

Оригинальная статья

**Численность, биотическое распределение и содержание
резервных энергетических веществ
у бурозубок (*Sorex caecutiens*, *Sorex isodon*)
Сеймчано-Буюндинской впадины (верховья р. Колыма)**

С. В. Киселев[✉]

Институт биологических проблем Севера ДВО РАН, г. Магадан, Российская Федерация
[✉]kiselevmagadan@mail.ru

Аннотация

С целью оценки влияния межвидовых отношений на территориальное распределение и трофические условия бурозубок проведен анализ биотических особенностей относительной численности и энергетических запасов (масса жировой ткани, содержание гликогена в печени) у *S. caecutiens* и *S. isodon* в пойменных лиственничном и тополево-чозеневом лесах верховьев Колымы. Исследование выполнено на материале, собранном в июле–августе 2003–2010 гг. в Сеймчано-Буюндинской впадине. Животных отлавливали при помощи конусов, общий объем материала составил 1588 бурозубок двух видов. Оценка содержания резервных энергетических веществ у *S. caecutiens* ($n = 736$) и *S. isodon* ($n = 113$) осуществлялась в 2006–2010 гг. Колебания относительной численности у доминирующего в районе исследований вида бурозубок – *S. caecutiens* в исследуемых биотопах происходили согласованно и достоверно коррелировали ($R_S = 0,95$; $p < 0,01$). У *S. isodon* колебания относительной численности в разных местообитаниях были асинхронными, что, предположительно, связано с вытеснением этого вида средней бурозубкой из предпочитаемого для нее биотопа (лиственничника) в годы высокого обилия животных. Межгодовые изменения содержания резервных энергетических веществ у обоих видов бурозубок были довольно схожи и не имели значимых различий между биотопами. Характер этих изменений свидетельствовал об ухудшении питания животных в годы их высокой совокупной численности, наиболее весомый вклад в которую в обоих биотопах верховьев Колымы вносила численность вида-доминанта – *S. caecutiens*. Выявленные особенности предполагают, что межвидовые отношения оказывают существенное влияние как на территориальное распределение животных так и на их обеспеченность кормами.

Ключевые слова: бурозубки, динамика численности, биотическое распределение, гликоген печени, жировая ткань, верховья Колымы

Финансирование. Работа выполнена в рамках государственного задания Министерства науки и высшего образования Российской Федерации по проектам «Наземные и морские млекопитающие Северо-Восточной Азии: сообщества, изменчивость, четвертичная история» (тема № 123032000021-4) и «Влияние природных и антропогенных факторов на экосистемы Арктики и Субарктики» (тема № 124050700005-0).

Для цитирования: Киселев С.В. Численность, биотическое распределение и содержание резервных энергетических веществ у бурозубок (*Sorex caecutiens*, *Sorex isodon*) Сеймчано-Буюндинской впадины (верховья р. Колыма). *Природные ресурсы Арктики и Субарктики*. 2024;29(3):451–461. <https://doi.org/10.31242/2618-9712-2024-29-3-451-461>

Original article

**Abundance, habitat distribution and content of reserve energy substances
in shrews (*Sorex caecutiens*, *Sorex isodon*)
within the Seymchan-Buyundinskaya Depression (Upper Kolyma River region)**

Sergey V. Kiselev[✉]

*Institute of Biological Problems of the North,
Far Eastern Branch of the Russian Academy of Sciences, Magadan, Russian Federation*
[✉]kiselevmagadan@mail.ru

Abstract

This research examined the influence of interspecific interactions among shrew species on their territorial distribution and trophic conditions within larch and poplar-chosenia forests along the upper Kolyma River. The study specifically

analyzed the biotopic characteristics associated with the relative abundance and energy reserve content, including fat tissue mass and glycogen levels in the liver, of *Sorex caecutiens* and *S. isodon*. Fieldwork was conducted in the Seymchan-Buyunda depression during July and August in 2003 and 2010. A total of 1,588 individuals from both species were captured using pitfall traps. The assessment of energy reserve content in *S. caecutiens* ($n = 736$) and *S. isodon* ($n = 113$) was carried out between 2006 and 2010. The abundance of *S. caecutiens* in the examined habitats exhibited consistent trends and a strong correlation ($R_s = 0.95$, $p < 0.01$). Conversely, *S. isodon* displayed asynchronous fluctuations in abundance across various habitats, likely attributable to competition with *Laxmann's shrew*, which tends to displace *S. isodon* from its preferred larch forest during periods of elevated population density. The interannual variations in energy reserve content for both shrew species were remarkably similar, with no significant differences observed between habitats. The nature of these variations suggested insufficient feeding conditions for the animals during years of high overall abundance, with the dominant species, *S. caecutiens*, contributing most significantly to this phenomenon in both habitats of the upper Kolyma. The results indicate that interspecific relationships play a crucial role in shaping both territorial distribution and food availability for these shrew species.

Keywords: shrews, population dynamics, habitat distribution, liver glycogen, adipose tissue, upper Kolyma River

Funding. This study was conducted within the framework of the state assignment of the Ministry of Science and Higher Education of the Russian Federation for the projects “Terrestrial and Marine Mammals of Northeast Asia: Communities, Variability, Quaternary History” (theme No. 123032000021-4) and “The Influence of Natural and Anthropogenic Factors on the Ecosystems of the Arctic and Subarctic” (theme No. 124050700005-0).

For citation: Kiselev S.V. Abundance, habitat distribution and content of reserve energy substances in shrews (*Sorex caecutiens*, *Sorex isodon*) within the Seymchan-Buyundinskaya Depression (Upper Kolyma River region). *Arctic and Subarctic Natural Resources*. 2024;29(3):451–461. (In Russ.); <https://doi.org/10.31242/2618-9712-2024-29-3-451-461>

Введение

Изучение механизмов регуляции численности животных – одна из центральных задач экологии. Выявлению причин и закономерностей популяционной динамики у мелких млекопитающих посвящено множество работ, однако многие связанные с ней вопросы все еще не решены. Особый интерес представляют многолетние циклические колебания численности животных. Такие колебания отражают всю сумму реакций вида на сложный комплекс факторов абиотической среды, систему межвидовых и внутрипопуляционных отношений [1]. В то же время механизмы формирования этого феномена до сих пор недостаточно ясны, мнения исследователей о причинах популяционных циклов у животных существенно расходятся. Для решения подобных вопросов необходимо накопление дополнительных материалов по динамике численности различных видов животных в разных частях их ареала, выявление ее особенностей, закономерностей и факторов, лежащих в основе регуляции. Большинство работ по этой проблеме в приложении к мелким млекопитающим выполнено на грызунах, однако не менее интересную в этом плане группу представляют землеройки-буровзубки [2]. Буровзубки являются одними из самых мелких из ныне живущих млекопитающих, в связи с чем характеризуются большими относительными теплопотерями. Они обладают крайне высокой интенсивностью обмена веществ и вынуждены часто и много питаться. Эти и некоторые другие осо-

бенности определяют высокую зависимость буровзубок от окружающих условий. В то же время эти животные широко распространены и круглогодично активны. Они населяют в том числе и характеризующиеся суровыми условиями окружающей среды северные регионы, где нередко превышают по обилию мышевидных грызунов [3]. Зачастую изменения численности у буровзубок и различных видов мышевидных грызунов происходят синхронно, в некоторых регионах популяционная динамика этих насекомоядных является циклической [4–8]. Все это делает буровзубок весьма перспективным модельным объектом для выявления общих закономерностей динамики численности мелких млекопитающих и факторов ее регуляции.

Циклический характер динамики численности у буровзубок, например, отмечался в Сеймчано-Буюндинской впадине (верховья р. Колыма) [7]. Анализ различных факторов показал, что важную роль в формировании популяционной динамики этих животных играли плотностно-зависимые механизмы, основным проявлением которых было резкое снижение выживаемости буровзубок в годы их высокого обилия. Как предполагалось, в основе плотностно-зависимой регуляции численности у этих насекомоядных могут лежать внутри- и межвидовые отношения, такие как конкуренция за ресурсы и пространство, социальные взаимодействия и др. [2, 4, 7, 9–13]. Достигая наибольшей остроты в годы высокого обилия животных, неблагоприятное влияние таких от-

ношений может серьезно ухудшать условия существования зверьков и, в конечном счете, приводить к увеличению их смертности.

Некоторым подтверждением тому может служить наблюдавшаяся в верховьях Колымы зависимость ряда физиологических показателей бурозубок от уровня их численности [14, 15]. Наибольшую связь с популяционной плотностью проявили запасы резервных энергетических веществ животных, свидетельствуя об ухудшении их питания в годы высокого обилия. При этом изменения численности по годам у разных видов бурозубок в целом происходили синхронно, и, как предполагалось, к ухудшению физиологического состояния животных в годы высокой плотности популяций могли приводить не только внутри-, но и межвидовые взаимоотношения [7]. Более детальному прояснению влияния межвидовых отношений на содержание резервных энергетических веществ у бурозубок в определенной мере может способствовать анализ биотических особенностей изменчивости данных параметров. Как известно, биотические предпочтения разных видов бурозубок могут различаться, виды-доминанты также могут вытеснять конспецификов в менее благоприятные местообитания [3, 9, 16–19]. При этом состав и биомасса беспозвоночных, служащих для бурозубок кормовой базой, даже в пределах разных относительно благоприятных местообитаний, как правило, неодинаковы [3, 17, 18, 20, 21]. В результате популяционная динамика и изменчивость физиологических показателей у бурозубок в разных биотопах могут иметь свои, в том числе видовые, особенности, анализ которых может помочь более детальной оценке условий существования зверьков и влияния на них межвидовых отношений. Гликоген и липиды являются основными резервными субстратами, определяющими как энергоемкость организма в целом, так и его устойчивость к неблагоприятным факторам. Запасы этих энергетических веществ, таким образом, являются важным показателем благополучия популяций животных [22, 23].

Целью данной работы было сравнение динамики численности и изменчивости энергетических резервов у наиболее многочисленных видов бурозубок (*S. caecutiens* Laxmann, 1788 и *S. isodon* Turov, 1924) в пойменных лесах Сеймчано-Буюндинской впадины [24]. Такие интра-зональные местообитания в пределах Крайнего Севера-Востока Азии являются наиболее благоп-

приятными для бурозубок, их численность здесь существенно превосходит таковую в прочих биотопах. При этом, по литературным данным, *S. caecutiens* отдает предпочтения пойменным лиственничникам, тогда как *S. isodon* обычно достигает наибольшего обилия в тополево-чозениевых лесах [3]. В месте проведения работ эти биотопы практически граничили друг с другом, и животные могли беспрепятственно перемещаться между ними.

Материалы и методы исследования

Исследование выполнено на материале, собранном в июле–августе 2003–2010 гг. в Сеймчано-Буюндинской впадине. Отлов бурозубок производили при помощи конусов в лиственничном и тополево-чозениевом лесах, расположенных в пойме р. Буюнда (правый приток р. Колыма). Конусы устанавливали в линию на расстоянии 10 м друг от друга и наполовину заполняли водой. В лиственничнике функционировали две линии ловушек (одна из 10 и одна из 5 конусов), в тополево-чозениевом лесу – одна (из 10 конусов). Суммарно в июле–августе было отработано 9875 конусо-суток и поймано 1588 бурозубок двух видов. С целью обеспечения большего количества материала по морфофизиологическим показателям животных для их отлова помимо конусов использовались пластиковые стаканы (объем – 0,5 л) с водой.

Относительная численность бурозубок выражалась в количестве пойманых экземпляров животных в расчете на 100 конусо-суток. Оценка возможного влияния численности на биотическое распределение бурозубок проводилась на основе сопоставления и корреляционного анализа Спирмена показателей относительной численности с процентным соотношением обилия животных в разных биотопах (индексами верности местообитанию по В.Н. Беклемишеву [25]). Процентное соотношение обилия зверьков в разных биотопах выявлялось путем вычисления долей, составляемых относительной численностью бурозубок в каждом биотопе по отношению к их совокупной относительной численности во всех местообитаниях:

$$f_i = M_i \times 100\% / \sum M,$$

где f_i – доля обилия вида в i -м биотопе, M – относительная численность.

Содержание резервных энергетических веществ (жировые запасы, гликоген печени) определяли у молодых неполовозрелых особей в 2006–

2010 гг. Паховую (с одной стороны) и межлопаточную жировую ткань взвешивали на весах с точностью до 1 мг. Относительную массу тканей выражали в мг/г тела. Гликоген осаждали этанолом после обработки печени 30%-й KOH и гидролизовали до глюкозы в 2 N H₂SO₄ [26]. Количество глюкозы в гидролизате выявляли ортотолуидиновым методом. Содержание гликогена в печени выражали в мг глюкозы на 1 г сырого веса органа. Так как достоверные половые различия по исследуемым показателям у молодых неполовозрелых особей *S. caecutiens* и *S. isodon* отсутствуют [15], данные по самцам и самкам анализировали в совокупности. В общей сложности в анализ изменчивости содержания резервных энергетических веществ вошло 736 экз. *S. caecutiens* и 113 экз. *S. isodon*.

Статистическая обработка данных выполнена в Statistica 10.0 (StatSoft, Inc.). Оценку достоверности различий по массе тела и жировой ткани бурозубок между годами и биотопами осуществляли при помощи двухфакторного дисперсионного анализа. При этом данные предварительно подвергали ln-трансформации для приведения к нормальному распределению [27]. Так как преобразование данных по содержанию гликогена в печени не способствовало приведению их распределения к нормальному, межгодовые различия по этому параметру оценивали, используя критерий Краскелла–Уоллиса. Биотопические различия по содержанию гликогена в печени животных выявляли при помощи критерия Манна–Уитни.

Результаты

Изменения относительной численности и биотопическое распределение бурозубок. Относительная численность и биотопическое распределение бурозубок в 2003–2010 гг. представлены в табл. 1. Изменения численности *S. caecutiens* по годам в лиственничном и тополево-чозениевом лесах происходили синхронно, коэффициент корреляции Спирмена (R_S) между показателями относительной численности особей этого вида в разных биотопах составил 0,95 ($p < 0,001$). При этом во все годы исследований средняя бурозубка характеризовалась наибольшим обилием в лиственничнике. Рассчитанное на основе показателей относительной численности процентное соотношение *S. caecutiens* в рассматриваемых биотопах изменялось по годам в довольно узких пределах без явной зависимости от популяционной динамики животных.

S. isodon, как правило, достигали наибольшего обилия в тополево-чозениевом лесу. Колебания относительной численности у этого вида не совпадали в разных биотопах ($R_S = 0,0$, $p > 0,05$). В тополево-чозениевом лесу изменения обилия *S. isodon* коррелировали с таковыми *S. caecutiens* ($R_S = 0,8$, $p < 0,05$), тогда как достоверной связи между показателями относительной численности *S. isodon* и *S. caecutiens* в лиственничнике выявлено не было. Процентное соотношение обилия *S. isodon* в исследуемых биотопах варьировало между годами в широких пределах, при этом доля обилия данного вида в лиственничнике проявила достоверную отрицательную связь с относительной численностью *S. caecutiens* ($R_S = -0,8$, $p < 0,05$). В годы депрессии численности последнего вида (2005, 2008 гг.) относительная численность *S. isodon* в лиственничнике превышала таковую в тополево-чозениевом лесу.

Изменчивость содержания резервных энергетических веществ у бурозубок. Данные по массе тела и энергетическим резервам бурозубок в двух биотопах представлены в таблицах 2 и 3. Двухфакторный дисперсионный анализ показал, что год, биотоп и их совместный эффект не оказывали значимого воздействия на массу тела *S. caecutiens*. Межгодовые и биотопические различия по массе тела *S. isodon* оказались достоверными ($F = 3,4$, $p < 0,05$ и $F = 10,1$, $p < 0,01$ соответственно). В тополево-чозениевом лесу особи этого вида в целом характеризовались большей массой, чем в лиственничнике. Взаимодействие года и биотопа на массу тела *S. isodon* достоверного влияния не оказывало. Относительная масса жировой ткани и содержание гликогена в печени у *S. caecutiens* достоверно варьировали по годам (межлопаточная жировая ткань: $F = 4,8$, $p < 0,01$; паховая жировая ткань: $F = 15,1$, $p < 0,01$; гликоген печени: $H = 121,7$, $p < 0,01$). Относительная масса межлопаточной жировой ткани у *S. isodon*, в отличие от таковой у *S. caecutiens*, значимых межгодовых различий не проявила. В то же время различия между годами по массе пахового жира и содержанию гликогена в печени у *S. isodon* также были достоверны ($F = 4,6$, $p < 0,01$ и $H = 21,6$, $p < 0,01$ соответственно). При этом межгодовые изменения содержания резервных энергетических веществ у разных видов бурозубок, за небольшими исключениями, происходили довольно согласованно и были схожими в обоих биотопах.

Хотя у обоих видов животных в большинстве лет имелась тенденция к большей массе жировых

**Относительная численность бурозубок
и ее процентное соотношение в разных биотопах**

Table 1

Relative abundance of shrews and their percentage distribution across various habitats

Год Years	Всего отловлено Total caught	Лиственничник Larch forest		Тополево-чозениевый лес Poplar-chozenia forest	
		Экз. на 100 конусо-суток Ind. per 100 trap-nights	%	Экз. на 100 конусо-суток Ind. per 100 trap-nights	%
<i>Sorex caecutiens</i>					
2003	162	15,5	76,7	4,7	23,3
2004	218	24,8	72,1	9,6	27,9
2005	125	10,8	73,0	4,0	27,0
2006	132	14,6	84,9	2,6	15,1
2007	311	40,9	68,9	18,5	31,1
2008	73	6,9	75,8	2,2	24,2
2009	234	29,2	81,3	6,7	18,7
2010	108	18,2	79,1	4,8	20,9
<i>Sorex isodon</i>					
2003	27	1,3	31,7	2,8	68,3
2004	43	1,1	12,4	7,8	87,6
2005	27	2,4	75,0	0,8	25,0
2006	10	0,5	31,2	1,1	68,8
2007	46	2,6	24,8	7,9	75,2
2008	6	0,6	75,0	0,2	25,0
2009	39	2,1	26,9	5,7	73,1
2010	27	0,4	4,7	8,1	95,3

резервов и меньшему содержанию гликогена в печени в тополево-чозениевом лесу, все биотопические различия по этим показателям были недостоверны. Совместное влияние года и биотопа на массу жировых резервов бурозубок также было незначимым.

Обсуждение результатов

Изменения относительной численности и биотопическое распределение бурозубок. Результаты исследования в целом согласуются с данными по биотопическим предпочтениям исследуемых видов землероек на территории Крайнего Севера-Востока Азии [3]. Относительная численность *S. caecutiens* в лиственничнике всегда была выше, чем в тополево-чозениевом лесу, тогда как численность *S. isodon*, напротив, обычно характеризовалась наибольшими значениями во втором биотопе. В то же время в верховьях Колымы *S. caecutiens* достигали довольно высокого обилия и в тополево-чозениевом лесу. В данном биотопе *S. caecutiens* даже численно

преобладали над *S. isodon*. Это отличает район исследований от бассейнов рек Омолон и Челомджа, где численность *S. caecutiens* в аналогичных биотопах практически всегда была низка [3]. Причина этого различия точно не ясна, но оно может быть связано с тем, что как на Омолоне, так и на Челомдже исследования проводились в тополево-чозениевых лесах островного типа, а в верховьях Колымы – ленточного. Островные биотопы во время паводков могут подвергаться практически полному затоплению, что может оказывать влияние на численность населяющих их мелких млекопитающих. Из-за водной преграды заселение таких местообитаний зверьками из других биотопов может быть менее интенсивным по сравнению с лесами ленточного типа, тянущимися полосой по берегам вдоль русла и протоков рек.

Межгодовые изменения усредненной по биотопам численности у *S. caecutiens* и *S. isodon* в верховьях Колымы происходили синхронно, что свидетельствует о схожих механизмах ее регуляции у этих видов бурозубок [7, 24]. В то же время

Таблица 2

Масса тела и содержание резервных энергетических веществ у *S. caecutiens* в 2006–2010 гг.

Table 2

The body mass and content of reserve energy substances in *S. caecutiens* from 2006 to 2010

Год Years	n	Масса тела, г Body weight, g	Межлопаточная жировая ткань, мг/г тела Interscapular adipose tissue, mg/g body	Паховая жировая ткань, мг/г тела Inguinal adipose tissue, mg/g body	Гликоген печени, мг/г органа Liver glycogen, mg/g organ
2006	<u>123</u> 8	<u>4,8±0,03</u> 4,8±0,11	<u>23,3±0,65</u> 26,0±3,05	<u>2,9±0,13</u> 3,1±0,46	<u>2,5±0,30</u> 1,3±0,30
2007	<u>173</u> 44	<u>4,7±0,03</u> 4,6±0,05	<u>21,1±0,59</u> 21,7±0,87	<u>1,6±0,07</u> 1,6±0,09	<u>4,1±0,53</u> 3,2±0,76
2008	<u>84</u> 11	<u>4,7±0,04</u> 4,6±0,09	<u>25,3±0,83</u> 27,7±2,36	<u>2,3±0,09</u> 2,3±0,39	<u>1,3±0,24</u> 1,6±0,39
2009	<u>180</u> 21	<u>4,7±0,03</u> 4,7±0,12	<u>22,7±0,43</u> 21,3±1,24	<u>2,0±0,05</u> 2,0±0,12	<u>4,0±0,65</u> 1,9±0,22
2010	<u>85</u> 7	<u>4,5±0,05</u> 4,6±0,13	<u>23,5±0,90</u> 25,3±2,04	<u>2,4±0,12</u> 2,6±0,46	<u>1,9±0,89</u> 0,8±0,18

Примечание. Над чертой данные по лиственничнику, под чертой – по тополево-чозениевому лесу. Данные представлены как средние и ошибки средних.

Note. Above the line are data for the larch forest, below the line – for the poplar-chosenia forest. The data is shown as averages along with their corresponding errors.

Таблица 3

Масса тела и содержание резервных энергетических веществ у *S. isodon* в 2006–2010 гг.

Table 3

The body mass and content of reserve energy substances in *S. isodon* from 2006 to 2010

Год Years	n	Масса тела, г Body weight, g	Межлопаточная жировая ткань, мг/г тела Interscapular adipose tissue, mg/g body	Паховая жировая ткань, мг/г тела Inguinal adipose tissue, mg/g body	Гликоген печени, мг/г органа Liver glycogen, mg/g organ
2006	<u>7</u> 5	<u>8,3±0,12</u> 9,1±0,32	<u>14,3±0,73</u> 16,1±1,95	<u>2,3±0,53</u> 2,5±0,50	<u>0,7±0,15</u> 1,0±0,21
2007	<u>9</u> 15	<u>8,6±0,11</u> 8,5±0,10	<u>14,3±1,32</u> 14,7±1,03	<u>1,4±0,18</u> 1,6±0,11	<u>3,7±1,37</u> 1,2±0,13
2008	<u>6</u> 2	<u>8,0±0,18</u> 8,5±0,30	<u>18,3±2,89</u> 10,3±0,19	<u>2,1±0,26</u> 3,0±0,90	<u>1,1±0,58</u> 0,4±0,04
2009	<u>15</u> 22	<u>8,1±0,14</u> 8,4±0,13	<u>13,9±0,68</u> 15,2±1,00	<u>1,9±0,13</u> 1,9±0,17	<u>2,6±0,88</u> 1,4±0,61
2010	<u>12</u> 20	<u>8,0±0,16</u> 8,5±0,10	<u>14,1±1,34</u> 15,5±0,82	<u>1,8±0,18</u> 2,2±0,14	<u>0,7±0,20</u> 1,3±0,69

Примечание. Над чертой данные по лиственничнику, под чертой – по тополево-чозениевому лесу. Данные представлены как средние и ошибки средних.

Note. Above the line are data for the larch forest, below the line – for the poplar-chosenia forest. The data is shown as averages along with their corresponding errors.

изменения относительной численности *S. isodon* не совпадали в разных биотопах. В тополево-чозениевом лесу колебания обилия *S. isodon* были синхронными с таковыми у *S. caecutiens*, тогда как в лиственничнике подобная связь отсутство-

вала. Данная особенность, вероятно, была следствием межвидовых конкурентных отношений особей этого вида с таковыми *S. caecutiens*, для которых лиственничник является предпочтительным биотопом. Процентное соотношение обилия

S. isodon в двух биотопах изменялось по годам в широких пределах и находилось в обратной зависимости от относительной численности *S. caecutiens* в лиственничнике. Высокая плотность популяции средней бурозубки, вероятно, могла препятствовать заселению этого биотопа равнозубой бурозубкой. Интересно, что в годы низкого обилия *S. caecutiens* относительная численность *S. isodon* в лиственничнике была даже выше, чем в тополево-чозениевом лесу. О значительном влиянии конкуренции с *S. caecutiens* на территориальное распределение *S. isodon* в пойменных лесах Северо-Восточной Азии предполагалось и ранее [3]. *S. isodon* характеризуются большими размерами тела, чем *S. caecutiens*. Аналогично многим другим группам млекопитающих, среди землероек более крупные виды по отношению к мелким являются превосходящими в прямой, или интерференционной, конкуренции [16, 28, 29]. В относительно малопродуктивных северных экосистемах, однако, мелкие виды могут иметь преимущество в эксплуатационной конкуренции, так как их потребность в пище в расчете на особь меньше [19, 30]. Конкурентоспособность разных видов мелких млекопитающих, как предполагалось, также может определяться не столько размерами тела, сколько оптимальностью местообитаний и плотностью их популяций [31, 32].

Изменчивость содержания резервных энергетических веществ у бурозубок. В данном исследовании для отлова бурозубок использовались конусы с водой. Экспериментально установлено, что такой способ отлова оказывает достоверное влияние на показатели энергетического обмена животных [33]. Пребывание в холодной воде приводит к быстрой выработке гликогена печени, и пойманые при помощи конусов бурозубки имеют лишь остаточные количества этого углевода. К данному показателю, таким образом, нужно относиться с осторожностью. В то же время, как предполагалось ранее [12], его значения у отловленных конусами бурозубок могут коррелировать с таковыми до попадания зверьков в ловушки. По крайней мере, половозрастные различия по содержанию гликогена в печени у пойманных конусами животных соответствовали таковым у живых зверьков, содержащихся в неволе. Менее существенное, но также значимое влияние оказывает отлов конусами с водой на массу жировых резервов бурозубок. У экспериментальных *S. isodon* после непродолжительного пребыва-

ния в холодной воде относительная масса межлопаточной жировой ткани была меньше на 10,7 % по сравнению с контролем, относительная масса паховой жировой ткани – на 18,8 % [33]. Несмотря на эту особенность, предполагается, что выявленные в работе различия по массе жировых резервов у отловленных бурозубок соответствовали таковым у животных в естественной среде, так как сбор материала в верховьях Колымы во все годы проводился по единой методике.

Содержание исследуемых энергетических веществ у обоих видов бурозубок, за исключением относительной массы межлопаточной жировой ткани у *S. isodon*, достоверно изменялось между годами. При этом масса жировых резервов уменьшалась с увеличением численности животных, а содержание гликогена в печени, напротив, повышалось [14, 15]. Как обсуждалось ранее [12, 14, 15], характер этих изменений свидетельствует об ухудшении питания зверьков в годы их высокого обилия, хотя и некоторые другие плотностно-зависимые факторы могут оказывать определенное влияние на содержание резервных энергетических веществ у бурозубок. Землеройки-бурозубки обладают очень высоким уровнем метаболизма, из-за чего вынуждены часто и много питаться [34, 35]. В сутки эти животные потребляют количество корма, превышающее собственную массу, а время их жизни без доступа пищи составляет лишь несколько часов [36, 37]. Как следствие, бурозубки, в особенности при высокой численности, способны оказывать достаточно весомое воздействие на свои кормовые ресурсы [12, 18, 20, 38–40]. Уменьшение жировых запасов у *S. caecutiens* в годы высокой численности бурозубок отмечалось и на северном побережье Охотского моря [12]. При этом данный показатель проявил зависимость не столько от собственной численности *S. caecutiens*, сколько от численности всех обитающих на исследуемой территории видов бурозубок в совокупности. Масса жировых запасов *S. caecutiens* также проявила положительную связь с обилием определенных кормовых объектов – личинок насекомых, относительная биомасса которых, в свою очередь, находилась в обратной зависимости от численности зверьков. Эти данные свидетельствуют об обострении пищевой конкуренции в годы высокого обилия бурозубок, причем не только внутри-, но и межвидовой. Согласно многочисленным исследованиям [3, 18, 20, 21, 40–46], рационы разных видов бурозубок перекрываются

практически полностью, и различия в составе потребляемых ими жертв носят не качественный, а количественный характер.

Изменения исследуемых показателей у *S. caecutiens* в верховьях Колымы, аналогично колебаниям их численности, в обоих биотопах происходили довольно согласованно. Относительная численность *S. isodon* была существенно меньшей, чем таковая *S. caecutiens*. В лиственничном лесу обилие *S. isodon* всегда было низким. В то же время межгодовые изменения содержания резервных энергетических веществ у этого вида, за небольшими исключениями, происходили довольно согласованно с таковыми у *S. caecutiens* и были схожими в обоих биотопах. Данная особенность свидетельствует в пользу предположения, что ухудшение физиологического состояния зверьков происходит в ответ на общую для разных видов бурозубок высокую численность [7, 12], наиболее весомый вклад в которую в пойменных лесах верховьев Колымы вносила численность вида-доминанта – *S. caecutiens*.

Несмотря на тенденцию к более высокой массе жировых резервов и меньшему количеству гликогена в печени у обоих видов бурозубок в тополево-чозениевом лесу, биотопические различия по этим показателям были недостоверны. Биомасса беспозвоночных может различаться между биотопами, но и территориальное распределение бурозубок во многом определяется доступностью кормовых объектов [3, 17, 18, 47]. Вследствие повышенной концентрации зверьков нагрузка на пищевую базу в наиболее кормовых местах возрастает. Все это, вероятно, сглаживает индивидуальные различия рациона животных в относительно благоприятных местообитаниях. В бассейнах рек Омолон и Челомджа масса жировой ткани у бурозубок в тополево-чозениевых лесах была достоверно выше, чем в пойменных лиственничниках [3]. Как отмечалось выше, тополево-чозениевые леса в этих районах были островными и заселение их бурозубками может быть затруднено. В результате воздействие зверьков на беспозвоночных в этих местообитаниях может быть выражено в меньшей степени, чем в типичных лесных биотопах, что, в свою очередь, должно отражаться на жировых запасах бурозубок.

Заключение

Выявленные в данной работе особенности предполагают, что межвидовые отношения оказывают весьма значительное влияние на территориальное

распределение и кормовую обеспеченность бурозубок Сеймчано-Буюндинской впадины. Изменения относительной численности у доминирующего вида – *S. caecutiens* в исследуемых биотопах верховьев Колымы в период проведения работ происходили согласованно. Колебания относительной численности *S. isodon* в разных местообитаниях, напротив, были несинхронными, что, судя по всему, было следствием вытеснения этого вида средней бурозубкой из предпочитаемого для нее биотопа в годы высокого обилия животных. Несмотря на видовые и биотопические различия в динамике обилия бурозубок, межгодовые изменения содержания резервных энергетических веществ у обоих видов зверьков были довольно схожи и не имели значимых различий между местообитаниями. Данная особенность предполагает, что ухудшение питания животных при их повышенном обилии происходит в ответ на общую для разных видов бурозубок численность, наиболее весомый вклад в которую в обоих обследованных биотопах вносила численность *S. caecutiens*.

Список литературы / References

- Шилов И.А. Экология. М.: Высш. шк.; 1998. 512 с.
Shilov I.A. Ecology. Moscow: Vysshiaia shkola; 1998. (In Russ.)
- Киселев С.В. Динамика численности и структура сообщества бурозубок в окрестностях г. Магадан (северное побережье Охотского моря). Сибирский экологический журнал. 2019;(5):564–574.
Kiselev S.V. Dynamics of the number and community structure of shrews in the surroundings of Magadan (northern coast of the Sea of Okhotsk). Contemporary problems of ecology. 2019;12(5):464–472. <https://doi.org/10.1134/S1995425519050068>
- Докучаев Н.Е. Экология бурозубок Северо-Восточной Азии. М.: Наука; 1990. 160 с.
Dokuchaev N.E. Ecology of shrews of Northeast Asia. Moscow: Nauka; 1990. 160 p. (In Russ.)
- Sheftel B.I. Long-term and seasonal dynamics of shrews in Central Siberia. Annales zoologici Fennici. 1989;26(4):357–369.
- Korpimäki E., Norrdahl K., Huitu O., Klemola T. Predator-induced synchrony in population oscillations of coexisting small mammal species. Proceedings of the Royal Society B: biological sciences. 2005;272(1559):193–202. <https://doi.org/10.1098/rspb.2004.2860>
- 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 Theriologica. 2012;57(3):205–216. <https://doi.org/10.1007/s13364-012-0072-2>

7. Киселев С.В., Ямборко А.В. Динамика численности средней (*Sorex caecutiens*) и равнозубой (*Sorex isodon*) бурозубок в бассейне Верхней Колымы. *Зоологический журнал*. 2014;93(9):1106–1116. <https://doi.org/10.7868/S0044513414090086>
- Kiselev S.V., Yamborko A.V. Dynamics of the number of Laxmann's shrew (*Sorex caecutiens*) and even-toothed shrew (*Sorex isodon*) populations in the upper Kolyma River basin. *Zoologicheskiy Zhurnal*. 2014;93(9):1106–1116. (In Russ.) <https://doi.org/10.7868/S0044513414090086>
8. Бобрецов А.В. *Популяционная экология мелких млекопитающих равнинных и горных ландшафтов Северо-Востока европейской части России*. М.: Т-во научных изданий КМК; 2016. 381 с.
- Bobretsov A.V. *Population ecology of small mammals in the plains and mountain landscapes of the North-East of the European part of Russia*. Moscow: T-vo nauchnyh izdanii KMK; 2016. 381 p. (In Russ.)
9. Моралева Н.В. К проблеме межвидовых отношений близких видов землероек-бурозубок (*Insectivora, Sorex*). В кн.: *Фауна и экология птиц и млекопитающих Средней Сибири*. М.: Наука; 1987. С. 213–228.
- Moraleva N.V. On the problem of interspecific relationships of related species of shrews (*Insectivora, Sorex*). In: *Fauna and ecology of birds and mammals in Central Siberia*. Moscow: Nauka; 1987, pp. 213–228. (In Russ.)
10. Захаров В.М., Панкакоски Е., Шефтель Б.И., et al. Developmental stability and population dynamics in the common shrew, *Sorex araneus*. *American naturalist*. 1991; 138(4):797–810.
- Zakharov V.M., Pankakoski E., Sheftel B.I., et al. Development stability and population dynamics of shrews *Sorex* in central Siberia. *Acta theriologica*. 1997;42(4): 41–48.
11. Захаров В.М., Демин Д.В., Баранов А.С., et al. Development stability and population dynamics of shrews *Sorex* in central Siberia. *Acta theriologica*. 1997;42(4): 41–48.
12. Киселев С.В. Межгодовая изменчивость энергетических резервов средней бурозубки (*Sorex caecutiens*) на северном побережье Охотского моря. *Известия РАН. Серия биологическая*. 2022;(2):208–218.
- Kiselev S.V. Interannual variability in the energy reserves of Laxmann's shrew (*Sorex caecutiens*) on the northern coast of the Sea of Okhotsk. *Biology Bulletin*. 2022;49(2):107–116. <https://doi.org/10.1134/S1062359022020121>
13. Щипанов Н.А. Случайные процессы и использование территории обыкновенной бурозубкой (*Sorex araneus* L.). *Экология*. 2021;(2):153–160.
- Shchipanov N.A. Random processes and use of space in the common shrew (*Sorex araneus* L.). *Russian Journal of Ecology*. 2021;(52):165–172. <https://doi.org/10.1134/S1067413621020107>
14. Киселев С.В. Энергетический гомеостаз у средней бурозубки *Sorex caecutiens* (Soricidae) в ходе динамики численности. *Вестник Северо-Восточного научного центра ДВО РАН*. 2012;(1):15–19.
- Kiselev S.V. Energy homeostasis in the Laxmann's shrew *Sorex caecutiens* (Soricidae) in the course of population dynamics. *Vestnik of the North-Eastern science center FEB RAS*. 2012;(1):15–19. (In Russ.)
15. Киселев С.В., Лазуткин А.Н., Ямборко А.В. Некоторые физиолого-bioхимические показатели сеголеток средней (*Sorex caecutiens* Laxmann) и равнозубой (*Sorex isodon* Turov) бурозубок при разной плотности популяции. *Известия РАН. Серия биологическая*. 2013;(4):485–494.
- Kiselev S.V., Lazutkin A.N., and Yamborko A.V. Some physiological and biochemical parameters of underyearling Laxmann's shrews (*Sorex caecutiens* Laxmann) and even-toothed shrews (*Sorex isodon* Turov) under different population densities. *Biology Bulletin*. 2014;41(1):71–79. <https://doi.org/10.1134/S1062359013040055>
16. Dickman C.R. Body size, prey size, and community structure in insectivorous mammals. *Ecology*. 1988;69(3):569–580. <https://doi.org/10.2307/1941006>
17. Churchfield S., Sheftel B.I., Moraleva N.V., Shvarts E.A. Habitat occurrence and prey distribution of a multi-species community of shrews in the Siberian taiga. *Journal of Zoology (London)*. 1997;241(1):55–71. <https://doi.org/10.1111/j.1469-7998.1997.tb05499.x>
18. Ивантер Э.В., Макаров А.М. *Территориальная экология землероек-бурозубок (Insectivora, Sorex)*. Петропавловск: Изд-во ПетрГУ; 2001. 272 с.
- Ivanter E.V., Makarov A.M. *Territorial ecology of shrews (Insectivora, Sorex)*. Petrozavodsk: Izdatel'stvo PetrGU; 2001. 272 p. (In Russ.)
19. Sheftel B.I., Hanski I. Species richness, relative abundances and habitat use in local assemblages of *Sorex* shrews in Eurasian boreal forests. *Acta theriologica*. 2002;47(1):69–79. <https://doi.org/10.1007/BF03192480>
20. Королькова Г.Е. Мелкие млекопитающие северо-таежных биогеоценозов. В кн.: *Основные типы биогеоценозов северной тайги*. М.: Наука; 1977. С. 260–269.
- Korolkova G.E. Small mammals of the northern taiga biogeocenoses. In: *Main types of biogeocenoses of the northern taiga*. Moscow: Nauka; 1977, pp. 260–269. (In Russ.)
21. Докучаев Н.Е. Питание землероек-бурозубок (Soricidae) и оценка их роли в горно-таежных экосистемах Северо-Восточной Сибири. В кн.: *Экология млекопитающих Северо-Восточной Сибири*. М.: Наука; 1981. С. 3–22.
- Dokuchaev N.E. Feeding of shrews (Soricidae) and assessment of their role in the mountain taiga ecosystems of North-Eastern Siberia. In: *Mammalian Ecology of North-Eastern Siberia*. Moscow: Nauka; 1981, pp. 3–22. (In Russ.)
22. Шварц С.С., Смирнов В.С., Добринский Л.Н. *Метод морфофизиологических индикаторов в экологии наземных позвоночных*. Свердловск: УФАН СССР; 1968. 386 с.
- Schwartz S.S., Smirnov V.S., Dobrinsky L.N. *Method of morphophysiological indicators in the ecology of terrestrial vertebrates*. Sverdlovsk: UFAS USSR; 1968. 386 p. (In Russ.)
23. Мосин А.Ф., Петрова К.М. Некоторые биохимические и гематологические показатели у полевок и леммингов в норме и при голодании. В кн.: *Экология млекопитающих Северо-Восточной Сибири*. М.: Hayka; 1981. С. 90–97.

- Mosin A.F., Petrova K.M. Some biochemical and hematological indices in voles and lemmings under normal conditions and during starvation. In: *Ecology of mammals of North-Eastern Siberia*. Moscow: Nauka; 1981, pp. 90–97. (In Russ.)
24. Докучаев Н.Е., Киселев С.В. Структура сообщества бурозубок (*Sorex*, *Eulipotyphla*) Сеймчано-Буюндинской впадины (верховья реки Колыма). *Зоологический журнал*. 2022;101(10):1190–1197.
- Dokuchaev N.E., Kiselev S.V. Community structure of shrews (*Sorex*, *Eulipotyphla*) in the Seimchan-Buyunda depression (upper reaches of the Kolyma River). *Zoologicheskii Zhurnal*. 2022;101(10):1190–1197. (In Russ.) <https://doi.org/10.31857/S0044513422080049>
25. Беклемишев В.Н. *Биоценологические основы сравнительной паразитологии*. М.: Наука; 1970. 502 с.
- Beklemishev V.N. *Biocenological bases of comparative parasitology*. Moscow: Nauka; 1970. 502 p. (In Russ.)
26. Davidson M.B., Berliner J.A. Acute effects of insulin on carbohydrate metabolism in rat liver slices: independence from glucagon. *American Journal of Physiology*. 1974;227(1):79–87.
27. Джонгман Р.Г., Тер Брак С.Дж., Ван Тонгерен О.Ф.Р. *Анализ данных в экологии сообществ и ландшафтов*. Пер. с англ. под ред. А.Н. Гельфана, Н.М. Новиковой, М.Б. Шадриной. М.: Издательство Российской академии сельскохозяйственных наук; 1999. 306 с.
- Jongman R.G.G., Ter Brak S.J.F., Van Tongeren O.F.R. *Data Analysis in Community and Landscape Ecology*. Moscow: Publishing House of the Russian Academy of Agricultural Sciences; 1999. 306 p. (In Russ.)
28. Dickman C.R. Mechanisms of competition among insectivorous mammals. *Oecologia*. 1991;85(4):464–471. <https://doi.org/10.1007/BF00323757>
29. Rychlik L., Zwolak R. Interspecific aggression and behavioural dominance among four sympatric species of shrews. *Canadian Journal of Zoology*. 2006;84(3):434–448. <https://doi.org/10.1139/z06-017>
30. Hanski I., Kaikusalo A. Distribution and habitat selection of shrews in Finland. *Annales zoologici Fennici*. 1989;26(4):339–348.
31. Кошкина Т.В. Межвидовая конкуренция у грызунов. *Бюллетень МОИП. Отдел биологический*. 1971; 76(1):50–62.
- Koshkina T.V. Interspecific competition in rodents. *Bulletin MOIP. Department of Biology*. 1971;76(1):50–62. (In Russ.)
32. Ердаков Л.Н., Сергеев В.Е. Особенности межвидовых отношений некоторых насекомоядных и грызунов. В кн.: *Управление поведением животных: доклады участников II Всесоюзной конференции по поведению животных*. М.: Наука; 1977. С. 108–110.
- Erdakov L.N., Sergeev V.E. Peculiarities of interspecies relations of some insectivores and rodents. In: *Management of animal behavior: reports participation II All-Union conference on animal behavior*. Moscow: Nauka; 1977, pp. 108–110. (In Russ.)
33. Киселев С.В. Физиологические показатели равнозубой бурозубки (*Sorex isodon*, *Eulipotyphla*) при непродолжительном пребывании в холодной воде. *Вестник Томского государственного университета. Биология*. 2024;(66):158–172.
- Kiselev S.V. Physiological indices of the even-toothed shrew (*Sorex isodon*, *Eulipotyphla*) during short-term exposure to cold water. *Tomsk State University Journal of Biology*. 2024;(66):158–172. (In Russ.) <https://doi.org/10.17223/19988591/66/8>
34. Genoud M. Energetic strategies of shrews: ecological constraints and evolutionary implications. *Mammal review*. 1988;18(4):173–193. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2907.1988.tb00083.x>
35. Taylor J.R.E. Evolution of energetic strategies in shrews. In: *Evolution of shrews*. Białowieża: Mammal Res. Inst. PAS; 1998, pp. 309–346.
36. Тупикова Н.В. Питание и характер суточной активности землероек средней полосы СССР. *Зоологический журнал*. 1949;28(6):561–572.
- Tupikova N.V. Nutrition and the nature of the daily activity of shrews in the middle zone of the USSR. *Zoologicheskii Zhurnal*. 1949;28(6):561–572. (In Russ.)
37. Hanski I. Population biological consequences of body size in *Sorex*. *Advances in the Biology of Shrews*. 1994;18:15–26.
38. Королькова Г.Е. Влияние землероек-бурозубок на беспозвоночных животных лесной подстилки и почвы. В кн.: *Роль животных в функционировании экосистем (Материалы совещания)*. М.: Наука; 1975. С. 140–143.
- Korolkova G.E. Influence of shrews on invertebrate animals of forest litter and soil. In: *The role of animals in the functioning of ecosystems (Proceedings of the meeting)*. Moscow: Nauka; 1975, pp. 140–143. (In Russ.)
39. Hanski I., Parviaainen P. Cocoon predation by small mammals, and pine sawfly population dynamics. *Oikos*. 1985;45(1):125–136. <https://doi.org/10.2307/3565230>
40. Churchfield S., Hollier J., Brown V.K. The effects of small mammal predators on grassland invertebrates, investigated by field enclosure experiment. *Oikos*. 1991; 60(3):283–290. <https://doi.org/10.2307/3545069>
41. Pernetta J.C. Diets of the shrews *Sorex araneus* L. and *Sorex minutus* L. in Wytham grassland. *Journal of Animal Ecology*. 1976;45(3):899–912. <https://doi.org/10.2307/3588>
42. Churchfield S. Food availability and diet of the common shrew, *Sorex araneus*, in Britain. *Journal of Animal Ecology*. 1982;51(1):15–28. <https://doi.org/10.2307/4307>
43. Churchfield S., Nesterenko V.A., Shvarts E.A. Food niche overlap and ecological separation amongst six species of coexisting forest shrews (Insectivora: Soricidae) in the Russian Far East. *Journal of Zoology (London)*. 1999;248(3):349–359. <https://doi.org/10.1111/j.1469-7998.1999.tb01034.x>
44. Вольперт Я.Л., Шадрина Е.Г. *Мелкие млекопитающие северо-востока Сибири*. Новосибирск: Наука; 2002. 246 с.

Volpert Ya.L., Shadrina E.G. *Small mammals of the north-east of Siberia*. Novosibirsk: Nauka; 2002. 246 p.
(In Russ.)

45. Докучаев Н.Е., Емельянова Л.Г., Орехов П.Т. Бурозубки бассейна р. Надым (север Западной Сибири). *Сибирский экологический журнал*. 2015;(1):63–69.

Dokuchaev N.E., Emelyanova L.G., Orekhov P.T. Shrews of the Nadym river basin (north of Western Siberia). *Contemporary problems of ecology*. 2015;(8):51–55. <https://doi.org/10.1134/S1995425515010035>

46. Ивантер Э.В., Коросов А.В., Макаров А.М. К изучению трофических связей мелких насекомояд-

ных млекопитающих. *Зоологический журнал*. 2015; 94(6):711–722.

Ivanter E.V., Korosov A.V., Makarov A.M. On the study of trophic relationships in small insectivorous mammals. *Zoologicheskii Zhurnal*. 2015;94(6):711–722. (In Russ.) <https://doi.org/10.7868/S0044513415060100>

47. Butterfield J., Coulson J.C., Wanless S. Studies on the distribution, food, breeding biology and relative abundance of the pygmy and common shrews (*Sorex minutus* and *S. araneus*) in upland areas of Northern England. *Journal of Zoology (London)*. 1981;195(2):169–180. <https://doi.org/10.1111/j.1469-7998.1981.tb03457.x>

Об авторе

КИСЕЛЕВ Сергей Викторович, кандидат биологических наук, старший научный сотрудник, <https://orcid.org/0000-0001-6246-8088>, Scopus Author ID: 56021716300, SPIN: 9323-4841, e-mail: kiselevmagadan@mail.ru

Конфликт интересов

Автор заявляет об отсутствии конфликта интересов.

About the author

KISELEV, Sergey Viktorovich, Cand. Sci. (Biol.), Senior Researcher, <https://orcid.org/0000-0001-6246-8088>, Scopus Author ID: 56021716300, SPIN: 9323-4841, e-mail: kiselevmagadan@mail.ru

Conflict of interest

The author declares no conflict of interest.

Поступила в редакцию / Submitted 24.08.2023

Поступила после рецензирования / Revised 25.07.2024

Принята к публикации / Accepted 12.08.2024