

Динамика структуры таксоцены землероек на юге о-ва Сахалин

В. А. НЕСТЕРЕНКО¹, Е. Ю. ЛОКТИОНОВА¹, О. А. БУРКОВСКИЙ²

¹ Биолого-почвенный институт ДВО РАН
690022, Владивосток, просп. 100-летия Владивостока, 159
E-mail: vanester@mail.ru

² Дальневосточный федеральный университет
690000, Владивосток, Океанский просп., 37

Статья поступила 13.09.15

Принята к печати 16.11.15

АННОТАЦИЯ

На основе результатов изучения модельного таксоцены землероек на южном Сахалине в 2008–2014 гг. выявлен полный цикл трансформации его структуры. Показано, что в сообществах землероек Сахалина отсутствуют факультативные и облигатные доминанты, а ежегодно формируется комбинация из фоновых видов доминантная группа. Существует два основных паттерна структуры таксоцены: с доминированием когтистой бурозубки при пониженной численности других видов (монодоминантный тип) и такой, когда при снижении численности когтистой бурозубки содоминантом выступает один из фоновых видов (полидоминантный тип). Установлено, что иерархия доминирования в таксоцене не жестко скоррелирована с фазой его количественной динамики.

Ключевые слова: *Sorex*, Soricidae, землеройки, таксоцен, сообщество, Сахалин.

Землеройки (Soricidae) являются многочисленной и широко распространенной группой отряда землеройкообразных (Soricomorpha). Несмотря на то, что различные виды этой древней примитивной группы млекопитающих не только очень схожи по размерам, морфологии, экологии и поведению, они повсеместно синтопически обитают в составе многовидовых сообществ, т. е. группы видов, сходным образом эксплуатирующих общий тип ресурсов и взаимодействующих между собой значительно сильнее, чем с остальными видами сообщества. При всем пугающем многообразии названий таких структур их

можно сгруппировать в два типа: гильдии, составленные видами без учета систематического положения, и формирующиеся из близкородственных видов таксоцены [Chodorowski, 1959; Николаев, 1977; Нестеренко, 1999]. Отрицание реальности таксоценов [Жерихин, 1994] в значительной степени связано с бытующим формальным подходом к исследованиям, при котором изучаются произвольно редуцированные блоки системы, представляющие собой только относящиеся к определенному отряду или семейству списки видов, которым без всякого анализа придают неадекватное ценотическое толкование.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

По сути речь идет об удобных для обработки субъективно выделенных выборках. Однако если понимать под таксоценом исторически связанную с определенным типом биоценозов надвидовую биосистему, в которой каждая видовая популяция является частью многовидового сообщества, функционирующего в данных экосистемах как единое целое [Нестеренко, 1999], он становится вполне операциональным понятием [Хлебович, 2012]. Таксоценологический подход в изучении сложных сообществ может стать самым продуктивным, так как общий анализ сообщества, включающего все организмы от простейших до высших растений и млекопитающих, крайне затруднителен, если вообще практически возможен, тогда как рассмотрение его по отдельным корректно выделенным фрагментам вполне реален [Васильев и др., 2010]. Направление исследований, когда в качестве объекта выступают не отдельные виды и их искусственные компоновки, но целые многовидовые сообщества, остается слабо разработанным, а именно при изучении гильдий и таксоценов можно ожидать прорыва в выявлении принципов организации и функционирования биотических сообществ в целом.

Многолетним исследованиям динамики сообществ землероек в Азии посвящено не так много работ [Sheftel, 1989; Докучаев, 1990; Нестеренко, 1999; Сергеев и др., 2001; Виноградов, 2012; Литвинов и др., 2015; и др.]. Предложено несколько объяснений феномена сосуществования экологически близких видов землероек [Охотина, 1974; Churchfield, Sheftel, 1994; Churchfield et al., 1999; Нестеренко, 1999; Сергеев, 2003; и др.], но единого мнения о принципах формирования, организации и функционирования таксоценов насекомоядных, в которые иногда входит до девяти видов [Churchfield, 1990], до сих пор нет. Исследование таких структур у землероек лимитируется не только сложностью изучения группы, но и недостатком долгосрочных исследований конкретных сообществ. Цель настоящей работы – выявление закономерностей трансформации и основных паттернов структуры модельного таксоценоза землероек на основе данных многолетнего мониторинга сообществ мелких млекопитающих южной части о-ва Сахалин.

Сбор материала осуществлялся в 2008–2014 гг. в южной части о-ва Сахалин (рис. 1, б), характеризующейся типичным для острова климатом, формирующимся под влиянием муссонов и системы морских течений. Мониторинговый участок закладывался восточнее г. Корсаков, где средняя дневная температура августа составляет +20 °С, средняя ночная температура января – –12 °С; годовая сумма осадков превышает 800 мм; образование устойчивого снежного покрова высотой до 50 см происходит в ноябре и сохраняется 140–160 дней.

В пределах мониторингового участка площадью около 10 км² заложено 6 станций, удаленных друг от друга на расстояние от 0,5 до 6 км (см. рис. 1, а).

Коренная растительность в виде фрагментарных участков темнохвойных лесов сохранилась только на севере мониторингового участка, а основную его площадь занимают разновозрастные посадки лиственницы и возобновления хвойных и лиственных пород. По водотокам встречаются пойменные растительные группировки с доминированием ольхи и ивы. Все учетные станции заложены в лесном типе растительности (табл. 1).

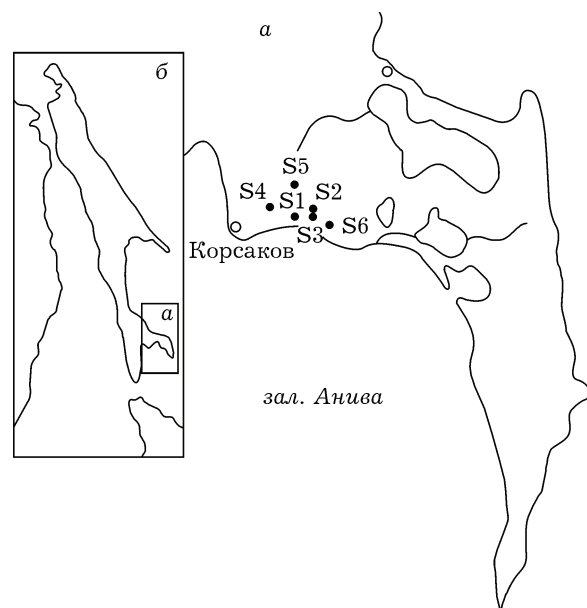


Рис. 1. Размещение учетных станций (S1–S6) в зоне мониторинга (а) на о-ве Сахалин (б)

Характеристика учетных станций и количество ограбанных за период 2008–2014 гг. ловушко-суток

Станция	Координаты, с. ш., в. д.	Тип растительности	Количество ловушко-суток						
			19.07.2008*	23.07.2009	28.07.2010	02.08.2011	02.08.2012	01.08.2013	11.08.2014
S1	46°38'07", 142°53'12"	Старые посадки лиственных	180	240	360	330	180	330	180
S2	46°38'01", 142°55'52"	Елово-пихтово-лиственный лес	180	240	360	390	180	330	180
S3	46°37'43", 142°56'06"	Темнохвойный лес	180	240	320	360	180	330	180
S4	46°39'42", 142°50'43"	Старые посадки лиственных	180	180	320	240	180	300	180
S5	46°41'28", 142°54'49"	Смешанный лес с преобладанием ели и пихты	180	240	280	210	180	330	180
S6	46°36'52", 142°59'53"	Темнохвойный лес	180	240	280	360	180	360	180

*Дата установки ловчей линии.

Учет землероек осуществлялся методом отлова их ловчими конусами в ловчих заборчиках по общепринятой методике [Охотина, Костенко, 1974; Карасева и др., 2008]. На каждой станции устанавливались полиэтиленовые заборчики длиной 75 м, а ловчие конусы (диаметром 15 см и высотой 50 см) вкапывались через 5 м на 3–5 см ниже уровня земли и на 10 см заполнялись водой. Ловчие линии проверялись каждое утро. Ежегодно на каждой станции обрабатывалось не менее 180 ловушко-суток (л.-с.).

Суммарно за период исследований обработано 10419 л.-с. и отловлено 2226 особей землероек пяти видов. Данные по отловам бурозубок пересчитывались на 100 конусов, и относительная численность для каждого вида выражалась в особях на 100 л.-с. (ос./100 л.-с.).

Анализ структуры таксоценов землероек осуществлялся с учетом количества видов, их относительной численности и структуры доминирования. При всей запутанности терминологии и многообразии шкал доминирования [Баканов, 1987] мы использовали следующую классификацию: абсолютный доминант – более 50 %, доминант – 30–49 %, субдоминант – 10–29 %, второстепенный – менее 10 %. Для характеристики таксоценов землероек и при сравнении его структурных вариантов использованы представляющие собой математические выражения зависимости между числом видов и их значимостью – индексы Шеннона (H) и Симпсона (I). Расчет индексов разнообразия проводился с помощью программ Species Diversity & Richness 2.5. С целью проверки корректности использования для межгодового сравнения суммированных данных по отловам на разных станциях проведена проверка выборок на однородность по соотношению численности составляющих сообщество видов землероек с использованием G -критерия [Животовский, 1991]. В остальных случаях использовались пакеты программы Statistica 10.0.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Землеройки Сахалина и видовая структура модельного таксоценов. Первые сведения по насекомоядным Сахалина приведены в работах А. М. Никольского [1889] и О. То-

маса [Thomas, 1907]. Таксономические списки землероек острова появились в публикациях японских териологов, занимавшихся исследованиями млекопитающих Сахалина до 1945 г. [Kuroda, 1928; Kawauchi, 1930; Kishida, 1930; Inukai, 1943], а первая обобщающая сводка по землеройкам региона принадлежит С. У. Строганову [1957]. С 1960-х гг. появились работы Н. Ф. Реймерса с соавт. [1966, 1968, 1970], Г. А. Воронова [1969], М. В. Охотиной [1977, 1984] и Х. Абе [Abe, 1967; Abe et al., 1996], которые существенно дополнили имеющиеся сведения по биологии и экологии этой группы животных на о-ве Сахалин. Все опубликованные данные обобщены в монографиях Б. С. Юдина [1989] и В. А. Нестеренко [1999].

Список землероек Сахалина включает семь видов: кутора обыкновенная *Neomys fodiens* (Pennant, 1771) и шесть представителей рода *Sorex* (*Sorex*) – бурозубка когтистая *S. unguiculatus* Dobson, 1890, бурозубка тонконосая *S. gracillimus* Thomas, 1907, бурозубка средняя *S. caecutiens* Laxmann, 1788, бурозубка равнозубая *S. isodon* Turov, 1924, бурозубка крошечная *S. minutissimus* Zimmermann, 1780 и бурозубка крупнозубая *S. daphaenodon* Thomas, 1907.

Модельный таксоцен на юге о-ва Сахалин включает пять видов. Равнозубая бурозубка, регистрируемая преимущественно в центральной части острова [Охотина, 1977; Нестеренко, 1999], исключена из состава сообщества землероек, так как ни разу не отловлена в районе исследований. Формально являясь близкородственным для бурозубок видом, кутора (за период исследований отловлено 3 особи), по нашему мнению, не может рассматриваться как элемент таксоцена землероек в силу ярко выраженной экологической специфики [Добросельский, 1965; Нестеренко, 1999].

Анализ выборок. На участке мониторинга, охватывающем территорию, сопоставимую с территорией расселения землероек при ежегодной трансформации пространственной структуры их популяций, все население бурозубок несомненно представляет собой единый таксоцен, формирующий зависимый от градиента среды (главным образом от типа местообитаний) континуум

локальных группировок. Однако исходя из того, что каждая проба (результатирующие данные отловов на станции) есть случайная выборка из таксоцена, а соотношение видов в пробе отражает их реальное соотношение в природе, анализ структуры локальных группировок может быть полезным для понимания процессов, происходящих в ходе трансформации структуры всего таксоцена в целом.

Сравнение выборок ($n = 42$) демонстрирует их относительную однородность в рамках каждого года (рис. 2). Статистически значимых различий не обнаружено ни при парном сравнении выборок с разных станций ($G = 0,001-8,243$; $df = 4$; $\chi^2_{\text{крит}} = 9,49$ при $p < 0,05$), ни при проверке на однородность всей совокупности выборок (максимальное значение $G = 22,741$; $df = 20$; $\chi^2_{\text{крит}} = 31,41$ при $p < 0,05$).

Сходство данных по некоторым станциям в разные годы, отразившееся на перестановках в кластерах, связано преимущественно со степенью участия в фауне крошечной и крупнозубой бурозубок. Однако отсутствие второстепенных видов в выборке означает не их элиминацию из сообщества, а только то, что они не пойманы на данной станции в период отлова.

Заметные межгодовые различия выявляются только для 2012 г., единственного за весь период мониторинга, когда на фоне пика численности всех составляющих таксоцен видов бурозубок и беспрецедентно высокого уровня численности второстепенных видов повсеместно количественно преобладала средняя бурозубка.

Анализ структурных вариантов 42 выборок показал, что когтистая бурозубка в 38 случаях являлась доминантом, причем в 68,4 % из них – абсолютным доминантом. Всего трижды этот вид выступал субдоминантом, а один раз даже оказался второстепенным (на S5 в 2011 г.). При этом в 15 случаях содоминантом когтистой бурозубки являлась средняя бурозубка и 11 раз – тонконосая бурозубка.

Роль средней и тонконосой бурозубок в структуре доминирования оказалась очень сходной. Средняя бурозубка доминировала в 15 выборках, в 14 являлась субдоминантом

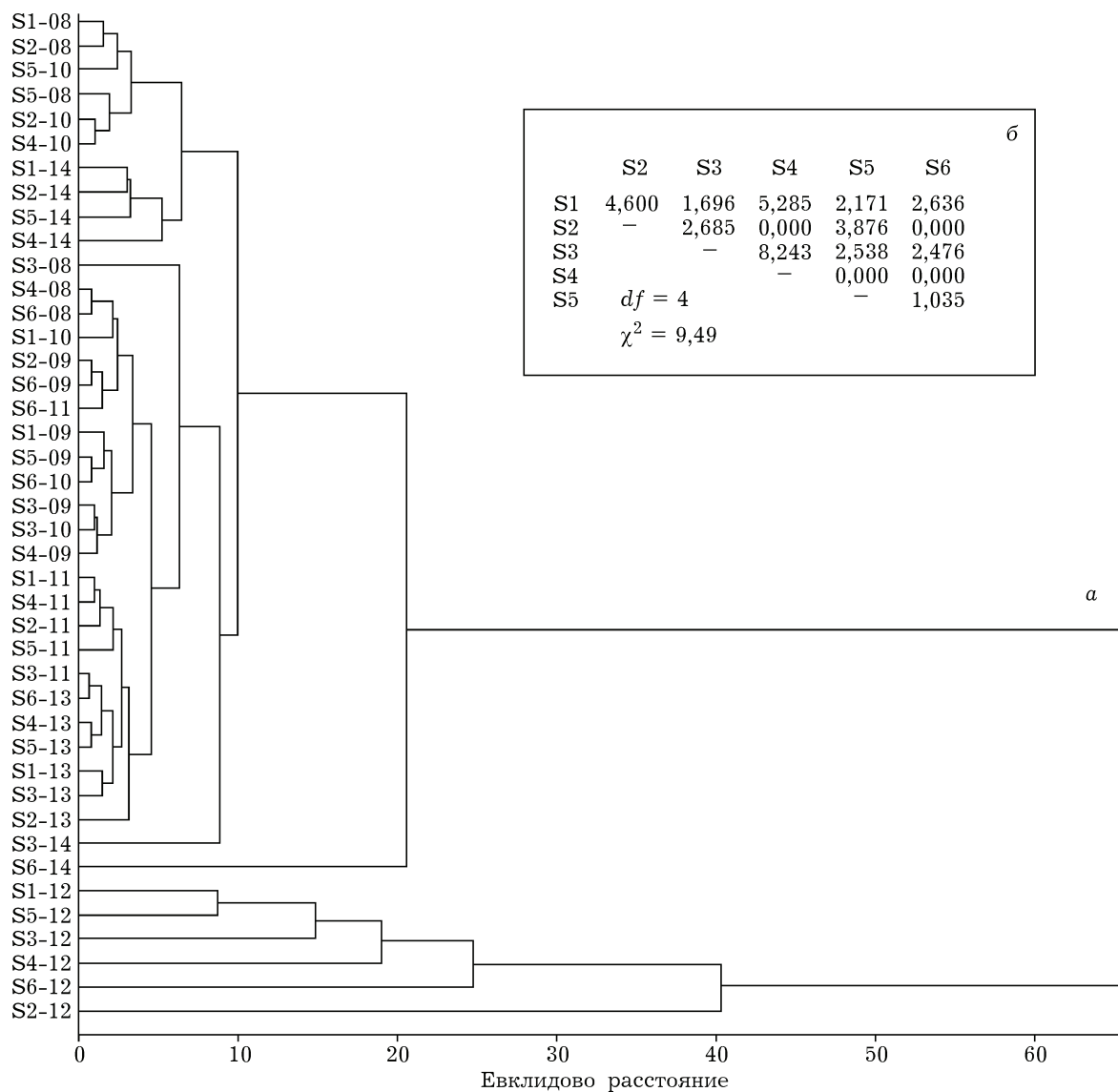


Рис. 2. UPGMA дендрограмма (а) сходства структуры 42 выборок землероек на станциях S1–S6 за 2008–2014 гг. (S1-08–S6-14) и матрица сравнения выборок 2012 г. по критерию χ^2 (б)

и в 13 – второстепенным видом, а для тонконосой бурозубки это соотношение составило 11, 14 и 17 соответственно. Однако в отличие от средней бурозубки, которая доминировала в выборках землероек как в годы пика численности, так и в год пониженной численности бурозубок, тонконосая бурозубка становилась доминантом не за счет увеличения своей популяционной численности, а исполняла роль доминанта только в условиях снижения численности двух других видов фоновой группы. Это хорошо заметно при сравнении количественных показателей 2010–2011 и 2012–2013 гг. (табл. 2).

Отметим, что из 42 анализируемых выборок только один раз зарегистрировано содоминирование средней и тонконосой бурозубок (на S5 в 2011 г.), причем это обуславливалось отсутствием в отловах на этой станции когтистой бурозубки. В большинстве случаев роль этих видов в структуре доминирования носила противофазный характер.

Динамика структуры таксоцена землероек. Динамика структуры таксоцена землероек за период 2008–2014 гг. выглядела следующим образом.

В 2008 г. при общей численности землероек 12,3 ос./100 л.-с. структура их таксоцена

Т а б л и ц а 2

Доля участия в выборке (%) и относительная численность (в скобках) пяти видов бурозубок на станции S1 в 2008–2014 гг.

Вид бурозубки	2008 <i>n</i> = 25/12,3*	2009 <i>n</i> = 24/7,6	2010 <i>n</i> = 41/13,6	2011 <i>n</i> = 51/6,0	2012 <i>n</i> = 209/120,5	2013 <i>n</i> = 6/3,0	2014 <i>n</i> = 41/23,6
Когтистая	75 (10,0)	50 (5,0)	58,6 (6,3)	33,3 (1,5)	32,5 (37,8)	16,6 (0,3)	68,3 (15,6)
Средняя	20 (2,8)	41,7 (4,2)	26,8 (3,1)	6,7 (0,3)	42,6 (49,4)	0	9,8 (2,2)
Тонконосая	0	8,3 (0,8)	14,6 (1,7)	60,0 (2,7)	22,5 (26,1)	83,3 (1,5)	19,5 (4,4)
Крошечная	8 (1,1)	0	0	0	1,4 (1,1)	0	2,4 (0,6)
Крупнозубая	0	0	0	0	1,0 (1,1)	0	0

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

являлась однодоминантной, т. е. повсеместно абсолютным доминантом выступала когтистая бурозубка, относительная численность которой в среднем составила 8,8 ос./100 л.-с., а доленое участие в фауне землероек – 71,4 %. На разных станциях структура выборок оказалась довольно однородной: уловистость когтистой бурозубки колебалась в диапазоне 5,0–12,2 %, средней – 1,7–7,2 %. Тонконосая бурозубка занимала положение второстепенного вида (табл. 3), и ее численность оказалась ниже, чем у крошечной бурозубки. Единственная особь тонконосой бурозубки отловлена в посадках лиственницы на станции S1, а обе особи крошечной бурозубки – в смешанном хвойном лесу на станции S2.

В 2009 г. произошла структурная перестройка таксоцены землероек, обусловленная ростом численности средней бурозубки на фоне общего снижения численности бурозубки когтистой. Из однодоминантного сообщество

трансформировалось в двухдоминантное. При общей численности землероек 7,6 ос./100 л.-с. когтистая бурозубка, формально оставшись абсолютным доминантом, в выборках с трех станций из шести выступала только доминантом (доля участия в фауне 37,5–49,9 %), парным со средней бурозубкой, а на станции S4 (2,2 и 2,9 ос./100 л.-с. соответственно) в иерархии доминирования даже ей уступала. Тонконосая бурозубка по-прежнему являлась второстепенным видом, а крошечная и крупнозубая бурозубки не отловлены вовсе.

В 2010 г. на фоне общего роста численности землероек, достигшего показателя 13,6 ос./100 л.-с., когтистая бурозубка с высокой долей участия (от 52,9 до 74,3 % в разных выборках) преобладала на всех станциях, кроме S6. Если в 2009 г. перестройка структуры таксоцены землероек обуславливалась ростом численности средней бурозубки при общем снижении численности когтис-

Т а б л и ц а 3

Относительная численность (ос./100 л.-с.), соотношение видов (в скобках, %) и индексы видового разнообразия модельного таксоцены землероек на юге о-ва Сахалин в 2008–2014 гг.

Вид бурозубки	2008 <i>n</i> = 133	2009 <i>n</i> = 106	2010 <i>n</i> = 262	2011 <i>n</i> = 112	2012 <i>n</i> = 1300	2013 <i>n</i> = 58	2014 <i>n</i> = 255
Когтистая	8,8 (71,4)	4,1 (52,8)	8,9 (64,9)	2,4 (40,2)	43,1 (35,9)	1,9 (65,6)	13,3 (56,5)
Средняя	3,2 (26,3)	3,1 (40,6)	3,5 (25,9)	0,9 (14,2)	49,6 (41,2)	0,05 (1,7)	1,4 (5,9)
Тонконосая	0,1 (0,8)	0,5 (6,6)	1,2 (8,8)	2,6 (43,8)	26,3 (21,8)	0,9 (31,0)	7,9 (33,3)
Крошечная	0,2 (1,5)	0	0,1 (0,4)	0,1 (0,9)	0,5 (0,4)	0,05 (1,7)	0,8 (3,5)
Крупнозубая	0	0	0	0,1 (0,9)	0,8 (0,7)	0	0,2 (0,8)
<i>H</i>	0,6915	0,8826	0,8656	1,0903	1,1212	0,7802	1,0116
<i>I</i>	1,7344	2,2585	2,0236	2,7192	2,892	1,9311	2,3119

П р и м е ч а н и е. Жирным шрифтом выделены доминанты, обычным – субдоминанты, курсивом – второстепенные виды.

той бурозубки, то в 2010 г. при возвращении показателей численности когтистой и средней бурозубок к уровню 2008 г., численность тонконосой бурозубки не только не сократилась, но даже несколько увеличилась, а на станции S6 впервые сформировался такой структурный вариант, когда этот вид выступал субдоминантом (13,1 %).

В 2011 г. произошло принципиальное изменение структуры таксоцены землероек в целом. Поддержание общего уровня численности бурозубок в сообществе обеспечивалось тонконосой бурозубкой, ставшей доминантом в большинстве местообитаний, что обусловлено резким снижением численности когтистой бурозубки, а также популяционной депрессией средней бурозубки. При общей численности землероек 6,0 ос./100 л.-с. однодоминантная структура зарегистрирована только в выборках со станций S6 и S4, однако в первом случае доминантом выступала когтистая бурозубка, во втором – тонконосная. На остальных станциях структура оказалась двухдоминантной, причем на S1, S2 и S5 численно преобладающим доминантом выступала тонконосная бурозубка, и только на S3 она, оставаясь доминантом, количественно уступала когтистой бурозубке. Особое место занимала выборка со станции S5, структурного аналога которой не встречалось ранее: двухвидовое и двухдоминантное по типу, но содоминантом численно преобладающей тонконосой бурозубки оказалась средняя, тогда как когтистая бурозубка отсутствовала вовсе.

В 2012 г. перестройка структуры таксоцены землероек обуславливалась в основном ростом численности всех видов. Однако, несмотря на различия в общей численности землероек, достигшей 120,5 ос./100 л.-с., иерархия доминирования в сообществах среди фоновых видов оказалась близкой к таковой 2009 г. Отметим, что если в 2009 г. из-за отсутствия в отловах второстепенных видов выборки были двух- и трехвидовыми, то в 2012 г. трехвидовая структура зарегистрирована только на станции S4, а на станциях S1, S3 и S6 она оказалась пятивидовой. В отличие от 2009–2010 гг., когда доминировала когтистая бурозубка, и 2011 г., когда поддержание общего уровня численности землероек в таксоцене обеспечивалось тонконосой бу-

розубкой, в 2012 г. роль доминанта взяла на себя средняя бурозубка. Несмотря на сходство индексов Шеннона и Симпсона, не чувствительных к тому, какой именно вид является доминирующим, а какой второстепенным, в 2012 г. структура таксоцены землероек отличалась от таковой в 2011 г. прежде всего тем, что доминантом, совместно с когтистой бурозубкой, в 2011 г. выступала тонконосная, а в 2012 г. – средняя бурозубка.

В 2013 г., характеризовавшимся резким снижением общей численности землероек до 3 ос./100 л.-с. при выраженной депрессии численности средней бурозубки (отловлена единственная особь), видовая структура на всех станциях оказалась довольно сходной. Для станций S3, S4 и S5 она являлась однодоминантной, когда когтистая бурозубка выступала абсолютным доминантом, причем доля этого вида в фауне землероек в среднем составила 65,5 %, достигая в некоторых местообитаниях 100 % (S3). На станциях S2 и S6 при абсолютном доминировании когтистой бурозубки структура была двухдоминантной, причем в роли содоминанта выступала тонконосная бурозубка (с равной в обоих случаях долей участия 36,4 %). Единственной станцией, где когтистая бурозубка уступила тонконосой по доминированию (16,6 и 83,3 % соответственно), явилась S1.

В 2014 г. на фоне восьмикратного увеличения численности землероек (23,6 ос./100 л.-с.), видовая структура выборок на всех станциях оказалась сходной, являясь однодоминантной, т. е. абсолютным доминантом выступала когтистая бурозубка, доля которой в фауне землероек в среднем составила 56,5 % с максимумом на S1 (58,3 %). На станции S6 при абсолютном доминировании когтистой бурозубки структура являлась двухдоминантной, причем в роли содоминанта выступала тонконосная бурозубка (42,0 %). Единственной станцией, где когтистая бурозубка уступила тонконосой по доминированию (36,6 и 53,3 % соответственно), стала S3. Несмотря на то, что в 2013 г. наблюдалась депрессия большинства составляющих таксоцены видов бурозубок, а в 2014 г. зарегистрирована фаза роста численности, структура доминирования в сообществе почти полностью повторилась.

Как видно из табл. 3, в 2008–2010 гг. степень выравненности видового состава повсеместно была невысокой, о чем свидетельствуют значения индексов Шеннона и Симпсона. Формирование численности населения всего таксоцена землероек происходило преимущественно за счет изменения роли содоминантов. Статистически значимые отличия по индексу Шеннона между 2008 г. и 2009–2010 гг. ($t = 4,96$; $t_{st} = 1,97$ при $p < 0,05$) обусловлены более высокой концентрацией доминирования когтистой бурозубки на фоне депрессии тонконосой бурозубки. Хотя в 2010 г. структура таксоцена землероек оказалась ближе к таковой в 2008 г. со сходными показателями численности когтистой бурозубки, индексы Шеннона и Симпсона указывают скорее на сходство с 2009 г. Это не является противоречием, но, напротив, наглядно подтверждает, что видовая выравненность в сообществах может достигаться различными способами. Хотя формирование численности в 2010 г. происходило, как и в 2008 г., преимущественно за счет доминирующего вида, но из-за усиления роли второстепенного вида несколько увеличивается и показатель выравненности.

В 2011–2012 гг. структура сообщества стала более равномерной: индекс Симпсона суммарно не опускался ниже значения 2,7. Важную роль в этом сыграло, во-первых, появление в отловах 2011–2012 гг. крупнозубой бурозубки, во-вторых, одновременное снижение численности когтистой и средней бурозубок в 2011 г. и равномерное увеличение в 2012 г. Статистически значимые отличия при анализе показателей индекса Шеннона 2013 г. по сравнению с 2011–2012 гг. и 2014 г. ($t = 2,83$ – $3,76$; $t_{st} = 1,9$ при $p < 0,05$) обнаружено сходство их с таковыми 2008–2010 гг. ($t = 1,0$; $t_{st} = 1,9$ при $p < 0,05$), что обусловлено смещением степени доминирования в пользу когтистой бурозубки при отсутствии в отловах крупнозубой бурозубки на фоне общей пониженной численности землероек.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Исследованиями охвачен, по-видимому, полный цикл трансформации таксоцена землероек, в котором отражены все основные

варианты структуры доминирования фоновых видов. Несмотря на довольно большое разнообразие вариантов структуры, проявляющихся на уровне локальных группировок, в целом для таксоцена землероек исследуемого района зарегистрировано два основных типа структурной трансформации: 1) 2008–2010 гг. и 2013–2014 гг. с доминированием когтистой бурозубки и 2) 2011–2012 гг., когда когтистая бурозубка выступала только содоминантом тонконосой или средней бурозубкам. Таким образом, выделено два паттерна структуры таксоцена землероек: 1) с доминированием когтистой бурозубки на фоне пониженной численности других фоновых видов и при отсутствии в отловах одного или двух второстепенных видов (монодоминантный тип); 2) на фоне понижения плотности населения когтистой бурозубки ее содоминантом выступает один из фоновых видов (полидоминантный тип).

Для таксоценов землероек не подходит классификация доминантов на облигатные и факультативные. Так, даже если когтистую бурозубку с некоторой долей условности можно назвать облигатным доминантом, то периодически доминирующие средняя и тонконосная бурозубки не занимают его место, а всегда выступают только его содоминантами. Относительно таксоценов землероек уместнее говорить о доминантных группах, ежегодно комбинирующихся из видов фоновой группы по определенным закономерностям, которые еще предстоит установить.

Для таксоценов землероек характерно наличие фаз депрессии (популяционный спад всех составляющих данное сообщество видов) и пика (одновременное увеличение численности всех видовых популяций). Насколько такая синхронизация связана с динамикой внешних факторов еще предстоит выяснить, но сходство структурных вариантов в период депрессии и пика свидетельствует о том, что структура доминирования в таксоцене землероек не жестко скоррелирована с фазой его количественной динамики.

Авторы выражают благодарность директору института Краеведения ДВФУ Б. К. Старостину за организацию и проведение полевых работ, сотруднику зоологического музея ДВФУ Т. Ю. Савко за неоценимую помощь в сборе и обработке

материала, научному сотруднику лаборатории териологии БПИ ДВО РАН С. К. Холину за помощь в статистической обработке данных.

Исследования выполнены в рамках проекта “Сахалин-2” компании “Сахалин Энерджи”.

ЛИТЕРАТУРА

- Баканов А. И. Количественная оценка доминирования в экологических сообществах. Рукопись деп. в ВИНТИ 08.12.1987. № 8593-B87. 63 с.
- Васильев А. Г., Васильева И. А., Городилова Ю. В., Чибряк М. В. Соотношение морфологического и таксономического разнообразия сообществ грызунов в зоне влияния Восточно-Уральского радиоактивного следа на Южном Урале // Экология. 2010. № 2. С. 119–125.
- Виноградов В. В. Многолетняя динамика и структура сообществ землероек (Soricidae) горной тайги Восточного Саяна // Сиб. экол. журн. 2012. № 1. С. 131–139 [Vinogradov V. V. Long term dynamics and structure of shrew association (Soricidae) in the mountain taiga of the eastern Sayan // Contemporary Problems of Ecol. 2012. Vol. 5, N 1. P. 97–103].
- Воронов Г. А. Фауна и население мелких млекопитающих Южного Сахалина // Учен. зап. Пермск. гос. пед. ин-та. Пермь, 1969. Т. 79. С. 57–65.
- Добросельский В. И. Об ареале кутуры на Дальнем Востоке // Вопр. географии Дальнего Востока. Владивосток, 1965. № 7. С. 272–273.
- Докучаев Н. Е. Экология бурозубок Северо-Восточной Азии. М.: Наука, 1990. 160 с.
- Жерихин В. В. Эволюционная биоценология: проблема выбора моделей // Экосистемные перестройки и эволюция биосферы. М.: Недра, 1994. С. 13–20.
- Животовский Л. А. Популяционная биометрия. М.: Наука, 1991. 271 с.
- Карасева Е. В., Теплицина А. Ю. Жигальский О. А. Методы изучения грызунов в полевых условиях. М.: ЛКИ, 2008. 416 с.
- Литвинов Ю. Н., Дупал Т. А., Ержанов Н. Т., Абылханов Т. Ж., Сенотрусова М. М., Моролдоев И. В., Абрамов С. А. Особенности организации сообществ землероек открытых ландшафтов Сибири и Северного Казахстана // Сиб. экол. журн. 2015. № 2. С. 259–267 [Litvinov Yu. N., Dupal T. A., Erzhanov N. T., Abylkhassanov T. Zh., Senotrusova M. M., Moroldoev I. V., Abramov S. A. Aspects of shrew communities organization in open landscapes of Siberia and Northern Kazakhstan // Contemporary Problems of Ecol. 2015. Vol. 8, N 2. P. 259–267].
- Нестеренко В. А. Насекомоядные юга Дальнего Востока и их сообщества. Владивосток: Дальнаука, 1999. 173 с.
- Николаев И. И. Таксоцены как экологическая категория // Экология. 1977. № 5. С. 50–55.
- Никольский А. М. Остров Сахалин и его фауна позвоночных животных. СПб., 1889. № 5. 334 с.
- Охотина М. В. Морфо-экологические особенности различных видов бурозубок (*Sorex*, Insectivora), обуславливающие возможность их совместного сосуществования // Фауна и экология наземных позвоночных юга Дальнего Востока СССР. Владивосток, 1974. С. 42–57.
- Охотина М. В. Землеройки (Insectivora, Soricidae) острова Сахалин // Зоол. журн. 1977. Т. 56, № 2. С. 243–249.
- Охотина М. В. Отряд Insectivora – Насекомоядные // Наземные млекопитающие Дальнего Востока СССР: Определитель. М.: Наука, 1984. С. 31–72.
- Охотина М. В., Костенко В. А. Полиэтиленовая пленка – перспективный материал для изготовления ловчих заборчиков // Фауна и экология наземных позвоночных юга Дальнего Востока СССР. Тр. БПИ ДВНЦ АН СССР. Владивосток, 1974. Нов. сер. Т. 17 (120). С. 193–196.
- Реймерс Н. Ф., Воронов Г. А. Когтистая бурозубка *Sorex unguiculatus* Dobson на южном Сахалине // Изв. Сиб. отд. АН СССР. Сер. биол. 1966. Вып. 1, № 4. С. 129–134.
- Реймерс Н. Ф., Воронов Г. А. Дальневосточная бурозубка (*Sorex gracillimus* Dobson) на южном Сахалине // Фауна Сибири. Новосибирск, 1970. С. 84–92.
- Реймерс Н. Ф., Воронов Г. А., Загородских Е. Е., Алина А. В. Насекомоядные и грызуны Сахалина и Курильских островов (Распространение и экология) / сб. по экологии и териологии. Пермь: Изд-во Пермского гос. пед. ин-та, 1968. Т. 61, вып. 3. С. 35–99.
- Сергеев В. Е., Ильяшенко В. Б., Онищенко С. С., Колесова И. А. Многолетняя динамика таксоцены бурозубок черневой тайги юга Западной Сибири // Сиб. экол. журн. 2001. № 6. С. 785–790.
- Сергеев В. Е. Эколого-эволюционные факторы организации сообществ бурозубок Северной Евразии: автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Новосибирск, 2003. 33 с.
- Строганов С. У. Звери Сибири. Насекомоядные. М.: Изд-во АН СССР, 1957. 267 с.
- Хлебович В. В. О реальности таксоценов. Отчетная научная сессия по итогам работ 2012 г. СПб., 2013. С. 44–45.
- Юдин Б. С. Насекомоядные млекопитающие Сибири. Новосибирск, 1989. 360 с.
- Abe H. Classification and biology of Japanese Insectivora (Mammalia). Studies on variation and classification // J. Fac. Agric. 1967. Vol. 55. P. 191–265.
- Abe H., Ohdachi S., Maekawa K. A survey of small terrestrial mammals in southern Sakhalin conducted in 1994 and 1995 // Wildlife Conservation Japan. 1996. Vol. 2, N 1. P. 17–21.
- Chodorowski A. Ecological differentiation of turbellarians in Harsz-Lake // Polskie Archiwum Hydrobiologii. 1959. Vol. 6, N 3. P. 33–73.
- Churchfield S. The natural history of shrews. London: A&C Black, 1990. 178 p.
- Churchfield S., Sheftel B. I. Food niche overlap and ecological separation in a multi-species community of shrews in the Siberian taiga // J. Zool. 1994. Vol. 234. P. 105–124.
- Churchfield S., Nesterenko V. A., Shvarts E. A. Food niche overlap and ecological separation amongst six species of coexisting forest shrews in the Russian Far East // Ibid. 1999. Vol. 248. P. 349–359.
- Inukay T. Birds and animals distribution on the Hokkaido, Sakhalin and Kuril Islands // Hokkaido, Sakhalin and Kuril Islands. Tokyo, 1943. P. 79–97.
- Kawauchi K. Mammals of Hokkaido and Sakhalin. Fukido Shobo. Sapporo, 1930. 262 p. (In Japanese).

Kishida K. The mammals fauna of Northern Japan // Dobutsugaku Zasshi. 1930. Vol. 42, N 15. P. 372–373. (In Japanese).
Kuroda N. The mammals fauna of Sakhalin // J. Mammal. 1928. Vol. 9, N 3. 222 p.

Sheftel B. I. Long-term and seasonal dynamics of shrews in Central Siberia // Ann. Zoologici Fennici. 1989. Vol. 26, N. 4. P. 357–369.
Thomas O. Mammals from the Islands of Sachalin and Hokkaido // Proc. Zool. Soc. 1907. P. 404–408.

Dynamics of Shrew Taxocene Structure in Southern of Sakhalin

V. A. NESTERENKO¹, E. Yu. LOKTIONOVA¹, O. A. BURKOVSKY²

¹ *Institute of Biology and Soil Science, FEB RAS
69002, Vladivostok, 100-letiya Vladivostoka ave., 159
E-mail: vanester@mail.ru*

² *Far Eastern Federal University
690000, Vladivostok, Okeanskiy ave., 37*

The complete cycle of the structure transformation of shrew model taxocene in southern Sakhalin was revealed by investigations of 2008–2014. It was shown that in the communities of these animals facultative and obligate dominants are absent and a dominant group is formed every year of common species. There are two main patterns of the taxocene structure: the monodominant type, predominating by the long-clawed shrew at low number of other species, and the polydominant type, in which one of the background species plays a role of codominant at a lower number of long-clawed shrews. It is found out that the dominant structure in shrew taxocene is not closely related to the phase of its quantitative dynamics.

Key words: *Sorex*, Soricidae, shrew, taxocene, community, Sakhalin.