

Динамика численности и структура сообщества бурозубок в окрестностях г. Магадан (северное побережье Охотского моря)

С. В. КИСЕЛЕВ

Институт биологических проблем Севера ДВО РАН
685000, Магадан, ул. Портовая, 18
E-mail: kiselevmagadan@mail.ru

Статья поступила 27.12.2018

После доработки 13.02.2019

Принята к печати 13.02.2019

АННОТАЦИЯ

Представлены данные по динамике численности и структуре доминирования в сообществе бурозубок в окрестностях г. Магадан (2011–2018 гг.). В целом доминировали в уловах равнозубая (*S. isodon*) и средняя (*S. caecutiens*) бурозубки, второстепенными по обилию видами были дальневосточная (*S. gracillimus*), крупнозубая (*S. darphaenodon*), камчатская (*S. camtschaticus*) и крошечная (*S. minutissimus*) бурозубки. Подъемы и снижения численности всех видов в различной степени совпадали, и отличия в структуре доминирования между годами были относительно невелики. Варьировал лишь статус средней бурозубки, характеризовавшейся наибольшей амплитудой колебаний численности, и дальневосточной бурозубки, обилие которой в регионе возросло в последнее время. Обсуждается роль некоторых факторов в регуляции численности животных.

Ключевые слова: *Soricidae*, *Sorex*, структура доминирования, динамика численности, Северное Приохотье, Северо-Восточная Азия.

Закономерности и причины изменений численности мелких млекопитающих, несмотря на пристальное внимание экологов уже на протяжении многих десятилетий, все еще недостаточно изучены. К настоящему времени известно, что численность животных формируется под влиянием сложного комплекса факторов различной природы. Однако набор и сила действия этих факторов, даже для одних и тех же видов организмов, могут существенно отличаться в зависимости от географического положения. Все это отражается и на популяционной динамике мелких млекопитающих, которая варьирует между ре-

гионами по таким характеристикам, как амплитуда колебаний, наличие цикличности, периодичность циклов и т. д. С другой стороны, единое мнение относительно того, какие из факторов влияют на зверьков в наибольшей степени и являются определяющими в формировании того или иного типа динамики численности, до сих пор отсутствует. Для решения этих вопросов необходимо накопление материалов по долговременным наблюдениям за колебаниями численности различных видов животных в разных частях их ареала.

Большинство работ по изучению динамики обилия мелких млекопитающих выполне-

но на грызунах, однако не менее интересную в этом плане группу представляют землеройки-бурозубки. Ряд биологических особенностей бурозубок приводит к их значительной зависимости от внешних условий. Землеройки рода *Sorex* активны круглогодично, обладают малыми размерами тела и крайне высоким уровнем метаболизма [Taylor, 1998]. Как результат, теплопотери бурозубок в естественной среде довольно высоки. Интенсивный обмен веществ и отсутствие такого энергосберегающего механизма, как торпор, также вынуждают этих зверьков часто питаться и делают их уязвимыми даже к непродолжительным периодам голодания. В сутки бурозубки потребляют количество корма, превышающее собственную массу, а время их жизни без доступа пищи составляет лишь несколько часов [Тупикова, 1949; Hanski, 1994]. В то же время эти животные широко распространены, населяют в том числе и относительно малопродуктивные северные регионы, отличающиеся суровыми, продолжительными зимами, и нередко превосходят по обилию мышевидных грызунов [Докучаев, 1990]. Зачастую изменения численности по годам у бурозубок и различных видов полевок происходят синхронно, в некоторых регионах популяционная динамика этих насекомых является циклической (см., например, [Стадухин, 1979; Sheftel, 1989; Korpimäki et al., 2005; Zub et al., 2012; Киселев, Ямборко, 2014; Бобрецов, 2016]). Все эти и многие другие особенности делают наблюдения за колебаниями численности бурозубок весьма перспективными для выявления общих закономерностей популяционной динамики мелких млекопитающих.

На одной и той же территории бурозубки, как правило, представлены сообществом из нескольких сосуществующих близкородственных видов, экологические ниши которых перекрываются в довольно значительной степени. В связи с этим большое значение в регуляции их численности, помимо прочих факторов, приобретают межвидовые взаимодействия. Наблюдения за колебаниями численности совместно обитающих видов бурозубок, таким образом, важны и для понимания механизмов организации и функционирования сообществ мелких млекопитающих, и в этом аспекте проводились и до сих пор проводят-

ся в различных регионах [Sheftel, 1989; Сергеев и др., 2001; Черноусова, Толкачев, 2007; Литвинов, Пожидаева, 2008; Виноградов, 2012; Литвинов и др., 2015; Нестеренко и др., 2016; Нестеренко, Локтионова, 2017; и др.].

Работы по изучению динамики численности бурозубок на Северо-Востоке Азии малочисленны, наблюдения длительностью более 5 лет осуществлялись лишь в бассейнах рек Челомджи (Северное Приохотье) [Докучаев, 1990] и Колымы (в верхнем течении, континентальная часть Северо-Востока Азии) [Киселев, Ямборко, 2014; Киселев, 2015] – районах, характеризующихся соответственно умеренно- и резко-континентальным климатом. На территории с морским климатом подобные работы не выполнялись. В данном исследовании рассматриваются материалы по численности бурозубок и ее динамике в 2011–2018 гг. в окрестностях г. Магадан, расположенного на берегу Охотского моря.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Исследование выполнено на материале, собранном поблизости г. Магадан. Удаленность мест отлова животных от береговой линии моря не превышала 7 км. Рельеф района исследования – гористый, климат характеризуется избыточным увлажнением, холодным летом, снежной морозной зимой [Клюкин, 1970]. Безморозный период на северном побережье Охотского моря продолжается 90–120 дней. Среднегодовая температура отрицательная (–3,5 °С). Температура самого холодного месяца – января – в среднем составляет –17,0 °С, самых теплых месяцев – июля и августа – 11,2 и 11,5 °С соответственно [Справочник ..., 1968; Научно-прикладной справочник..., 1990]. Устойчивый снежный покров, как правило, образуется в октябре, сходит в мае. Среднее число дней со снежным покровом равно 208. Максимальной высоты снежный покров достигает во второй половине марта – первой половине апреля. Вследствие сильных ветров, действующих в течение всего зимнего периода на побережье, снежный покров залегает весьма неравномерно, происходит его перераспределение между открытыми и более защищенными участками. Так, наибольшая за зиму высота снежного покрова (по снегосъемкам на последний день декады)

в среднем составляет 43 см для открытой территории и 91 см для леса [Научно-прикладной справочник..., 1990].

Для оценки относительной численности бурозубок и ее динамики отлов зверьков осуществляли в июле – августе 2011–2018 гг. при помощи металлических конусов. Конусы устанавливали в линию на расстоянии 10 м друг от друга и наполовину заполняли водой, направляющие канавки и заборчики не использовались. Уловистость животных при этом способе отлова по сравнению с традиционно используемыми методами канавок и заборчиков ниже приблизительно в 3,4 раза [Стариков, Шмакова, 1985]. Учетные линии располагались в двух основных лесных биотопах, а именно в лиственничнике (в нижней части горного склона) и пойменном чозениевом лесу в долине р. Дукча (в 2011 г. учеты численности животных проводили лишь в последнем биотопе). Подлесок в лиственничнике образован березой Миддендорфа и кедровым стлаником, напочвенный покров сложен мхами, кустарничками (брусника, багульник и др.), низкотравьем. В чозениевом лесу подлесок представлен различными видами ив, встречается рябина, шиповник, жимолость, характерен густой высокий травостой. За весь период исследований в июле – августе отработано 4635 конусо-суток (к.-сут.) и отловлено 752 бурозубки шести видов.

Для выявления структуры доминирования помимо материала, собранного вышеописанным способом, использовались зверьки, добытые в другие месяцы на протяжении всего бесснежного периода, а также животные, пойманные при помощи пластиковых стаканчиков объемом 0,5 л (устанавливались в июле – августе по 10 штук в каждом биотопе). Так же как и конусы, стаканчики приблизительно наполовину заполнялись водой. Определяли структуру доминирования видов в сообществе на основе показателей их долевого участия в совокупной выборке, в расчет при этом принимались данные за 2012–2018 гг., когда отловы зверьков проводились в обоих биотопах. В анализ структуры доминирования в общей сложности вошли 1268 экземпляров бурозубок. Аналогично другим авторам [Нестеренко и др., 2016; Нестеренко, Локтионова, 2017] использовали следующую шкалу доминирования: абсолютный доми-

нант – доля участия в выборке >50 %, доминант – 30–49 %, субдоминант – 10–29 %, второстепенный вид – <10 %.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Видовой состав землероек в окрестностях Магадана соответствовал описанному ранее для материкового побережья Охотского моря [Андреев и др., 2006; Докучаев, 2012]. В уловах отмечены равнозубая (*Sorex isodon* Turov), средняя (*S. caecutiens* Laxmann), дальневосточная (*S. gracillimus* Thomas), крупнозубая (*S. daphaenodon* Thomas), камчатская (*S. camtschaticus* Yudin) и крошечная (*S. minutissimus* Zimmermann) бурозубки (таблица). Равнозубая бурозубка на протяжении практически всего периода работ была абсолютным доминантом, лишь в 2018 г. доля этого вида среди отловленных зверьков составила 34,1 %. Средняя бурозубка по совокупному материалу оказалась содоминантом *S. isodon* (31,9 %), однако ее статус варьировал между годами в довольно широких пределах. Так, в 2012–2013 гг. этот вид был доминантом (44,0 и 40,8 % соответственно), в 2014, 2015 и 2017 гг. – субдоминантом (от 14,1 до 28,4 %), в 2016 г. – второстепенным видом (4,0 %), а в 2018 г. абсолютным доминантом (62,6 %).

Дальневосточная, крупнозубая, камчатская и крошечная бурозубки в целом оказались второстепенными видами. Однако первый из этих видов начиная с 2014 г. в течение трех лет подряд был субдоминантом (от 11,2 до 12,8 %). В 2017 г. доля *S. gracillimus* среди пойманных зверьков составила 8,4 %, и в среднем за все годы этот вид по встречаемости в уловах занял третье место (6,8 %) после *S. isodon* и *S. caecutiens*. Доля крупнозубой бурозубки среди отловленных животных варьировала от 0 % в 2012 и 2016 гг. до 9,0 % в 2014 г. и в совокупном материале составила 3,0 %. Камчатская и крошечная бурозубки были редкими (1,1 и 0,4 % соответственно). Практически во все годы (исключение – 2017 г.) каждый из этих двух видов в сборах или был представлен в единственном экземпляре, или отсутствовал вовсе.

В сравнении между двумя биотопами, равнозубая бурозубка достигала наибольшего обилия в чозениевом лесу, здесь относительная численность *S. isodon* также многократно

Видовой состав и процентное соотношение видов бурозубок в уловах

Год	<i>S. isodon</i>		<i>S. caecutiens</i>		<i>S. gracillimus</i>		<i>S. daphaenodon</i>		<i>S. camtschaticus</i>		<i>S. minutissimus</i>	
	<i>n</i>	%	<i>n</i>	%	<i>n</i>	%	<i>n</i>	%	<i>n</i>	%	<i>n</i>	%
2012	74	52,5	62	44,0	4	2,8	–	–	–	–	1	0,7
2013	144	55,4	106	40,8	4	1,5	4	1,5	1	0,4	1	0,4
2014	49	62,8	11	14,1	10	12,8	7	9,0	1	1,3	–	–
2015	179	66,8	52	19,4	30	11,2	7	2,6	–	–	–	–
2016	21	84,0	1	4,0	3	12,0	–	–	–	–	–	–
2017	222	54,8	115	28,4	34	8,4	20	4,9	11	2,7	3	0,7
2018	31	34,1	57	62,6	1	1,1	1	1,1	1	1,1	–	–
Всего (в среднем)	720	56,8	404	31,9	86	6,8	39	3,0	14	1,1	5	0,4

превышала таковую прочих видов землероек (рис. 1). *S. caecutiens* и *S. daphaenodon* отдавали предпочтение лиственничнику, при этом средняя бурозубка в данном биотопе обладала наибольшей относительной численностью среди всех видов. Встречаемость остальных бурозубок в представленных биотопах была примерно равной.

Наибольшей амплитудой выделялись колебания численности у средней бурозубки (от 0

до 15,9 экз./100 к.-сут в среднем по двум биотопам). У равнозубой бурозубки отношение максимальной усредненной по биотопам численности к минимальной составило 15,1. Изменения обилия по годам в различных биотопах, как у *S. isodon*, так и у *S. caecutiens*, происходили синхронно (рис. 2). Динамика численности равнозубой бурозубки характеризовалась последовательными подъемами до пика и спадами до депрессии. При этом

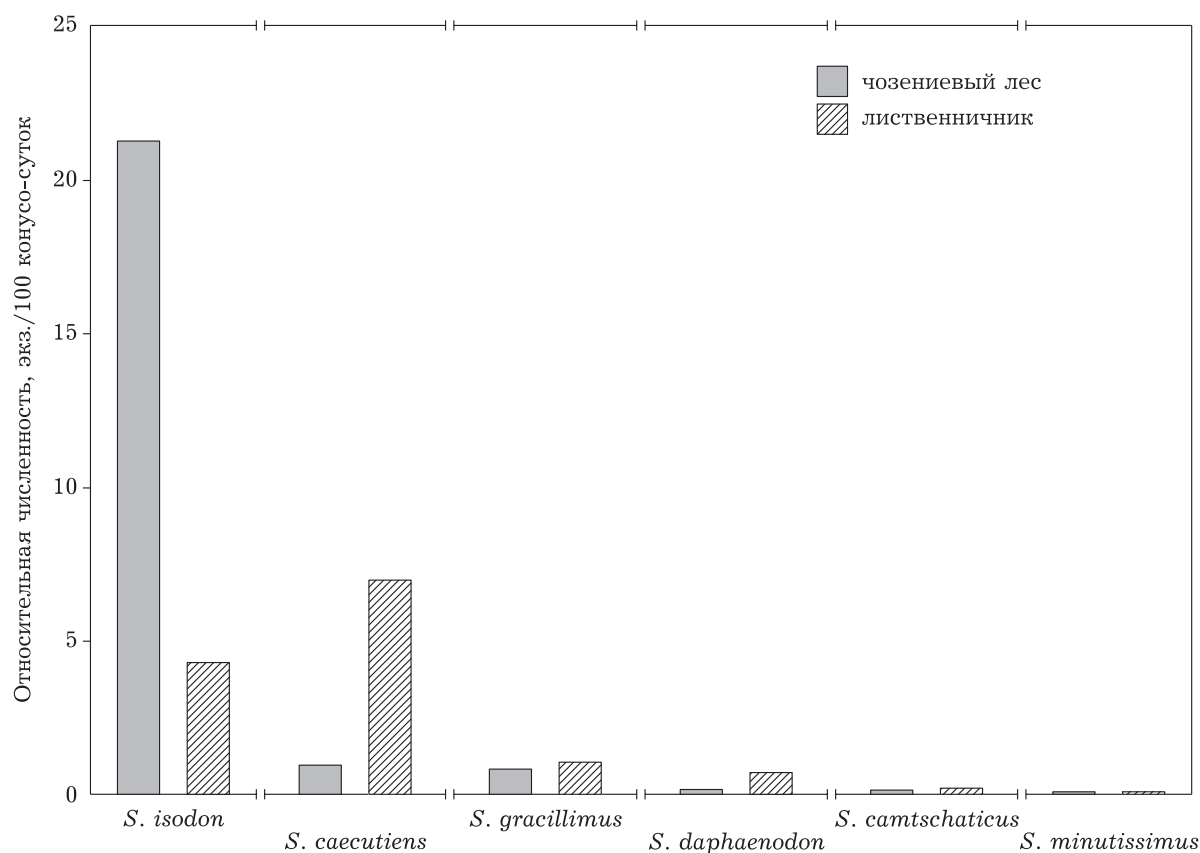


Рис. 1. Среднегодулетняя (2012–2018 гг.) относительная численность бурозубок в двух биотопах

после депрессии 2011 г. численность *S. isodon* достигла пика через 2 года (в 2013 г.), тогда как в дальнейшем пики (2015, 2017 гг.) наступали сразу после депрессии (2014, 2016 гг.). После пика во всех случаях численность резко снижалась, и на следующий год наблюдалась ее депрессия. Колебания численности средней бурозубки в целом были синхронны с таковыми у равнозубой, однако после депрессии 2014 г. обилие *S. caecutiens* хоть и возросло, все еще оставалось на относительно невысоком уровне. Факт, что в 2015 г. средняя бурозубка не достигла пиковой плотности, подтверждается и на основе данных по репродукции. В этот год значительная часть самок-сеголеток включалась в размножение (21,4 %), тогда как в годы пика численности (2013, 2017 гг.) доля принимающих участие в репродукции молодых самок была минимальной за весь период (4,5 и 0 % соответственно). Сеголеток равнозубой бурозубки с признаками участия в размножении в 2013, 2015 и 2017 гг. отмечено не было, хотя в годы низкой численности некоторые из молодых самок (от 5,3 до 12,9 %) были беременными или имели развитые железы лактации.

Несмотря на то что интенсивность репродукции в популяциях отличалась между годами, обилие обоих видов бурозубок в летний период значительно зависело от количества перезимовавших особей. Коэффициент корреляции Спирмена (r_s) между совокупной относительной численностью и численностью перезимовавших зверьков как у *S. isodon*, так и у *S. caecutiens* составил 0,9 ($p < 0,01$). Между показателями относительной численности перезимовавших особей и сеголеток связь также была высокой и достоверной: $r_s = 0,8$ ($p < 0,05$) для *S. isodon* и $r_s = 0,9$ ($p < 0,01$) для *S. caecutiens*.

Колебания численности *S. gracillimus*, *S. daphaenodon*, *S. camtschaticus* и *S. minutissimus* по биотопам, а также в сравнении с таковыми у *S. isodon* и *S. caecutiens* были менее связанными (см. рис. 2). При депрессии численности доминирующих видов, однако, обилие второстепенных, как правило, также было наименьшим. Подъемы их численности обычно тоже приходились на годы пика таковой у видов-доминантов. Наибольшая относительная численность всех второстепенных видов была отмечена в 2017 г.

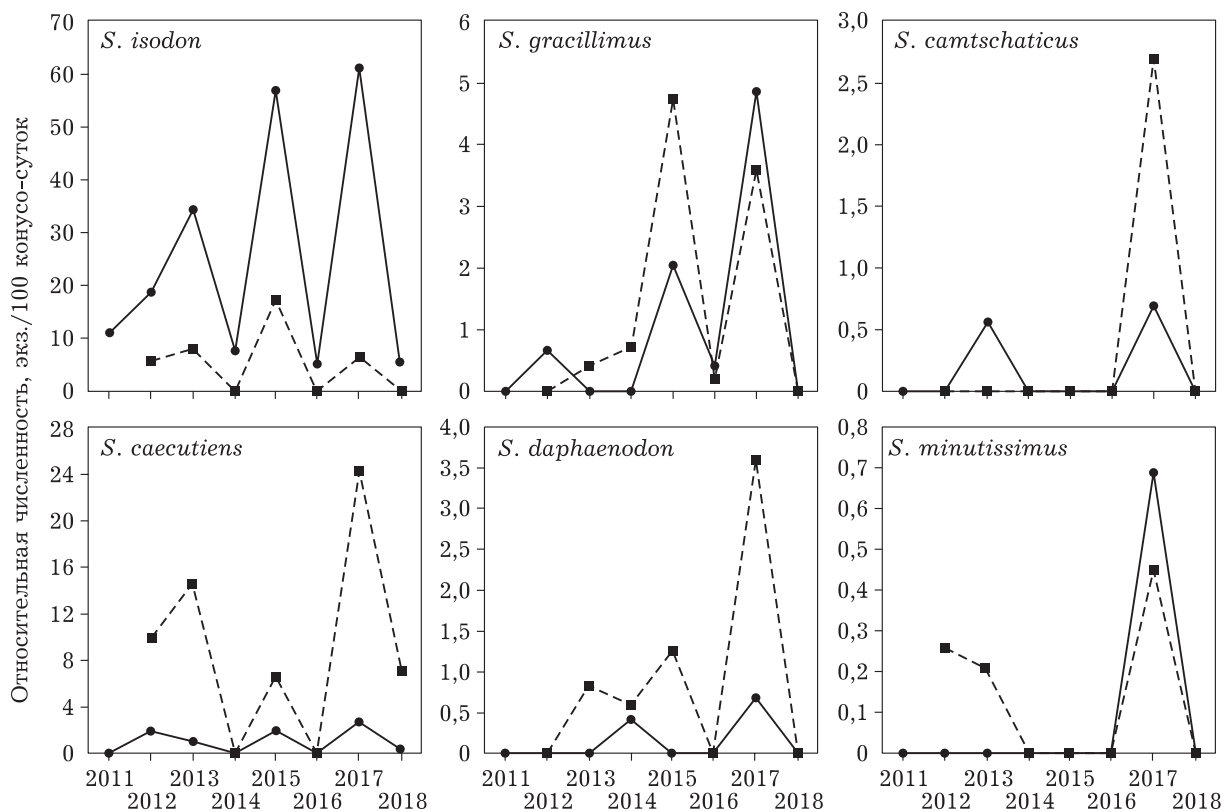


Рис. 2. Динамика численности бурозубок в хозениевом лесу (сплошная линия, круги) и лиственничнике (штриховая линия, квадраты) в 2011–2018 гг.

ОБСУЖДЕНИЕ

Доминирующими видами бурозубок в совокупном материале оказались *S. isodon* и *S. caecutiens*, причем первый вид был абсолютным доминантом. Схожие данные приводились Е. А. Дубининым и С. В. Мальковым [2012], осуществлявшими отлов мелких млекопитающих в окрестностях г. Магадана в 2008–2010 гг. Из 70 пойманных ими бурозубок трех видов (*S. isodon*, *S. caecutiens*, *S. gracillimus*) на равнозубую пришлось 55,7 %, на среднюю – 42,9 % экземпляров. Это отличает побережье от более удаленных от моря районов Северо-Восточной Азии, где *S. caecutiens* обычно преобладает по численности среди бурозубок горно-таежного ландшафта [Юдин и др., 1976; Докучаев, 1990; Андреев и др., 2006]. Выявленная особенность, с одной стороны, может быть следствием невысокой плотности популяции средней бурозубки на побережье. Среднегодовалый показатель относительной численности для *S. caecutiens* здесь, например, оказался в несколько раз ниже в сравнении с таковым в верховьях Колымы, где отлов животных проводили по идентичной методике [Киселев, Ямборко, 2014; Киселев, 2015]. Это, вероятно, связано с тем, что непосредственно на побережье Охотского моря почти отсутствуют распространенные на территории с преобладанием континентального и переходно-континентального климата пойменные лиственничники [Синельникова, 2016]. Именно в этом характеризующемся наиболее благоприятным сочетанием защитных, кормовых и микроклиматических условий типе леса Северо-Восточной Азии *S. caecutiens* достигает максимальной плотности [Докучаев, 1990; Андреев и др., 2006]. С другой стороны, на побережье высокая численность равнозубой бурозубки. В предпочитаемом данным видом биотопе – цоценивом лесу, среднегодовалый показатель относительного обилия *S. isodon* более чем в 5 раз превышал аналогичный в обследованной ранее части Верхней Колымы, где этот вид среди бурозубок занимал второе по численности место после *S. caecutiens* [Киселев, Ямборко, 2014; Киселев, 2015]. Это свидетельствует о довольно благоприятных условиях обитания для *S. isodon* на материковом побережье Охотского моря. Следует, однако, отметить, что наибольшей абсолютной числен-

ностью в исследуемом районе, скорее всего, все же будет обладать *S. caecutiens*, так как среди лесных формаций наибольшую площадь на побережье занимают лиственничники, где обилие этого вида выше, чем других бурозубок. В данном исследовании также не отлавливали животных на горных склонах, где количество видов бурозубок и их соотношения могут отличаться от таковых на равнине и в предгорье. Согласно литературным данным, например, на вершинах горных склонов, соответствующих тундре и лесотундре, численность землероек в несколько раз ниже в сравнении с лесными биотопами, а их видовой состав беднее (из представленных в данном исследовании видов – преимущественно *S. caecutiens*) [Юдин, 1975].

Камчатская и крошечная бурозубки были редкими. Интересен факт, что считавшийся также редким для территории Северо-Восточной Азии вид – дальневосточная бурозубка [Докучаев, 1990, 2012; Андреев и др., 2006; Красная книга ..., 2008] – в целом был хоть и немногочисленным, но обычным в данном исследовании. По встречаемости в уловах *S. gracillimus* заняли третье место, опережая по данному показателю даже такой обычный для таежных ландшафтов Севера Дальнего Востока вид [Андреев и др., 2006], как *S. daphaenodon*. В ряде лет дальневосточная бурозубка в сообществе зверьков была субдоминантом. По литературным сводкам численность этого эндемичного для Восточной Азии вида невысока на всей материковой части ареала, вдоль Охотского побережья убывает по направлению к северу [Нестеренко, 1999; Андреев и др., 2006; Докучаев, 2012]. На северо-западном побережье Охотского моря (в окр. пос. Аян) в 1999 г. при общей низкой численности землероек этот вид по обилию уступал только средней бурозубке [Тиунов, 2003]. Тогда ее доля в уловах среди землероек составила 30,8 %, хотя в 1965 г. из более чем 285 отловленных там же бурозубок на *S. gracillimus* приходилось лишь 4 экземпляра [Алина, Реймерс, 1975]. В районе пос. Охотск в 2003 г. доля этого вида в сборах среди насекомых составила 5,6 % [Докучаев, 2012], а в бассейне р. Челомджа (Северное Приохотье) по материалам за 1979–1988 гг. – всего 1,3 % [Докучаев, 1990]. Северное побережье Охотского моря для *S. gracillimus* яв-

ляется северо-восточной периферией ареала, который тянется здесь узкой полосой вплоть до бассейна р. Яма [Андреев и др., 2006; Докучаев и др., 2011; Докучаев, 2012]. Не исключено, что рост численности дальневосточной бурозубки явился следствием климатических изменений. На территории Магаданской области, так же как и во многих других регионах, в последние десятилетия наблюдается выраженная тенденция к увеличению среднегодовых температур, наиболее заметно потепление в холодное время года [Синельникова, Пахомов, 2015; Ушаков, 2016].

Период исследований невелик для оценки типа популяционной динамики зверьков в районе в целом, но, по крайней мере во время проведения работ, динамика численности *S. isodon* носила волнообразный характер с чередующимися подъемами до пика и спадами до депрессии, т. е. больше походила на циклическую. Периодичность циклов (промежутки от депрессии до депрессии численности) составляла 2–3 года. Двухлетние популяционные циклы мелких млекопитающих редки по сравнению с трех-, четырехлетними, но также встречаются [Krebs, Myers, 1974; Чернявский, Лазуткин, 2004; Бобрецов, 2016]. Численность *S. caecutiens* по годам в целом изменялась синхронно с таковой у *S. isodon*, однако в 2015 г. при высокой плотности последнего вида численность первого была небольшой. В более удаленном от моря районе Северного Приохотья (бассейн р. Челомджа) в 80–90-е годы прошлого века динамика численности данного вида в целом была нециклической, хотя во второй половине периода этого исследования популяционные циклы *S. caecutiens* были выражены достаточно отчетливо [Докучаев, 1990; Докучаев, Лазуткин, 1990, 1991]. Отклонения от строгой циклическости отличают популяционную динамику средней бурозубки в Северном Приохотье от таковой в верховьях Колымы, где колебания численности у *S. caecutiens*, также как и у *S. isodon*, были циклическими на протяжении всего периода наблюдений [Киселев, Ямборко, 2014; Киселев, 2015]. Периодичность циклов у обоих видов составляла 3 года.

По мнению некоторых авторов, формирование регулярных циклов мелкими млекопитающими возможно лишь при относительно стабильных благоприятных условиях

окружающей среды, характерных в основном для континентальных регионов [Sheftel, 1989, 2010; Захаров и др., 2011]. Нестабильные климатические параметры на побережье приводят к значительной зависимости динамики популяций от внешних условий. Вследствие этого животные не формируют регулярных популяционных циклов, хотя отдельные периоды с циклическими изменениями численности также возможны. Для выяснения роли конкретных факторов в формировании популяционной динамики зверьков на северном побережье Охотского моря необходимы более длительные наблюдения. Однако в данном исследовании численность бурозубок в летний период была напрямую связана с количеством перезимовавших особей, т. е. определялась преимущественно выживаемостью зверьков в предшествующий осенне-зимне-весенний период. Подобная особенность ранее установлена и в других районах Северо-Восточной Азии [Докучаев, 1990; Киселев, Ямборко, 2014; Киселев, 2015], а также в других регионах [Попов, 1960; Калинин и др., 2008]. При всем многообразии внешних факторов, воздействующих на выживаемость мелких млекопитающих, одним из наиболее важных и способных оказывать влияние на тип динамики численности зверьков в северных широтах является снежный покров [Формозов, 1990; Sheftel, 2010; Marchand, 2013]. Отмечалось, например, что в Фенноскандии циклическая динамика некоторых видов полевков по большей части свойственна для удаленных к северу районов, характеризующихся высоким уровнем снега и длительным периодом его залегания [Hansson, Henttonen, 1985]. И хотя, по мнению авторов данного исследования, влияние снежного покрова на колебания численности животных реализуется путем их защиты от некоторых видов хищников («универсалов»), снег также ограждает мелких млекопитающих от воздействия холодного климата. Считается, что землеройки-бурозубки вследствие физиологических особенностей особенно чувствительны к действию погоды [Ивантер, 1978; Gliwicz, Taylor, 2002; Zub et al., 2012]. Отмечалось, что к массовой гибели бурозубок приводят суровые, малоснежные зимы, когда зверьки подвергаются влиянию низких температур [Попов, 1960; Ивантер, 1978; Панов, Николаев, 1987;

Формозов, 1990]. Высока их смертность также в годы с поздним установлением снежного покрова [Панов, 2001] и его ранним сходом в случае наступления морозов [Ивантер, 1978; Sheftel, 1989; Панов, 2001]. С другой стороны, губительны для бурозубок и зимние оттепели, способствующие таянию снега и образованию в нем ледяных корок [Формозов, 1990; Виноградов, 2012]. Путем резкого снижения численности животных все эти факторы могут препятствовать формированию регулярных циклов их популяциями.

В континентальной части Северо-Восточной Азии – верховьях Колымы – определенная зависимость выживаемости бурозубок от уровня снежного покрова в зимний период также прослеживалась, однако наибольшая смертность зверьков происходила в периоды с осени по весну, следующие за летом с высокой плотностью животных [Киселев, Ямборко, 2014; Киселев, 2015]. Значительная гибель бурозубок в эти годы не была связана с погодно-климатическими условиями и, по всей видимости, являлась следствием плотностно-зависимых механизмов. Климат этого района характеризуется морозной, но многоснежной зимой. Средняя месячная температура самого холодного месяца (обычно январь) практически во все годы исследований опускалась ниже $-40\text{ }^{\circ}\text{C}$, однако подснежные температуры были существенно выше и коррелировали с высотой снега [Лазуткин и др., 2012; Лазуткин, 2018]. В итоге, несмотря на то что погодно-климатические условия хоть и влияли на выживаемость мелких млекопитающих, формированию циклической динамики популяциями животных они не помешали.

Так же как и для Верхней Колымы, для северного побережья Охотского моря характерна снежная зима с довольно продолжительными сроками залегания устойчивого снежного покрова [Клюкин, 1970; Справочник..., 1968; Научно-прикладной справочник..., 1990]. В то же время в сравнении с континентальной частью Северо-Восточной Азии температурные условия зимы на побережье вследствие морского климата всегда мягче. Во время проведения работ устойчивый снежный покров устанавливался в октябре, сходил (в лесу) – в мае – первой половине июня. Изредка в зимние месяцы происходили оттепели, но не столь

значительные (среднесуточная температура не превышала $0,8\text{ }^{\circ}\text{C}$) и кратковременные (положительная температура сохранялась не более двух суток) [[https://rp5.ru/Архив погоды в Магадане](https://rp5.ru/Архив_погоды_в_Магадане)]. Как показали наблюдения, в лесных биотопах к образованию ледяных корок в снегу оттепели не приводили. Таким образом, погодно-климатические условия зимнего периода на побережье Охотского моря относительно благоприятны для мелких млекопитающих, хотя, без сомнений, оказывают некоторое воздействие на выживаемость бурозубок и вряд ли определяют ход межгодовых изменений их обилия (фазу динамики численности). Следует, однако, отметить, что в отличие от лесных биотопов на необлесенных пространствах, где действующие в течение всего зимнего сезона ветры сдувают снежный покров [Клюкин, 1970; Научно-прикладной справочник..., 1990], зависимость динамики численности мелких млекопитающих от погодных условий может быть выражена в гораздо большей степени.

В сравнении с Верхней Колымой на северном побережье Охотского моря в регуляции численности бурозубок может возрастать роль трофического фактора. Влияние холодного Охотского моря в летний период приводит к тому, что суммы эффективных для развития беспозвоночных температур и, как следствие, обилие кормовой базы бурозубок здесь существенно ниже. Даже в бассейне р. Челомджа ранее отмечалась зависимость выживаемости средней бурозубки от урожая кормовых ресурсов [Докучаев, 1990].

У второстепенных видов показатели относительной численности по биотопам и в сравнении с таковыми у видов-доминантов изменялись менее связно. Тем не менее подъемы обилия малочисленных видов обычно приходились на годы пика численности доминирующих, а при депрессии численности последних (на следующий год после пика) плотность второстепенных, как правило, также была наименьшей. В пределах Северо-Востока Азии схожая особенность наблюдалась на Челомдже [Докучаев, 1990] и в верховьях Колымы [Киселев, 2015]. Как предполагалось ранее, общие для разных видов землероек депрессии численности могут быть следствием плотностно-зависимых механизмов, формирующихся на основе внутри- и межвидовых взаимодей-

ствий в годы высокого суммарного обилия животных [Моралева, 1987; Sheftel, 1989, 2010; Zakharov et al., 1991, 1997; Киселев, Ямборко, 2014; Киселев, 2015]. При этом по причине низкой плотности формирование авторегуляторных механизмов у второстепенных видов представляется маловероятным, и наибольшее значение в регуляции их численности, скорее всего, имеют конкурентные отношения с господствующими видами [Докучаев, 1990].

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Численность бурозубок на северном побережье Охотского моря подвержена значительным межгодовым колебаниям. Синхронная динамика обилия доминирующих видов по годам свидетельствует о том, что механизмы регуляции их численности во многом схожи. В то же время популяционные циклы у средней бурозубки не были так выражены, как у равнозубой, что в совокупности с большей относительной численностью и гораздо меньшей амплитудой ее колебаний у последнего вида указывает на более благоприятные условия обитания для *S. isodon* на побережье. Увеличения и снижения обилия второстепенных видов, как правило, также совпадали с таковыми у видов-доминантов. В итоге изменения структуры доминирования бурозубок по годам были не столь существенны, в наибольшей степени варьировало положение в сообществе средней и дальневосточной бурозубок. Равнозубая бурозубка почти всегда являлась абсолютным доминантом, а крупнозубая, камчатская и крошечная – второстепенными видами.

Работа выполнена при частичной финансовой поддержке грантами РФФИ: № 15-04-02668 и 18-04-00579.

ЛИТЕРАТУРА

- Алина А. В., Реймерс Н. Ф. Наземные млекопитающие (Mammalia) Аянского побережья Охотского моря // Систематика, фауна, зоогеография млекопитающих и их паразитов. Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние, 1975. С. 127–140. (Тр. Биол. ин-та СО АН СССР; Вып. 23).
- Андреев А. В., Докучаев Н. Е., Кречмар А. В., Чернявский Ф. Б. Наземные позвоночные Северо-Востока России: аннотированный каталог. Магадан: СВНЦ ДВО РАН, 2006. 315 с.
- Бобрецов А. В. Популяционная экология мелких млекопитающих равнинных и горных ландшафтов Северо-Востока европейской части России. М.: Т-во науч. изд. КМК, 2016. 381 с.
- Виноградов В. В. Многолетняя динамика и структура сообщества землероек (Soricidae) горной тайги Восточного Саяна // Сиб. экол. журн. 2012. № 1. С. 131–139. [Vinogradov V. V. Long-term dynamics and structure of shrews association (Soricidae) in the mountain taiga of the Eastern Sayan // Contemporary Problems of Ecology. 2012. Vol. 5, N 1. P. 97–103.]
- Докучаев Н. Е. Экология бурозубок Северо-Восточной Азии. М.: Наука, 1990. 160 с.
- Докучаев Н. Е. Особенности распространения землероек (Soricomorpha) и грызунов (Rodentia) на материковом побережье Охотского моря // Вестн. СВНЦ ДВО РАН. 2012. № 3. С. 118–123.
- Докучаев Н. Е., Лазуткин А. Н. Численность мелких млекопитающих на юго-западе Магаданской области в 1989 г. и ее прогноз на 1990 г. // Численность грызунов на Дальнем Востоке СССР в 1989 г. и ее прогноз на 1990 г.: Оперативный информационный материал. Владивосток: ДВО АН СССР, 1990. С. 61–63.
- Докучаев Н. Е., Лазуткин А. Н. Численность мышевидных грызунов и землероек на юго-западе Магаданской области в 1990 г. и ее прогноз на 1991 г. // Численность грызунов на Дальнем Востоке СССР в 1990 г. и ее прогноз на 1991 г.: Оперативный информационный материал. Владивосток: ДВО АН СССР, 1991. С. 52–55.
- Докучаев Н. Е., Дубинин Е. А., Лазуткин А. Н., Иванов В. В., Грачев А. Н. Млекопитающие // Растительный и животный мир заповедника «Магаданский». Магадан: СВНЦ ДВО РАН, 2011. С. 156–177, 283–285.
- Дубинин Е. А., Мальков С. В. Мелкие млекопитающие города Магадана // Вестн. Сев.-Вост. гос. ун-та. 2012. Вып. 17. С. 44–49.
- Захаров В. М., Шефтель Б. И., Дмитриев С. Г. Изменение климата и популяционная динамика: возможные последствия (на примере мелких млекопитающих в Центральной Сибири) // Успехи соврем. биологии. 2011. Т. 131, № 5. С. 435–439.
- Ивантер Э. В. Основные закономерности и факторы динамики численности мелких млекопитающих таежного Северо-Запада СССР // Фауна и экология птиц и млекопитающих таежного Северо-Запада СССР. Петрозаводск: Карел. фил. АН СССР, 1978. С. 95–112.
- Калинин А. А., Демидова Т. Б., Олейниченко В. Ю., Щипанов Н. А. Сезонная динамика численности землероек-бурозубок (Insectivora, Soricidae) // Зоол. журн. 2008. Т. 87, № 2. С. 218–225.
- Киселев С. В. Динамика численности и изменчивость эколого-физиологических показателей у бурозубок (род *Sorex*) Верхней Колымы: автореф. дис. ... канд. биол. наук. Владивосток, 2015. 23 с.
- Киселев С. В., Ямборко А. В. Динамика численности средней (*Sorex caecutiens*) и равнозубой (*Sorex isodon*) бурозубок в бассейне Верхней Колымы // Зоол. журн. 2014. Т. 93, № 9. С. 1106–1116.
- Клюкин Н. К. Климат // Север Дальнего Востока. М.: Наука, 1970. С. 101–132.
- Красная книга Магаданской области. Редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды растений и животных. Магадан: Старый город, 2008. 430 с.
- Лазуткин А. Н. Подснежные температуры в местах обитания мелких млекопитающих на Верхней Колыме и в Северном Приохотье // Вестн. СВНЦ ДВО РАН. 2018. № 4. С. 79–88.

- Лазуткин А. Н., Ямборко А. В., Киселев С. В. Популяционная динамика лесных полевков (р. *Clethrionomys*) верховьев Колымы (р. Буянда) // Вестн. СВНЦ ДВО РАН. 2012. № 4. С. 66–74.
- Литвинов Ю. Н., Дупал Т. А., Ержанов Н. Т., Абылхасанов 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., Abyl-khasanov T. Zh., Senotrusova M. M., Moroldoev I. V., Abramov S. A. Aspects of shrew community organization in open landscapes of Siberia and Northern Kazakhstan // Contemporary Problems of Ecology. 2015. Vol. 8, N 2. P. 211–217].
- Литвинов Ю. Н., Пожидаева Л. В. Анализ параметров биоразнообразия сообществ землероек гор Алтая // Сиб. экол. журн. 2008. № 5. С. 793–798 [Litvinov Yu. N., Pozhidaeva L. V. Analysis of biodiversity parameters of shrew communities of the Altai Mountains // Contemporary Problems of Ecology. 2008. Vol. 1, N 5. P. 603–607].
- Моралева Н. В. К проблеме межвидовых отношений близких видов землероек-бурозубок (*Insectivora*, *Sorex*) // Фауна и экология птиц и млекопитающих Средней Сибири. М.: Наука, 1987. С. 213–228.
- Научно-прикладной справочник по климату СССР. Сер. 3. Многолетние данные. Вып. 33. Магаданская область, Чукотский автономный округ Магаданской области. Ч. 1–6. Л.: Гидрометеоиздат, 1990. 566 с.
- Нестеренко В. А. Насекомоядные Юга Дальнего Востока и их сообщества. Владивосток: Дальнаука, 1999. 173 с.
- 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].
- Нестеренко В. А., Локтионова Е. Ю., Бурковский О. А. Динамика структуры таксоценов землероек на юге о-ва Сахалин // Сиб. экол. журн. 2016. № 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].
- Попов В. А. Млекопитающие Волжско-Камского края. Казань: АН СССР. Казанский фил., 1960. 468 с.
- Панов В. В. Зимний период в жизни мелких млекопитающих приобских сосновых боров северной лесостепи Западной Сибири // Сиб. экол. журн. 2001. № 6. С. 777–784.
- Панов В. В., Николаев А. С. Динамика численности и видовая структура населения мелких млекопитающих Северной Барабы // Фауна, таксономия, экология млекопитающих и птиц. Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние, 1987. С. 5–11.
- Сергеев В. Е., Ильяшенко В. Б., Онищенко С. С., Колегова И. А. Многолетняя динамика таксоценов бурозубок черневой тайги юга Западной Сибири // Сиб. экол. журн. 2001. № 6. С. 785–790.
- Синельникова Н. В. Таежные лиственничные леса союза *Roso acicularis* – *Laricion cajanderi* all. nov. на северо-востоке России // Растительность России. 2016. № 28. С. 125–138.
- Синельникова Н. В., Пахомов М. Н. Сезонная жизнь природы Верхней Колымы. М.: Т-во науч. изд. КМК, 2015. 329 с.
- Справочник по климату СССР. Вып. 33. Магаданская область, ч. 4. Влажность воздуха, атмосферные осадки, снежный покров. Л.: Гидрометеоиздат, 1968. 258 с.
- Стадучин О. В. О цикличности численности грызунов и бурозубок в Свердловской области // Млекопитающие Уральских гор. Свердловск: УНЦ АН СССР, 1979. С. 65–67.
- Стариков В. П., Шмакова Е. В. К методике учетов мелких млекопитающих // Исследование мелких млекопитающих на Урале (Проблемы териологии на Урале). Свердловск: УНЦ АН СССР, 1985. С. 35–37.
- Тиунов М. П. Фауна и особенности распространения насекомых и грызунов Северо-Западного Приохотья // Зоол. журн. 2003. Т. 82, № 6. С. 708–713.
- Тупикова Н. В. Питание и характер суточной активности землероек средней полосы СССР // Зоол. журн. 1949. Т. 28, вып. 6. С. 561–572.
- Ушаков М. В. Характер современного потепления климата в Магаданской области // Вестн. СВНЦ ДВО РАН. 2016. № 2. С. 29–33.
- Формозов А. Н. Снежный покров как фактор среды, его значение в жизни млекопитающих и птиц СССР. 2-е изд. М.: Изд-во Моск. ун-та, 1990. 287 с.
- Черноусова Н. Ф., Толкачев О. В. Особенности динамики и видового разнообразия бурозубок урбанизированных территорий // Экология. 2007. № 3. С. 236–240 [Chernousova N. F., Tolkachev O. V. Specific features of population dynamics and species diversity of shrews in urbanized areas // Russian Journal of Ecology. 2007. Vol. 38, N 3. P. 217–221].
- Чернявский Ф. Б., Лазуткин А. Н. Циклы леммингов и полевков на Севере. Магадан: ИБПС ДВО РАН, 2004. 150 с.
- Юдин Б. С. Комплексы насекомоядных млекопитающих (Mammalia, Insectivora) Дальнего Востока // Систематика, фауна, зоогеография млекопитающих и их паразитов. Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние, 1975. С. 41–69. (Тр. Биол. ин-та СО АН СССР; Вып. 23).
- Юдин Б. С., Кривошеев В. Г., Беляев В. Г. Мелкие млекопитающие севера Дальнего Востока. Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние, 1976. 270 с.
- Gliwicz J., Taylor J. R. E. Comparing life histories of shrews and rodents // Acta Theriol. 2002. Suppl. 1. P. 185–208.
- Hanski I. Population biological consequences of body size in *Sorex* // Advances in the Biology of Shrews / Eds. J. F. Merritt, G. L. Kirkland, R. K. Rose. Pittsburgh, 1994. Vol. 18. P. 15–26.
- Hansson L., Henttonen H. Gradients in density variations of small rodents: the importance of latitude and snow cover // Oecologia. 1985. Vol. 67, N 3. P. 394–402.
- Korpimäki E., Norrdahl K., Huitu O., Klemola T. Predator-induced synchrony in population oscillations of co-existing small mammal species // Proc. R. Soc. B. 2005. Vol. 272, N 1559. P. 193–202.
- Krebs C. J., Myers J. H. Population Cycles in Small Mammals // Adv. Ecol. Res. 1974. Vol. 8. P. 267–399.
- Marchand P. J. Life in the cold: an introduction to winter ecology. 4th ed. Lebanon: Univ. Press of New England, 2013. 306 p.
- Sheftel B. I. Long-term and seasonal dynamics of shrews in Central Siberia // Ann. Zool. Fennici. 1989. Vol. 26, N 4. P. 357–369.
- Sheftel B. I. Role of different mechanisms in type determination of population dynamics for small mammals

- from boreal forestry zone // Biological diversity and nature conservation: theory and practice for teaching. M.: KMK Sci. Press, 2010. P. 130–143.
- Taylor J. R. E. Evolution of energetic strategies in shrews // Evolution of Shrews / Eds. J. M. Wyjck, M. Wolsan. Białowieża, 1998. P. 309–346.
- Zakharov V. M., Demin D. V., Baranov A. S., Borisov V. I., Valetsky A. V., Sheftel B. I. Development stability and population dynamics of shrews *Sorex* in central Siberia // Acta Theriol. 1997. Suppl. 4. P. 41–48.
- Zakharov V. M., Pankakoski E., Sheftel B. I., Peltonen A., Hanski I. Developmental stability and population dynamics in the common shrew, *Sorex araneus* // Am. Nat. 1991. Vol. 138, N 4. P. 797–810.
- Zub K., Jędrzejewska B., Jędrzejewski W., Bartoń K. A. Cyclic voles and shrews and non-cyclic mice in a marginal grassland within European temperate forest // Acta Theriol. 2012. Vol. 57, N 3. P. 205–216.

Dynamics of the number and community structure of shrews in the surroundings of Magadan (northern coast of the Sea of Okhotsk)

S. V. KISELEV

Institute of Biological Problems of the North of FEB RAS
85000, Magadan, Portovaya str., 18
E-mail: kiselevmagadan@mail.ru

Data on the population dynamics and dominance structure in the community of shrews in the surroundings of Magadan (2011–2018) are represented. In general, the even-toothed shrew (*S. isodon*) and the Laxmann's shrew (*S. caecutiens*) dominated in the catch; species of secondary abundance were the slender shrew (*S. gracillimus*), the Siberian large-toothed shrew (*S. daphaenodon*), the Kamchatka shrew (*S. camtschaticus*) and the least shrew (*S. minutissimus*). Increases and decreases of number of all species coincided to varying degrees, and the differences in the dominance structure between years were relatively small. Only the status of the Laxmann's shrew, characterized by the largest amplitude of number fluctuations, and the slender shrew, the abundance of which has increased recently in the region, has varied. The role of some factors in the regulation of the number of animals is discussed.

Key words: Soricidae, *Sorex*, dominance structure, population dynamics, Northern Priokhotye, North-east Asia.