

УДК 591.5

## ИСПОЛЬЗОВАНИЕ ПРОСТРАНСТВА ПЕРЕЗИМОВАВШИМИ САМКАМИ ЗЕМЛЕРОЕК-БУРОЗУБОК (*INSECTIVORA*, *SORICIDAE*) ПО ДАННЫМ МЕЧЕНИЯ С ПРИМЕНЕНИЕМ ЖИВОЛОВОК

© 2006 г. В. Ю. Олейниченко<sup>1</sup>, А. А. Калинин<sup>2</sup>, Т. Б. Демидова<sup>2</sup>, А. В. Купцов<sup>2</sup>

<sup>1</sup>Московский государственный университет, Биологический факультет, Москва 119992

<sup>2</sup>Институт проблем экологии и эволюции РАН, Москва 119071

e-mail: oleinich@orc.ru

Поступила в редакцию 17.06.2004 г.

Использование пространства перезимовавшими землеройками-бурозубками *Sorex araneus*, *S. caecutiens* и *S. minutus* исследовано с применением индивидуального мечения на линиях живоловок на юго-западе Тверской обл. Участки размножающихся самок расположены строго изолированно от участков соседних самок. Межбиотопических различий в размерах участков не обнаружено. Для выведения потомства используется большинство имеющихся биотопов. Как правило, отдельные точки пространства входят в состав участка самки всего один раз за сезон и не используются два года подряд. Участки самок располагались друг от друга на расстоянии, превышающем среднюю длину участка. Репродуктивно-активные самки ежегодно оказываются распределены по различным местообитаниям в соответствии с емкостью среды и ни один из биотопов в отдельности не играет исключительной роли в воспроизводстве населения в целом. Выявленная пространственная структура может рассматриваться как фактор повышения устойчивости популяции к возмущающим воздействиям.

Перезимовавшие особи несут основную репродуктивную нагрузку в популяциях землероек-бурозубок. Большинство современных исследователей сходятся в том, что у многих видов этой группы перезимовавшие самки территориальны (обзоры см.: Churchfield, 1990; Stockley, Searle, 1998). В то же время, одной из важных проблем популяционной экологии является вопрос о принципах обеспечения жизнестойкости популяции. В гетерогенной среде жизнестойкость может быть обеспечена, если размножающаяся часть популяции распределена по различным местообитаниям — то есть занимает участки, на которых возмущающие воздействия различной природы имеют различную силу или даже направленность (Сулей, 1989). При этом, распределяясь определенным образом, размножающиеся самки, которые собственно и обеспечивают воспроизводство, должны заполнить популяционное пространство между последовательными воздействиями периодически возникающих и непредсказуемых для популяции возмущающих факторов.

Обладая высоким уровнем обмена (Genoud, Vogel, 1990), землеройки-бурозубки являются одними из наиболее чувствительных к условиям среды мелких млекопитающих. С этой точки зрения они представляют собой удобную модель для популяционных исследований. Основываясь на многолетних наблюдениях, которые дают некую усредненную картину “статике” внутривидовой

онных процессов, мы поставили перед собой следующие вопросы:

- Как используют территорию отдельные размножающиеся самки разных видов бурозубок?
- Как перезимовавшие самки распределены в пространстве?

### МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Данный материал собран в рамках работ, проводимых в течение ряда лет по изучению популяционной экологии землероек-бурозубок на юго-западе Тверской обл. Нами применена методика индивидуального мечения животных на линиях живоловок (Щипанов и др., 2000)<sup>1</sup>. Ловушки выставляли с интервалом 7.5 м линиями по 50 штук. Живоловки с определенными номерами ежегодно выставляли на одни и те же места. Ловушки настораживали один раз в день и проверяли дважды через 1.5 ч, после чего оставляли на прежних местах ненастороженными (и доступными для свободного посещения зверьками) до следующего дня. Продолжительность учетной сессии 14 дней. Большая часть материала получена в 1995–2001 гг., когда наблюдения проводили на 6 стационарных

<sup>1</sup> Мечение животных возможно и при отлове в конуса, что позволяет выявлять значительное количество нерезидентов (Моралева, 1992; Shore et al., 1995; Щипанов и др., 2003). Однако нами сбор таких данных начат лишь с 2000 г., и эти материалы в настоящую публикацию не включены.

линиях в различных местообитаниях (ольшаник с березой и еловым подростом – далее для краткости “Ольшаник”; сосново-березовый лес – “Сосняк”; ельник с сосной зеленомошно-черничный – “Ельник-1” и зеленомошно-кисличный – “Ельник-2”; пойменный ольшаник с крапивой – “Пойма”; приручьевой сфагново-долгомошный ельник – “Приручьевой ельник”). Находившееся под наблюдением пространство представляло собой компактный лесной массив площадью около 1 кв. км, относительно изолированный от соседних лесов реккой, зарастающими лугами и вырубками. Он примерно наполовину приходится на водоохранную зону р. Волга и поэтому сравнительно слабо затронут антропогенным влиянием. Большую часть этого массива занимают местообитания, сходные с “Ельником-1” (около 37% площади) и “Ельником-2” (21%). Доли остальных стадий несколько меньше: 14% “Сосняк”, по 7% “Ольшаник” и “Приручьевой ельник”, 6% “Пойма” и 8% прочие местообитания. Рассмотрен материал за июнь–август, когда перезимовавшие самки имели выводки. В специально оговоренных случаях использованы данные за апрель–май.

При анализе данных по мечению мелких млекопитающих важными вопросами являются критерии выделения оседлых особей и подход к оценке участков обитания. Оседлыми считали всех особей, кроме зарегистрированных однократно или отловленных 1–2 раза в течение одного–двух дней в одном и том же месте, но впоследствии не давших повторных поимок. Таких особей условно будем называть “неоседлыми”. В их число попадают как собственно нерезидентные, т.е. не связанные с определенным участком особи, так и животные, территориальный статус которых остался неустановленным.

Исходя из задач данной работы, в качестве границ участков рассматривали крайние точки поимок, поскольку они являются рубежом, отделяющим зону присутствия зверька от мест, где он никогда не был отмечен. Все точки, которые находятся внутри границ участка, включались в его состав вне зависимости от того, удалось ли отловить зверька во все “промежуточные” ловушки. Нас интересовало присутствие животных в различных точках территории вне зависимости от числа повторных поимок. Это дает возможность получения оценок взаимоположения всех без исключения зверьков в определенный момент времени, даже если по многим из них получено относительно небольшое число повторов.

При анализе характера пространственного распределения, ввиду относительной малочисленности перезимовавших самок, мы рассматривали суммарное число особей, использовавших отдельные точки пространства (т.е. места установки ловушек) под индивидуальные участки за все время

наблюдения. Сюда же были включены и однократные появления “неоседлых” самок, поскольку они тоже каким-то образом использовали данную точку. Этот показатель, усредненный для каждой линии, характеризует ту нагрузку, которую самки оказывают на биотоп в многолетнем аспекте. Повторные отловы одной и той же особи в ту же ловушку не учитывались.

Рассматривая характер распределения особей в пространстве в общем виде, обычно выделяют регулярный (иначе – равномерный), случайный (диффузный) и агрегированный (мозаичный) типы пространственного распределения. Причем для животных, у которых социальная связность в пространстве выражена относительно слабо, характерно диффузное распределение (Гиляров, 1990; Шилов, 2000).

Простейшей и наиболее общей моделью случайного распределения является биномиальное распределение. Его частный случай – распределение Пуассона, описывающее частоты редких событий. Полученные на практике данные сравнивают с биномиальным распределением тогда, когда варьирование признака дискретно и оно ограничено. Распределение Пуассона используется также в случаях дискретного варьирования, когда средняя арифметическая значительно ниже возможного максимума (Василевич, 1969). Соответствие эмпирических распределений этим теоретическим моделям оценивалось методами  $\chi^2$  и “относительной дисперсии” с учетом критерия Г. Блэкмана. Распределение рассматривалось как регулярное при  $\sigma^2/m < 1$ , случайное – при  $\sigma^2/m = 1$ , агрегированное – при  $\sigma^2/m > 1$  (Blackman, 1942, цит. по Василевич, 1969).

В изучении пространственного распределения важным методическим моментом является выбор адекватного размера пробных “площадок” (в широком смысле) (Панов, 1983). Нами применено два подхода:

1) Как одна “проба” рассматривались результаты работы каждой ловушки за весь срок наблюдений. Показателем работы ловушки в этом случае является общее число зверьков, использовавших эту точку пространства.

2) В качестве отдельной “пробы” взяты результаты работы одной линии за учетную сессию. За весь период работы анализировалось соотношение сессий (т.е. отработавших 14 дней линий) в течение которых зарегистрировано то или иное количество оседлых самок.

Проанализирован материал по 68 помеченным самкам *Sorex araneus* (260 поимок), 66 самкам *S. caecutiens* (589 поимок) и 59 самкам *S. minutus* (320 поимок).

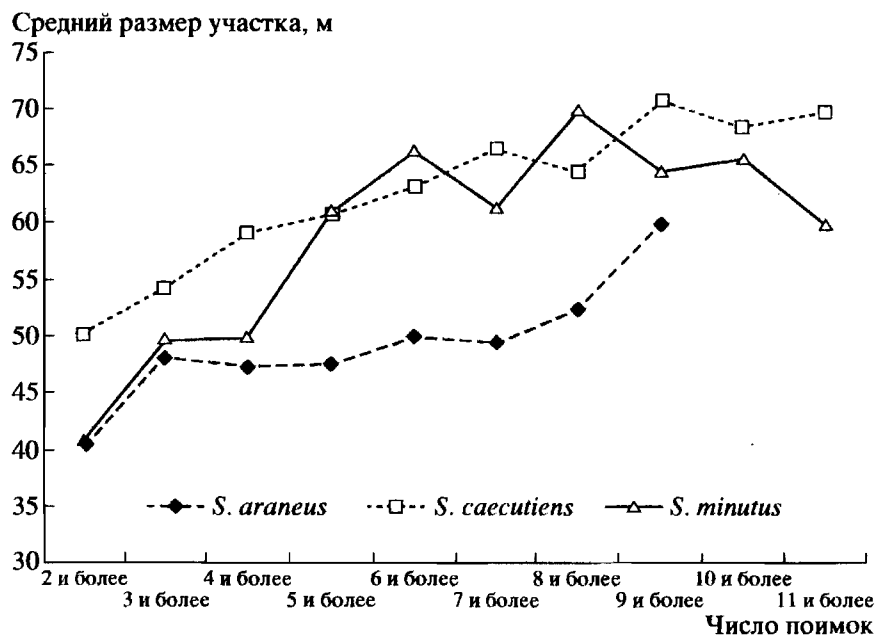


Рис. 1. Зависимость оценок размера 14-дневного участка перезимовавших самок от принятого порогового числа поимок.

## РЕЗУЛЬТАТЫ

### Уровень оседлости перезимовавших самок.

По данным мечения с использованием живоловок, безусловно оседлыми можно признать 42.3% самок *S. araneus*, 64.6% самок *S. caecutiens* и 57.7% *S. minutus*. Остальные особи не дали необходимого числа повторных поимок, и их территориальный статус остался неустановленным. В ряде случаев зафиксированы дальние выходы (перемещения) самок за пределы своего участка, которые мы не можем оценить количественно. Так, в апреле еще до рождения первых выводков, у *S. araneus* дважды отмечены "экскурсии" на 650 и 700 м с возвратом на свои участки в течение суток. В летние месяцы зарегистрировано перемещение самки *S. minutus* на 230 м. Известно, что эта особь не закрепилась на новом месте (где еще 22 дня продолжались наблюдения). Однако мы не имеем информации о том, вернулась ли она на прежний участок, поскольку наблюдения там больше не проводились.

**Участки самок.** Характеристикой размеров участка являются его средние размеры. Этот показатель, взятый за 14-дневный период, варьирует в зависимости от принятого порогового числа повторных отловов. Однако, начиная с некоторого уровня, средние проявляют тенденцию к стабилизации (рис. 1). Наибольшее количество данных, попадающих в зону стабилизации, получено для 5 и более повторов. Соответственно, средние размеры участков перезимовавших самок (взятые по крайним точкам), оцененные для этого порога, составили  $47.4 \pm 4.4$  м для *S. araneus* ( $n = 8$ ),  $59.3 \pm$

$\pm 4.8$  м для *S. caecutiens* ( $n = 41$ ) и  $61.1 \pm 6.2$  м для *S. minutus* ( $n = 20$ ). Средние размеры участков обыкновенной бурозубки несколько меньше, чем у других видов, но значимость этих различий требует дополнительной статистической проверки. Не обнаружено достоверных различий и в размерах участков в разных местообитаниях.

Участки самок в целом достаточно стабильны, хотя положение их границ постоянно флуктуирует. У части особей эти флуктуации незначительны (по крайней мере, по оси, соответствующей линии ловушек), и участки стабильны по местоположению.

В случаях, когда границы участков (по данным за последовательные учетные сессии) изменяют свое положение на линии, теоретически возможные следующие ситуации:

– Если между "старым" и "новым" участками сохраняется зона перекрытия, или разрыв незначителен – не превышает среднего размера участка, можно говорить о сдвиге границ существующего участка. В целом положение участка по отношению к биотическому и абиотическому окружению в этом случае не претерпевает значительного изменения. Частным случаем здесь, по видимому, будет ситуация, при которой наблюдавшийся одну сессию зверек исчезает в следующую 14-дневку, а затем снова появляется на линии на старом месте и держится здесь достаточно долго.

– Если разрыв между старым и новым участками превышает среднюю длину участка, это расценивается как смена (перенос) участка. Однако за-

**Таблица 1.** Число появившихся летом на линиях ранее неизвестных самок с последующим оседлым существованием (для особей с 3 и более поимками)

Количество 14-дневных сессий в текущем сезоне до появления зверька	<i>S. araneus</i>	<i>S. caecutiens</i>	<i>S. minutus</i>
1 сессия	1	5	0
2 сессии	1	2	0
3 сессии	1	2	2
4 сессии	1	0	0

регистрировать это можно лишь в тех случаях, когда перенос участка происходит вдоль линии ловушек. В то же время вероятность переноса участка именно в этом направлении ниже, чем во всех прочих направлениях. На практике вместо смены участка мы чаще будем фиксировать исчезновение зверька из поля зрения. Поскольку исчезновение животного может быть вызвано также его гибелью, мы не можем дать количественную оценку каждой из них в отдельности. Наконец, можно ожидать ситуацию, при которой временно исчезнувший из поля зрения зверек в одну из последующих 14-дневок появляется в новом месте.

Реально наблюдавшееся соотношение перечисленных вариантов следующее. У всех видов у большинства перезимовавших самок в летние месяцы участки стабильны или со временем сдвигаются на небольшое расстояние: у *S. araneus* таких особей отмечено 15, у *S. caecutiens* – 26, у *S. minutus* – 19. Временные (на одну и более учетную сессию) исчезновения из поля зрения с возвратом на старое место единичны. Они отмечены у одной обыкновенной и двух средних бурозубок. Регистрации переноса участков, как и ожидалось, редки. К ним можно отнести по одному наблюдению у *S. araneus* (перенос на 37.5 м наблюдался у этой особи дважды) и *S. minutus* (на 52.5 м). Однако, если строго следовать предложенному порогу разделения сдвига и переноса участков, то надо признать, что, по сути, и эти случаи представляют собой дальние сдвиги – соответствующие расстояния не превышают средних размеров участков самок. У *S. caecutiens* переносы участков не зафиксиро-

ваны. И ни у одного вида не отмечено случаев исчезновения самок с появлением на новом месте.

Другой стороной изменений в местоположении участков оседлых животных может быть появление на линии новых оседлых зверьков, которые ранее обитали в стороне от нее. При этом вероятность того, что оседлая самка окажется незарегистрированной на линии в силу каких-то случайных причин, уменьшается с ростом числа проведенных учетных сессий. Данные о количестве соответствующих наблюдений приведены в табл. 1. У *S. araneus* отмечено 4 таких случая, причем самки появлялись с одинаково низкой частотой спустя как относительно небольшое, так и довольно значительное время от начала наблюдений. У *S. caecutiens* из 9 подобных наблюдений 5 приходится на вторую от начала наблюдений учетную сессию. Спустя более длительный период наблюдений новые животные регистрируются реже. У *S. minutus* оседание незнакомых самок на линиях ловушек отмечено всего дважды.

В некоторых случаях нам удалось установить, откуда приходили ранее неизвестные особи, но эти наблюдения касаются только одного вида – *S. caecutiens*. Оказалось, что две самки из числа внесенных в табл. 1, имели довольно большие участки и были зарегистрированы одновременно на двух линиях на расстояниях около 75 м и 150 м. В этих случаях можно говорить о посещении самками противоположных концов своих обширных участков. Еще одна перезимовавшая самка в предыдущем сезоне, будучи еще сеголеткой, оседло обитала в 75 м в стороне от участка, на котором она “внезапно” появилась спустя одну учетную сессию от начала наблюдений в следующем сезоне. Таким образом, в этих трех случаях “внезапно появляющиеся” на линиях самки *S. caecutiens* оказались зверьками, которые были в течение какого-то времени связаны с изучаемой местностью, но не были сразу обнаружены.

**Изменение участков самок после зимовки.** Средние размеры двухнедельных участков самок-сеголеток для особей, давших не менее 5 поимок, составляют у *S. araneus*  $35.6 \pm 2.5$  м ( $n = 44$ ), у *S. caecutiens*  $56.2 \pm 1.8$  м ( $n = 115$ ), у *S. minutus* (для особей с 3 и более поимками)  $42.0 \pm 5.1$  м ( $n = 5$ ), что меньше (для всех видов), чем у перезимовав-

**Таблица 2.** Расположение участков перезимовавших самок по отношению к прошлогодним участкам (число особей и %)

Вид	Всего особей	Сохранили местоположение участков		Перенесли участок
		с перекрытием	со смещением	
<i>S. araneus</i>	27	19 (70.4%)	5 (18.5%)	3 (11.1%)
<i>S. caecutiens</i>	39	32 (82.1%)	5 (12.8%)	2 (5.1%)
<i>S. minutus</i>	31	17 (54.8%)	13 (41.9%)	1 (3.3%)

ших самок. Причем при вступлении прибылых самок в размножение в год рождения размеры их участков не изменяются. После зимовки, с началом размножения, перезимовавшие самки заметно расширяют свои участки. В апреле-начале мая подвижность самок максимальна, после рождения детенышей участки стабилизируются. С этого момента можно анализировать изменения, произошедшие в расположении участков за весь период зимовки (табл. 2). В данном случае рассмотрены участки сеголеток и перезимовавших за весь сезон. Перезимовавшие самки с известными прошлогодними участками составляют значительную долю от общего числа помеченных самок: 39.7% у *S. araneus*, 59.1% у *S. caecutiens* и 52.5% у *S. minutus*. У всех трех видов подавляющее большинство самок сохраняет, в целом – с учетом случаев смещения, местоположение своих участков после зимовки. У самок *S. araneus* 88.9% особей остались на своих местах, у *S. caecutiens* соответствующий показатель составляет 94.9%, а у *S. minutus* – 96.7%.

Как перенос участка на новое место рассматривались ситуации, когда разрыв между их границами до и после зимовки превышал средний размер участка перезимовавшей самки за 14 дней. Такие случаи наблюдались редко (табл. 2). Расстояние, на которое осуществлялись эти переносы, составляет у *S. araneus* 53–173 м, у *S. caecutiens* 83–113 м и 405 м у *S. minutus*.

**Использование различных местообитаний.** В многолетнем аспекте популяции бурозубок используют для выведения потомства все наблюдавшиеся местообитания (табл. 3). С учетом статистической достоверности отличий (по критерию

Таблица 3. Среднее число перезимовавших самок, которые использовали точки постановки ловушек за все время наблюдения

Биотоп	<i>S. araneus</i>	<i>S. caecutiens</i>	<i>S. minutus</i>
“Ольшаник”	1.24	0.82	0.62
“Сосняк”	1.40	2.54	2.06
“Ельник-1”	0.14	1.78	0.74
“Ельник-2”	1.20	1.70	1.38
“Пойма”	0.58	0.04	0.72

Манна–Уитни) по присутствию самок отдельных видов в разных биотопах можно выстроить следующие ряды (в порядке убывания):

*S. araneus*: {Сосняк = Ольшаник = Ельник-2} >  
> Пойма > Ельник-1

*S. caecutiens*: Сосняк > {Ельник-1 = Ельник-2} >  
> Ольшаник ≧ Пойма

*S. minutus*: Сосняк > Ельник-2 >  
> {Ельник-1 = Пойма = Ольшаник}

Самки всех трех видов наиболее часто использовали “Сосняк”. Самки *S. araneus* используют большинство местообитаний довольно равно, относительно часто, по сравнению с другими видами, ими используется “Ольшаник”, а наименее привлекателен “Ельник-1”. Самки *S. caecutiens* использовали ряд биотопов наиболее интенсивно по сравнению с прочими видами. Почти непригодна для них “Пойма” – здесь отмечены лишь единичные неоседлые самки. Для *S. minutus* в той или иной степени приемлемы все местообитания.

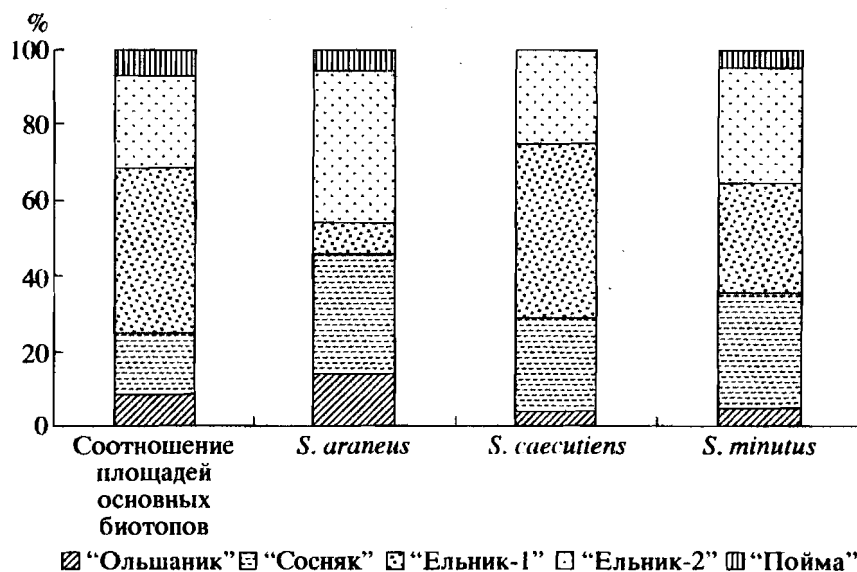


Рис. 2. “Индексы вклада в воспроизводство” для самок, обитающих в разных местообитаниях, а также соотношение площадей основных биотопов в пределах наблюдавшегося леса (%).

**Таблица 4.** Доля (%) ловушек, использованных самками под индивидуальные участки различное число раз за 7 лет

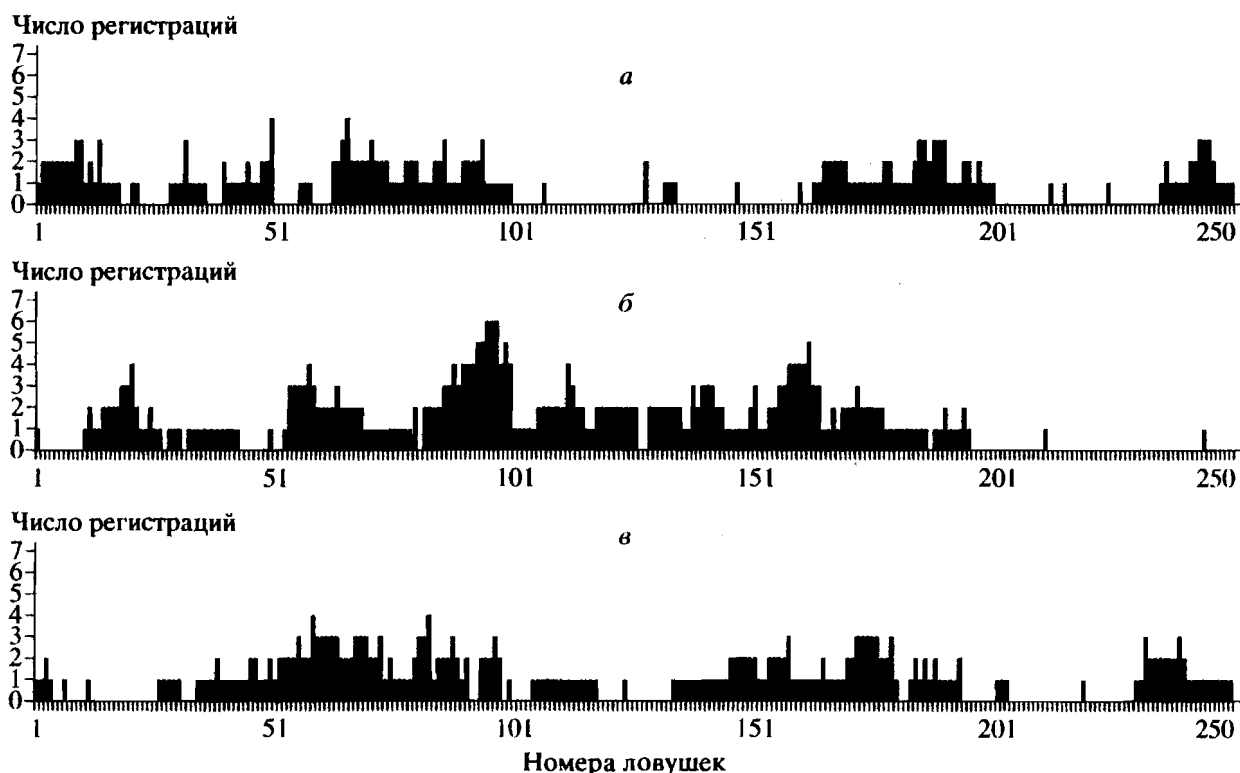
Вид	Неиспользованные ловушки	Ловушки, использованные 1 и 2 раза	Ловушки, использованные 3 и более раз
<i>S. araneus</i>	42.8	50.0	7.2
<i>S. caecutiens</i>	32.8	50.4	16.8
<i>S. minutus</i>	31.6	58.4	10.0

Вместе с тем, разные местообитания имеют неодинаковую площадь в находившемся под наблюдением лесном массиве. Простейшим показателем относительного вклада самок, обитающих в различных станциях, а также и самих этих станций, в воспроизводство всего наблюдавшегося населения является произведение доли площади определенного биотопа в общей площади на среднее число самок, которые заселяли отдельные точки в этих биотопах за период наблюдений. Соотношения этих “индексов вклада в воспроизводство” приведены на рис. 2. Для сравнения там же показано соотношение площадей основных биотопов модельного леса. У средней и малой бурозубок структура “вклада самок в воспроизводство” в целом соответствует стациальной структуре

леса. У этих видов самки из наибольших по площади станций (при предполагаемом равенстве всех прочих показателей размножения) вносят основной вклад в общее воспроизводство. У обыкновенной бурозубки ситуация иная: относительно низок вклад самок из “Ельника-1”, значительного по площади, но слабо заселенного этим видом биотопа. Одновременно повышена роль “Сосняка”, “Ельника-2” и “Ольшаника”, которые дают относительно большой для своих площадей вклад в воспроизводство вида на наблюдаемой площади.

**Периодичность использования отдельных точек на местности.** Большинство локальных участков местности, контролируемых одной ловушкой, самки использовали всего 1–2 раза за 7 лет (табл. 4). Наиболее часто заселяли одни и те же точки самки *S. caecutiens* – максимально до 5–6 раз, но доля таких ловушек всего 2.8% (рис. 3).

Отдельная точка пространства в текущее лето обычно используется только одной самкой и, как правило, остается свободной на следующий год. Случаи, когда после исчезновения самки, обитавшей в каком-либо месте, на ее место приходила другая самка, крайне редки. В итоге большинство точек используется перезимовавшими самками с длительным перерывом. Участки самок-конспецификов в течение сезона размножения практически никогда не перекрывались и не соприкасались



**Рис. 3.** Число взрослых особей, использовавших ту или иную ловушку. а – *S. araneus*, б – *S. caecutiens*, в – *S. minutus*. “Ольшаник” – ловушки 1–50, “Сосняк” – 51–100, “Ельник-1” – 101–150, “Ельник-2” – 151–200, “Пойма” – 201–250.

Таблица 5. Тип распределения в пространстве зимовавших самок *S. araneus*

Биотоп	Относительная дисперсия ( $\sigma^2/m$ )	Тип распределения	Метод оценки
“Ольшаник”	0.74	Случайное	Б, $\chi^2, p = 0.16$
“Сосняк”	0.64	Случайное	Б, $\chi^2, p = 0.69$
“Ельник-1”	1.17	Случайное	П, относительная дисперсия (по Г. Блэкману)
“Ельник-2”	0.71	Случайное	П, $\chi^2, p = 0.69$
“Пойма”	1.34	Случайное	П, $\chi^2, p = 0.19$
Все биотопы	1.03	Случайное	П, $\chi^2, p = 0.36$

Таблица 6. Тип распределения в пространстве зимовавших самок *S. caecutiens*

Биотоп	Относительная дисперсия ( $\sigma^2/m$ )	Тип распределения	Метод оценки
“Ольшаник”	1.13	Случайное	Б, $\chi^2, p = 0.26$
“Сосняк”	0.97	Случайное	Б, $\chi^2, p = 0.90$
“Ельник-1”	0.33	Регулярное	Относительная дисперсия (по Г. Блэкману), ( $\sigma^2/m < 1$ )
“Ельник-2”	0.85	Случайное	П, $\chi^2, p = 0.10$
“Пойма”	0.98	Случайное	П, Относительная дисперсия (по Г. Блэкману)
“Ольшаник + Сосняк + + Ельник-1 + Ельник-2”	1.00	Случайное	П, Относительная дисперсия (по Г. Блэкману)
Все биотопы	1.32	Агрегированное	Относительная дисперсия (по Г. Блэкману), ( $\sigma^2/m > 1$ )

Таблица 7. Тип распределения в пространстве зимовавших самок *S. minutus*

Биотоп	Относительная дисперсия ( $\sigma^2/m$ )	Тип распределения	Метод оценки
“Ольшаник”	0.72	Случайное	Б, $\chi^2, p = 0.92$
“Сосняк”	0.42	Регулярное	Относительная дисперсия (по Г. Блэкману), ( $\sigma^2/m < 1$ )
“Ельник-1”	0.54	Регулярное	Относительная дисперсия (по Г. Блэкману), ( $\sigma^2/m < 1$ )
“Ельник-2”	0.65	Случайное	Б, $\chi^2, p = 0.64$
“Пойма”	1.02	Случайное	П, $\chi^2, p = 0.86$
Все биотопы	0.87	Случайное	П, $\chi^2, p = 0.14$

Примечание. П – распределение Пуассона, Б – биномиальное.

лись границами на протяжении одной сессии. То же можно сказать и о самках разных видов.

**Характер распределения самок в пространстве.** Использование зимовавшими самками ловушек за весь срок наблюдений отражено на рис. 3, на котором изображены пять 50-ловушечных линий в виде общей трансекты. Сравнение этих распределений с биномиальным и Пуассоновским позволяет определить тип распределения в пространстве, причем проанализированы могут быть как отдельные линии, так и составная трансекта в целом.

*S. araneus*. Как в отдельных биотопах, так и на составной трансекте многолетнее распределение

самок *S. araneus* соответствовало Пуассоновскому (табл. 5). Это касается и наиболее интенсивно используемых биотопов – “Сосняка” и “Ельника-2”, и наименее привлекательного для этого вида – “Ельника-1”.

*S. caecutiens*. Многолетнее использование территории самками *S. caecutiens* почти везде подчиняется закономерностям случайного распределения (табл. 6). Только в “Ельнике-1” оно регулярное. Однако при рассмотрении всех пяти линий в совокупности случайный характер распределения нарушается, и оно интерпретируется как агрегированное. Это определяется включением в

**Таблица 8.** Доля (%) учетных сессий, в течение которых обнаружено то или иное количество оседлых перезимовавших самок на одной линии (всего 79 сессий)

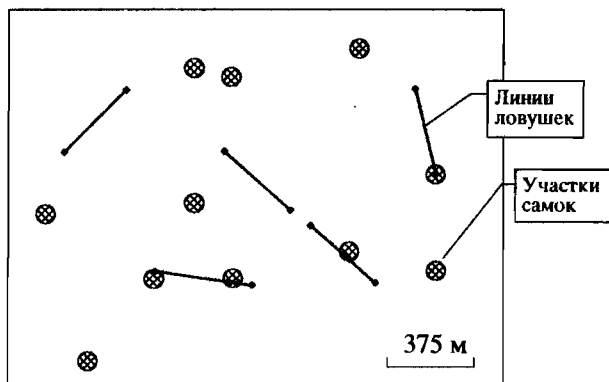
Показатель	<i>S. araneus</i>	<i>S. caecutiens</i>	<i>S. minutus</i>
Не обнаружены самки	65.8	46.9	58.2
Обнаружена 1 самка	26.6	26.6	26.6
Обнаружены 2 самки	6.3	20.3	13.9
Обнаружены 3 самки	1.3	6.3	1.3

**Таблица 9.** Соотношение учетных сессий, в течение которых обнаружен тот или иной тип взаимного расположения участков соседних самок на линии (всего 79 сессий)

Расположение участков самок	<i>S. araneus</i>	<i>S. caecutiens</i>	<i>S. minutus</i>
Изолированы друг от друга	4 (5.1%) 43.1 м	20 (25.3%) 147.0 м	13 (16.5%) 91.7 м
Соприкасаются границами	2 (2.5%)	0	0
Перекрывают друг друга	1 (1.3%) 30.0 м	4 (5.1%) 13.1 м	1 (1.3%) 18.8 м

Примечание. Над чертой – число сессий, в скобках – их доля от общего числа, под чертой – среднее расстояние между участками или среднее перекрывание.

анализ “Поймы” – биотопа, почти не используемого самками этого вида, где они никогда не обитают оседло. При исключении этого местообитания из рассмотрения суммарное распределение вполне соответствует случайному.



**Рис. 4.** Гипотетическая схема размещения участков оседлых перезимовавших самок бурозубок на территории и отображение этого распределения на учетных линиях.

*S. minutus*. Многолетнее распределение самок *S. minutus* на наблюдавшейся территории в целом соответствует Пуассоновскому распределению (табл. 7). Таково же распределение и в трех отдельно взятых биотопах, но в “Сосняке” и “Ельнике-1” – наиболее интенсивно используемых местообитаниях, оно регулярное. Для самок этого вида, как и для *S. araneus*, ни одно из исследованных местообитаний не является совершенно непригодным.

Приведенные выше данные характеризуют особенности использования зимовавшими самками отдельных точек пространства за нескольких лет. В то же время можно проанализировать результаты учетных сессий, проведенных на отдельных линиях (табл. 8). Число сессий, в которых была обнаружена хотя бы одна самка, наиболее высоко у *S. caecutiens*, ниже всего у *S. araneus* (это различие статистически достоверно:  $\chi^2, p < 0.05$ ).

Анализ распределения частот сессий с разным числом обнаруженных самок показал, что у всех видов имеется хорошее соответствие случайному (Пуассонову) распределению. Это совпадает с результатами, полученными на основе другого подхода – при рассмотрении отдельных ловушек в качестве “проб”.

**Расстояние между участками самок.** На многих линиях оседлых самок за определенную сессию не удавалось обнаружить вовсе, хотя на других линиях они присутствовали (табл. 8). Это означает, что участки разных особей располагаются на значительном расстоянии друг от друга, по-видимому, часто превышающем длину учетной линии. Этой ситуации соответствует гипотетическая схема (рис. 4), которую можно применить ко всем рассматриваемым видам. Из нее следует (с учетом данных табл. 8), что расстояния между соседними участками оседлых самок охарактеризовать прямыми полевыми данными достаточно сложно, поскольку их обнаружение относится к числу редких событий. Лишь в тех отдельных случаях, когда на одной линии удастся зарегистрировать две оседлые особи и более, мы имеем возможность непосредственно измерить расстояния между ними. Впрочем, как следует из табл. 9, самки редко селятся на расстояниях меньших, чем средняя длина их индивидуальных участков.

## ОБСУЖДЕНИЕ

Мечение мелких млекопитающих позволяет охарактеризовать территориальный статус лишь тех зверьков, которые дали достаточное число повторных отловов. В отношении прочих особей, составляющих значительную долю населения, можно строить лишь более или менее обоснованные предположения. Как было показано выше, большинство перезимовавших самок, отловлен-



ных живоловками, оседлы. Что касается сборной группы формально неоседлых самок, то очевидно, что какая-то часть из них имеет индивидуальные участки в стороне от линии. Оттуда они совершают выходы на расстояние, примерно сравнимое с размером своего участка (такие выходы зарегистрированы у “хороших” оседлых самок) и попадают в зону облова. Пример изменения границ участка самки *S. araneus* в течение лета приводят Ивантер и Макаров (2001). О территориальности этих особей косвенно свидетельствует и то, что мы не наблюдали переходов самок (в отличие от самцов) на расстояния в несколько сот метров с одной линии на другую в течение лета. Кроме того, у *S. araneus* и *S. minutus* некоторых самок отлавливали один-два раза в год рождения и столько же раз после зимовки в те же самые ловушки. Очевидно, все это время они сохраняли связь с данной территорией. Вместе с тем, нельзя исключать и возможности прихода отдельных взрослых самок из более дальних мест (Щипанов, 2002).

В то же время, наблюдаются и исчезновения с линий оседлых особей. Они обусловлены как естественной гибелью зверьков (летом численность перезимовавших самок снижается довольно быстро), так и сдвигами участков за пределы зоны облова. Нельзя полностью исключать и возможность более далеких перемещений, хотя вероятность вторичного отлова мигранта быстро уменьшается с увеличением расстояния от точки первоначального мечения. Но фактически нам не удалось зафиксировать покинувших свои участки самок в других местах.

Относительно полученных оценок размеров участков по крайним точкам необходимо подчеркнуть, что эти цифры дают представление о порядке величин, но не являются некими “константами”, исчерпывающе характеризующими эти размеры. Это обусловлено тем, что на оценках этого параметра сказывается целый ряд факторов (состав выборки по количеству особей с тем или иным числом поимок, общий объем выборки, продолжительность периода наблюдения и др.), который маскирует вариабельность реальных размеров участков в природе. Оценка этого параметра становится более адекватной по мере накопления новых данных, и позволяет уточнять ранее полученные материалы (Щипанов и др., 2000; 2001).

Наблюдения за перезимовавшими самками с известными прошлогодними участками показывают, что их участки формировались за счет расширения границ прошлогодних участков. Аналогичные данные имеются по *S. araneus*, *S. minutus* и *S. coronatus* из Западной Европы (Croin Michielsens, 1966; Stockley, 1992; Cantoni, 1993). Причем у *S. araneus* и *S. minutus* нами отмечено несколько случаев, когда самки после зимовки активно ис-

пользовали как раз те места, которые в предыдущем сезоне посещались ими редко и находились на краю, или даже в отрыве от “основной” части участка.

Различия в размерах участков перезимовавших самок и размножающихся самок-сеголеток, также успешно выкармливающих детенышей, свидетельствует о том, что эти размеры определяются отнюдь не только кормовыми потребностями, которые, по-видимому, близки у самок разного возраста. Кроме того, мы не обнаружили статистически достоверных различий в размерах участков перезимовавших самок в различных местообитаниях, что могло быть связано с разной кормностью станций.

В многолетнем аспекте перезимовавшие самки трех видов бурозубок используют для выведения потомства все местообитания, населенные этими видами, зачастую оказывая предпочтение одним и тем же биотопам. Но если у *S. caecutiens* и *S. minutus* вклад самок из различных биотопов в общее воспроизводство в целом определяется биотопической структурой леса, то у *S. araneus*, по крайней мере в пределах наблюдавшейся территории, такая пропорциональность нарушается.

Участки местности, которые служат для выведения самками потомства, используются ими со значительными перерывами. Очевидно, что выкармливание выводков сопряжено с интенсивной эксплуатацией кормовой базы. Но фактически большую часть времени соответствующие пространства находятся в относительно щадящем режиме, используются лишь сеголетками и взрослыми самцами.

Распределение размножающихся самок всех видов в пространстве в целом соответствует биномиальному или Пуассонову распределениям. Это не позволяет говорить о каких-либо их агрегациях. В отдельных местообитаниях у самок *S. caecutiens* и *S. minutus* отмечено регулярное распределение. Это означает, что вероятность появления одной самки рядом с другой понижена. С математической точки зрения, Пуассоновское распределение говорит о том, что зверьки распределены независимо друг от друга – присутствие участка самки в какой-либо точке не влияет на вероятность найти других самок вблизи от этого места. Это не противоречит тому, что в некоторых местах (например, в “Сосняке”) самки из года в год отмечаются чаще, чем в других. Богатство среды в разных частях леса неодинаково, что сказывается на пространственном распределении животных. По-видимому, размещение особей в различающихся биотопах должно описываться “смесью” различных теоретических распределений.

О взаимном расположении участков самок и степени перекрытия участков в течение сезона размножения в литературе имеются довольно

противоречивые сведения (обзор см.: Stockley, Searle, 1998), но по мнению многих исследователей (Buckner, 1969; Stockley, 1992; Моралева, 1992; Моралева, Шефтель, 1992; Cantoni, 1993; Ивантер, Макаров, 2001), участки самок бурозубок не перекрываются или их взаимное наложение минимально. О средних расстояниях между участками известно очень мало. Существуют только оценки плотности перезимовавших животных обоих полов на гектар: *S. araneus* – 1.7 (Buckner, 1969), до 10 (Ивантер, Макаров, 2001), до 13 (Croin Michielsen, 1966), 25–50 (Stockley, 1992); *S. minutus* – до 5.3 (Croin Michielsen, 1966), но эти данные лишь косвенно характеризуют расстояния между участками самок.

По нашим данным, летом участки оседлых самок (как конспецификов, так и разных видов) в подавляющем большинстве случаев изолированы друг от друга, не перекрываются и даже не соприкасаются вплотную границами. Исключения, имеющиеся у всех видов, редки и лишь подтверждают общий принцип. Поскольку самки распределены по лесу случайным образом, то расстояния, которые их разделяют, различны, но чаще всего это пространства, значительно превышающие размеры самих участков. Это может иметь ряд важных следствий:

– В период размножения на каждую самку в среднем приходится значительно большая площадь, чем она реально использует. По-видимому, ограничением здесь является невозможность далеко отходить от гнезда с выводком.

– Разные самки, а также их выводки гнездового возраста, не вступают в прямую пищевую конкуренцию.

– Вокруг участков самок имеется достаточно большое пространство, которое молодняк при расселении (по крайней мере, первый помет) имеет потенциальную возможность заселить.

У взрослых самок землероек-бурозубок выявлена пространственная структура, предполагающая обитание на изолированных индивидуальных участках, которые диффузно распределены по различным местообитаниям в соответствии с емкостью среды. Для обеспечения устойчивости популяции к возмущающим воздействиям важно, что репродуктивно-активные особи ежегодно оказываются рассредоточенными по занимаемой популяцией площади, причем ни один из биотопов или иных пространственных “выделов” в отдельности не играет исключительной роли в воспроизводстве населения в целом.

#### БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы выражают благодарность Н.А. Щипанову, оказавшему большую помощь при сборе

полевого материала и его обсуждении, а также всем участникам экспедиционных работ.

Работа проведена при финансовой поддержке РФФИ (03-04-48204 и 05-04-49355).

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Василевич В.И., 1969. Статистические методы в геоботанике. Л.: Наука. 232 с.
- Гиляров А.М., 1990. Популяционная экология. М.: Изд-во МГУ. 191 с.
- Ивантер Э.В., Макаров А.М., 2001. Территориальная экология землероек-бурозубок (Insectivora, Sorex). Петрозаводск: Изд-во ПетрГУ. 272 с.
- Моралева Н.В., 1992. Пространственно-этологическая структура популяции обыкновенной бурозубки (*Sorex araneus* L.). // Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М.: ИЭМЭЖ АН СССР. 25 с.
- Моралева Н.В., Шефтель Б.И., 1992. Территориальное поведение обыкновенной бурозубки в период полового созревания // I Всесоюзное совещание по биологии насекомыхных млекопитающих (Новосибирск, 4–7 февраля 1992 г.). М. С. 120–121.
- Панов Е.Н., 1983. Поведение животных и этологическая структура популяций. М.: Наука. 423 с.
- Сулей М., 1989. Жизнеспособность популяций: природоохранные аспекты. М.: Мир. 224 с.
- Шилов И.А., 2000. Экология. М.: Высш. Шк. 512 с.
- Щипанов Н.А., 2002. Функциональная организация популяций: возможный подход к изучению популяционной устойчивости. Прикладные аспекты (на примере мелких млекопитающих) // Зоол. журн. Т. 81. Вып. 9. С. 1048–1077.
- Щипанов Н.А., Калинин А.А., Олейниченко В.Ю., Демидова Т.Б., Гончарова О.Б., Нагорнев Ф.В., 2000. К методике изучения использования пространства землеройками-бурозубками // Зоол. журн. Т. 79. Вып. 3. С. 362–371.
- Щипанов Н.А., Калинин А.А., Олейниченко В.Ю., Демидова Т.Б., Гончарова О.Б., 2001. Использование пространства средней бурозубкой. *Sorex caecutiens* (Insectivora, Mammalia). Характеристики участков и дальних перемещений // Зоол. журн. Т. 80. В. 5. С. 576–585.
- Щипанов Н.А., Купцов А.В., Калинин А.А., Олейниченко В.Ю., 2003. Конуса и живоловки ловят разных землероек-бурозубок (Insectivora, Soricidae) // Зоол. журн. Т. 82. Вып. 10. С. 1258–1265.
- Blackman G.E., 1942. Statistical and ecological studies in the distribution of species in plant communities. I. Dispersion as a factor in the study of changes in plant populations // Ann. Bot. N.S. V. 6. № 22.
- Buckner C.H., 1969. Some aspects of the population ecology of the common shrew, *Sorex araneus*, near Oxford, England // J. of Mammal. V. 50. P. 326–332.
- Cantoni D., 1993. Social and spatial organization of free-ranging shrews, *Sorex coronatus* and *Neomys fodiens* (Insectivora, Mammalia) // Animal Behaviour V. 45. P. 975–995.
- Churchfield S., 1990. The natural history of shrews. London: Christopher Helm. 178 p.

- Croin Michielsen N., 1966. Intraspecific and interspecific competition in the shrews *Sorex araneus* L. and *Sorex minutus* L. // Arch. Neerl. Zool. V. 17. № 1. P. 73–174.
- Genoud M., Vogel P., 1990. Energy requirements during reproduction and reproductive effort in shrews (Soricidae) // J. Zool. 220. № 1. P. 41–60.
- Shore R.F., Myhill D.G., Lhotsky R., Mackenzie S., 1995. Capture success for pygmy and common shrews (*Sorex minutus* and *S. araneus*) in Longworth and pitfall traps on upland blanket bog // J. Zool. 237. № 4. P. 657–662.
- Stockley P., 1992. The mating system of the common shrew (*Sorex araneus*). Ph. D. Dissertation. Oxford: University of Oxford.
- Stockley P., Searle J.B., 1998. Shrew mating systems / Eds. Wojcik J.M., Wolsan M. Evolution of shrews. Białowieża: Mammal Research Institute, Polish Academy of Sciences. P. 407–424.

## THE USE OF SPACE BY OVERWINTERED FEMALES OF RED-TOOTHED SHREWS (INSECTIVORA, SORICIDAE) ACCORDING TO THE RESULTS OF MARKING WITH APPLICATION OF LIVE-TRAP TECHNIQUE

V. Yu. Oleinichenko<sup>1</sup>, A. A. Kalinin<sup>2</sup>, T. B. Demidova<sup>2</sup>, A. V. Kuptsov<sup>2</sup>

<sup>1</sup>Faculty of Biology, Moscow State University, Moscow 119992, Russia

<sup>2</sup>Severtsov Institute of Ecology and Evolution, Russian Academy of Sciences, Moscow 119071, Russia

The use of space by overwintered females of the shrews, *Sorex araneus*, *S. caecuties*, and *S. minutus*, was studied using individual marking on lines of live-traps arranged in southwestern Tver oblast. The territories of breeding females were strictly isolated from those of neighboring breeding females. No differences in the size of these territories were found between different biotopes. The majority of existing biotopes were used for breeding. A female territory may incorporate some plots only for one season, but not for consecutive two years. The distance between the female territories exceeded the mean length of them. Annually, sexually active females were distributed over different habitats related to the environmental capacity, and no individual biotope was preferable for reproduction. The spatial structure revealed may be considered as a factor for raising the resistance of the population to disturbing effects.