

Ареал когтистой бурозубки *Sorex unguiculatus* и статус вида в таксоценах землероек Северо-Восточной Азии

В. А. НЕСТЕРЕНКО

ФНЦ биоразнообразия наземной биоты Восточной Азии ДВО РАН
690022, Владивосток, Проспект 100-летия Владивостока, 159
E-mail: vanester@mail.ru

Статья поступила 16.03.2023

После доработки 04.04.2023

Принята к печати 25.06.2023

АННОТАЦИЯ

Ведущий полуподземный образ жизни *Sorex unguiculatus* является фоновым видом землероек центральной части Северо-Восточной Азии, и статья посвящена выяснению его статуса в таксоценах землероек в пределах всего уточненного ареала. Выяснено, что конфигурация современного ареала когтистой бурозубки отличается от общепринятого и его становление происходило путем распространения из двух позднеплейстоценовых рефугиумов – материкового и островного. По статусу когтистой бурозубки в таксоценах землероек выделено три области: этот вид является доминантом в маловидовых островных таксоценах, субдоминантом в насыщенных в видовом отношении таксоценах зоны кедрово-широколиственных лесов Уссурийского края и второстепенным видом в зоне взаимопроникновения неморальной и таежной растительности левобережной части Нижнего Приамурья. Дальнейшее расширение ареала когтистой бурозубки в северо-западном направлении маловероятно в силу специфики требований этого вида к типу и структуре почв, существенно меняющихся в условиях появления вечной мерзлоты, и необходимости сосуществования с экологически близким видом – плоскочерепной бурозубкой.

Ключевые слова: землеройки, когтистая бурозубка, ареал, таксоцен, рефугиум, индекс доминирования, Северо-Восточная Азия.

ВВЕДЕНИЕ

Экология таксоценов [Hutchinson, 1978] развивается медленно и неуверенно, что обусловлено изначальной неопределенностью термина и объемом связанных с ним понятий [Жерихин, 1994; Озерский, 2009; Нестеренко и др., 2016], но постепенно становится все более востребованной [Васильев, 2019; Нестеренко, 2023]. Среди млекопитающих наибольший интерес представляют таксоцены землероек, максимальное видовое разнообразие

которых зарегистрировано в Восточной Азии [Churchfield, 1990]. Закономерности организации и функционирования любого таксоцена, состоящего из фаунистически разнородных видов, не могут быть понятыми, пока не объяснена история каждого из этих видов [Нестеренко, 1999]. Ключевым элементом таксоценов землероек центральной части Восточной Азии является когтистая бурозубка *Sorex unguiculatus* Dobson, 1980, вид, относящийся к полуподземному [Ohdachi, 1995] или роющему

[Сергеев, Ильяшенко, 1991] типу. Однако из-за ограниченности долговременных исследований конкретных сообществ не только остается недостаточно изученной роль этого вида в структуре материковых и островных таксоценов землероек, но даже структура ареала требует уточнения. Целью настоящей работы является выяснение статуса когтистой бурозубки в таксоценах землероек в пределах уточненного ареала вида.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

В основу работу положены материалы, собранные и обработанные автором в Приморском крае (1992–1999 гг.) и на о. Сахалин (2009–2014 гг.), а также опубликованные данные по экологии когтистой бурозубки на Курильских островах [Григорьев, 1989, 2000], о. Хоккайдо [Ohdachi, Maekawa, 1990; Ohdachi et al., 2015], в Китае [Smith et al., 2013; Liu et al., 2019] и российских исследователей на материковой части юга Дальнего Востока России (рис. 1).

Хотя отлов землероек повсеместно осуществлялся стандартными методами [Шефтель, 2018], данные по отловам канавками, заборчиками и отдельно врытыми ловушками, особенно с многочисленными авторскими модификациями, трудно сопоставимы при оценке численности когтистой бурозубки. Однако данные по видовым соотношениям в различных участках ареала вполне пригодны для сравнительного анализа. Из всего проанализированного массива опубликованных данных предпочтение в настоящей работе отдано результатам многолетних исследований, проведенных либо в ключевых точках области распространения когтистой бурозубки, либо на границах ареала.

Анализ структурных особенностей таксоценов землероек осуществлялся с учетом количества составляющих их видов и структуры доминирования, которую оценивали с помощью выраженного в % индекса доминирования (ИД, отношение числа особей каждого вида к общему числу всех особей). Была использована следующая шкала доминирования [Нестеренко и др., 2016]: абсолютный доминант – доля участия в выборке более 50 %, доминант – 30–50 %, субдоминант – 10–30 %, второстепенный – менее 10 %.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Ареал. Самой северной точкой регистрации когтистой бурозубки является устье р. Уда в Хабаровском крае [Тиунов, 2003].

Представление о западной границе области распространения вида основывалось на утверждении М. В. Охотиной [1984] о том, что эта землеройка была “отловлена на левобережье среднего течения р. Селемджа”, причем согласно авторской картосхеме ареал в этот район заходил с севера [Охотина, 1984, рис. 34]. Опираясь на авторитет М. В. Охотиной, я также распространял ареал когтистой бурозубки до р. Селемджа, хотя с учетом новых данных продлил его до р. Амур по зоне хвойно-широколиственных лесов. Примерно в таком же виде форма ареала представлена и в последней отечественной сводке по землеройкам [Зайцев и др., 2014], где самой западной точкой распространения указано устье р. Селемджа. Детально разбираясь с этим вопросом при подготовке Красной книги Амурской области, выяснилось, что существует только несколько достоверных случаев регистрации когтистой бурозубки в регионе [Красная книга..., 2020]. В 1975–1976 гг. проводились исследования в окрестностях села Селемджинск [Калабухов и др., 1977], где было отловлено две когтистые бурозубки. Эти особи были определены М. В. Охотиной, что и явилось основой для внесения ею “среднего течения Селемджи” в ареал вида. На настоящий момент это и есть крайняя западная точка регистрации когтистой бурозубки. Ни в Норском заповеднике [Черемкин и др., 2022], ни в среднем течении р. Бурея [Черемкин и др., 2018], ни в Хингано-Архаринском заказнике [Кадетова, 2019] когтистая бурозубка отловлена не была. Встречаясь еще в лесах восточных отрогов Буреинского хребта [Киреев, 2009], на западных его отрогах эту бурозубку уже не ловили [Волков и др., 1977], хотя ее обитание в долине верхнего течения р. Бурея вполне вероятно. Нет никаких данных и о регистрации этого вида на левобережье долины Амура западнее Комсомольска-на-Амуре. Самыми южными точками регистрации Приморской части ареала когтистой бурозубки являются заповедник “Бастак” [Долгих, 2007; Кадетова и др., 2017] и хр. Малый Хинган [Волков и др., 1977].

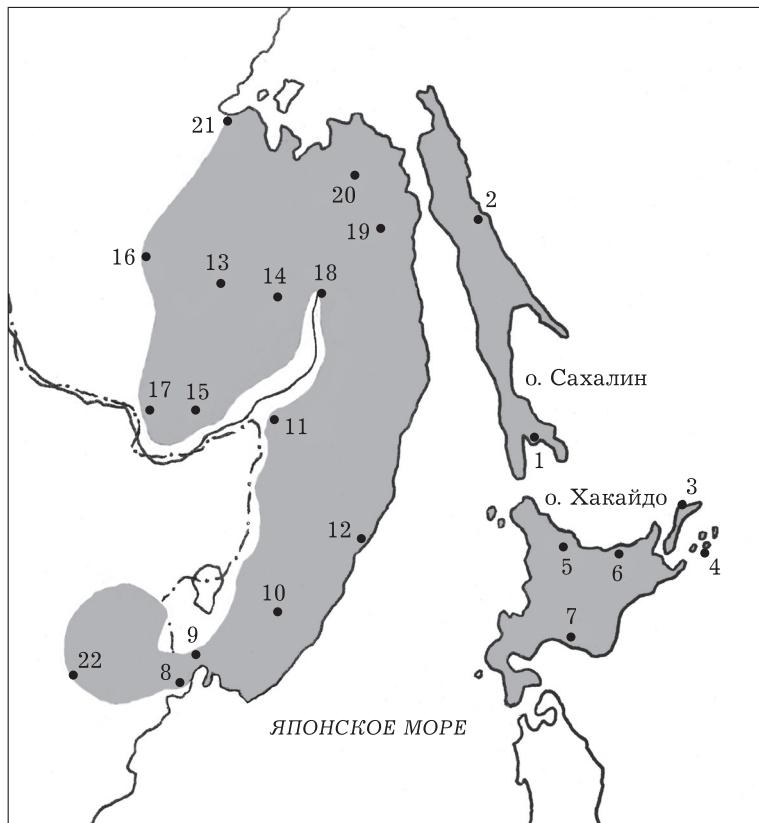


Рис. 1. Ареал (заливка) и точки регистрации (1–22) когтистой буровзубки. Данные по: 1 – Нестеренко и др., 2016; 2 – Локтионова и др., 2016; 3 – Григорьев, 2000; 4 – Григорьев, 1989; 5–7 – Ohdachi, Maekawa, 1990; 8 – Нестеренко, 1999; 9 – Охотина, 1974; 10 – Гамалеев, Новик, 1964; 11 – Долгих и др., 1993; 12 – Сагдиева, Охотина, 1979; 13 – Киреев, 2009; 14, 17 – Волков и др., 1977; 15 – Кадетова и др., 2017; 16 – Калабухов и др., 1977; 18–20 – Штильмарк, Долгов, 1974; 21 – Тиунов, 2003; 22 – Liu et al., 2019

Что касается Малого Хингана, то здесь, по-видимому, возникла путаница. По результатам масштабной ревизии землероек Китая Р. Хоффман [Hoffman, 1987] сделал вывод, что пометка “Khingan Mountains, N. Manchuria”, появившаяся при первом упоминании когтистой буровзубки в рассматриваемом регионе [Kuroda, 1939], относится к округу Да-Хинган-Лин, тогда как Н. Курода, по-видимому, имел в виду расположенный в России хр. Малый Хинган. Ссылка на этот округ сохранилась и в сводке по млекопитающим Китая [Smith et al., 2013], одним из соавторов которой был Р. Хоффман. Мы, к сожалению, тоже “попались” на перекрывании названий, ошибочно указав на обитание когтистой буровзубки в Хинганском заповеднике [Красная книга..., 2020], расположенном западнее хр. Малый Хинган. По результатам исследований, проведенных недавно китайскими коллегами в провинции Хэйлунцзян [Liu et al.,

2019], выяснено, что распространение в Китае когтистой буровзубки ограничено южными районами этой провинции (см. рис. 1).

Достоверного подтверждения обитания когтистой буровзубки на Корейском полуострове нет [Jo et al., 2018], а указания на то, что этот вид ранее отлавливается в северной его части [Han, 1994; Lee et al., 2014], не подкреплены фактическим материалом. В пользу предположения о возможности обитания этого вида в Корее косвенно свидетельствуют только факты регистрации на полуострове *S. mirabilis* [Park, Lee, 2019; Han et al., 2000], оптимальные местообитания которого совпадают с когтистой.

Когтистая буровзубка обитает на островах Сахалин и Кунашир, шести островах Малой Курильской гряды [Нестеренко, 1999], о. Хоккайдо и нескольких мелких островах в его акватории [Ohdachi, Maekawa, 1990].

Статус в таксоценах землероек. На Сахалине структура таксоценов землероек пятиви-

Т а б л и ц а 1
Индексы доминирования различных видов в островных таксоценах землероек, %

Вид	о. Сахалин		о. Кунашир		о. Зеленый	о. Шикотан
	1* (юг)	2 (север)	3 (юг)	3 (север)	4	4
	<i>n</i> = 2226	<i>n</i> = 1703	<i>n</i> = 6003	<i>n</i> = 2219	<i>n</i> = 308	<i>n</i> = 181
	2008–2014	2009–2014	1985–1992	1985–1992	1985–1987	1985–1987
<i>S. caecutiens</i>	32,1	46,6	4,0	2,4	–	–
<i>S. unguiculatus</i>	45,6	22,1	86,0	79,6	90,3	93,9
<i>S. gracillimus</i>	21,0	27,0	10,0	17,8	9,7	6,1
<i>S. minutissimus</i>	0,8	1,6	–	0,2	–	–
<i>S. daphaenodon</i>	0,5	2,7	–	–	–	–

* Здесь и далее в табл. 2 и 3 цифры соответствуют таковыми на рис. 1, отражают место отлова и ссылку на источник информации.

довая, но существенным образом различается на севере и юге острова [Нестеренко, Локтионова, 2017]. В северных таксоценах показатели относительной численности когтистой бурозубки не превышают уровня 6 ос./100 к-нусо-суток (к.-с.) [Локтионова и др., 2016], и этот вид даже в годы депрессии доминанта (средняя бурозубка) преимущественно занимает положение субдоминанта с ИД менее 25 % (табл. 1). Для динамики таксоценов землероек Южного Сахалина характерны резкие перепады численности с колебанием показателей в пределах 2,9–120,4 ос./100 к.-с., но когтистая бурозубка доминирует здесь даже в годы собственной пониженной численности [Нестеренко, Локтионова, 2017].

Структура четырехвидовых таксоценов землероек на о. Кунашир преимущественно монодоминантная с абсолютным преобладанием когтистой бурозубки, ИД которой в среднем составляет 80 % и колеблется в диапазоне от 66,2 до 98,1 %, причем на севере острова этот показатель был ниже, чем на юге [Григорьев, 2000; Григорьев и др., 2005]. Средняя многолетняя численность когтистой бурозубки составляла на острове 99 ос./100 к.-с. [Григорьев, 2000]. Из особенностей динамики таксоценов землероек на о. Кунашир следует отметить то, что, во-первых, межгодовые перепады численности когтистой бурозубки выражены слабее, чем на Сахалине, во-вторых, популяции этого вида способны несколько лет подряд поддерживать свою численность на очень высоком уровне.

На островах Малой Курильской гряды численность когтистой бурозубки ниже, чем на Кунашире: 6,6–15,6 ос./100 к.-с. на о. Шикотан и 22,7–31,0 ос./100 к.-с. на о. Зеленый [Григорьев, 1989; Григорьев и др., 2005]. В двухвидовых островных таксоценах ИД когтистой бурозубки превышает 90 % (см. табл. 1), а на островах Юрий, Анучин и Дайкоку этот вид является единственным обитателем.

Судя по сводке S. Ohdachi и K. Maesawa [1990], таксоцены землероек по структуре доминирования и статусу когтистой бурозубки в четырехвидовых таксоценах землероек на Хоккайдо довольно схожи с таковыми на Кунашире. Имеющиеся различия обусловлены либо небольшим объемом материала при кратковременных исследованиях, либо отловами в различных типах местообитаний в зависимости от вертикального распределения [Ohdachi, Maesawa, 1990].

Статус когтистой бурозубки в таксоценах землероек Уссурийского края значительно отличается от такового на островах (табл. 2).

В южной части Приморского края, где таксоцены землероек характеризуются максимальным видовым разнообразием и включают до восьми видов, когтистая бурозубка занимает положение субдоминанта, и ИД этого вида колеблется в диапазоне 12–20 %. В подзоне южных широколиственных кедровых лесов [Колесников, 1955] численность когтистой бурозубки составляет около 8 ос./100 к.-с., а максимальные показатели обилия, в годы

Таблица 2

Индексы доминирования различных видов в таксоценах землероек зоны широколиственных хвойных лесов, %

Вид	Заповедник “Кедровая падь”	Уссурийский заповедник	Истоки р. Уссури	Сихотэ-Алинский заповедник	Хейлунцзян, КНР
	8	9	10	12	22
	<i>n</i> = 1609	<i>n</i> = 1869	<i>n</i> = 616	<i>n</i> = 251	<i>n</i> = 271
	1988–1994	1966–1968	1962	1971–1973	2014–2016
<i>S. caecutiens</i>	47,2	66,9	81,3	59,7	37,6
<i>S. isodon</i>	30,6	16,5	4,1	17,9	23,6
<i>S. unguiculatus</i>	19,6	12,5	12,0	8,7	4,1
<i>S. gracillimus</i>	1,4	2,6	–	10,4	29,1
<i>S. minutissimus</i>	0,4	0,7	–	3,3	0,4
<i>S. mirabilis</i>	0,4	0,8	–	–	0,4
<i>C. lasiura</i>	0,2	–	2,6	–	3,0
<i>C. shantungensis</i>	0,2	–	–	–	1,8

пика превышающие 15 ос./100 к.-с. [Нестренко, 1999], отмечены в широколиственно-чернопихтово-грабовых лесах [Охотина, 1974]. По мере продвижения на север доля участия этого вида в фауне снижается и в подзоне северных широколиственных хвойных лесов [Терлецкая, 2013] в таксоценах землероек он занимает уже положение второстепенного вида с ИД менее 10 %. Примерно такой же статус когтистой бурозубки характерен и для таксоценов землероек Нижнего Приамурья (табл. 3). Хотя численность этого вида сопоставима с таковой в более южных районах и составляет 5,6–8,9 ос./100 к.-с. [Нестре-

ренко, 1999], гораздо более выражены биотические различия.

В Среднем Приамурье когтистая бурозубка малочисленна и придерживается преимущественно долин водотоков с тополево-чозениевыми лесами либо участков многопородных лиственных лесов. На северном и северо-западном пределах ареала ИД этого вида не превышает 3 % (табл. 3).

ОБСУЖДЕНИЕ

Семейство Soricidae сформировалось в среднем олигоцене [Reumer, 1989] или даже в позд-

Таблица 3

Индексы доминирования различных видов в таксоценах землероек Приамурья, %

Вид	хр. Мяо-Чан	Заповедник “Бастак”	Окрестности с. Селемджинск	хр. Малый Хинган	Окрестности пос. Пивань
	14	15	16	17	18
	<i>n</i> = 251	<i>n</i> = 135	<i>n</i> = 79	<i>n</i> = 72	<i>n</i> = 377
	1974	2016–2017	1975–1976	1974	1964–1968
<i>S. caecutiens</i>	70,0	53,4	36,7	33,3	52,2
<i>S. isodon</i>	5,9	33,3	26,7	13,9	14,6
<i>S. unguiculatus</i>	8,9	8,9	2,5	1,4	20,4
<i>S. gracillimus</i>	4,6	3,0	2,5	–	10,6
<i>S. minutissimus</i>	6,8	–	2,5	–	0,3
<i>S. daphaenodon</i>	3,8	0,7	21,5	8,3	0,5
<i>S. roboratus</i>	–	0,7	7,6	41,7	1,1
<i>S. tundrensis</i>	–	–	–	1,4	–

нем эоцене [Repenning, 1967], т. е. не менее 30 млн лет назад. Представители рода *Sorex* известны из миоцена Северной Америки и Европы [Громов, Поляков, 1977], но и это, скорее всего, периферийные местонахождения миоценового ареала рода [Мекаев, 1987]. Установить центр происхождения большинства видов этой древней группы невозможно: им может быть как один из районов их распространения в настоящее время, так и территория, где эти виды сейчас не встречаются и неизвестны в ископаемом состоянии.

Палеоклиматические сценарии и схемы изменений очертаний береговых линий в Северо-Восточной Азии несмотря на имеющиеся противоречия позволяют объяснить многие биogeографические проблемы [Крестов и др., 2009]. Говоря про становление ареала любого вида бурозубок, имеет смысл рассматривать его динамику не ранее чем со среднего плейстоцена. Именно события конца четвертичного периода сыграли такую важную роль в распространении всех видов землероек, что за центр формирования современного ареала можно принимать лишь позднеплейстоценовые центры расселения. Часто эти рефугиумы становились общими для нескольких видов и именно на этом основании разные по происхождению виды объединяются в фауногенетические группировки.

S. unguiculatus по происхождению близка группе *caecutiens* [Банникова, 2019], но относится к фауногенетической группировке неморальных элементов, в которую из бурозубок, кроме когтистой, входят также тонконосая и гигантская [Нестеренко, 1999]. Центром расселения этих видов после плейстоценовых похолоданий явились широколиственные леса умеренной зоны Восточной Азии.

На проявлении всего плейстоцена имели место “фаунистические циклы” [Назаренко, 1982], когда происходило чередование стадий существования в рефугиумах и стадий направленной экспансии из изолятов на территории, где землеройки в ледниковые фазы вымирали. Последний ледниковый максимум (примерно 20 тыс. лет назад) определил, по словам А. А. Назаренко [1992], “исходное состояние” природной среды Восточной Палеарктики и “точку отсчета” для оценки современного распространения большинства видов бурозубок.

Обнаружение фоссильных остатков когтистой бурозубки на о. Хонсю в отложениях, датируемых $184\,000 \pm 13\,000$ тыс. лет назад [Hasegawa, 1966; Kawamura, 1988], дали основание предположить [Dokuchaev et al., 2010], что предковые популяции этих видов проникли на Японский архипелаг в период существования сухопутного моста между о. Хонсю и Корейским полуостровом [Dobson, 1994; Dobson, Kawamura, 1998], исчезнувшего только 150 000 лет назад [Oshima, 1991].

Землеройки не могут колонизировать морские острова через открытые или покрытые льдом проливы [Hanski, 1985; McNab, 1991], и в силу неоднократности периодов регрессий уровня моря в Северной Пацифике в позднем плейстоцене нас интересуют только последние соединения островов между собой и с материком. В. А. Нестеренко [1999] предположил, что инвазия когтистой бурозубки на о. Кунашир и острова Малой Курильской гряды произошла 11 000 лет назад, в период понижения уровня океана на 70–80 м, когда образовался единый массив суши Хоккайдо – Кунашир – Малая Курильская гряда, при том что о. Хонсю уже был изолирован [Кинд, 1969], а проникновение этого вида на о. Хоккайдо произошло с севера через Сахалин примерно 25 000 лет назад. О вероятности попадания когтистой бурозубки на о. Хоккайдо до открытия пролива Лаперуза писали и другие исследователи [Ohdachi et al., 1997], хотя в тот период этот путь расселения когтистой бурозубки вряд ли был возможен из-за непригодности мерзлых грунтов для обитания этого экологически специализированного вида в растительных формациях, преобладавших на территории Сахалина и прилегающей к его северной части материковой суши [Milliem-Parra, Jaeger, 1999]. Плейстоценовые находки когтистой бурозубки на о. Хонсю предполагают другой сценарий.

В позднем плейстоцене когтистая бурозубка, вероятно, уже заселяла всю территорию вокруг Японского моря, бывшего в риссе внутренним (рис. 2, а). Что происходило в последующие тысячелетия без наличия палеонтологических данных, сказать невозможно, но после открытия примерно 150 000 лет назад Корейского пролива когтистая бурозубка была изолирована от основной части ареала с юга. Во время значительного похолодания

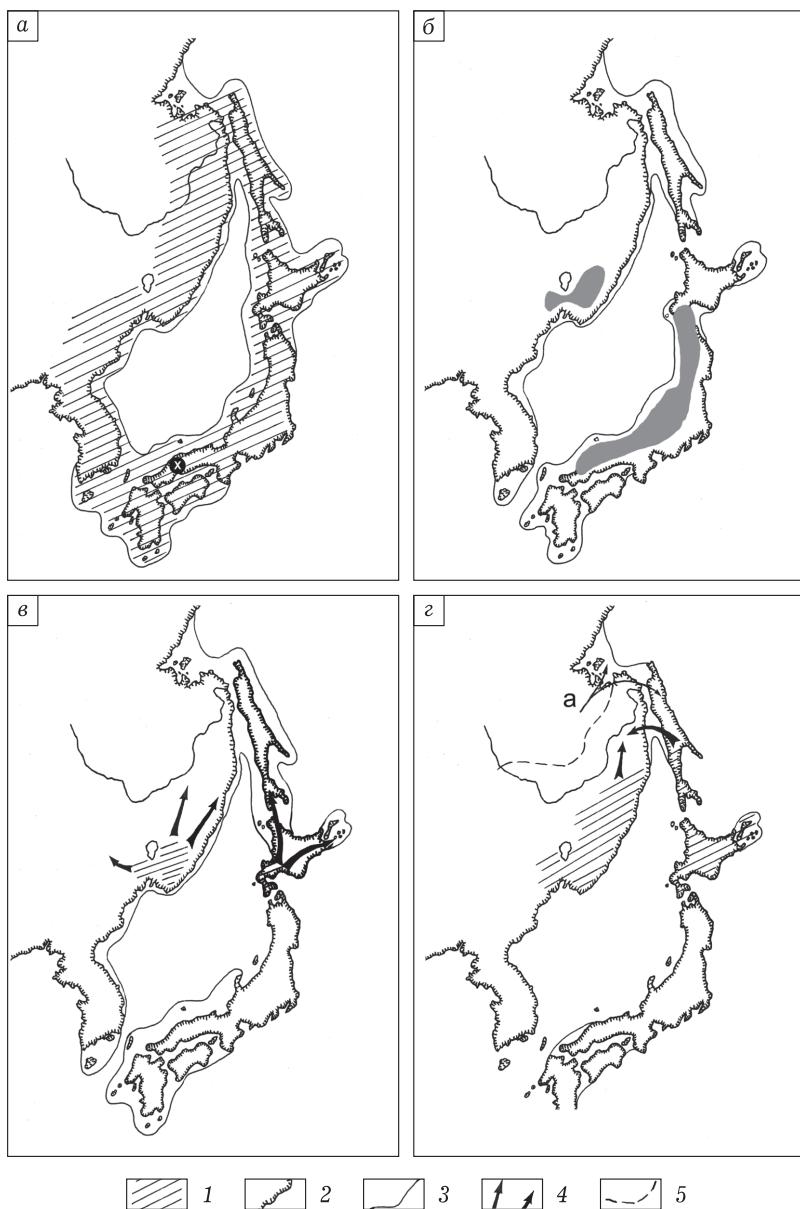


Рис. 2. Этапы становления ареала когтистой бурозубки в Северо-Восточной Азии в позднечетвертичное время. *а* – 150 тыс. л. н. (х – место регистрации фоссильных остатков *S. unguiculatus*); *б* – 80 тыс. л. н. (заливкой обозначены рефугиумы); *в* – 18 тыс. л. н.; *г* – 10 тыс. л. н. (а – пути расселения средней и равнозубой бурозубок). 1 – область распространения; 2 – современная береговая линия; 3 – очертания береговой линии в прошлом; 4 – пути распространения когтистой бурозубки; 5 – северная граница зоны отсутствия вечной мерзлоты

около 80 000 лет назад [Millien-Parra, Jaeger, 1999] этот вид исчез на большей части занимаемой ранее территории, и сохранилось, по-видимому, только два рефугиума: материковый – на юге Уссурийского края, и островной – наproto-Хонсю (рис. 2, б).

Южная часть Уссурийского края избежала покровного оледенения и стала в этот период резерватом для множества видов и сооб-

ществ [Назаренко, 1982; Tiunov, Gimranov, 2020; и др.]. Изучение фоссильных остатков землероек из пещер юга Приморья показало, что краиальные остатки когтистой бурозубки (даже с учетом того, что при идентификации фоссильных костных фрагментов они обычно рассматриваются в составе группы *S. ex gr. unguiculatus-isodon*) встречались в плеистоценовых отложениях, возраст которых

достигает 50 000 лет [Панасенко, Тиунов, 2010; Omelko et al., 2020].

Судя по обилию на о. Хонсю роющих млекопитающих, включая эндемичных японского землеройкового крота *Urotrichus talpoides*, японского горного крота *Euscaptor mizura* и представителей рода *Moderta*, именно здесь сохранялся их плейстоценовый резерват. Когтистые бурозубки, жизнедеятельность которых связана с обитанием в верхних почвенных горизонтах [Охотина, 1974; Ohdachi, 1995; Нестеренко, 1999], также, по-видимому, пережили здесь эпоху плейстоценовых похолоданий. После открытия 80 000 лет назад Сангарского пролива часть резервата когтистой бурозубки обитала на юге о. Хоккайдо, где сохранялись хвойные леса [Igarashi, 1993]. В настоящее время когтистая бурозубка на Хонсю отсутствует, и причина ее вымирания на острове не известна [Dokuchaev et al., 2010].

С началом потепления и по мере восстановления лесной растительности в среднем вюрме произошло одновременное расширение области распространения когтистой бурозубки на север из обоих резерватов (рис. 2, в). Когда примерно 20 000 лет назад восстановился сухопутный мост между Сахалином и Хоккайдо, когтистая бурозубка вновь заселила юг Сахалина, но в силу суровости климата и непригодных для ее обитания растительных формаций [Milliem-Parra, Jaeger, 1999] вид не продвинулся на север острова. Курильские острова были заселены когтистой бурозубкой на этапах последнего соединения островов с Хоккайдо: о. Кунашир – 10 000 лет назад, а острова Малой Курильской гряды – 7 500 лет назад.

В голоцене расширение области распространения вида из материального рефугиума шло как на север, вдоль западных и восточных склонов Сихотэ-Алиня, так и на запад, по Восточно-Маньчжурским горам. Когда Сахалин окончательно отделился от Хоккайдо, но еще был соединен с материком (рис. 2, г), когтистая бурозубка продвинулась на материк по южной части этого моста. Косвенным подтверждением этого сценария может служить факт отсутствия вида на островах Шантарского архипелага [Нестеренко, 1999; Докучаев, Олейников, 2014]. Шантары, как и Сахалин, были изолированы примерно в одно время в период последней регрессии Охотского моря, и если бы инвазия когтистой буро-

зубки шла с материка, то этот вид, вероятно, проник бы и на Шантары. Равнозубая бурозубка, населяющая сейчас Шантарские острова, кроме них прошла в то же время по северной части сухопутного моста (см. рис. 2, г) и на Сахалин, где в настоящее время в минимальной численности обитает преимущественно в центральной части острова [Охотина, 1977].

Смешение двух потоков расселения когтистой бурозубки произошло в Приамурье. В пользу гипотезы о существовании двух резерватов и их последующего смешивании может свидетельствовать монотипичность этого вида при высоком уровне внутривидовой изменчивости. Подвиды для когтистой бурозубки не описаны [Зайцев и др., 2014], но особи материких (юг Приморья) популяций пре-восходят таковые с Сахалина по большинству стандартных черепных параметров, а также различаются по размерам задней ступни и хвоста [Нестеренко, 1999]. При этом сахалинские бурозубки этого вида по крациологическим показателям ближе к хоккайдским, чем к приморским [Нестеренко, 1999], а приамурские занимают промежуточное положение между сахалинскими и приморскими [Долгов, 1985]. Хотя генетические сравнения демонстрируют значительное сходство [Ohdachi et al., 1997], у японских бурозубок есть различия в морфологии аутосом по сравнению с материальными и сахалинскими [Takagi, Fujimaki, 1966; Иваницкая и др., 1986].

Становление материальной части ареала когтистой бурозубки в голоцене обусловило специфику распределения этого вида и его статус в таксоценах землероек Приамурья. В зоне взаимопроникновения неморальной и таежной растительности наиболее многочисленна когтистая бурозубка в участках хвойно-широколиственного леса, значительно более редка в темнохвойных лесах и практически отсутствует в местообитаниях открытого типа [Волков и др., 1977; Долгих и др., 1993].

Особенность таксоценов землероек Приамурья состоит в том, что здесь произошло не только наложение ареалов когтистой, плоскочерепной и крупнозубой бурозубок, но и перекрывание мест их обитания. В Приморье эти виды входят в состав разных таксоценов: плоскочерепная и крупнозубая бурозубки обитают только в растительных формациях

открытого типа и синтотически не перекрываются с когтистой бурозубкой, придерживающейся исключительно лесных формаций [Нестеренко, 1999]. В таежной зоне юга Хабаровского края эти виды обитают совместно, и хотя из-за сильной мозаичности ландшафта их биотопические предпочтения различаются, они формируют особый тип семивидовых таксоценов, не встречающихся ни южнее, ни западнее. Из-за специфики полуподземного образа жизни и преимущественного питания дождевыми червями когтистая бурозубка очень требовательна к типу почв. В зоне островного распространения вечной мерзлоты [Поздняков, 1983], влияющей на структуру верхних почвенных горизонтов в таежных растительных формациях, и снижения плотности червей [Phillips et al., 2019] условия существования когтистой бурозубки в Среднем Приамурье далеки от оптимальных, а необходимость конкурировать с близкой по размером и трофическим потребностям плоскочерепной бурозубкой делает маловероятной возможность дальнейшего расширения ареала когтистой бурозубки на запад.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Становление современного ареала когтистой бурозубки происходило путем распространения из двух позднеплейстоценовых рефугиумов – материкового и островного. Из резервата на юге Уссурийского края с началом потепления около 18 000 лет назад этот вид двигался на север по восточным и западным склонам Сихотэ-Алиня, а из резервата на Хоккайдо через Сахалин он проник на материк по южной части сухопутного моста на месте современного пролива Невельского около 10 000 лет назад. Окончательно ареал сформировался в голоцене, после отделения Сахалина от материка около 7 000 лет назад. Смешение двух потоков расселения произошло в Нижнем Приамурье, после чего когтистая бурозубка проникла на север, до р. Уда, и на запад, до хр. Турана. Дальнейшее расширение ареала когтистой бурозубки в северо-западном направлении маловероятно: такие биологические особенности, как полуподземный образ жизни и специализация на питании дождевыми червями, обусловливают высокие требования к типу и структуре

почв, существенно меняющихся в условиях появления вечной мерзлоты, а также сосуществование с близким по размерам, трофическим потребностям и предпочтаемым местообитаниям коренным обитателем таежных ландшафтов – плоскочерепной бурозубкой.

По статусу когтистой бурозубки в таксоценах землероек в границах ареала можно выделить три зоны. В маловидовых островных таксоценах (кроме северной части Сахалина) этот вид является доминантом и поддерживает свою численность на высоком уровне. Заметно отличается ситуация в насыщенных в видовом отношении материковых таксоценах землероек. В зоне кедрово-широколистенных лесов Уссурийского края когтистая бурозубка выступает субдоминантом, доля участия которого в фауне землероек может достигать 20 %. В зоне взаимопроникновения неморальной и таежной растительности левобережной части Нижнего Приамурья статус когтистой бурозубки снижается до второстепенного, а численность резко уменьшается, хотя в отдельных местообитаниях еще может достигать повышенных показателей. На северном и западном пределах ареала ИД не превышает 3 %, и вид с минимальной численностью занимает нетипичные местообитания.

Хочу поблагодарить А. М. Долгих за любезно предоставленные данные по учетам землероек в Хабаровском крае и М. П. Тиунова за помочь в установлении западной границы ареала вида и советы по тексту рукописи статьи.

Работа выполнена в рамках государственного задания Министерства науки и высшего образования Российской Федерации по теме № 121031000153-7 “Современные и позднеплейстоценовые сообщества позвоночных животных Восточной Азии”.

ЛИТЕРАТУРА

- Банникова А. А. Молекулярная эволюция и проблемы филогенетической реконструкции истинных насекомоядных (Mammalia: Eulipotyphla): автореф. дис. ... д-ра биол. наук. М., 2019. 48 с.
- Васильев А. Г. Эволюционная экология в XXI веке: новые концепции и перспективы развития // Экология. 2019. № 2. С. 88–100 [Vasil'ev A. G. Evolutionary ecology in the 21st century: new concepts and development prospects // Russian Journal of Ecology. 2019. Vol. 50, N 2. P. 102–114]. doi: 10.1134/S0367059719020100
- Волков В. И., Долгих А. М., Водовоз С. С. Место землероек в биоценозах Приамурья // Биогеография Приамурья. Хабаровск, 1977. С. 68–78.

- Гамалеев А. Д., Новик А. П. Землеройки средней подзоны хвойно-широколиственных лесов Дальнего Востока // Сообщ. ДВ филиала СО АН СССР. 1964. Вып. 23. С. 131–136.
- Григорьев Е. М. Мелкие млекопитающие Малой Курильской гряды. Темная форма красно-серой полевки с острова Зеленый // Докл. МОИП. Отд. зоол. и ботан. М.: Наука, 1989. С. 7–12.
- Григорьев Е. М. Итоги наблюдений за численностью землероек-буровузов на острове Кунашир // Анализ многолетних рядов наблюдений за природными компонентами в заповедниках Дальнего Востока. Владивосток: Дальнаука, 2000. С. 44–51.
- Григорьев Е. М., Неведомская И. А., Костенко В. А. Млекопитающие (Mammalia) особо охраняемых территорий Южных Курильских островов // Биологические исследования на островах северной части Тихого океана. Владивосток: БПИ ДВО РАН, 2005. № 10. С. 1–18.
- Громов И. М., Поляков И. Я. Полевки (Microtinae) // Fauna СССР. Млекопитающие. Л., 1977. Т. 3, вып. 8. 504 с.
- Докучаев Н. Е., Олейников А. Ю. Мелкие млекопитающие острова Большой Шантар // Вестн. ДВО РАН. 2014. № 3. С. 27–33.
- Долгих А. М. Мелкие млекопитающие равнинных ландшафтов заповедника “Бастак” (Еврейская автономная область) // Охрана и научные исследования на особо охраняемых природных территориях Дальнего Востока и Сибири: материалы междунар. конф. Хабаровск, 2007. С. 73–82.
- Долгих А. М., Черных П. А., Ткаченко К. Н. Млекопитающие // Позвоночные животные Большехехирского заповедника. Флора и фауна заповедников. М., 1993. С. 45–55.
- Долгов В. А. Буровузки Старого Света. М.: Изд. Моск. ун-та, 1985. 221 с.
- Жерихин В. В. Эволюционная биоценология: проблема выбора моделей // Экосистемные перестройки и эволюция биосферы. М.: Недра, 1994. С. 13–20.
- Зайцев М. В., Войта Л. Л., Шефтель Б. И. Млекопитающие фауны России и сопредельных территорий. Насекомоядные. СПб., 2014. 391 с.
- Иваницкая Е. Ю., Козловский А. И., Орлов В. Н., Ковалевская Ю. М., Баскевич М. И. Новые данные о кариотипах землероек-буровузов фауны СССР (Sorex, Soricidae, Insectivora) // Зоол. журн. 1986. Т. 65, № 8. С. 1228–1236.
- Кадетова А. А. Разнообразие населения мелких млекопитающих Хинганского заповедника и прилегающих территорий // Геогр. вестн. 2019. Т. 51, № 4. С. 129–143. doi: 10.17072/2079-7877-2019-4-129-143
- Кадетова А. А., Мельникова Ю. А., Кочетков Д. Н. О населении мелких млекопитающих низкогорий заповедника “Бастак” // Материалы XII Дальневост. конф. по заповедному делу. Биробиджан, 10–13 октября 2017 г. Биробиджан, 2017. С. 171–174.
- Калабухов Н. И., Попков А. Ф., Тиунов М. П., Алленов Б. В., Гонта К. С., Туркуютов В. Н., Кругляк С. П., Леонова Г. Н., Поленова И. Н., Шестаков В. И., Заклевенец Е. В., Ржечицкая Я. С. Природный очаг клещевого энцефалита на берегах реки Селемджи в зоне строительства моста БАМ // Медико-биологические и санитарно-гигиенические проблемы хозяйственного освоения БАМ. Новосибирск, 1977. С. 184–195.
- Кинд Н. В. Вопросы синхронизации геологических событий и колебаний климата в верхнем антропогене // Основные проблемы геологии антропогена в Евразии. М.: Наука, 1969. С. 2–35.
- Киреев С. С. О буровузах Буреинского заповедника // Третий Дружининские чтения: Комплексные исследования природной среды в бассейне реки Амур: материалы научн. конф. Хабаровск, 6–9 октября 2009 г. Хабаровск: ДВО РАН, 2009. Кн. 2. С. 188–191.
- Колесников Б. П. Очерк растительности Дальнего Востока. Хабаровск: Хабар. кн. изд-во, 1955. 104 с.
- Красная книга Амурской области: Редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды животных, растений и грибов / гл. ред. А. В. Сенчик, науч. ред. Е. И. Маликова. Благовещенск: Изд-во ДальГАУ, 2020. 502 с.
- Крестов П. В., Баркалов В. Ю., Омелько А. М., Якубов В. В., Накамура Ю., Сато К. Реликтовые комплексы растительности современных рефугиумов Северо-Восточной Азии // Комаровские чтения. 2009. Т. 56. С. 5–63.
- Локтионова Е. Ю., Нестеренко В. А., Бурковский О. А. Структура доминирования с таксоценами землероек Северного Сахалина // Вестн. СНВЦ ДВО РАН. 2016. № 2. С. 93–100.
- Мекаев Ю. А. Зоогеографические комплексы Евразии. Л.: Наука. Ленингр. отд-ние, 1987. 126 с.
- Назаренко А. А. О фаунистических циклах: вымирание – расселение – вымирание... На примере дендрофильной орнитофауны Восточной Палеарктики // Журн. общ. биологии. 1982. № 6. С. 823–835.
- Назаренко А. А. Фаунистические циклы: вымирание – расселение – вымирание. Новейшая история дендрофильной орнитофауны Восточной Палеарктики: автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Владивосток, 1992. 50 с.
- Нестеренко В. А. Насекомоядные юга Дальнего Востока и их сообщества. Владивосток: Дальнаука, 1999. 173 с.
- Нестеренко В. А. Таксоцены. Владивосток: ФНЦ Биоразнообразия ДВО РАН, 2023. 212 с. doi: 10.25221/taxocene
- Нестеренко В. А., Локтионова Е. Ю. Закономерности структурной динамики таксоценов землероек Сахалина // Изв. РАН. Сер. биол. 2017. № 4. С. 465–475 [Nesterenko V. A., Loktionova E. Yu. Patterns of the structural dynamics of shrew taxocenes in Sakhalin // Biol. Bull. 2017. Vol. 44, N 4. P. 460–469]. doi: 10.7868/S0002332917040087
- Нестеренко В. А., Локтионова Е. Ю., Бурковский О. А. Динамика структуры таксоцена землероек на юге о. Сахалин // Сиб. экол. журн. 2016. Т. 23, № 3. С. 333–342 [Nesterenko V. A., Loktionova E. Yu., Burkovsky O. A. Dynamics of structure of shrew taxocene in southern Sakhalin // Contemporary Problems of Ecology. 2016. Vol. 9, N 3. P. 282–289]. doi: 10.15372/SEJ20160305
- Озерский П. В. О структуре теоретической экологии и месте в ней аутэкологии // Функциональная экология, морфология и жизненные циклы животных. Вып. 9. СПб.: Теса, 2009. С. 11–21.
- Охотина М. В. Морфоэкологические особенности различных видов буровузов (Sorex, Insectivora), обусловливающие 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 // Наземные млекопитающие Дальнего Востока СССР: Определитель. М.: Наука, 1984. С. 31–72.
- Панасенко В. Е., Тиунов М. П. Население мелких млекопитающих (Mammalia: Eulipotyphla, Rodentia, Lagomorpha) на Южном Сихотэ-Алине в позднем плейстоцене и голоцене // Вестн. ДВО РАН. 2010. № 6. С. 60–67.
- Поздняков Л. К. Лес на вечной мерзлоте. Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние, 1983. 97 с.
- Сагдиева П. Д., Охотина М. В. Эктопаразиты землероек-бурозубок (Insectivora, *Sorex*) Сихотэ-Алинского заповедника // Сообщ. АН ГССР. 1979. Т. 94, № 3. С. 709–711.
- Сергеев В. Е., Ильяшенко В. Б. Филогенетические отношения и их значимость в формировании таксоценологических группировок представителей р. *Sorex* // Сиб. биол. журн. 1991. № 1. С. 35–39.
- Терлецкая А. Т. Растительный покров Дальнего Востока. Хабаровск: Изд-во Тихоокеан. гос. ун-та, 2013. 116 с.
- Тиунов М. П. Новые данные по распространению мелких млекопитающих в Приохотье и сопредельных областях // Зоол. журн. 2003. Т. 82, № 1. С. 123–125.
- Черемкин И. М., Нестеренко В. А., Подолько Р. Н. Численность землероек и структура их сообществ в зоне влияния Нижнебурейского водохранилища // Амур. зоол. журн. 2018. Т. 10, № 3–4. С. 180–189.
- Черемкин И. М., Нестеренко В. А., Скидан Д. А., Мудрак Т. Н. Видовой состав и структура фауны землероек Норского заповедника // Амур. зоол. журн. 2022. Т. 14, № 1. С. 112–122. doi: 10.33910/2686-9519-2022-14-1-112-122
- Шефтель Б. И. Методы учета численности мелких млекопитающих // Russian Journal of Ecosystem Ecology. 2018. Vol. 3, N 3. P. 1–21. doi: 10.21685/2500-0578-2018-3-4
- Штильмарк Ф. Р., Долгов В. А. Землеройки (Mammalia, Soricidae) Нижнего Приамурья // Фауна и экология наземных позвоночных юга Дальнего Востока СССР. Владивосток, 1974. С. 58–64.
- Churchfield S. The natural history of shrews. L.: AC Black, 1990. 178 p.
- Dobson M. Patterns of distribution in Japanese land mammals // Mammal Review. 1994. Vol. 24. P. 91–111.
- Dobson M., Kawamura Y. Origin of the Japanese landmammal fauna: allocation of extant species historically-based categories // The Quat. Res. 1998. Vol. 7. P. 385–395.
- Dokuchaev N. E., Kohno N., Ohdachi S. D. Reexamination of fossil shrews (*Sorex* spp.) from the Middle Pleistocene of Honshu Island, Japan // Mammal Study. 2010. Vol. 35. P. 157–168.
- Han S.-H. Mammals in North Korea // Nat. Conservat. (Seoul). 1994. Vol. 86. P. 44–50.
- Han S. H., Ohdachi S., Abe H. New records of two *Sorex* species (Soricidae) from South Korea // Mammal Study. 2000. Vol. 25. P. 141–144.
- Hanski I. What does a shrew do in a energy crisis? // Behavioural ecology: ecological consequences of adaptive behaviour / Eds.: R. M. Sibly, R. M. Smith. Oxford: Blackwell Sci. Publ., 1985. P. 247–252.
- Hasegawa Y. Quaternary smaller mammalian fauna from Japan // Fossils. 1966. Vol. 11. P. 31–40.
- Hoffman R. S. A review of the systematics and distribution of Chinese red-toothed shrews (Mammalia: Soricinae) // Acta Theriol. Sinica. 1987. Vol. 7, N 2. P. 100–139.
- Hutchinson G. E. An introduction to population ecology. New Haven; London: Yale University Press, 1978. 256 p.
- Igarashi Y. History of environmental change in Hokkaido from the viewpoint of palinological research // Biodiversity and ecology in the Northernmost Japan. Sapporo: Hokkaido Univ. Press, 1993. P. 1–19.
- Jo Y.-S., Baccus J. T., Koprowski J. L. Mammals of Korea: a review of their taxonomy, distribution and conservation status // Zootaxa. 2018. Vol. 4522. 216 p. doi: 10.11646/zootaxa.4522.1.1
- Kawamura Y. Quaternary rodent faunas in the Japanese islands (Part 1) // Memoirs of the Faculty of Science, Kyoto University (Geology and Mineralogy). 1988. Vol. 53. P. 31–348.
- Kuroda N. Mammal fauna of Manchoukuo preserved in collection of Marguis Yamashina // Bull. Biogeogr. Soc. Japan. 1939. Vol. 9. P. 1–50.
- Lee J.-B., Kim Y.-K., Bae Y.-S. Historical review and notes on small mammals (Mammalia: Erinaceomorpha, Soricomorpha, Rodentia) in Korea // Anim. Syst. Evol. Divers. 2014. Vol. 30, N 3. P. 159–175. doi: 10.5635/ASED.2014.30.3.159
- Liu Z., Zhang J., Bai W., Liu H., Xie R., Yang X., Jin Z. Classification and distribution of Soricidae in Northeast China // Acta Theriol. Sinica. 2019. Vol. 39, N 1. P. 8–26. doi: 10.16829/j.slxb.150120
- McNab B. K. The energy expenditure of shrews // The biology of the Soricidae / Eds.: J. S. Findley, T. L. Yates; The Museum of Southwestern Biology. Albuquerque: University of New Mexico, 1991. P. 35–46.
- Millien-Parra V., Jaeger J.-J. Island biogeography of the Japanese terrestrial mammal assemblages: an example of a relict fauna // J. Biogeogr. 1999. Vol. 26. P. 959–972.
- Ohdachi S. Burrowing habits and earthworm preferences of three species of *Sorex* in Hokkaido // J. Mamm. Soc. Japan. 1995. Vol. 20, N. 1. P. 85–98.
- Ohdachi S., Maekawa K. Geographic distribution and relative abundance of fore species of soricine shrews in Hokkaido, Japan // Acta Theriol. 1990. Vol. 35, N 3–4. P. 261–267.
- Ohdachi S. D., Ishibashi Y., Iwasa M. A., Fukui D., Saitoh T. The Wild Mammals of Japan. 2nd ed. Kyoto: Shoukadoh Publ., 2015. 506 p.
- Ohdachi S., Masuda R., Abe H., Adachi J., Dokuchaev N. E., Haukisalmi V., Yoshida M. C. Phylogeny of Eurasian soricine shrews (Insectivora, Mammalia) inferred from the mitochondrial cytochrome b gene sequences // Zool. Sci. 1997. Vol. 14. P. 527–532.
- Oshima K. The late-Quaternary sea-level change of the Japanese Islands // J. Geogr. 1991. Vol. 100. P. 967–975.
- Omelko V. E., Kuzmin Y. V., Tiunov M. P., Voyta L. L., Burr G. S. Late Pleistocene and Holocene small mammal (Lipotyphla, Rodentia, Lagomorpha) remains from Medvezhyi Klyk Cave in the Southern Russian Far East // Proc. Zool. Institute RAS. 2020. Vol. 324, N 1. P. 124–145. doi: 10.31610/trudyzin/2020.324.1.124
- Park S. J., Lee W.-S. A new southern distribution limit for *Sorex mirabilis* Ognev, 1937 (Eulipotyphla, Soricidae) // Animal Cells and System. 2019. Vol. 23, N 1. P. 59–63. doi: 10.1080/19768354.2018.1561515
- Phillips H. R. P., Guerra C. A. G., Marie L. C. Bartz M. L. C. et al. Global distribution of earthworm diversity // Science. 2019. Vol. 366, N 6464. P. 480–485. doi: 10.1126/science.aax4851

- Repenning C. A. Subfamilies and genera of the Soricidae // US Geol. Surv. Prof. Pap. 1967. Vol. 565. P. 1–69.
- Reumer J. W. F. Speciation and evolution in the Soricidae (Mammalia: Insectivora) in relation with the paleoclimate // Revue de Paleobiologie. 1989. Vol. 96. P. 81–90.
- Smith A. T., Xie Y., Hoffmann R. S., Lunde D., MacKinnon J., Wilson D. E., Wozencraft W. C. A Guide to the Mammals of China. Princeton University Press, 2013. 576 p.
- Takagi N., Fujimaki Y. Chromosomes of *Sorex shinto saevus* Thomas and *Sorex unguiculatus* Dobson // Jap. J. Genet. 1966. Vol. 41. P. 109–113.
- Tiunov M. P., Gimranov D. O. The first fossil Petaurista (Mammalia: Sciuridae) from the Russian Far East and its paleogeographic significance // Palaeoworld. 2020. Vol. 29, N 1. P. 176–181. doi: 10.1016/j.palwor.2019.05.007

Range of the long-clawed shrew *Sorex unguiculatus* and its status in shrew taxocenes of Northeast Asia

V. A. NESTERENKO

Federal Scientific Center of the East Asia Terrestrial Biodiversity of the Far Eastern Branch of the Russian Academy of Sciences 690022, Vladivostok, Prospekt 100-letiya Vladivostoka, 159
E-mail: vanester@mail.ru

Semi-fossorial *Sorex unguiculatus* is a common shrew species in the central part of Northeast Asia, and the paper is devoted to elucidating its status in shrew taxocenes within the entire specified range. The configuration of the modern range of the long-clawed shrew differs from the generally accepted one and its formation occurred through distribution from two Late Pleistocene refugiums – mainland and island. According to the status of the long-clawed shrew in the taxocenes, three areas were distinguished: this species is a dominant in low-species insular taxocenes, a subdominant in multispecies taxocenes of coniferous-broad-leaved forests of the Ussuri Territory, and a minor one in the zone of interpenetration of nemoral and taiga vegetation of the left-bank part of the Lower Amur Region. Further northwest expansion of the long-clawed shrew is unlikely due to the specific requirements of this species for the type and structure of soils, which change significantly under the conditions of the appearance of permafrost, and coexistence with an ecologically close species, the flat-skulled shrew.

Key words: shrews, long-clawed shrew, range, taxocene, refugium, dominance index, Northeast Asia.