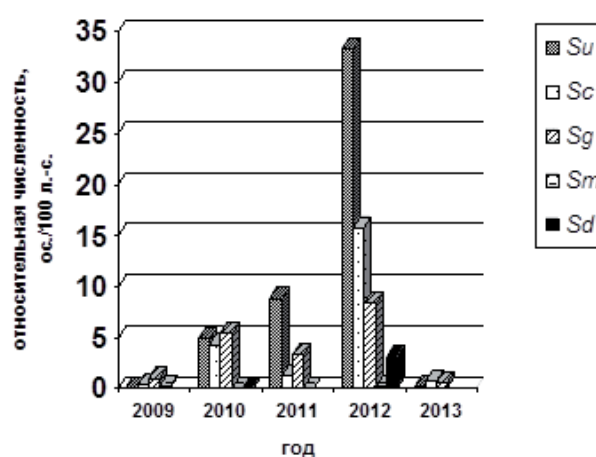


Рис. 2. Показатели относительной численности бурозубок ( $Su$  – бурозубка когтистая,  $Sc$  – бурозубка средняя,  $Sg$  – бурозубка тонконосая,  $Sm$  – бурозубка крошечная,  $Sd$  – бурозубка крупнозубая) на площадке мониторинга в окр. пос. Гастелло в 2009–2013 гг.

Fig. 2. Relative abundance of shrew species ( $Su$  – *S. unguiculatus*,  $Sc$  – *S. caecutiens*,  $Sg$  – *S. gracillimus*,  $Sm$  – *S. minutissimus*,  $Sd$  – *S. daphaenodon*) on monitoring area in the surroundings of Gastello vill. in 2009–2013

Территория, на которой был заложен мониторинговый участок, сопоставим с территорией расселения землероек при ежегодной трансформации пространственной структуры их популяций, и, соответственно, все население бурозубок, несомненно, представляет собой единый таксоцен, формирующий зависимый от типа местообитаний континуум локальных группировок. Именно поэтому в зависимости от расположения станции полученное при отлове на ней соотношение видов землероек в выборке может отличаться от такового в выборках с других станций. Однако, учитывая, что каждая проба (результатирующие данные отловов на станции) есть случайная выборка, а соотношение видов в пробе отражает их реальное соотношение в природе, анализ структуры локальных группировок важен для понимания процессов, происходящих в ходе трансформации структуры всего таксоцена в целом.

Анализ структурных вариантов 24 выборок показал, что когтистая бурозубка в 15 случаях являлась доминантом, причем в 40% из них – абсолютным доминантом. Из 6 случаев, когда когтистая бурозубка выступала субдоминантом, трижды это приходилось на годы ее популяционной депрессии. Ни разу этот вид не выступал второстепенным, хотя в 3-х случаях (также в годы депрессии численности 2009 г. и 2013 г.) вообще отсутствовал в выборках (табл. 2). Единственным доминантом в выборке (монодоминантный тип структуры) когтистая бурозубка была зарегистрирована всего 4 раза. Двухдоминантный тип структуры таксоцена с участием когтистой бурозубки отмечен 10 раз, причем в 5 случаях ее содоминантом была средняя бурозубка и 5 раз – тонконосая бурозубка. Ни разу не был зарегистрирован полидоминантный тип, когда все три фоновых вида занимали бы положение доминанта.

Роль средней и тонконосой бурозубок в иерархии доминирования оказалась очень сходной. Средняя бурозубка доминировала в 11 выборках, в 7 являлась субдоминантом и дважды – второстепенным видом. Тонконосая бурозубка в качестве доминанта выявлена в 12 выборках, 10 раз была субдоминантом и единожды – второстепенным видом. Не зарегистрирована в отловах средняя бурозубка была 4 раза, а тонконосая – 1 раз. Из 24 выборок содоминирование средней и тонконосой бурозубок было отмечено 4 раза, причем дважды в годы популяционной депрессии когтистой бурозубки.

Анализ данных по выборкам (табл. 2) вскрывает интересную закономерность, связывающую положение разных видов в структуре доминирования с динамикой их численности. Перепады численности когтистой бурозубок по годам достигали 50-кратных величин, а между фазами пика и

депрессии – 300-кратных. У средней бурозубки эти различия были не столь ярко выражены, но также изменялись в 10 и более раз. Именно в годы роста численности эти виды и доминировали как в отдельных выборках, так и в таксоцене землероек в целом. Численность тонконосой бурозубки не подвержена сильным перепадам год от года и в качестве доминанта этот вид выступал преимущественно не за счет увеличения своей популяционной численности, а становился им в условиях снижения численности двух других видов фоновой группы.

Динамика структуры всего таксоцена землероек выглядела следующим образом.

В 2009 г. популяция когтистой бурозубки находилась на фазе депрессии. Относительная численность этого вида даже в оптимальных местообитаниях не превышала показателя 0,5 ос./100 л.-с., в среднем по площадке мониторинга составил 0,1 ос./100 л.-с. Доля участия когтистой бурозубки в фауне таксоцена землероек в 2009 г. достигла лишь 7,7% и, таким образом, этот вид оказался второстепенным. Средняя бурозубка, численность которой также была низкой и не превышала 1,7 ос./100 л.-с., в таксоцене выступала субдоминантом. Абсолютным доминантом являлась тонконосая бурозубка (53,8% от общего количества всех отловленных землероек), однако доминирование этого вида было обусловлено не увеличением собственной популяционной численности (максимальный показатель не превышал 2,8 ос./100 л.-с. на станции В2), а низкой численностью когтистой и средней бурозубок. На этом фоне даже такой редкий малочисленный вид как крошечная бурозубка перешел в ранг субдоминантов.

В 2010 г. структура таксоцена землероек из однодоминантной трансформировалась в двухдоминантную, где в роли содоминантов выступали когтистая и тонконосая бурозубки. Численность когтистой бурозубки по сравнению с прошлым годом суммарно увеличилась почти в 50 раз, достигнув максимальных показателей (11,4 ос./100 л.-с.) в листовничнике на В2, что и обеспечило ей роль доминанта в целом для таксоцена. Средняя бурозубка, численность которой в 2010 г. выросла в 10 раз, доминировала в выборках на станциях В3 и В4, но суммарно в таксоцене доля ее участия не превысила пороговые 30% (29,1%) и формально этот вид оказался лишь субдоминантом. Несмотря на то, что численность тонконосой бурозубки увеличилась более чем в 5 раз, и этот вид остался доминантом, на фоне роста количественных показателей когтистой и средней бурозубок доля ее участия в фауне по сравнению с 2009 г. даже сократилась (табл. 2).

Перестройка таксоцена по структуре доми-

Таблица 2

Относительная численность (ос./100 л.-с.) и соотношение (в скобках, %) на учетных станциях (В1-В4) и в целом по площадке мониторинга модельного таксоцено землероек на Сахалине в 2009–2013 гг.

	2009	2010	2011	2012	2013
B1	n=1 Sg 0,5 (100)	n=22 Su 2,5 (31,8) Sc 2,1 (27,3) Sg 2,9 (36,4) Sm 0,4 (4,5)	n=7 Su 1,4 (57,1) Sg 1,1 (42,9)	n=101 Su 26,1 (46,5) Sc 18,3 (32,7) Sg 6,4 (10,9) Sm 1,1 (2,0) Sd 4,4 (7,9)	n=3 Su 0,3 (33,3) Sg 0,6 (66,7)
B2	n=10 Su 0,5 (10,0) Sc 1,7 (30,0) Sg 2,8 (50,0) Sm 0,5 (10,0)	n=75 Su 11,4 (42,7) Sc 6,4 (24,0) Sg 8,9 (33,30)	n=85 Su 22,5 (74,1) Sc 2,5 (8,2) Sg 5,4 (17,7)	n=159 Su 51,7 (58,5) Sc 17,2 (19,5) Sg 17,8 (20,1) Sd 1,7 (1,9)	n=13 Su 0,6 (15,4) Sc 2,5 (61,5) Sg 0,9 (23,1)
B3	n=0	n=24 Su 1,4 (16,7) Sc 3,2 (37,5) Sg 3,9 (45,08)	n=19 Su 2,9 (36,80) Sc 1,3 (15,8) Sg 3,3 (42,1) Sm 0,4 (5,3)	n=40 Su 9,4 (42,5) Sc 7,8 (35,0) Sg 3,3 (15,0) Sd 1,7 (7,5)	n=0
B4	n=2 Sg 0,5 (50,0) Sm 0,5 (50,0)	n=44 Su 4,3 (27,3) Sc 5,3 (34,1) Sg 5,7 (36,3) Sd 0,4 (2,3)	n=28 Su 7,1 (60,7) Sc 1,3 (10,7) Sg 3,3 (28,6)	n=136 Su 45,6 (60,3) Sc 19,4 (25,7) Sg 6,1 (8,1) Sd 4,4 (5,9)	n=4 Sc 0,7 (50,0) Sg 0,7 (50,0)
Общая	n=13 Su 0,1 (7,7) Sc 0,4 (23,1) Sg 1,0 (53,8) Sm 0,3 (15,4)	n=165 Su 4,9 (33,3) Sc 4,3 (29,1) Sg 5,4 (36,4) Sm 0,1 (0,6) Sd 0,1 (0,6)	n=139 Su 8,8 (65,5) Sc 1,3 (9,3) Sg 3,3 (24,5) Sm 0,1 (0,7)	n=436 Su 33,2 (54,8) Sc 15,7 (25,9) Sg 8,3 (13,8) Sm 0,3 (0,5) Sd 3,1 (5,0)	n=20 Su 0,3 (15,0) Sc 0,8 (50,0) Sg 0,6 (35,0)

Su – бурозубка когтистая *S. unguiculatus*, Sc – бурозубка средняя *S. caecutiens*, Su – бурозубка тонконосная *S. gracillimus*, Sm – бурозубка крошечная *S. minutissimus*, Su – бурозубка крупнозубая *S. daphaenodon*

нирования в 2011 г. произошла за счет снижения численности тонконосой и средней бурозубок. В результате почти повсеместно абсолютным доминантом стала когтистая бурозубка. Хотя в выборках со станций В1 и В3 содоминантом когтистой бурозубки выступала тонконосная бурозубка, суммарно доля участия этого вида составила 24,5% и структура таксоцено землероек вновь, как и в 2009 г., стала однодоминантной, с той лишь разницей, что доминантом выступила не тонконосная, а когтистая бурозубка. Популяционная депрессия средней бурозубки обусловила ее переход в категорию второстепенных видов. Произошедшие в сообществе изменения в различных местообитаниях происходили не синхронно. Различия в выравненности видовой структуры в выборках с различных станций хорошо демонстрирует сравнение их по индексу Шеннона. Если в 2010 г. значимых различий между станциями выявлено не было, то в 2011 г. показатели индекса Шеннона различались значительно. Так, например, при сравнении выборок со станций В2 и В3 различия между ними в несколько раз превышали пороговый уровень ( $t=6,12$ ;  $t_{st}=1,98$ , при  $p<0,05$ ), что

было обусловлено резким сдвигом соотношения в пользу одного доминанта в трехвидовом комплексе в плотном листовничнике по сравнению с более выровненным по иерархии доминирования четырехвидовым комплексом бурозубок на багульниковой мари.

В 2012 г. перестройка сообщества по структуре доминирования явилась следствием подъема численности всех составляющих его видов, включая второстепенные. Численность тонконосой бурозубки выросла в 2,5 раза, когтистой, – в 3,7, средней – в 12, крошечной – в 3, крупнозубой – в 22 раза. В листовничниках (станции В2 и В4), когтистая бурозубка, численность которой в этих местообитаниях составила соответственно 51,7 и 45,6 ос./100 л.-с., выступала абсолютным доминантом, а локальные группировки, связанные с марями (станции В1 и В3), были двухдоминантными, причем содоминантом когтистой бурозубки оказалась средняя бурозубка. Различия между станциями вновь показали отсутствие значимых различий по индексу Шеннона. Суммарно в 2012 г. структура таксоцено землероек была однодоминантной: абсолютным доминантом выступала

когтистая бурозубка, а тонконосая и средняя бурозубки выполняли роль субдоминантов. Отличительной особенностью данного года явилась беспрецедентно высокая численность крупнозубой бурозубки: этот вид был отловлен на всех станциях с показателями численности от 1,9 ос./100 л.-с. (B2) до 7,9 ос./100 л.-с. (B1) и средним по таксоцену землероек – 3,1 ос./100 л.-с.

Отметим, что структура таксоцена землероек в 2002 г. приблизительно соответствовала таковой в 2012 г. Различия состояли лишь в более низкой численности когтистой бурозубки и более высокой численности средней бурозубки, обусловившей ее переход в группу доминантов. При довольно высоком (с учетом отличий отловов в канавки и заборчики) уровне численности когтистой и средней бурозубок (от 6,7 ос./100 л.-с. у в приречном ольховнике до 20,0 ос./100 л.-с. в хвойниках) из этих двух видов, доля участия которых в таксоцене землероек составила по 32%, сложился двухдоминантный комплекс, а тонконосая бурозубка (24%) выступила содоминантом.

После пиковых величин 2012 г. в 2013 г. все входящие в таксоцен землероек видовые популяции оказались на фазе депрессии, обусловившей общую депрессию таксоцена, сопоставимую с 2009 г. Сравнение особенностей структуры таксоцена землероек на разделенных интервалом в четыре года фазах депрессии очень интересно и важно для понимания общих закономерностей динамики сообществ. В 2009 г. из-за низкой численности когтистой бурозубки, абсолютным доминантом в таксоцене землероек повсеместно выступала тонконосая бурозубка, средняя и крошечная бурозубки являлись содоминантами, а когтистая бурозубка оказалась второстепенным видом. В 2013 г. при равном с 2009 г. показателе общей численности землероек (1,7 и 1,8 ос./100 л.-с.) и сопоставимой по уровню популяционной депрессией когтистой бурозубки, во-первых, не было отловлено ни крошечной, ни крупнозубой бурозубок, во-вторых, абсолютным доминантом выступала средняя бурозубка, а не тонконосая. Статистически достоверные различия, выявленные при сравнении индекса Шеннона в годы депрессии ( $t=5,29$ ;  $t_{st}=2,04$ , при  $p<0,05$ ), обусловлены не только присутствием в 2009 г. второстепенного вида (крошечная бурозубка), но и тем, что по сравнению с 2013 г. видовая выравненность в 2009 г. была выражена более четко.

## ВЫВОДЫ

Сообщества землероек Сахалина состоят из шести видов. Ядро таксоцена землероек составляют три фоновых вида бурозубок (когтистая, тонконосая и средняя), доля участия которых всегда больше 80%. Доля участия в таксоценах крупно-

зубой, крошечной и равнозубой бурозубок не превышает 20%, причем в отдельные годы они могут вообще не регистрироваться в отловах.

Межгодовые изменения численности когтистой бурозубки достигают 50-кратной величины, средней бурозубки – 10-кратной, а численность тонконосой бурозубки не подвержена таким сильным перепадам год от года. Количественная динамика таксоцена землероек интегрально изменяется в зависимости от колебаний численности составляющих его видовых популяций и носит циклический характер. Фазы низкой численности совпадают со стадиями популяционной депрессии когтистой бурозубки, а на фазе пика отмечается синхронный рост численности всех входящих в таксоцен видов землероек. Не зарегистрировано обратной зависимости в динамике численности редких и фоновых видов, напротив, численность доминантов и второстепенных видов зачастую увеличивается одновременно.

Несмотря на разнообразие структурных вариантов, проявляющихся на уровне локальных группировок в различных биотопах, в целом для таксоцена землероек центральной части Сахалина характерно два основных варианта его структуры: монодоминантного, с доминированием лишь одного вида при пониженной численности других фоновых видов и отсутствии в отловах одного или двух второстепенных видов, и двухдоминантного, когда в том или ином сочетании в роли доминантов выступают два вида из группы фоновых. Такой тип динамики, когда низкая численность одних близкородственных видов в сообществе компенсируется повышением плотности населения других, обеспечивает устойчивость таксоцена землероек в целом.

Авторы выражают благодарность директору института Краеведения ДВФУ Б.К. Старостину за организацию полевых работ и сотруднику зоологического музея ДВФУ Т.Ю. Савко за помощь в сборе и обработке материала. Исследования были выполнены в рамках проекта “Сахалин-2” компании “Сахалин Энерджи”.

## ЛИТЕРАТУРА

- Воронов Г.А., 1969. Фауна и население мелких млекопитающих Южного Сахалина // Ученые записки Пермского государственного педагогического института. Т. 79. Пермь. С. 57-65. [Voronov G.A., 1969. Fauna and population of small mammals in South Sakhalin. *Scientist notices of Permskiy State Pedagogical Institute*. Vol. 79. Perm. P. 57-65. In Russian.]
- Добросельский В.И., 1965. Об ареале куторы на Дальнем Востоке // Вопросы географии Дальнего Востока. Владивосток. № 7. С. 272-273.

- [Dobroselskiy V.I., 1965. On the water-shrew range in the Far East. *Problems of geography of the Far East*. Vladivostok. N 7. P. 272-273. In Russian.]
- Карасева Е.В., Теплицина А.Ю. Жигальский О.А., 2008. Методы изучения грызунов в полевых условиях. М.: ЛКИ. 416 с. [Karaseva E.V., Teplicina A.Yu., Zhigalskiy O.A., 2008. Methods of field study of rodents. Moscow: LKI. 416 p. In Russian.]
- Красная книга Сахалинской области: Животные. 2000. Сахалинское кн. изд-во. 190 с. [*Red Book of Sakhalin Region*. Animals. Sakhalin Publishers. 190 p. In Russian.]
- Нестеренко В.А., 1999а. Насекомоядные юга Дальнего Востока и их сообщества. Владивосток: Дальнаука. 173 с. [Nesterenko V.A., 1999a. *Insectivores of the south Far East and their communities*. Vladivostok: Dalnauka Publishers. 173 p. In Russian.]
- Нестеренко В.А., 1999б. Многовидовая ассоциация землероек как биосистема. Владивосток. 96 с. [Nesterenko V.A., 1999b. *Shrew multispecies association as biosystem*. Vladivostok. 96 p. In Russian.]
- Николаев И.И., 1977. Таксоцен как экологическая категория // *Экология*. № 5. С. 50-55. [Nikolayev I.I., 1977. Taxocene as ecological category. *Russian Journal of Ecology*. N 5. P. 50-55. In Russian.]
- Никольский А.М., 1889. Остров Сахалин и его фауна позвоночных животных. СПб. 334 с. [Nikolskiy A.M., 1889. *Sakhalin Island and its fauna of vertebrate animals*. Saint-Petersburg. 334 p. In Russian.]
- Охотина М.В., 1974. Морфо-экологические особенности различных видов бурозубок (*Sorex*, Insectivora), обуславливающие возможность их совместного сосуществования. // *Фауна и экология наземных позвоночных юга Дальнего Востока СССР*. Владивосток. Т. 17 (120). С. 42-57. [Okhotina M.V., 1974. Morpho-ecological parameters of different shrew species (*Sorex*, Insectivora) determining the possibility of their co-existence. *Fauna and ecology of vertebrates in south of the Far East of USSR*. Vladivostok. Vol. 17 (120). P. 42-57. In Russian.]
- Охотина М.В., 1977. Землеройки (Insectivora, Soricidae) острова Сахалин // *Зоол. журн.* Т. 56, № 3. С. 409-417. [Okhotina M.V., 1977. Shrews (Insectivora, Soricidae) of Sakhalin Island. *Zoologicheskii Zhurnal*. Vol. 56. N. 3. P. 409-417. In Russian.]
- Охотина М.В., 1984. Отряд Insectivora – Насекомоядные // *Наземные млекопитающие Дальнего Востока СССР: Определитель*. М.: Наука. С. 31-72. [Okhotina M.V., 1984. Order Insectivora – Insectivores. *Terrestrial animals of the Far East of USSR: Identification manual*. Moscow: Nauka Publishers. P. 31-72. In Russian.]
- Охотина М.В., Костенко В.А., 1974. Полиэтиленовая пленка – перспективный материал для изготовления ловчих заборчиков // *Фауна и экология наземных позвоночных юга Дальнего Востока СССР*. Владивосток. Т. 17 (120). С. 193-196. [Okhotina M.V., Kostenko V.A., 1974. Polyethylene film – promising material for manufacture of trapping fences. *Fauna and ecology of vertebrates in south of the Far East of USSR*. Vladivostok. Vol. 17 (120). P. 193-196. In Russian.]
- Реймерс Н.Ф., Воронов Г.А., 1966. Когтистая бурозубка *Sorex unguiculatus* Dobson на южном Сахалине // *Изв. Сибирск. отд. АН СССР. Сер. биол.* Вып. 1. № 4. С. 129-134. [Reymers N.F., Voronov G.A., 1966. Long-clawed shrew *Sorex unguiculatus* Dobson in South Sakhalin. *Proceedings of Siberian Branch of USSR Academy of Sciences*. Biological Series. Issue 1. N. 4. P. 129-134. In Russian.]
- Реймерс Н.Ф., Воронов Г.А., 1970. Дальневосточная бурозубка (*Sorex gracillimus* Dobson) на южном Сахалине // *Фауна Сибири*. Новосибирск. С. 84-92. [Reymers N.F., Voronov G.A., 1970. Far-eastern shrew (*Sorex gracillimus* Dobson) in South Sakhalin. *Fauna of Siberia*. Novosibirsk. P. 84-92. In Russian.]
- Реймерс Н.Ф., Воронов Г.А., Загородских Е.Е., Алина А.В., 1968. Насекомоядные и грызуны Сахалина и Курильских островов (распространение и экология) // *Сборник по экологии и териологии*. Пермь: Изд. Пермского гос. пед. ин-та, Т. 61. Вып. 3. С. 35-99. [Reymers N.F., Voronov G.A., Zagorodskikh Ye.Ye., Alina A.V., 1968. Insectivores and Rodents of Sakhalin and Kuril Islands (distribution and ecology). *Collection of writings on ecology and theriology*. Perm: Publishing Department of Permskiy State Pedagogical Institute. Vol. 61. Issue 3. P. 35-99. In Russian.]
- Сергеев В.Е., 2003. Эколого-эволюционные факторы организации сообществ бурозубок Северной Евразии: автореф. дис. ... докт. биол. наук. Новосибирск. 33 с. [Sergeev V.E., 2003. Ecological and evolution factors of shrew community organization in the North Eurasia. *Abstract of the Doctor's thesis*. Novosibirsk. 33 p. In Russian.]
- Строганов С.У., 1957. Звери Сибири. Насекомоядные. М.: Изд-во АН СССР. 267 с. [Stroganov S.U., 1957. *Mammals of Siberia. Insectivores*. Moscow. 267 p. In Russian.]

- Юдин Б.С., 1989. Насекомоядные млекопитающие Сибири. Новосибирск, 1989. 360 с. [Yudin B.S., 1989. *Insectivore's mammals of Siberia*. Novosibirsk. 360 p. In Russian.]
- Abe H., 1967. Classification and biology of Japanese Insectivora (Mammalia). Studies on variation and classification // J. Fac. Agric. Hokkaido Univ. Sapporo. Vol. 55. P. 191-265.
- Abe H., Ohdachi S., Maekawa K., 1996. A survey of small terrestrial mammals in southern Sakhalin conducted in 1994 and 1995 // Wildlife Conservation Japan. Vol. 2. N 1. P. 17-21.
- Chodorowski A., 1959. Ecological differentiation of turbellarians in Harsz-Lake // Polskie Archiwum Hydrobiologii. Vol. 6. N 3. P. 33-73.
- Churchfield S., Sheftel B.I., 1994. Food niche overlap and ecological separation in a multi-species community of shrews in the Siberian taiga // J. Zool. Lond. Vol. 234. P. 105-124.
- Churchfield S., Nesterenko V.A., Shvarts E.A., 1999. Food niche overlap and ecological separation amongst six species of coexisting forest shrews in the Russian Far East // J. of Zoology. London. Vol. 248. P. 349-359.
- Inukay T., 1943. Birds and animals distribution on the Hokkaido, Sakhalin and Kuril Islands // Hokkaido, Sakhalin and Kuril Islands. Tokyo. P. 79-97.
- Kawauchi K., 1930. Mammals of Hokkaido and Sakhalin. Fukido Shobo. Sapporo. 262 p. (In Japanese)
- Kishida K., 1930. The mammals fauna of Northern Japan // Dobutsugaku Zasshi. Tokyo, Vol. 42. N 15. P. 372-373. (In Japanese)
- Kuroda N., 1928. The mammals fauna of Sakhalin // J. Mammal. Vol. 9. N 3. P. 222.
- Thomas O., 1907. Mammals from the Islands of Sachalien and Hokkaido // Proc. Zool. Soc. London. P. 404-408.