

ЗАВИСИМОСТЬ ПОЛОВОГО СОЗРЕВАНИЯ СЕГОЛЕТОК ОТ ЧИСЛЕННОСТИ И СТРУКТУРЫ ТАКСОЦЕНОВ ЗЕМЛЕРОЕК

Е.Ю. Масловская, В.А. Нестеренко

DEPENDENCE OF SEXUAL MATURATION OF UNDERYEARLINGS ON THE NUMBER AND STRUCTURE OF SHREW TAXOCENES

E.Yu. Maslovskaya, V.A. Nesterenko

Федеральный научный центр биоразнообразия наземной биоты Восточной Азии ДВО РАН, пр-т 100-летия Владивостока, 159, Владивосток 690022, Россия. E-mail: kateikka@mail.ru, vanester@mail.ru

Ключевые слова: землеройки, *Sorex*, сеголетки, таксоцен, динамика численности, Сахалин

Резюме. Рассмотрен механизм регуляции численности – вступление сеголеток в размножение на примере двух таксоценов землероек на о. Сахалин. Показана необходимость разделения половозрелых самок-сеголеток на готовых к размножению и вступивших в репродукцию. Участие землероек в размножении в год их рождения отмечено для всех фоновых видов рассмотренных таксоценов. Для второстепенных видов получены данные только о регулярном половом созревании особей данной возрастной группы. Установлено, что половое созревание самок-сеголеток зависит от уровня численности землероек, а вступление их в размножение – от складывающейся в данный год структуры таксоценов.

Federal Scientific Center of the East Asia Terrestrial Biodiversity FEB RAS, 690022 Vladivostok, Russia. E-mail: kateikka@mail.ru, vanester@mail.ru

Key words: shrews, *Sorex*, underyearlings, taxocene, quantitative dynamics, Sakhalin

Summary. Such a mechanism of regulation as breeding of shrew underyearlings has been considered on the example of two shrew taxocenes on Sakhalin Island. The necessity of the separation of sexually mature young females, ready to breed on and entered into reproduction has been demonstrated. Participation in reproduction of shrews in the year of their birth was observed for all common species of the taxocene considered. For secondary species data were obtained only on regular sexual maturity of individuals in this age group. It was found that the sexual maturation of young females depends on the level of shrew number, and their entry into reproduction – on taxocene structure that is being formed in the given year.

Несмотря на сомнения в возможности решения проблемы биотических сообществ [McGill et al., 2007] изучение закономерностей их организации остается важнейшим направлением экологии [Гиляров, 2007]. Одним из самых перспективных подходов, развитие которого может обеспечить прорыв в выяснении принципов функционирования сообществ в целом, может быть изучение таких структурных фрагментов сообществ как таксоцены [Chodorowski, 1959; Николаев, 1977; Hutchinson, 1978]. Среди млекопитающих наиболее продуктивным является изучение таксоценов землероек [Нестеренко, 1999;

Сергеев, 2003; Литвинов и др., 2015; Нестеренко и др., 2016]. Именно детальное сравнительное изучение различных таксоценов является путем к выяснению механизмов синхронизации популяционных циклов разных видов, обуславливающих функционирование многовидовой ассоциации как единого целого. Из множества зависимых от плотности механизмов регуляции в таксоценох землероек вступление в размножение сеголеток большинством исследователей [Ивантер, 1975; Долгов, 1985; Kaikusalo, Hanski, 1985; Sheftel, 1989; Докучаев, 1990; Киселев, Ямборко, 2014 и др.] признается очень важным механизмом,

направленным на увеличение численности. Причем общепринятым мнением является то, что размножение сеголеток происходит преимущественно в годы пониженной популяционной плотности [Ивантер, 1975; Долгов, 1985; Лямкин и др., 1985; Kaikusalo, Hanski, 1985; Ревин и др., 1988; Sheftel, 1989; Докучаев, 1990; Dokuchaev, 2005]. При этом данные о размножающихся сеголетках конкретных видов землероек крайне малочисленны и практически отсутствует анализ зависимости полового созревания и репродукции сеголеток от динамики численности всего таксоцена. Целью настоящей работы была проверка гипотезы о возможной связи полового созревания сеголеток и их вступления в размножение с динамикой численности и структурой доминирования в таксоценах землероек о. Сахалин.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Сбор материала осуществлялся в 2010–2014 гг. на о. Сахалин в двух районах (рис. 1), удаленных друг от друга на дистанцию немногим более 500 км. Первый участок (51°24' с.ш.; 143°20' в.д.) был заложен между Набильским и Луньским заливами на расстоянии около 5 км от моря, второй участок (46°38' с.ш.; 142°54' в.д.) – на юге острова восточнее г. Корсаков.

В пределах каждого участка было установлено по шесть учетных станций, удаленных друг от друга на расстояние 0,5–6 км. Хотя все станции закладывались в лесном типе растительности, на северном участке преобладали елово-пихтовые леса с присутствием лиственницы. Основную площадь южного участка занимали разновозрастные посадки лиственницы и возобновления хвойных и лиственных пород. Ежегодно период полевых работ приходился на август – начало сентября. Отлов землероек проводился в заборчики [Охотина, Костенко, 1974]. Вдоль 75-метровых полиэтиленовых заборчиков через 5 м вкапывали конуса с водой. На каждой станции за год отрабатывалось не менее 150 конусо-суток (к.-с.). За весь период работы отработано 10310 к.-с. на северном и 7950 к.-с. на южном участке (табл.1). Показатель относительной численности рассчитывался

как количество особей на 100 конусо-суток (ос./100 к.-с.).

Репродуктивный статус отловленных землероек определяли по состоянию половой системы. Половозрелые особи данного года рождения были разделены на две группы: «готовые к размножению сеголетки» и «размножающиеся сеголетки». О готовности прибывших самок к вступлению в размножение свидетельствовало увеличение размеров матки в 1,5–2 раза по сравнению с другими самками-сеголетками и ее помутнение до полной потери прозрачности. Кровеносные сосуды на поверхности матки увеличивались в объеме, что делало их более заметными. Всех особей данного года рождения с подобными признаками, имеющих указанные выше изменения репродуктивной системы, относили к группе «готовые к размножению сеголетки». В группу «размножающиеся сеголетки» включали беременных или кормящих самок данного года рождения. При этом самок-сеголеток, у которых структура матки была не-

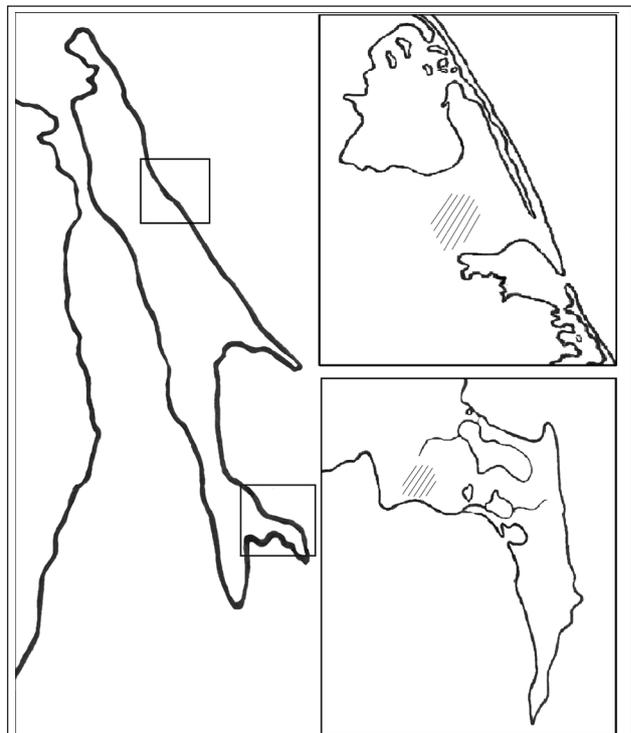


Рис. 1. Участки проведения исследований (заштрихованная область) на севере (а) и юге (б) о. Сахалин

Fig. 1. Sites of studies (shaded area) in the north (a) and south (b) of Sakhalin Island

Таблица 1

Число отловленных особей землероек и количество отработанных конусо-суток за 2010–2014 гг. на южном и северном участках о. Сахалин

	2010	2011	2012	2013	2014
Южный участок					
n	262	112	1300	58	255
Количество конусо-суток	1920	1890	1080	1980	1080
Северный участок					
n	443	252	340	415	135
Количество конусо-суток	2000	3550	1720	1960	1080

однородной, бугристой и с плацентарными пятнами или заметными сгустками спермы, также относили к этой группе.

Для бурозубок вступление в репродукцию сеголеток характерно преимущественно для самок, тогда как прибылые самцы участвуют в размножении крайне редко [Докучаев, 1990; Нестеренко, 1999а; Киселев, Ямборко, 2014 и др.]. Хотя о вступлении самцов-сеголетков в репродукцию обычно свидетельствует увеличение семенников и общей массы тела, одних этих признаков недостаточно, чтобы достоверно установить факт их участия в размножении и следует, вероятно, говорить лишь о половом созревании самцов в год их рождения. За весь период наших исследований на Сахалине мы зарегистрировали только два готовых к размножению самца-сеголетка у средней бурозубки и по одному у когтистой и тонконосой бурозубок. В связи с этим в данной работе репродуктивная активность сеголеток рассматривается и анализируется только для самок.

На севере Сахалина из всех проанализированных особей (табл. 1) половозрелых сеголеток было 41, на юге острова из 1987 отловленных землероек к этой группе относилось 77 особей.

Динамика таксоцена землероек анализировалась с учетом относительной численности видовых популяций и структуры доми-

нирования. Структуру доминирования оценивали с использованием следующей шкалы [Нестеренко и др., 2016]: абсолютный доминант – доля участия в выборке более 50%, доминант – 30–49%, субдоминант – 10–29%, второстепенный – менее 10%.

Анализ корреляционной связи показателей осуществляли при помощи коэффициента корреляции Спирмена (r_s). Отметим, что половозрелые сеголетки повсеместно составляют малую часть от общего количества отлавливаемых землероек, поэтому получить большое количество статистически значимых (при $p < 0,05$) корреляций в ежегодных выборках практически невозможно. Учитывая это, мы принимали во внимание и значения коэффициентов корреляции выше 0,5, которые хотя и не являются строго доказательными, но также свидетельствуют о наличии связей между теми или иными параметрами.

Статистическую обработку данных проводили с использованием пакета программ STATISTICA 10.0.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Таксоцены землероек о. Сахалин представлены пятивидовым комплексом бурозубок рода *Sorex*: *S. unguiculatus* Dobson, 1890 – бурозубка когтистая, *S. caecutiens* Laxmann, 1788 – бурозубка средняя, *S. gracillimus* Thomas, 1907 – бурозубка тонконосая, *S. minutissimus* Zimmermann,

1780 – бурозубка крошечная и *S. daphaenodon* Thomas, 1907 – бурозубка крупнозубая. Фоновыми видами, суммарная доля участия которых в таксоценах всегда превышает 80%, являются бурозубки когтистая, средняя и тонконосая. Кроме двух второстепенных видов в состав таксоценов землероек может входить *S. isodon* Turov, 1924 – бурозубка равнозубая, которая за период наших исследований в рассматриваемых районах отловлена не была.

Динамика таксоценов землероек на о. Сахалин

Хотя видовой состав таксоценов землероек южного и северного Сахалина идентичен, их динамика резко различаются.

На севере острова (рис. 2а) даже в годы повышенной численности землероек (2010 и 2013 гг.) ее показатели не превышали уровня 23 ос./100 к.-с., а в период депрессии (2011 г.) не опускались ниже 7,1 ос./100 к.-с. Лидер-доминантом [Нестеренко, Локтионова, 2017] здесь выступала средняя бурозубка, фазы пиков и депрессий в динамике популяции которой совпадали с аналогичными фазами динамики всего сообщества. При депрессии средней бурозубки абсолютным доминантом становилась тонконосая бурозубка, для ко-

торой, однако, не зарегистрировано резких межгодовых перепадов численности (3,1–6,9 ос./100 к.-с.). Для когтистой и тонконосой бурозубок выявлена асинхронность динамики, при которой в годы пониженной численности одного вида возрастала численность популяции другого. При этом когтистая бурозубка преимущественно занимала положение субдоминанта. Относительная численность второстепенных видов – крошечной и крупнозубой бурозубок в сумме ни разу не превышала 1,4 ос./100 к.-с.

Для динамики таксоценов землероек южного Сахалина (рис. 2б) характерны резкие перепады численности с колебанием показателей в пределах 2,9–120,4 ос./100 к.-с. В отличие от северной части острова, лидер-доминантом в южных таксоценах землероек ежегодно выступала когтистая бурозубка, сохраняющая свое положение доминанта в структуре доминирования даже в годы собственной пониженной численности. Хотя фазы низкой численности таксоценов совпадали с фазами популяционного спада когтистой бурозубки, формирование общей численности сообщества происходило преимущественно за счет изменения роли содоминантов, в качестве которых поочередно выступа-

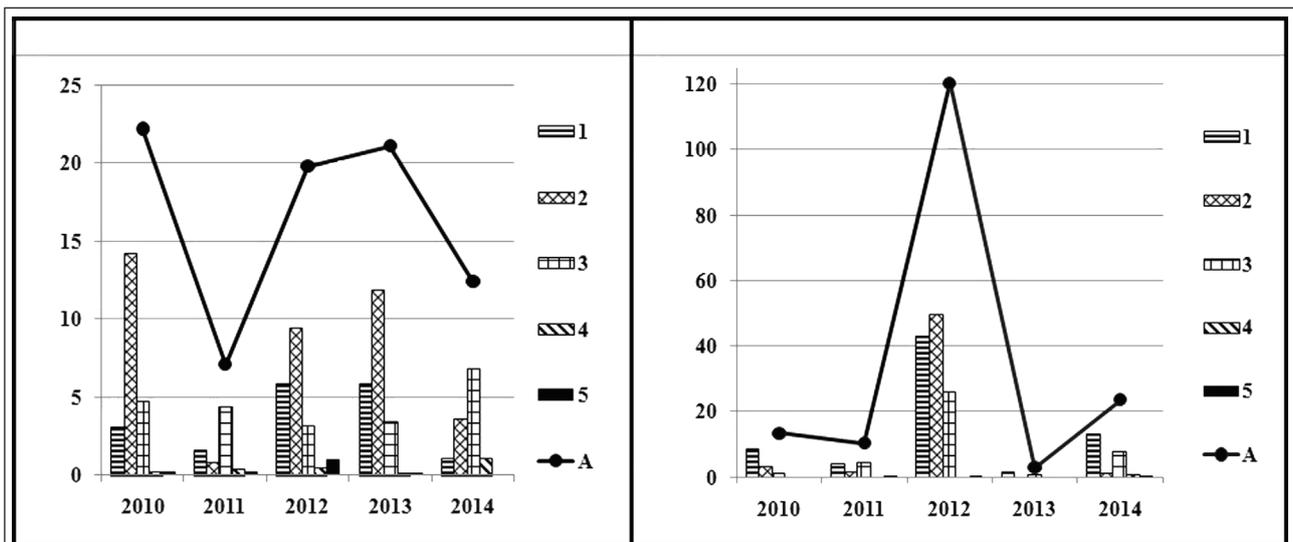


Рис. 2. Динамика численности таксоценов землероек (А) и составляющих его видов: 1 – *S. unguiculatus*; 2 – *S. caecutiens*; 3 – *S. gracillimus*; 4 – *S. minutissimus*; 5 – *S. daphaenodon* на севере (а) и юге (б) о. Сахалин в 2010–2014 гг.

Fig. 2. Quantitative dynamics of shrew taxocene (A) and the component species: 1 – *S. unguiculatus*; 2 – *S. caecutiens*; 3 – *S. gracillimus*; 4 – *S. minutissimus*; 5 – *S. daphaenodon* in the north and south of Sakhalin Island in 2010–2014

Таблица 2

Доля участия (%), фаза динамики численности землероек (П – пик, Д – депрессия, ↓ – спад, ↑ – подъем) и количество половозрелых сеголеток (в скобках – вступивших из них в репродукцию) на южном и северном участках о. Сахалин в 2010–2014 гг.

	2010	2011	2012	2013	2014
Южный участок					
таксоцен	↑	↓	П	Д	↑
<i>S. caecutiens</i>	25,9 (↑) 3 (0)	14,2 (Д) 5 (1)	41,2 (П) 6 (3)	1,7 (Д) 0	5,9 (↑) 3 (0)
<i>S. unguiculatus</i>	64,9 (↑) 4 (1)	40,2 (Д) 3 (2)	35,9 (П) 16 (13)	65,6 (Д) 8 (0)	5,5 (↑) 9 (5)
<i>S. gracillimus</i>	8,8 (↑) 2 (0)	43,8 (↑) 6 (4)	21,8 (П) 10 (0)	31 (Д) 0	33,3 (↑) 2 (2)
Северный участок					
таксоцен	П	↓	↑	П	↓
<i>S. caecutiens</i>	63,9 (П) 1 (1)	10,7 (Д) 3 (1)	47,6 (↑) 3 (0)	56,1 (П) 3 (0)	28,9 (↓) 7 (1)
<i>S. unguiculatus</i>	13,5 (↓) 3 (0)	22,2 (↓) 4 (2)	29,4 (П) 0	27,2 (П) 2 (2)	8,1 (Д) 1 (0)
<i>S. gracillimus</i>	21,2 (↑) 2 (0)	59,5 (↓) 10 (10)	15,6 (↓) 1 (0)	15,9 (↑) 0	54,8 (П) 1 (0)

ли сменяющие друг друга в роли доминантов средняя и тонконосая бурозубки, содоминирование которых не отмечалось ни разу. При этом в роли доминанта тонконосая бурозубка выступала в годы низкой численности таксоцена, а доминирование средней отмечено при максимальной численности землероек (табл. 2, рис. 2). Численность крошечной бурозубки на юге Сахалина сопоставима с таковой в северной части острова, а крупнозубой – несколько меньше, а в отловах 2009–2010 гг. и 2013 г. этот вид отсутствовал вовсе.

Половое созревание сеголеток

На северном участке готовые к размножению сеголетки средней бурозубки регистрировались ежегодно, и их доля от всех самок данного года рождения колебалась в диапазоне 0,8–43,8%. Наибольшее количество половозрелых сеголеток, относительная численность которых составила 0,6 ос./100 к.-с., было отловлено на фазе популяционного спада в 2014 г. (табл. 2), а наименьшее (0,05 ос./100 к.-с.) – на фазе пика в 2010 г. В размножение половозрелые сеголетки средней бурозубки

за период исследований вступали трижды: в год пика (2010 г.), депрессии (2011 г.) и спада популяционной численности (2014 г.).

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

Для тонконосой бурозубки половое созревание сеголеток не отмечено только на фазе подъема численности – 2013 г., а в остальные годы доля половозрелых самок данного года

рождения колебалась в диапазоне 3,7–16,7%. Вступление прибылых тонконосых бурозубок в размножение зарегистрировано только на фазе снижения численности популяции в 2011 г., когда из 10 отловленных особей этой группы, относительная численность которых составила 0,3 ос./100 к.-с., все оказались беременными или лактирующими. Отметим, что в 2014 г., соответствующему фазе популяционного спада, зарегистрированные половозрелые сеголетки этого вида не вступили в репродукцию.

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

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

Для когтистой бурозубки половое созревание сеголеток на юге острова отмечалось ежегодно, и доля готовых к размножению особей составляла 5,1–47,1% от всех самок-сеголеток. Максимальные значения популяционных показателей для рассматриваемой группы зарегистрированы в год депрессии (2013

г.), когда доля половозрелых сеголеток при их относительной численности 0,4 ос./100 к.-с. достигла 47,1% от всех самок-сеголеток этого вида, а минимальные значения (0,2 ос./100 к.-с. и 5,1%) – на фазе роста численности популяции в 2010 г. Половозрелые сеголетки приступали к размножению ежегодно (за исключением 2013 г.), и доля таких самок от всего количества созревших в год рождения особей колебалась от 25% в 2010 г. до 81% в 2012 г.

Половое созревание тонконосых бурозубок не отмечено только в период депрессии 2013 г. Больше всего сеголеток этого вида достигло половой зрелости на затяжной фазе подъема популяционной численности в 2010 г. и 2011 гг.: доля половозрелых сеголеток от всех самок-сеголеток составила 20% и 28,6%, при относительной численности 0,1 ос./100 к.-с. и 0,3 ос./100 к.-с., соответственно. В репродукцию сеголетки вступали в 2011 г. (66% от всех половозрелых) и в 2014 г. (100%).

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

ОБСУЖДЕНИЕ

Половое несозревание сеголеток считается примитивной чертой биологии бурозубок [Долгов, 1985], и утверждалось даже, что землеройки не могут участвовать в размножении в год рождения из-за неприспособленности тазовой кости молодых особей к беременности [Долгов, 1961]. Однако по мере накопления данных выяснилось, что у бурозубок вступление сеголеток в репродукцию явление довольно обычное. Начиная с З. Пуцка, отметившего, что максимальное количество размножающихся сеголеток регистрируется в периоды самой низкой численности [Рисек, 1960], мнение о том, что вступление в размножение прибылых особей у бурозубок является популяционным механизмом, который компенсирует низкую численность в отдельные годы [Докучаев, 1979; Долгов, 1985 и др.], стало общепринятым. В.Е. Сергеев

даже предположил, что землеройки первого помета представляют собой «альтруистическое поколение», так как принимают участие в репродукции «в большинстве», выполняя тем самым роль «скороспелой генерации» [Сергеев, 1992, с. 157]. Хотя подтверждения этой гипотезы не получено, в ней содержится важное положение – возможность созреть в год рождения функционально имеют только особи первого весеннего выводка, но лишь часть созревших самок принимает участие в репродукции. Причины этого пока остаются не выясненными. Мы полагаем, что вступление в размножение сеголеток зависит не только от популяционной плотности, но также от численности всего таксоцена землероек и складывающейся в конкретный год структуры доминирования.

На севере Сахалина выделено два вида-доминанта. Средняя бурозубка становилась доминантом на фазах подъема и пика таксоцена землероек, рост численности которого совпадал с увеличением численности популяции этого вида ($r_s = 1$, при $p < 0,05$). Тонконосая бурозубка становилась доминантом исключительно в годы пониженной численности средней бурозубки и при почти неизменных показателях собственной. Корреляции между популяционной динамикой вида и динамикой численности таксоцена не выявлено. Половое созревание сеголеток у средней и когтистой бурозубок, и их вступление в репродукцию происходило на разных фазах популяционной динамики. Интенсивность этих процессов у этих видов также отличалась.

Вступление сеголеток средней бурозубки в размножение отмечалось многими авторами [Долгов и др., 1968; Долгов, 1985; Докучаев, 1990; Нестеренко, 1999а; Киселев, Ямборко, 2014]. Считается, что между количеством вступивших в размножение сеголеток этого вида и плотностью популяции существует обратная зависимость [Долгов, 1985; Лямкин и др., 1985; Ревин и др., 1988; Dokuchaev, 2005]. Зависимость участия самок-сеголеток средней бурозубки от ее численности в Северо-Восточной Якутии также отмечал Я.Л. Вольперт [1986]. По нашим данным размножающиеся самки-сеголетки отмечались

преимущественно на фазе популяционной депрессии (2011 г. и 2014 г.). Корреляционный анализ между динамикой численности и размножением сеголеток связи не выявил, но что повлияло наличие размножающихся сеголеток в отловах за 2010 г. Именно в этот год отмечены самые высокие показатели численности, как таксоцена, так и популяции средней бурозубки. Готовые к размножению самки-сеголетки средней бурозубки встречались в отловах в годы пониженной численности таксоцена, а также на фазах роста и пика (табл.2). Наибольшее количество таких особей отмечено в год депрессии (2014 г.) популяции и таксоцена в целом. В этот же год был отловлен половозрелый самец-сеголеток. При корреляционном анализе выявлена связь между половым созреванием сеголеток и динамиками численности вида и всех землероек (табл. 3).

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

Наши результаты противоречат сведениям, по которым самки тонконосой бурозубки либо не вступают в размножение в год своего рождения [Долгов, 1985], либо вступают единично [Нестеренко, 1999а]. Готовые к размножению сеголетки этого вида отмечались на фазах пика и депрессии таксоцена. Зависимости от динамики популяции или таксоцена для численности этой группы сеголеток не выявлено. Вступление же сеголеток в размножение было однократно, но при этом их численность имела высокие показатели. Отловлены эти особи были именно в год депрессии таксоцена (2011 г.), когда данный вид выступал доминантом. Связь вступления сеголеток в репродукцию была выявлена только с динамикой численности всего сообщества землероек.

Для третьего фоновых вида – когтистой бурозубки отмечено несовпадение популяционной динамики с динамикой таксоцена

Таблица 3

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

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

Примечание. Жирным шрифтом выделены коэффициенты корреляции Спирмена при $p < 0,05$

землероек. Отсутствие связи между этими параметрами подтверждено статистически. Вступление в размножение сеголеток этого вида отмечалось ранее другими авторами, но только как редкое явление как на о. Сахалин, так и на материке [Реймерс, Воронов, 1966; Нестеренко, 1999a]. По нашим данным размножение самок-сеголеток когтистой бурозубки регистрировалось чаще, чем у средней бурозубки. Размножающиеся самки-сеголетки отмечались в отловах в годы высокой и низкой численности землероек.

Корреляционный анализ не выявил связи размножения сеголеток ни с динамикой популяции, ни с динамикой таксоцена землероек. Готовые вступить в репродукцию сеголетки когтистой бурозубки, напротив, отмечались в отловах только в годы депрессии популяции. Наличие связи между популяционной динамикой и количеством сеголеток готовых вступить в репродукцию подтверждают результаты корреляционного анализа (табл. 3).

В таксоцене землероек Южного Сахалина когтистая бурозубка всегда выступала в роли доминанта, причем преобладал этот вид даже в годы собственной пониженной численности. Фазы динамики популяции совпадали с фазами динамики таксоцена. Это подтверждает

корреляционный анализ, с помощью которого выявлена связь между численностью вида и всех землероек в целом ($r_s = 1$, при $p < 0,05$).

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

Половозрелые самки-сеголетки, не участвовавшие в размножении, встречались в отловах ежегодно. Отметим, что наибольшее их количество зарегистрировано на фазе депрессии, когда сеголетки не вступали в репродукцию. Минимальное количество особей этой группы отмечено на фазе пика. По данным корреляционного анализа готовность сеголеток к репродукции имеет слабую обратную связь с динамикой популяции и таксоцена землероек в целом (табл. 3).

Тонконосая и средняя бурозубки поочередно, сменяя друг друга, занимали положение доминанта наряду с когтистой бурозубкой. Когда доминировал один вид, другой становился субдоминантом. Несмотря на то,

что фазы пика и депрессий популяций этих видов совпадали, их совместное доминирование не отмечено ни разу [Нестеренко и др., 2016]. Популяционные динамики этих видов совпадали с динамикой таксоцена землероек, при равных коэффициентах корреляции ($r_s = 0,9$, при $p < 0,05$).

Половое созревание сеголеток и их последующее вступление в размножение у тонконосой и средней бурозубок отмечено как на фазах пика, так и депрессии. Сеголетки первой вступали в репродукцию именно в тот период, когда вид преобладал по численности над средней бурозубкой. Например, в 2014 г., когда тонконосая бурозубка выступала в роли доминанта, все половозрелые сеголетки этого вида участвовали в размножении. Численность средней бурозубки при этом имела низкие показатели (1,4 ос./100 к.-с.). В 2012 г., напротив, содоминантом когтистой бурозубки являлась средняя, и все половозрелые сеголетки этого вида участвовали в репродукции. На фазе депрессии популяции сеголетки средней бурозубки вступали в размножение, но их численность составляла только четвертую часть от всех половозрелых сеголеток.

Сеголетки средней и тонконосой бурозубок, готовые вступить в репродукцию, также отмечались на разных фазах динамики популяции. Корреляционный анализ связи между готовыми к размножению и уже участвующими в репродукции сеголетками и численностью у этих видов бурозубок не выявил. Выходит, что у фоновых видов вступление в репродукцию приходится на период доминирования вида в таксоцене, вне зависимости от общей численности землероек. Что касается видов-организаторов [Нестеренко, 1999], то для них размножение сеголеток происходит на разных фазах популяционной динамики, поскольку такие виды участвуют в поддержании оптимального существования таксоцена, предотвращая не только затяжную депрессию, но и переуплотнение населения.

Таким образом, вступление сеголеток в размножение является характерным не только для средней бурозубки, как считалось ранее, а для всех фоновых видов. Но репродукция сеголеток происходит не одновременно

у всех видов, а в период их доминирования в сообществе. Отметим, что состав группы доминантов может меняться каждый год. Мнение о том, что интенсивность репродукции сеголеток происходит с обратной зависимостью от показателей численности не подтверждено. Размножение сеголеток отмечалось на разных фазах динамики популяции и происходило в зависимости от динамики структуры конкретного таксоцена.

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

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

Созревание самцов-сеголеток у землероек происходит намного реже, чем у самок и их доля в отловах невелика [Лямкин и др., 1985; Вольперт, 1986]. В таксоценах землероек о. Сахалин также зарегистрированы единичные встречи половозрелых самцов сеголеток. Как и для фоновых, так и для второстепенных видов отмечались они исключительно в годы пониженной численности таксоцена.

ВЫВОДЫ

Половое созревание сеголеток характерно для большинства видов бурозубок. При рассмотрении работы такого механизма регуля-

ции как размножение особей землероек в год рождения необходимо разделять половозрелых сеголеток на готовых к размножению и на тех, которые приняли участие в репродукции, так как из всех созревших сеголеток в размножение вступает только их часть.

На появление сеголеток готовых к размножению оказывают влияние уровни и популяционной численности, и таксоцена в целом. В большей степени данное явление характерно для лидер-доминантов, какими на севере Сахалина является средняя бурозубка, а на юге острова – когтистая бурозубка. Размножение сеголеток не зависит от динамики численности и характерно для видов, занимающих в таксоцене положение доминантов. Так как видовой состав доминирующей группы еже-

годно меняется, то вступление сеголеток определенного вида в репродукцию зависит от сложившейся структуры доминирования таксоцена в конкретный год.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы благодарят директора института Краеведения Б.К. Старостина за организацию полевых работ, сотрудников зоологического музея ДВФУ к.б.н. О.А. Бурковского, Т.Ю. Савко и весь экспедиционный отряд за неоценимую помощь в сборе и обработке материала, а также научного сотрудника лаборатории териологии ФНЦ Биоразнообразия ДВО РАН к.б.н. С.К. Холина за помощь в статистической обработке данных. Работа выполнена в рамках проекта «Сахалин-2» компании «Сахалин Энерджи».

ЛИТЕРАТУРА

- Вольперт Я.Л., 1986. Размножение бурозубок (род *Sorex*) Северо-Восточной Якутии // Охотничье-промысловые ресурсы Сибири. Новосибирск: Наука. С. 209–218.
- Гиляров А.М., 2007. От ниш к нейтральности в биологическом сообществе // Природа. № 7. С. 29–37.
- Докучаев Н.Е., 1979. Особенности размножения и структуры популяций средней *Sorex caecutiens* Lachmann и крупнозубой *S. daphaenodon* Thomas бурозубок на Северо-Востоке Сибири // Экология полевых и землероек на Северо-Востоке Сибири. Владивосток: ДВНЦ АН СССР. С. 86–103.
- Докучаев Н.Е., 1990. Экология бурозубок Северо-Восточной Азии. М.: Наука. 160 с.
- Долгов В.А., 1961. Об изменчивости некоторых костей посткраниального скелета землероек (*Mammalia, Soricidae*) // Acta Theriol. V. 15. № 5. P. 203–227.
- Долгов В.А., 1985. Бурозубки Старого Света. М.: Изд-во Моск. ун-та. 221 с.
- Долгов В.А., Чабовский В.И., Шилова С.А., Эфрон К.М., 1968. Некоторые вопросы экологии бурозубок (*Mammalia, Sorex*) и их значение в очагах клещевого энцефалита // Бюллетень Московского общества природы. Отд. биол. Т. 73. Вып. 6. С. 17–28.
- Ивантер Э.В., 1975. Популяционная экология мелких млекопитающих таежного Северо-Запада СССР. Л.: Наука. 246 с.
- Киселев С.В., Ямборко А.В., 2014. Динамика численности средней (*Sorex caecutiens*) и равнозубой (*Sorex isodon*) бурозубок в бассейне Верхней Колымы // Зоол. журн. Т. 93. № 9. С. 1106–1116.
- Литвинов Ю.Н., Дупал Т.А., Ержанов Н.Т., Абылхасанов Т.Ж., Сенотрусова М.М. и др., 2015. Особенности организации сообществ землероек открытых ландшафтов Сибири и Северного Казахстана // Сиб. экол. журн. № 2. С. 259–267.
- Лямкин В.Ф., Пузанов В.М., Малышев Ю.С., 1985. Некоторые особенности размножения бурозубок Северного Забайкалья и Прибайкалья // Фауна и экология млекопитающих Якутии. Сборник научных трудов. Якутск: ЯФ СО АН СССР. С. 73–84.
- Нестеренко В.А., 1999. Многовидовая ассоциация землероек как биосистема. Владивосток: Дальнаука. 99 с.
- Нестеренко В.А., 1999а. Насекомоядные юга Дальнего Востока и их сообщества. Владивосток: Дальнаука. 173 с.
- Нестеренко В.А., Локтионова Е.Ю., Бурковский О.А., 2016. Динамика структуры таксоцена землероек на юге о-ва Сахалин // Сиб. экол. журн. № 3. С. 333–342.
- Нестеренко В.А., Локтионова Е.Ю., 2017. Закономерности структурной динамики таксоценов землероек Сахалина // Известия РАН. Сер. биол. № 4. С. 465–475.
- Николаев И.И., 1977. Таксоцен как экологическая категория // Экология. № 5. С. 50–55.

- 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: ДВНЦ АН СССР. С. 193–196.
- Ревин Ю.В., Сафронов В.М., Вольперт Я.Л., Попов А.Л., 1988.** Экология и динамика численности млекопитающих Предверхоянья. Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние. 200 с.
- 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.
- Сергеев В.Е., 1992.** Явление Денеля и его альтернативное обоснование // I Всесоюз. совещ. по биологии насекомыхядных млекопитающих. М. С. 156–157.
- Сергеев В.Е., 2003.** Эколого-эволюционные факторы организации сообществ бурозубок Северной Евразии. Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Новосибирск. 33 с.
- Chodorowski A., 1959.** Ecological differentiation of turbellarians in Harsz-Lake // *Polskie Archiwum Hydrobiologii*. V. 6. № 3. P. 33–73.
- Dokuchaev N.E., 2005.** Reproduction of shrews (*Sorex*) in Siberia // *Advances in the biology of shrews II*. Special publication of the Intern. Soc. of Shrew Biologists. NY. V. 1. P. 419–413.
- Hutchinson G.E., 1978.** An introduction to population ecology. New Haven and London: Yale University Press. 256 p.
- Kaikusalo A., Hanski I., 1985.** Population dynamics of *Sorex araneus* and *S. caecutiens* in Finnish Lapland // *Acta Zool. Fennica*. № 173. P. 283–285.
- McGill B.J., Etienne R.S., Gray J.S., Alonso D., Anderson M.J. et al., 2007.** Species abundance distributions: moving beyond single prediction theories to integration within an ecological framework // *Ecology letters*. V. 10. № 10. P. 995–1015.
- Pucek Z., 1960.** Sexual maturation and variability of the reproductive system in young shrews (*Sorex* L.) in the first calendar year of life // *Acta Theriol.* V. 3. № 12. P. 269–296.
- Sheftel B. I., 1989.** Long-term and seasonal dynamics of shrews in Central Siberia // *Ann. Zool. Fennici*. V. 26. № 4. P. 357–369.

REFERENCES

- Chodorowski A., 1959.** Ecological differentiation of turbellarians in Harsz-Lake. *Polskie Archiwum Hydrobiologii*. V. 6. № 3. P. 33–73.
- Dokuchaev N.E., 1979.** The peculiarities in reproductions and structure of populations of *Sorex caecutiens* Laxmann and *S. daphaenodon* Thomas in North-East Siberia. *The ecology of voles and shrews in North-East Siberia*. Vladivostok: FESC AS USSR. P. 86–103. *In Russian*.
- Dokuchaev N.E., 1990.** Ecology of the Shrews in Northeastern Asia. Moscow: Nauka. 160 p. *In Russian*.
- Dokuchaev N.E., 2005.** Reproduction of shrews (*Sorex*) in Siberia. *Advances in the biology of shrews II*. Special publication of the Intern. Soc. of Shrew Biologists. NY. V. 1. P. 419–413.
- Dolgov V.A., 1961.** Variability of some postcranial skeletal bones of shrews (*Mammalia, Soricidae*). *Acta Theriol.* V. 15. №5. P. 203–227.
- Dolgov V.A., 1985.** Shrew in the north, south, east and west. Moscow: Moscow University Press. 221 p. *In Russian*.
- Dolgov V.A., Chabovskii V.I., Shilova S.A., Efron K.M., 1968.** Some features in the ecology of shrews (*Mammalia, Sorex*) and their importance in foci of tick encephalitis. *Bulletin of the Moscow society of nature*. V. 73. №6. P. 17–28. *In Russian*.
- Gilyarov A.M., 2007.** From niche to neutrality in a biological community. *Nature*. № 7. P. 29–37. *In Russian*.
- Hutchinson G.E., 1978.** An introduction to population ecology. New Haven and London: Yale University Press. 256 p.
- Ivanter E.V., 1975.** Population ecology of small mammals in the North-Western taiga of the USSR. Leningrad: Nauka. 246 p. *In Russian*.
- Kaikusalo A., Hanski I., 1985.** Population dynamics of *Sorex araneus* and *S. caecutiens* in Finnish Lapland. *Acta Zool. Fennica*. № 173. P. 283–285.
- Kiselev S.V., Yamborko A.V., 2004.** Dynamics of the abundance of the Laxmann's shrew (*Sorex caecutiens*) and eventoothed shrew (*Sorex isodon*) in the basin of the Upper Kolyma. *Russian Journal of Zoology*. № 9, P. 1106–1116. *In Russian*.

- Litvinov Yu.N., Dupal, T.A., Erzhanov N.T., Abylkhasanov T.Zh., Senotrusova M.M., Moroldoev I.V., Abramov S.A., 2015. Aspects of shrew communities organization in open landscapes of Siberia and Northern Kazakhstan. *Contemp. Probl. Ecol.* vol. 8. №. 2. P. 259–267.
- Lyamkin V.F., Puzanov V.M., Malyshev Yu.S., 1985. Some features in shrew reproduction (genus *Sorex*) in the Northern Baikal area. *Fauna and ecology of mammals in Yakutiya*. Yakutsk: YaB SD AS USSR. P. 73–84. *In Russian.*
- McGill B.J., Etienne R.S., Gray J.S., Alonso D., Anderson M.J. et al., 2007. Species abundance distributions: moving beyond single prediction theories to integration within an ecological framework. *Ecology letters*. V. 10. № 10. P. 995–1015.
- Nesterenko V.A., 1999. Shrew multispecies association as biosystem. Vladivostok: Dalnauka Publishers. 96 p. *In Russian.*
- Nesterenko V.A., 1999a. Insectivores of the south Far East and their communities. Vladivostok: Dalnauka Publishers. 173 p. *In Russian.*
- Nesterenko V.A., Loktionova E.Yu., 2017. Patterns of the structural dynamics of shrew taxocenes in Sakhalin. *Biology Bulletin*. Vol. 44. №4. P. 460–469.
- Nesterenko V.A., Loktionova E.Yu., Burkovsky O.A., 2016. Dynamics of Structure of shrew taxocene in Southern Sakhalin. *Contemp. Probl. Ecol.* Vol. 9. №3. P. 282–289.
- Nikolaev I.I., 1977. Taxocene as ecological category. *Russian Journal of Ecology*. № 5. P. 50–55. *In Russian.*
- Okhotina M.V., Kostenko V.A., 1974. Polyethylene film as the prospective material for production of the trap fences. *Fauna and Ecology of Vertebrates in south of the Far East of USSR*. Vladivostok. Vol. 17 (120). P. 193–196. *In Russian.*
- Pucek Z., 1960. Sexual maturation and variability of the reproductive system in young shrews (*Sorex* L.) in the first calendar year of life. *Acta Theriol.* V. 3. № 12. P. 269–296.
- Revin Yu. V., Saphronov V.M., Volpert Ya.L., Popov A.L., 1988. Ecology and quantitative dynamics of mammals in Predverkhoyaniye. Novosibirsk: Nauka. 200 p. *In Russian.*
- Reymers N.F., Voronov G.A., 1966. The long-clawed shrew *Sorex unguiculatus* Dobson of the Southern Sakhalin. *Proceedings of Siberian Branch of USSR*. Vol. 1. №4, P. 129–134. *In Russian.*
- Sergeev V.E., 1992. The phenomenon of Denelle and its alternative rationale. *First all-union conference on the biology of insectivorous mammals*. Moscow. P. 156–157. *In Russian.*
- 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.*
- Sheftel B.I., 1989. Long-term and seasonal dynamics of shrews in Central Siberia. *Ann. Zool. Fennici*. V. 26. № 4. P. 357–369.
- Volpert Ya.L., 1986. The shrew's reproduction (genus *Sorex*) of the North-Eastern Yakutiya. *Hunting-trade resource of Siberia*. Novosibirsk: Nauka. P. 209–218. *In Russian.*

Accepted: 25.12.2017

Published: 30.12.2017

Поступила в редакцию: 25.12.2017

Дата публикации: 30.12.2017