



<https://www.doi.org/10.33910/2686-9519-2023-15-2-385-400>
<http://zoobank.org/References/82D021DE-365B-4056-9E9D-D7CD91D7FE9E>

УДК 599.32

Структура и динамика таксоценов землероек в различных местообитаниях Норского заповедника

Д. А. Скидан¹✉, В. А. Нестеренко², И. М. Черемкин¹

¹ Благовещенский государственный педагогический университет, ул. Ленина, д. 104,
675004, г. Благовещенск, Россия

² ФНЦ Биоразнообразия наземной биоты Восточной Азии ДВО РАН, пр-т 100-летия Владивостока,
д. 159, 690022, г. Владивосток, Россия

Сведения об авторах

Скидан Денис Александрович

E-mail: al.kunts@yandex.ru

SPIN-код: 7727-5115

ORCID: 0000-0002-5070-612X

Нестеренко Владимир Алексеевич

E-mail: vanester@mail.ru

SPIN-код: 2742-8114

Scopus Author ID: 7101621946

ResearcherID: S-5538-2016

ORCID: 0000-0002-3677-8805

Черемкин Иван Михайлович

E-mail: cheremkin58@mail.ru

SPIN-код: 7852-9290

ORCID: 0000-0002-9150-2983

Аннотация. Представлены результаты многолетних исследований структуры населения землероек государственного природного заповедника «Норский», расположенного в междуречье рек Селемджа и Нора, Амурской области. Полевые исследования проведены в 2017–2022 гг. в семи типах фитоценозов, отражающих весь спектр ландшафтов Норского заповедника. Таксоцены землероек состоят из семи видов: *S. caecutiens*, *S. isodon*, *S. roboratus*, *S. daphaenodon*, *S. minutissimus*, *S. tundrensis*, *S. gracillimus*, из которых только *S. caecutiens* и *S. roboratus* могут считаться фоновыми. *S. caecutiens*, *S. isodon*, *S. minutissimus* и *S. roboratus* имеют диффузное распределение и встречаются во всех типах местообитаний. *S. daphaenodon* заселяет территорию мозаично, с тяготением особей этого вида к местообитаниям открытого типа, хотя из-за характерной для заповедника мозаичности ландшафтов может регистрироваться в самых разных фитоценозах. Распределение проникающих в заповедник по интразональным участкам *S. tundrensis* и *S. gracillimus* носит очаговый характер, что типично для видов на периферии своих ареалов. Однотипность структуры таксоценов землероек при постоянном доминировании *S. caecutiens*, сохранение на низком уровне обилия и доли участия в таксоценох землероек большинства видов, глубокие депрессии численности популяций с относительно высокой частотой их повторяемости выделяют таксоцены в Норском заповеднике на фоне таксоценов землероек других регионов, где функционируют доминантные группы, состоящие из нескольких видов.

Права: © Авторы (2023).

Опубликовано Российским государственным педагогическим университетом им. А. И. Герцена. Открытый доступ на условиях лицензии CC BY-NC 4.0.

Ключевые слова: *Sorex*, землеройки, Норский заповедник, Среднее Приамурье, структура доминирования, таксоцен

Structure and dynamics of the taxocenes of shrews in different habitats of the Norsky nature reserve

D. A. Skidan¹✉, V. A. Nesterenko², I. M. Cheremkin¹

¹Blagoveshchensk State Pedagogical University, 104 Lenina Str., Blagoveshchensk, 675004, Russia

²Federal Scientific Center of the East Asia Terrestrial Biodiversity Far Eastern Branch of the Russian Academy of Sciences, 159 100-letiya Vladivostoka Ave., 690022, Vladivostok, Russia

Authors

Denis A. Skidan

E-mail: al.kunts@yandex.ru

SPIN: 7727-5115

ORCID: 0000-0002-5070-612X

Vladimir A. Nesterenko

E-mail: vanester@mail.ru

SPIN: 2742-8114

Scopus Author ID: 7101621946

ResearcherID: S-5538-2016

ORCID: 0000-0002-3677-8805

Ivan M. Cheremkin

E-mail: cheremkin58@mail.ru

SPIN: 7852-9290

ORCID: 0000-0002-9150-2983

Copyright: © The Authors (2023).
Published by Herzen State Pedagogical
University of Russia. Open access under
CC BY-NC License 4.0.

Abstract. The paper reports the results of a long-term study of the population structure of shrews of the Norsky Nature Reserve located in the interfluvium of the Selemdzha and the Nora Rivers, Amur Oblast, Russia. The 2017–2022 field studies were carried out in seven types of phytocenoses, reflecting the entire spectrum of the reserve landscapes. Taxocenes of shrews include seven species: *S. caecutiens*, *S. isodon*, *S. roboratus*, *S. daphaenodon*, *S. minutissimus*, *S. tundrensis*, and *S. gracillimus*, of which only *S. caecutiens* and *S. roboratus* can be considered background species. *S. caecutiens*, *S. isodon*, *S. minutissimus* and *S. roboratus* have a diffuse distribution and are found in all types of habitats. *S. daphaenodon* inhabits the territory in a mosaic pattern, with individuals of this species tending to open habitats. However, due to the mosaic nature of landscapes characteristic of the reserve, *S. daphaenodon* can be recorded in a variety of phytocenoses. *S. tundrensis* and *S. gracillimus* penetrate the reserve through introzonal areas and their distribution is local, which is typical for species on the periphery of their range. Unlike taxocenes of shrews in other regions where the dominant groups include several species, the Norsky Reserve is marked by the similarity in the structure of shrew taxocenes with constant dominance of one species (*S. caecutiens*) and deep depressions in the abundance of populations with a relatively high frequency of their occurrence.

Keywords: *Sorex*, shrews, Norsky Nature Reserve, Middle Amur Region, dominance structure, taxocene

Введение

Антропогенная трансформация ландшафтов ведет к масштабным экологическим изменениям, обуславливающим нарушение связей в естественных экосистемах за счет перестроек в природных сообществах. Мелкие млекопитающие и землеройки, в частности чутко реагирующие на изменения среды обитания под влиянием хозяйственной деятельности человека, являются удобным объектом для изучения степени нарушенности местообитаний, а также выявления тенденций динамики экосистем, необходимых для построения прогнозов и разработки методов рационального природопользования в конкретном регионе. Отражением интенсификации антропогенной деятельности в Амурской области является появление новых ГЭС и водохранилищ (Зейское, Нижнебурейское), масштабная распашка

земель в долине Амура, строительство новых инфраструктурных и промышленных объектов, включая такие масштабные, как космодром «Восточный». При этом оценить особенности изменений в сообществах землероек можно только при сравнении с ненарушенными территориями, к которым, прежде всего, относятся три функционирующих в Амурской области заповедника. Однако если изучение землероек в Зейском (Бромлей и др. 1984; Павлова 2012) и Хинганском (Дарман 1990; Антонов и др. 2016; Кадетова, Мельникова 2018; Кадетова 2019) заповедниках ведется давно, то для Норского заповедника проведена только первичная инвентаризация этой группы млекопитающих (Черемкин и др. 2022). Вместе с тем именно расположенный в северо-восточной части Зейско-Бурейской равнины Норский заповедник с характерными для него маревыми ред-

колесьями, которые являются эталоном типичных территорий севера Амурской области (Дарман 1998), может служить основой для сравнительного анализа различных сообществ мелких млекопитающих Приамурья, основанных на анализе видового разнообразия, особенностях ритмики численности и популяционного обилия в разных биотопах.

Целью настоящей работы является выявление на основе данных многолетнего мониторинга базовых характеристик сообщества землероек и основных паттернов его структуры в различных местообитаниях Норского заповедника.

Материалы и методы

Норский заповедник создан только в 1998 г. с целью сохранения и изучения в естественном состоянии природных комплексов Среднего Приамурья. Первые отловы мелких млекопитающих на территории заповедника были осуществлены в 2001–2003 гг., но плановое изучение грызунов и землероек начато лишь в 2015 г., а мониторинг состояния популяций мелких млекопитающих проводится с 2017 г. по настоящее время.

Программа мониторинга разрабатывалась таким образом, чтобы можно было комплексно оценивать динамику состояния типичных для заповедника фитоценозов и населяющих их мелких млекопитающих. В нескольких участках заложены мониторинговые станции (Черемкин и др. 2021), из которых Мальцевская и Антоновская (рис. 1), как отражающие весь спектр ландшафтов Норского заповедника, являются ключевыми пунктами мониторинга популяций землероек.

Отлов животных осуществлялся стандартными методами. Первоначально землероек отлавливали с помощью вкопанных на расстоянии 5 м друг от друга ловчих конусов, установленных в заборчиках из полиэтиленовой пленки и в канавках (Шефтель 2018). Из-за ландшафтной специфики, в первую очередь близости к поверхности грунтовых вод, а также ограничений, свя-

занных с использованием таких способов отлова на территории заповедника, при разработке программы мониторинга было решено проводить отлов землероек с помощью линий пластиковых стаканов. Стаканы емкостью 0,5 л устанавливались на расстоянии 5 м друг от друга по 50 или 100 штук в линии. Эта методика, предложенная японскими коллегами (Ohdachi, Maesawa 1990), считается вполне приемлемой для поставленных целей (Шефтель 2018).

Ловушки находились в работе не менее двух суток. Данные по отловам пересчитывались на 100 конусов, и относительная численность каждого вида выражалась в особях на 100 ловушко-суток (ос./100 л.-с.). Землеройки также попадались в ловушки Геро при учетах мышевидных грызунов и в ловушки Барбера при отлове насекомых, но эти особи не использованы при расчетах уловистости и относительной численности. За период 2017–2022 гг. отработано 17440 л.-с. в семи типичных для заповедника фитоценозах (табл. 1).

Суммарно за весь период исследований отловлено 511 особей землероек 7 видов. Весь собранный материал поступил в фонды научной коллекции Зоологического музея Благовещенского государственного педагогического университета.

Структуру доминирования оценивали с помощью выраженного в % индекса доминирования, который рассчитывался как отношение числа особей каждого вида к общему числу всех особей и отражал долю конкретного вида землероек в сообществе. Из многочисленных шкал доминирования (Баканов 1987) была выбрана следующая классификация (Нестеренко, Локтионова 2017): абсолютный доминант — доля вида в выборке составляет 50–79%, доминант — 30–49%, субдоминант — 10–29%, второстепенный — менее 10%. Для сравнения структурных вариантов сообществ землероек были использованы представляющие собой математические выражения зависимости между числом видов и их значимостью индексы Шеннона и Симпсона. Расчет индексов разнообразия проводил-

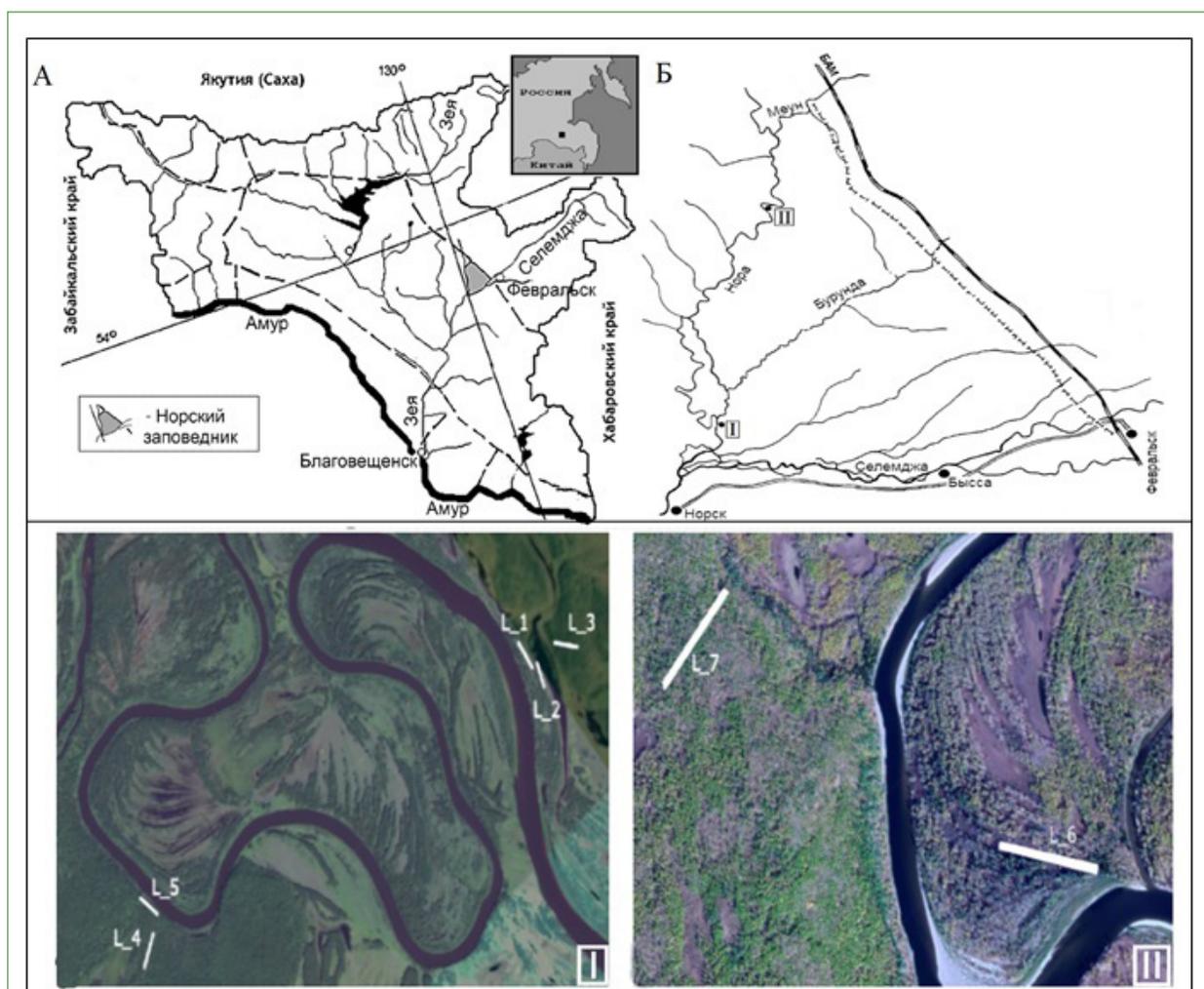


Рис. 1. Географическое положение Норского заповедника (А) и картосхема расположения на его территории (Б) учетных площадок с фитоценозами (L_1–L_7) на двух мониторинговых станциях (I–II). I — Мальцевская: L_1 — березняк с участием осины и лиственницы рябинниковый вейниково-разнотравный; L_2 — осиново-белоберезовый рябинниковый вейниково-разнотравный лес; L_3 — лиственничник с участием березы плосколистной осоково-вейниковый с разнотравьем; L_4 — белоберезово-лиственничный с примесью осины рододендроновый бруснично-осоковый лес; L_5 — закустаренный, преимущественно таволгой иволистной, разнотравно-вейниковый луг. II — Антоновская: L_6 — лиственничник рододендрново-брусничный; L_7 — лиственнично-белоберезовый с примесью пихты и ели закустаренный разнотравно-вейниковый лес (код типа местообитания соответствует таковому в табл. 1 и 3 и на рис. 2)

Fig. 1. Geographical location of the Norsky Nature Reserve (A) and the map (B) of registration sites with phytocenoses (L_1–L_7) at two monitoring stations (I–II). I — Maltsevskaya: L_1 — birch forest with aspen and larch, fieldfare reed-forb; L_2 — aspen-white-birch, fieldfare reed-forb forest; L_3 — larch forest with flat-leaved sedge-reed birch with forbs; L_4 — white-birch-larch with an admixture of aspen rhododendron lingonberry-sedge forest; L_5 — bushy, mostly meadowsweet, forb-reed grass meadow. II — Antonovskaya: L_6 — rhododendron-cowberry larch forest; L_7 — larch-white-birch with fir and spruce, shrubby forb-reed grass forest (the code of the habitat type corresponds to that in Tables 1 and 3 and in Fig. 2)

Таблица 1

Количество отработанных ловушко-суток на учетных площадках в Норском заповеднике за период 2017–2022 гг

Table 1

Number of trap-days spent at the registration sites in the Norsky Nature Reserve in 2017–2022

Код Площадки Site code	Координаты Coordinates	2017	2018	2019	2020	2021	2022
L_1	N 52°29'03,9" E 130°0'52,5"	700	600	750	100	1000	100
L_2	N 52°29'0,9" E 130°00'52"	300	600	750	100	200	нет
L_3	N 52°28'55" E 130°01'15"	700	550	550	нет	670	нет
L_4	N 52°29'31" E 129°57'46"	нет	600	700	100	100	100
L_5	N 52°29'34" E 129°57'50"	560	600	1450	100	100	50
L_6	N 52°51'01" E 130°06'07"	нет	600	600	1200	300	560
L_7	N 52°50'20" E 130°06'43"	нет	600	250	900	200	100

ся с помощью программы Species Diversity & Richness 2.5. Для построения UPGMA-дендрограммы использовалась программа Statistica 10.0.

Результаты и обсуждение

В Норском заповеднике зарегистрировано обитание семи видов бурозубок (Черемкин и др., 2022) из 10 указанных для Амурской области представителей семейства Soricidae Fischer, 1814 (Нестеренко 1999; Зайцев и др. 2014). Все они относятся к роду *Sorex* L., 1758.

Данные по динамике популяций землероек в Норском заповеднике в период 2017–2022 гг. представлены в таблицах (табл. 2).

Sorex caecutiens Laxmann, 1788. Транс-палеарктический вид, относящийся к древнетаежной фауне (Матюшкин 1972; Нестеренко 1999). Ежегодно отлавливался во всех типах местообитаний двух мониторинговых зон Норского заповедника. Абсолютный доминант (66,1%). Различия в показателях относительной численности между фазами депрессии и пика численности

достигала 70-кратной величины (0.1 и 7.4 ос./100 л.-с. соответственно). Максимальной численности популяция этого вида достигала в белоберезово-лиственничном лесу (4.0 ос./100 л.-с.).

Sorex roboratus Hollister, 1913. Восточно-палеарктический вид, относящийся к бореальной фауно-генетической группировке. В Норском заповеднике встречается повсеместно и суммарно занимает положение субдоминанта (10,4%), хотя во многих фитоценозах имеет статус второстепенного вида, где в отдельные годы вообще не регистрируется в отловах. Количественные показатели на фазах популяционной депрессии и пика различаются в 40 раз (0.02 и 0.8 ос./100 л.-с. соответственно). Максимальной численности достигает в осиново-белоберезовых лесах (0.8 ос./100 л.-с., в годы пика — до 1.7 ос./100 л.-с.).

Sorex daphaenodon Thomas, 1907. Восточно-палеарктический вид, относящийся к бореальной фауно-генетической группировке. В заповеднике является второстепенным видом (8,8%), численность которого в зависимости от популяционной

Таблица 2
Относительная численность (ос./100 л.-с.) и доля участия в фауне (в скобках, %) бурозубок в Норском заповеднике в 2017–2022 гг.

Table 2
Relative abundance (av./100 l.-s.) and share in the fauna (in brackets, %) of shrews in the Norsky Reserve in 2017–2022

Вид бурозубки	2017	2018	2019	2020	2021	2022
	*57/2.5 ↓	7/0.2 Д	253/5.0 п	39/1.6 ↓	74/2.9 ↑	81/8.9 п
<i>S. caecutiens</i>	**28/1.2 49.1	5/0.1 71.4	173/3.4 68.3	20/0.8 51.2	45/1.8 60.8	67/7.4 82.7
<i>S. isodon</i>	10/0.4 17.5	1/0.02 14.3	21/0.4 8.3	1/0.04 2.6	4/0.2 5.4	1/0.1 1.2
<i>S. roboratus</i>	4/0.2 7.0	1/0.02 14.3	42/0.8 16.6	1/0.04 2.6	2/0.1 2.7	3/0.3 3.7
<i>S. daphaenodon</i>	5/0.2 8.8	0	9/0.2 3.6	13/0.5 33.3	13/0.5 17.6	5/0.6 6.2
<i>S. minutissimus</i>	9/0.4 15.8	0	6/0.1 2.4	1/0.04 2.6	8/0.3 10.8	2/0.2 2.5
<i>S. tundrensis</i>	1/0.04 1.8	0	0	0	0	0
<i>S. gracillimus</i>	0	0	2/0.04 0.8	3/0.1 7.7	2/0.1 2.7	3/0.3 3.7

*Количество отловленных особей и общая численность бурозубок (ос./100 л.-с.), фаза динамики таксоцена землероек (п — пик, Д — депрессия, ↑ — подъем, ↓ — спад).

**Количество отловленных особей, численность (ос./100 л.-с.) и индекс доминирования (%).

*The number of captured individuals and the total number of shrews (ind./100 hp), the phase of the dynamics of the taxocene of shrews (p — peak, e — depression, ↑ — rise, ↓ — decline).

** Number of captured individuals, abundance (ind./100 HP) and dominance index (%).

фазы изменяется от 0 до 0.5 ос./100 л.-с. Тяготеет к местообитаниям открытого типа и повышенное обилие характерно для территорий с максимальной степенью мозаичности биотопов.

Sorex isodon Turov, 1924. Транспалеарктический вид, относящийся к древнетаежной фауно-генетической группировке. В Норском заповеднике это второстепенный вид (7,4%), численность которого варьирует, как по годам (0.02–0.4 ос./100 л.-с.), так и в различных биотопах (0.1–0.4 ос./100 л.-с.). Предпочитаемые местообитания связаны с лесными растительными формациями и максимальных количественных показателей популяция этого вида достигает на территориях с преобладанием лесной составляющей.

Sorex minutissimus Zimmermann, 1780. Транспалеарктический вид, относящийся к древнетаежной фауне. В Норском заповеднике, как и по всему ареалу, малочислен. Доля участия вида в фауне землероек заповедника составляет 5,0%. Выделить предпочитаемые местообитания из-за низкой численности нельзя, но особи этого вида отлавливались в самых разных фитоценозах.

Sorex gracillimus Thomas, 1907. Представитель неморальной фауны с ограниченным распространением на юге Дальнего Востока России. В Амурской области находится на западном пределе ареала. В заповеднике отловлено 10 особей, что составляет менее 2% от фауны землероек. Выяснить предпочитаемые для обитания участки пока не представляется возможным.

Sorex tundrensis Merriam, 1900. Ареал охватывает умеренную зону от Предуралья до Аляски. В Амурской области распространён только в южной ее части и в Норский заповедник проникает, по-видимому, по долине р. Нора. Единственная особь была отловлена на экотоне белоберезово-осинового леса и заочкаренного вейниково-осокового луга.

Помимо общей картины изменения численности и доли участия видов землероек по годам, большое значение для мониторинга их популяций в заповеднике имеет оценка динамики количественных показателей по различным типам местообитаний. Результаты этих исследований сведены в таблице 3.

Березняк с участием осины и лиственницы рябинниковый вейниково-разнотравный (L_1). Пойма левого бере-

га р. Нора. Древетой одноярусный, образован березой плосколистной (*Betula platyphylla* Sukacz.), березой даурской (*Betula davurica* Pall.), осиной (*Populus tremula* L.) и лиственницей Гмелина (*Larix gmelinii* (Rupr.) Rupr.). Кустарниковый ярус с проективным покрытием 60% представлен яблоней ягодной (*Malus baccata* (L.) Borkh.), черемухой обыкновенной (*Padus avium* Mill.), рябинником рябинолистным (*Sorbaria sorbifolia* (L.) A. Br.), шиповником даурским (*Rosa davurica* Pall.) и малиной сахалинской (*Rubus sachalinensis* Lévl.). Доминанты травяно-кустарничкового яруса: грушанка круглолистная (*Pyrola rotundifolia* L.), вейник бородатый (*Calamagrostis barbata* V. Vassil), хвощ лесной (*Equisetum sylvaticum* L.) и осока малоцветниковая (*Carex subebtactea* (Kuk.) Ohwi). Травяной покров распределен равномерно с общим

Таблица 3

Структура населения землероек в различных местообитаниях (L_1 – L_7) по данным мониторинга 2017–2022 гг

Table 3

Population structure of shrews in different habitats (L_1 – L_7) according to data collected during monitoring from 2017 till 2022

Вид бурозубки	L_1	L_2	L_3	L_4	L_5	L_6	L_7
	*126/3.9	64/3.3	42/1.7	69/4.3	75/2.6	87/2.7	48/2.3
<i>S. caecutiens</i>	**67/2.1 53.2	25/1.3 39.1	29/1.2 69.0	64/4.0 92.7	51/1.8 68.0	70/2.2 80.3	32/1.6 66.5
<i>S. isodon</i>	12/0.4 9.5	7/0.4 10.9	4/0.2 9.5	1/0.1 1.5	8/0.3 10.7	4/0.1 4.6	2/0.1 4.2
<i>S. roboratus</i>	17/0.5 13.5	16/0.8 25.0	7/0.3 16.7	4/0.3 5.8	6/0.2 8.0	1/0.03 1.2	2/0.1 4.2
<i>S. daphaenodon</i>	17/0.5 13.5	9/0.5 14.0	0	0	6/0.2 8.0	7/0.2 8.1	6/0.3 12.5
<i>S. minutissimus</i>	10/0.3 7.9	6/0.3 9.4	2/0.1 4.8	0	3/0.1 4.0	2/0.1 2.3	3/0.2 6.3
<i>S. tundrensis</i>	1/0.03 0.8	0	0	0	0	0	0
<i>S. gracillimus</i>	2/0. 1.6	1/0.1 1.6	0	0	1/0.04 1.3	3/0.1 3.5	3/0.2 6.3
Индекс Шеннона	1.4055	1.5186	0.92328	0.29623	1.0914	0.7734	1.1417
Индекс Симпсона	3.0347	4.0976	1.9839	1.1602	2.0771	1.5294	2.1734

*Количество отловленных особей и общая численность бурозубок (ос./100 л.-с.)

** Количество отловленных особей, численность (ос./100 л.-с.) и индекс доминирования.

*Number of captured individuals and total number of shrews (ind./100 hp)

** Number of captured individuals, abundance (ind./100 HP) and dominance index.

проективным покрытием 80%. Почва бурая лесная. Мощность гумусового горизонта составляет 16 см, мощность опада на поверхности почвы — 1,5 см. Данный лесной фитоценоз граничит с локальным безлесным участком, представляющим собой закустаренный таволгой иволистной закочкаранный вейниково-осоковый луг с доминированием таволги иволистной (*Spiraea salicifolia* L.), осоки придатконосной (*Carex appendiculata* (Trautv. et Mey) Kük) и малины арктической (*Rubus arcticus* L.).

В этом типе местообитаний зарегистрировано обитание всех семи видов землероек. Абсолютным доминантом являлся *S. caecutiens*, индекс доминирования которого за период исследований составил 53,2% и лишь на фазе пика численности таксоцена землероек в 2022 г. доля участия этого вида опустилась до 45,5%. Численность *S. caecutiens* колебалась в диапазоне от 0.2 до 5.0 ос./100 л.-с., в среднем составив 2.1 ос./100 л.-с. (табл. 2). Ранг субдоминанта занял *S. daphaenodon*, индекс доминирования которого колебался от 12,0% до 27,3%, а на фазе снижения численности большинства видов бурозубок в 2020 г. *S. daphaenodon* оказался единственным видом, отловленным в данном фитоценозе. В этот же год вид достиг и максимальной численности — 2.0 ос./100 л.-с. при средней численности за период исследований 0.5 ос./100 л.-с. Положение субдоминанта занял также *S. roboratus* (13,5%), но в рассматриваемом фитоценозе этот вид отлавливался лишь дважды, и оба раза на фазе высокой численности таксоцена землероек в 2019 г. (24,6%, 1.9 ос./100 л.-с.) и в 2020 г. (13,5%, 5.0 ос./100 л.-с.). Все остальные виды являлись второстепенными. *S. isodon* лишь единожды в 2017 г. выступал субдоминантом (24%), а в остальные годы либо не отлавливался вовсе, либо доля его участия не превышала 9,5%. Средний индекс доминирования *S. minutissimus* составил 7,9%, а *S. gracillimus* и *S. tundrensis* отлавливались в этом березняке лишь по одному разу: первый вид в 2019 г. (3,5%, 0.3 ос./100 л.-с.), второй — в 2017 г. (4%, 0.1 ос./100 л.-с.).

Осиново-белоберезовый рябинниковый вейниково-разнотравный лес (L_2). Древостой одноярусный, образован березой плосколистной и осиной. В подлеске произрастает яблоня ягодная, ива скрытая (*Salix abscondita* Laksch.), черемуха обыкновенная, а из кустарников — рябинник рябинолистный, шиповник иглистый (*Rosa acicularis* Lindl.), шиповник даурский и таволга иволистная. Проективное покрытие кустарникового яруса — 30%. Доминанты травяно-кустарничкового яруса: вейник бородачатый, хвощ лесной, осока малопрцветниковая, лабазник дланевидный (*Filipendula palmata* (Pall.) Maxim.) и майник двулистный (*Maianthemum bifolium* (L.) F. W. Schmidt). Общее проективное покрытие: 75%. Почва бурая лесная. Мощность гумусового горизонта составляет 9 см, опада — 1,5 см. Данный участок находится на границе с прибрежной частью старичного оз. Белоберезовое, поросшей закустаренным таволгой иволистной закочкаранным вейниково-осоковым лугом с доминированием таволги иволистной, осоки Шмидта (*Carex schmidtii* Meinsh.) и вейника Лангсдорфа (*Calamagrostis langsdorffii* (Link) Trin.).

В данном фитоценозе было отловлено шесть видов землероек. При близком уровне численности по сравнению с предыдущим типом местообитаний, выравненность распределения видов бурозубок здесь была значительно выше, и эта площадка была единственной, где *S. caecutiens* не являлся абсолютным доминантом (табл. 2). Численность *S. caecutiens* колебалась в диапазоне 0.2–4.0 ос./100 л.-с., в среднем составив 1.3 ос./100 л.-с., а индекс доминирования хотя и превышал в отдельные годы пороговый уровень в 50%, суммарно составил 39,1%. Субдоминантами стали *S. isodon*, *S. daphaenodon* и *S. roboratus*, но если первые два вида отлавливались в данном фитоценозе регулярно, то *S. roboratus* была поймана лишь дважды за период исследований: в 2017 г. (1.0 ос./100 л.-с.) и в 2019 г. (1.7 ос./100 л.-с.), когда этот вид занял даже положение до-

минанта (44,8%). В этом типе местообитаний *S. minutissimus* в 2017 г. показал максимальные среди отобранных для мониторинга фитоценозов уровень численности и индекс доминирования (1.7 ос./100 л.-с., 33,3%). Другой второстепенный вид был отловлен лишь единожды в 2021 г. и средний индекс доминирования *S. gracillimus* здесь составил всего 1,6%.

Лиственничник с участием березы плосколистной осоково-вейниковый с разнотравьем (L_3). Высокая пойма р. Норы. Древетой двухъярусный, первый ярус образован лиственницей Гмелина, второй — березой плосколистной. Кустарниковая растительность (проективное покрытие — 15%) представлена рябинником рябинолистным, таволгой иволистной и шиповником даурским. Доминанты травяно-кустарничкового яруса: вейник бородачатый, осока малоцветниковая, хвощ лесной, лабазник дланевидный. Общее проективное покрытие: 80%. Почва бурая лесная. Мощность гумусового горизонта составляет 7 см, опада — 1,5 см.

В этом фитоценозе зарегистрировано обитание четырех видов землероек, с минимальным для всех обследованных типов местообитаний уровнем общей численности (табл. 2). Абсолютным доминантом здесь был *S. caecutiens*, суммарный индекс доминирования которого суммарно составил 69,0% и никогда не опускался ниже 57%. Субдоминантом выступал только *S. roboratus*, доля участия которого хотя и достигала в отдельные годы 28,6%, но относительная численность не превышала 0.9 ос./100 л.-с. Оставшиеся два вида являлись второстепенными. По одной особи *S. minutissimus* было отловлено в 2017 г. и 2021 г., а *S. isodon* зарегистрирован в 2017 г. и 2019 г. (индекс доминирования 11.1 и 11.5, соответственно).

Белоберезово-лиственничный с примесью осины рододендроновый бруснично-осоковый лес (L_4). Пологий склон мелкосопочника северо-западной экспозиции. Древетой двухъярусный, первый ярус образован лиственницей Гме-

лина, второй — березой плосколистной и осинной. Кустарниковый ярус состоит из трех подъярусов с проективным покрытием 80%. Подлесок образован ольховником кустарниковым (*Duschekia fruticosa* (Rupr.) Pouzar), второй подъярус — рододендроном даурским (*Rhododendron dauricum* L.) и лещиной маньчжурской (*Corylus mandshurica* Maxim.), третий подъярус — рябинником рябинолистным, шиповником иглистым (*Rosa acicularis* Lindl.) и таволгой средней (*Spiraea media* Fr. Schmidt.). Доминанты травяно-кустарничкового яруса: осоки (*Carex ericetorum* Poll., *C. iljinii* V. Krecz.), брусника (*Vaccinium vitis-idaea* L.), голокучник иезский (*Gymnocarpium jessoense* (Koidz.) Koidz.), вейник бородачатый. Общее проективное покрытие травяно-кустарничковой растительностью 65%. Почва бурая лесная, мощность гумусового горизонта — 7 см.

При максимальном уровне общей численности землероек в этом фитоценозе было зарегистрировано минимальное количество видов. В 2020–2022 гг. *S. caecutiens* был единственным отлавливаемым здесь видом, в результате чего индекс доминирования этой бурозубки превысил 90% (табл. 2). *S. roboratus* и *S. isodon* являлись второстепенными видами, суммарная доля участия которых в фауне землероек составила 7,3%, причем оба вида были отловлены по одной особи на фазе высокой численности таксоцена в 2019 г. (8,9%, 0.6 ос./100 л.-с. и 2,2%, 0.1 ос./100 л.-с., соответственно).

Закустаренный, преимущественно таволгой иволистной, разнотравно-вейниковый луг (L_5). Пойма протоки р. Нора у основания распадка мелкосопочника. Кустарниковая растительность образована таволгой иволистной, рябинником рябинолистным, жимолостью голубой (*Lonicera caerulea* L.), шиповником иглистым, свидиной белой (*Swida alba* (L.) Opiz.) и малиной сахалинской. Проективное покрытие кустарниками — 70%. Травяной покров трехъярусный: первый подъярус образован вейником Лангсдорфа, второй — осокой Шмидта, смилациной даурской (*Smilacina*

davurica Fisch. et Mey.), хвощом луговым (*Equisetum pratense* L.), подмаренником северным (*Galium boreale* L.) и звездчаткой длиннолистной (*Stellaria longifolia* Muehl. ex Willd.), третий подъярус образован малиной арктической и седмичником европейским (*Trientalis europaea* L.). Общее проективное покрытие травяной растительностью 40%. Почва торфяно-глеевая. Мощность гумусового горизонта — 18 см, опада — 4 см.

В этом типе местообитаний отловлено шесть видов землероек. *S. caecutiens* являлся абсолютным доминантом, и, хотя этот вид не регистрировался в отловах в 2020–2021 гг., в остальные годы индекс его доминирования колебался в диапазоне 50,0–74,5%. Несмотря на выраженное доминирование, относительная численность этого вида не превышала 2,8 ос./100 л.-с., в среднем за период исследований составив 1,8 ос./100 л.-с. Субдоминантом был *S. isodon*, характеризовавшийся в данном фитоценозе как низким уровнем численности (0,2–2,0 ос./100 л.-с.), так и индексом доминирования (10,9–16,7%). Остальные виды являлись второстепенными. *S. roboratus* и *S. daphaenodon* демонстрировали сходные показатели численности и индекса доминирования (табл. 2), но первый вид отлавливался на этой учетной площадке только в 2017–2019 гг., а второй — в 2019–2022 гг. Средний индекс доминирования *S. minutissimus* составил 4,0%, но второстепенным этот вид был только в 2019 г. (3,9% при численности 0,1 ос./100 л.-с.), тогда как в 2017 г. при численности 0,2 ос./100 л.-с. достигал ранга субдоминанта (12,5%), а в 2018 г. и 2020–2022 гг. не отлавливался вовсе. Единственная особь *S. gracillimus* была поймана в 2021 г.

Лиственничник рододендроново-брусничный (L_6). Пологий склон восточной экспозиции в распадке мелкосопочника. Древостой двухъярусный, первый ярус образован лиственницей Гмелина, второй — березой плосколистной. Кустарниковый ярус состоит из трех подъярусов с проективным покрытием 30%. Первый подъярус образо-

ван ольховником кустарниковым (*Duschekia fruticosa* (Rupr.) Pouzar) и рододендроном даурским, второй подъярус — таволгой средней и рябинником рябинолистным, третий — шиповником даурским и смородиной редкоцветковой (*Ribes pauciflorum* Turcz. ex Pojark.). Доминанты травяно-кустарничкового яруса: брусника, вейник бородачатый, осока малоприцветниковая. Общее проективное покрытие: 85%. Почва бурая лесная. Мощность гумусового горизонта составляет 8 см, мощность опада — 1,5 см. У основания распадка расположен пихтарник с участием ели сибирской и березы плосколистной рябинниковый зеленомошно-папоротниково-мелкотравный. Первый ярус древостоя образован пихтой почкочешуйной (*Abies nephrolepis* (Trautv.) Maxim.) и елью сибирской (*Picea obovata* Ledeb.), второй ярус — березой плосколистной. Кустарниковый ярус образован кленом (*Acer ukurunduense* Trautv. et Mey), свидиной белой, рябинником рябинолистным и смородиной редкоцветковой. Доминанты травяно-кустарничкового яруса: орлячок сибирский (*Diplazium sibiricum* (Turch. ex G. Kunze) Kurata), голокучник иезский, кислица обыкновенная (*Oxalis acetosella* L.) и мителла голая (*Mitella nuda* L.). Почва бурая лесная. Мощность гумусового горизонта составляет 8 см, опада — 1,5 см.

В этом типе местообитаний из шести зарегистрированных видов все, кроме *S. caecutiens*, занимали положение второстепенных видов. Абсолютное доминирование *S. caecutiens* было ежегодным и индекс доминирования колебался от 74,1% до 100%, в среднем составив 80,3%. Среди остальных видов чуть большим обилием характеризовался *S. daphaenodon*, показатели относительной численности которого хотя и были невысоки, изменяясь в диапазоне 0,2–0,3 ос./100 л.-с., но особи этого вида отлавливались ежегодно в отличие от остальных второстепенных видов. *S. roboratus* и *S. isodon* были отловлены на этой площадке только в год высокой численности таксоцена землероек в 2019 г. и не регистрировались ни до, ни после.

S. minutissimus кроме 2019 г. была поймана также в год пика численности в 2022 г. (2,9%, 0.2 ос./100 л.-с.), а *S. gracillimus* — только в 2022 г. (8,6%, 0.5 ос./100 л.-с.).

**Лиственнично-белоберезовый с при-
месью пихты и ели закустаренный раз-
нотравно-вейниковый лес (L_7).** Пойма
левого берега р. Нора. Древостой двухъ-
ярусный, первый ярус образован березой
плосколистной и лиственницей Гмелина,
второй — пихтой почкочешуйной и елью
сибирской. Проективное покрытие кустар-
никового яруса 65% и состоит он из двух
подъярусов: первый образован жимоло-
стью голубой и рябинником рябинолист-
ным, второй — шиповником даурским,
смородиной редкоцветковой и таволгой
иволистной. Доминанты травяно-кустар-
ничкового яруса: вейник Лангсдорфа,
хвощ луговой, майник двулистный, осока
малоприцветниковая. Общее проективное
покрытие 85%. Почва бурая лесная с мощ-
ностью гумусового горизонта 8 см.

Абсолютным доминантом в этом типе
местообитаний являлся *S. caecutiens*, индекс
доминирования которого за период иссле-
дований составил 66.5%, при этом лишь на
фазе спада численности таксоцена земле-
роек в 2020 г. доля участия этого вида опу-
стилась до 23,1%. Численность *S. caecutiens*
изменялась в диапазоне 0.2–11.0 ос./100 л.-
с., в среднем составив 1.6 ос./100 л.-с. Ранг
субдоминанта занял только *S. daphaenodon*,
индекс доминирования которого колебался
от 12.5 до 30.8%, хотя численность никогда
не превышала 0.8 ос./100 л.-с. Остальные
виды относились к категории второсте-
пенных и отлавливались единично. Было
поймано по одной особи *S. isodon* в 2018 г.
и 2020 г., *S. roboratus* в 2019 г. и 2020 г. и
S. minutissimus в 2020–2022 гг., а также три
особи *S. gracillimus* в 2020 г.

Обсуждение

Был проведен сравнительный анализ
структуры таксоценов землероек в раз-
личных местообитаниях. На дендрограм-
ме (рис. 2) выборки объединяются на уров-
не межгруппового сходства 18%.

Заметно выделяются местообитания
L_1, L_2 и L_4. На L_1 отловлены все за-
регистрированные для заповедника виды
землероек, включая единственную особь
S. tundrensis. Максимальное видовое бо-
гатство и абсолютное доминирование од-
ного вида при слабой выраженности доли
участия двух субдоминантов отразилось
на значимости индексов разнообразия.
Индекс Симпсона, в большей степени ха-
рактеризующий сообщество по домини-
рующей группе, превысил 3.0, а индекс
Шеннона, характеризующий весь видовой
состав с учетом обилия редких видов, до-
стиг значения 1.4. Несмотря на отсутствие
одного вида в выборке, для L_2 значения
индексов разнообразия были сходны-
ми с таковыми для L_1, что обусловлено
значительно более равномерным распре-
делением видов: *S. isodon*, *S. roboratus* и
S. daphaenodon занимали здесь положение
субдоминантов на фоне невысокого ин-
декса доминирования *S. caecutiens* (табл.
3). На площадке L_4 было отловлено все-
го три вида, а *S. caecutiens* являлся моно-
доминантом (доля в отловах составила
более 80%), что отразилось на показателе
индекса Шеннона, статистически значимо
($t = 6.1-22.8$; $t_{st} = 1.97-1.99$ при $p < 0.05$) от-
личавшегося от аналогичных показателей
на всех остальных площадках, и выделе-
нии на дендрограмме в самостоятельную
ветку (рис. 2).

Общим для всех местообитаний явля-
лось наличие выраженного доминанта при
отсутствии содоминантов и относительно
выровненным участием всех остальных
видов, три из которых лишь незначи-
тельно превысили пороговый уровень в 10%
при суммировании данных за шесть лет
мониторинга.

Сходство выборок с учетных площадок
Антоновской и Мальцевской мониторин-
говых станций свидетельствует о том, что
таксоцены землероек структурно близки в
разных частях Норского заповедника. Из
отличий можно отметить только отсут-
ствие в отловах на Антоновской станции
S. tundrensis и повышенную долю участия

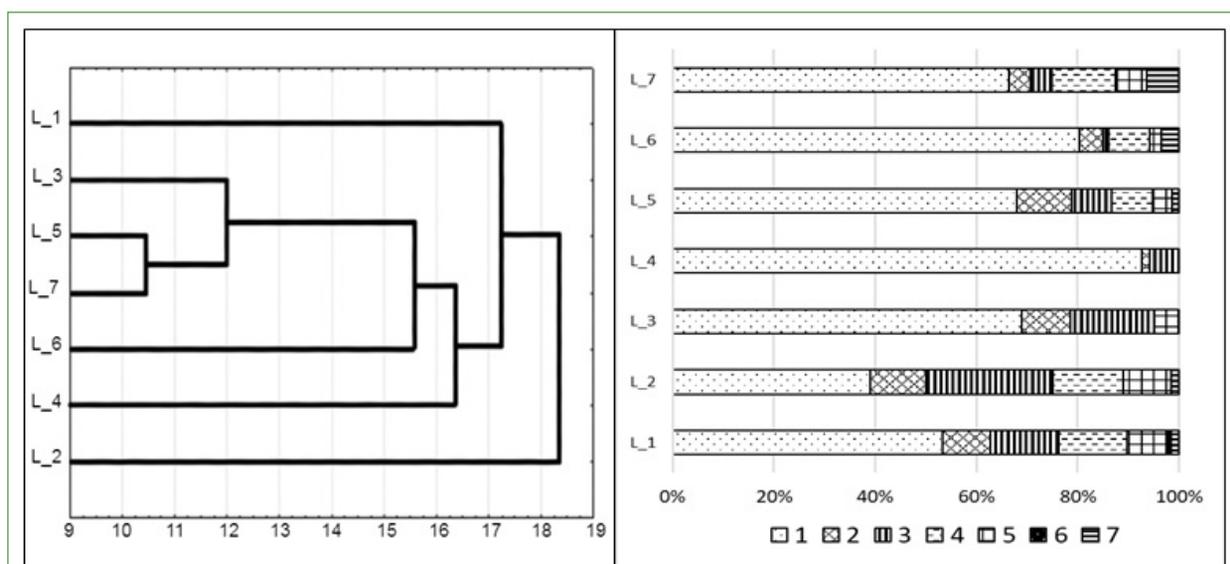


Рис. 2. Структура доминирования в таксоценах землероек (справа) и UPGMA дендрограмма сходства (слева) выборок, соответствующих основным типам местообитаний (L_1–L_7) землероек в Норском заповеднике по результатам мониторинга 2017–2022. Расшифровка кодов учетных площадок представлена на рис. 1. 1 — *S. caecutiens*, 2 — *S. roboratus*, 3 — *S. daphaenodon*, 4 — *S. isodon*, 5 — *S. minutissimus*, 6 — *S. gracillimus*, 7 — *S. tundrensis*

Fig. 2. Structure of dominance in shrew taxocenes (right) and UPGMA similarity dendrogram (left) of samples corresponding to the main types of habitats (L_1–L_7) of shrews in the Norsky Nature Reserve based on the results of monitoring in 2017–2022. The legend for accounting sites is given in Fig. 1. 1 — *S. caecutiens*, 2 — *S. roboratus*, 3 — *S. daphaenodon*, 4 — *S. isodon*, 5 — *S. minutissimus*, 6 — *S. gracillimus*, 7 — *S. tundrensis*

S. gracillimus, что может свидетельствовать об очаговом характере распространения этих не типичных для ландшафтов Верхнего Приамурья представителей неморальной и тундрово-степной фаунистических группировок, находящихся здесь на периферии своих ареалов. Характер распространения всех представителей древнетаежной фауны (*S. caecutiens*, *S. isodon* и *S. minutissimus*), а также *S. roboratus* — диффузный. Распределение другого представителя boreальной фауно-генетической группировки (*S. daphaenodon*) — мозаичный, так как этот вид в значительной степени тяготеет к местообитаниям открытого типа и в лесных фитоценозах встречается именно из-за высокой степени мозаичности биотопов по всей территории заповедника.

Анализ динамики таксоценов землероек был бы неполным без рассмотрения особенностей изменения их структуры по годам. Прежде всего для таксоценов ха-

рактерно наличие фаз депрессии (популяционный спад всех составляющих данное сообщество видов) и пика (одновременное увеличение численности всех видовых популяций). Насколько такая синхронизация связана с влиянием внешних факторов, не выяснено, но сходство структурных вариантов на разных фазах цикла подтверждает вывод о том, что, структура доминирования в таксоцене землероек не жестко скоррелирована с фазой его количественной динамики (Нестеренко и др. 2016). В Норском заповеднике в период депрессии (табл. 2) при неизменном доминировании *S. caecutiens* остальные виды либо исчезают из отловов, либо многократно снижают свою численность (до символических 0.02 ос./100 л.-с.). Однако в год пика происходит достигающий 30-кратной величины рост численности доминанта, тогда как численность всех остальных составляющих таксоцен видов остается на уровне,

достигнутом на фазе роста (табл. 2). Таким образом, наступление фазы депрессии обусловлено спадом численности всех видов, а фаза пика — только ростом численности доминанта. Популяционные пики субдоминантов приходятся на годы пониженного обилия *S. caecutiens*, соответствующего фазам спада или подъема численности всего таксоцена. Эта закономерность распространяется на *S. minutissimus*, но не касается *S. gracillimus*, динамика численности которого из-за очагового типа распространения носит независимый характер. Так, заметно повышенные показатели обилия и доли участия этого вида в фауне землероек в 2020 г. и 2022 г. (табл. 2) обусловлено исключительно локальным увеличением численности соответственно на L_7 и L_6 Антоновской станции.

Ранее было установлено, что в большинстве таксоценов землероек юга Дальнего Востока, включая островные территории (Нестеренко 1999; Нестеренко и др. 2016; Нестеренко, Локтионова 2017), формируется так называемая доминантная группа, включающая обычно три вида, причем численность одного вида часто находится в противофазе к интегральной численности парного сочетания двух других видов. Именно благодаря тому, что низкая численность одних видов компенсируется повышением плотности населения других, обеспечивается устойчивость таксоцена землероек в целом, и, соответственно, при монодоминировании сообщества землероек становятся наименее устойчивыми (Локтионова и др. 2016). Возможно, из-за наличия только одного постоянного доминанта в Норском заповеднике депрессии в сообществах землероек очень глубокие, а суммарная численность таксоценов не достигает значимых показателей, характерных для других районов Амурской области и юга Дальнего Востока в целом (Дарман 1990; Нестеренко 1999; Павлова 2012; Локтионова и др. 2016; Кадетова, Мельникова 2018 и др.)

Результатом проведенного анализа структурной динамики таксоценов земле-

роек явилось понимание того, что территория мониторинговой станции с несколькими учетными площадками сопоставима с территорией расселения землероек в ходе трансформации пространственной структуры их популяций, и, соответственно, все население бурозубок в зоне мониторинговой станции представляет собой единый таксоцен, формирующий зависимый от типа местообитаний континуум локальных группировок. При характерной для Норского заповедника высокой мозаичности ландшафта для такой группы млекопитающих, как землеройки, нельзя говорить о видовых биотопических группировках и имеет смысл оценивать и сравнивать суммированные данные по всем площадкам конкретной мониторинговой станции. В связи с этим следует расширить сеть учетных площадок на Антоновском стационаре и сократить ее на Мальцевском таким образом, чтобы площадки были сопоставимы по типу фитоценозов, а закладка площадок на новых мониторинговых станциях должна быть синхронизирована с уже существующими.

Заключение

Таксоцены землероек Норского заповедника состоят из семи видов, из которых лишь *S. caecutiens* и *S. roboratus* могут считаться фоновым. Доля участия в сообществах землероек первого вида составляет в среднем 66% и практически всегда превышает 50% в разных районах заповедника, а второй вид является субдоминантом с индексом доминирования 10,3%. Все остальные виды — второстепенные, суммарная доля участия которых в фауне землероек составляет менее 25%.

Представители древнетаежной фаунистической группировки (*S. caecutiens*, *S. isodon* и *S. minutissimus*), а также относящийся к бореальным элементам *S. roboratus* имеют диффузное распределение и встречаются во всех типах местообитаний. Другой представитель бореальной фауны (*S. daphaenodon*) заселяет территорию мозаично, с тяготением особей

этого вида к местообитаниям открытого типа, хотя из-за характерной для заповедника мозаичности ландшафтов может регистрироваться в самых разных фитоценозах. Распределение проникающих в заповедник по интразональным участкам *S. tundrensis* и *S. gracillimus* носит очаговый характер, что типично для видов на периферии своих ареалов.

Количественная динамика таксоценов землероек в Норском заповеднике носит циклический характер. На фазе депрессии отмечается синхронное снижение численности всех составляющих таксоцен видов, а фаза пика обусловлена резким увеличением численности единственного доминанта. Максимальные значения количественных показателей популяций остальных видов, кроме двух видов с очаговым

распределением, приходится на фазы спада или подъема численности всего таксоцена, соответствующих годам пониженной численности *S. caecutiens*.

Несмотря на разнообразие вариантов на уровне локальных группировок землероек в различных местообитаниях, структура таксоценов землероек в Норском заповеднике очень однотипна. При постоянном количественном преобладании *S. caecutiens*, который ежегодно и повсеместно является абсолютным доминантом, обилие и доля участия в таксоценах землероек остальных видов сохраняются на низком уровне, а депрессии численности становятся очень глубокими и происходят значительно чаще, чем в таксоценах землероек других регионов, где функционируют состоящее из нескольких видов доминантные группы.

Литература

- Антонов, А. И., Кадетова, А. А., Мельникова, Ю. А. и др. (2016) *Кадастр наземных позвоночных Хинганского заповедника и прилегающих территорий*. Благовещенск: [б. и.], 80 с.
- Баканов, А. И. (1987) *Количественная оценка доминирования в экологических сообществах*. Борок: Институт биологии внутренних вод им. И. Д. Папанина РАН, 46 с.
- Бромлей, Г. Ф., Костенко, В. А., Николаев, И. Г. и др. (1984) *Млекопитающие Зейского заповедника*. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 142 с.
- Дарман, Ю. А. (1990) *Млекопитающие Хинганского заповедника*. Благовещенск: АмурКНИИ ДВО АН СССР, 164 с.
- Дарман, Ю. А. (1998) Норский государственный природный заповедник первый маревый в Приамурье. *Вестник Дальневосточного отделения Российской академии наук*, № 4, с. 35–43.
- Зайцев, М. В., Войта, Л. Л., Шефтель, Б. И. (2014) *Млекопитающие фауны России и сопредельных территорий. Насекомоядные*. СПб.: Наука, 391 с.
- Кадетова, А. А. (2019) Разнообразие населения мелких млекопитающих Хинганского заповедника и прилегающих территорий. *Географический вестник*, № 4 (51), с. 129–143. <https://doi.org/10.17072/2079-7877-2019-4-129-143>
- Кадетова, А. А., Мельникова, Ю. А. (2018) Насекомоядные млекопитающие (Eulipotyphla) Хинганского заповедника. *Вестник ИргСХА*, № 84, с. 64–69.
- Локтионова, Е. Ю., Нестеренко, В. А., Бурковский, О. А. (2016) Структура доминирования в таксоценах землероек северного Сахалина. *Вестник Северо-Восточного научного центра ДВО РАН*, № 2. с. 93–99.
- Матюшкин, Е. Н. (1972) «Смешанность» териофауны Уссурийского края: ее общие черты, исторические корни и современные проявления в сообществах среднего Сихотэ-Алиня. В кн.: Е. В. Боруцкий (ред.). *Исследования по фауне Советского Союза (млекопитающие)*. М.: МГУ, с. 86–144.
- Нестеренко, В. А. (1999) *Насекомоядные юга Дальнего Востока и их сообщества*. Владивосток: Дальнаука, 173 с.
- Нестеренко, В. А., Локтионова, Е. Ю. (2017) Закономерности структурной динамики таксоценов землероек Сахалина. *Известия РАН. Серия биологическая*, № 4, с. 465–475. <https://doi.org/10.7868/S0002332917040087>
- Нестеренко, В. А., Локтионова, Е. Ю., Бурковский, О. А. (2016) Динамика структуры таксоцена землероек на юге о-ва Сахалин. *Сибирский экологический журнал*, т. 23, № 3, с. 333–342.
- Павлова, К. П. (2012) Изменения структуры сообществ бурозубок Зейского заповедника за время существования Зейского водохранилища. *Амурский зоологический журнал*, т. IV, № 3, с. 304–312. <https://doi.org/10.33910/1999-4079-2012-4-3-304-312>

- Черемкин, И. М., Нестеренко, В. А., Скидан, Д. А., Мудрак, Т. Н. (2022) Видовой состав и структура фауны землероек Норского заповедника. *Амурский зоологический журнал*, т. XIV, № 1, с. 112–122. <https://doi.org/10.33910/2686-9519-2022-14-1-112-122>
- Шефтель, Б. И. (2018) Методы учета численности мелких млекопитающих. *Russian Journal of Ecosystem Ecology*, т. 3, № 3. [Электронный ресурс]. URL: <https://www.doi.org/10.21685/2500-0578-2018-3-4> (дата обращения 14.07.2021).
- Ohdachi, S., Maekawa, K. (1990) Geographic distribution and relative abundance of four species of soricine shrews in Hokkaido, Japan. *Acta Theriologica*, vol. 35, no. 3-4, pp. 261–267.

References

- Antonov, A. I., Kadetova, A. A., Mel'nikova, Yu. A. et al. (2016) *Kadastr nazemnykh pozvonochnykh Khinganskogo zapovednika i prilegayushchikh territorij [Cadastr of terrestrial vertebrates of the Khingan Reserve and adjacent territories]*. Blagoveshchensk: [s. n.], 80 p. (In Russian)
- Bakanov, A. I. (1987) *Kolichestvennaya otsenka dominirovaniya v ekologicheskikh soobshchestvakh [Quantifying dominance in ecological communities]*. Borok: Papanin Institute of Biology of Inland Waters RAS Publ., 46 p. (In Russian)
- Bromlej, G. F., Kostenko, V. A., Nikolaev, I. G. et al. (1984) *Mlekopitayushchie Zejskogo zapovednika [Mammals of the Zeya Reserve]*. Vladivostok: Far Eastern Scientific Center of the USSR Academy of Sciences Publ., 142 p. (In Russian)
- Cheremkin, I. M., Nesterenko, V. A., Skidan, D. A., Mudrak, T. N. (2022) Vidovoj sostav i struktura fauny zemlerоек Norskogo zapovednika [Species composition and fauna structure of shrews in the Norsky Reserve]. *Amurskij zoologicheskij zhurnal — Amurian Zoological Journal*, vol. XIV, no. 1, pp. 112–122. <https://doi.org/10.33910/2686-9519-2022-14-1-112-122> (In Russian)
- Darman, Yu. A. (1990) *Mlekopitayushchie Khinganskogo zapovednika [Mammals of the Khingan Reserve]*. Blagoveshchensk: Amur Complex Research Institute of the Far Eastern Branch of the USSR Academy of Sciences Publ., 164 p. (In Russian)
- Darman, Yu. A. (1998) Norskij gosudarstvennyj prirodnyj zapovednik pervyj marevyj v Priamur'e [Norsk state natural reserve, the first haze in the Amur region]. *Vestnik Dal'nevostochnogo otdeleniya Rossijskoj akademii nauk*, no. 4, pp. 35–43. (In Russian)
- Kadetova, A. A. (2019) Raznoobrazie naseleniya melkikh mlekopitayushchikh Khinganskogo zapovednika i prilegayushchikh territorij [The diversity of small mammal population of The Khingansky state nature reserve and the adjacent territories]. *Geograficheskij vestnik — Geographic Bulletin*, no. 4 (51), pp. 129–143. <https://doi.org/10.17072/2079-7877-2019-4-129-143> (In Russian)
- Kadetova, A. A., Mel'nikova, Yu. A. (2018) Nasekomoyadnye mlekopitayushchie (Eulipotyphla) Khinganskogo zapovednika [Insectivorous mammals (Eulipotyphla) of the Khingan Nature Reserve]. *Vestnik Irkutskoj gosudarstvennoj sel'skokhozyajstvennoj akademii*, no. 84, pp. 64–69. (In Russian)
- Loktionova, E. Yu., Nesterenko, V. A., Burkovsky, O. A. (2016) Struktura dominirovaniya v taksotsenakh zemlerоек severnogo Sakhalina [Dominance structure in shrew taxocenes of Northern Sakhalin]. *Vestnik Severo-Vostochnogo nauchnogo tsentra DVO RAN — Bulletin of the North-East Scientific Center, Russia Academy of Sciences Far East Branch*, no. 2, pp. 93–99. (In Russian)
- Matyushkin, E. N. (1972) “Smeshannost” teriofauny Ussurijskogo kraja: ee obshchie cherty, istoricheskie korni i sovremennye proyavleniya v soobshchestvakh srednego Sikhote-Alinya [“Mixing” of the theriofauna of the Ussuri region: its common features, historical roots and modern manifestations in the communities of the middle Sikhote-Alin]. In: E. V. Borutskij (ed.). *Issledovaniya po faune Sovetskogo Soyuz (mlekopitayushchie) [Research on the fauna of the Soviet Union (mammals)]*. Moscow: Lomonosov Moscow State University Publ., pp. 86–144. (In Russian)
- Nesterenko, V. A. (1999) *Nasekomoyadnye yuga Dal'nego Vostoka i ikh soobshchestva [Insectivores of the south of the Far East and their communities]*. Vladivostok: Dal'nauka Publ., 173 p. (In Russian)
- Nesterenko, V. A., Loktionova, E. Yu. (2017) Zakonomernosti strukturnoj dinamiki taksotsenov zemlerоек Sakhalina [Regularities of the structural dynamics of taxocenes of Sakhalin shrews]. *Izvestiya Rossijskoj akademii nauk. Seriya Biologicheskaya*, no. 4, pp. 465–475. <https://doi.org/10.7868/S0002332917040087> (In Russian)
- Nesterenko, V. A., Loktionova, E. Yu., Burkovsky, O. A. (2016) Dinamika struktury taksotsena zemlerоек na yuge o-va Sakhalin [Dynamics of shrew taxocene structure in Southern of Sakhalin]. *Sibirskij ekologicheskij zhurnal*, vol. 23, no. 3, pp. 333–342. (In Russian)
- Ohdachi, S., Maekawa, K. (1990) Geographic distribution and relative abundance of four species of soricine shrews in Hokkaido, Japan. *Acta Theriologica*, vol. 35, no. 3-4, pp. 261–267. (In English)

- Pavlova, K. P. (2012) Izmeneniya struktury soobshchestv burozubok Zejskogo zapovednika za vremya sushchestvovaniya Zejskogo vodokhranilishcha [Changes in the structure of shrew communities in the Zeya Reserve during the existence of the Zeya Reservoir]. *Amurskij zoologicheskij zhurnal — Amurian Zoological Journal*, vol. IV, no. 3, pp. 304–312. <https://doi.org/10.33910/1999-4079-2012-4-3-304-312> (In Russian)
- Sheftel, B. I. (2018) Metody ucheta chislennosti melkikh mlekopitayushchikh [Methods for estimating the abundance of small mammals]. *Russian Journal of Ecosystem Ecology*, vol. 3, no. 3. [Online]. Available at: <https://www.doi.org/10.21685/2500-0578-2018-3-4> (accessed 14.07.2021). (In Russian)
- Zaitsev, M. V., Voita, L. L., Sheftel, B. I. (2014) *Mlekoopitayushchie fauny Rossii i sopredel'nykh territorij. Nasekomojadnye [The mammals of Russia and adjacent territories. Lipotyphlans]*. Saint Petersburg: Nauka Publ., 391 p. (In Russian)

Для цитирования: Скидан, Д. А., Нестеренко, В. А., Черемкин, И. М. (2023) Структура и динамика таксоценов землероек в различных местообитаниях Норского заповедника. *Амурский зоологический журнал*, т. XV, № 2, с. 385–400. <https://www.doi.org/10.33910/2686-9519-2023-15-2-385-400>

Получена 24 апреля 2023; прошла рецензирование 3 мая 2023; принята 4 мая 2023.

For citation: Skidan, D. A., Nesterenko, V. A., Cheremkin, I. M. (2023) Structure and dynamics of the taxocenes of shrews in different habitats of the Norsky nature reserve. *Amurian Zoological Journal*, vol. XV, no. 2, pp. 385–400. <https://www.doi.org/10.33910/2686-9519-2023-15-2-385-400>

Received 24 April 2023; reviewed 3 May 2023; accepted 4 May 2023.