

УДК 591.5

РАССЕЛЕНИЕ МОЛОДНЯКА ОБЫКНОВЕННОЙ БУРОЗУБКИ (*SOREX ARANEUS*) ОТ НАТАЛЬНЫХ УЧАСТКОВ

© 2020 г. В. Ю. Олейниченко^а, *, А. А. Распопова^а, И. Г. Мещерский^б, А. В. Купцов^б,
А. А. Калинин^б, Д. Ю. Александров^б, М. М. Белоконов^с, Ю. С. Белоконов^с, В. А. Грицышин^а

^аМосковский государственный университет им. М.В. Ломоносова,
Биологический факультет, Москва 119234, Россия

^бИнститут проблем экологии и эволюции
им. А.Н. Северцова РАН, Москва 119071, Россия

^сИнститут общей генетики им. Н.И. Вавилова РАН, Москва 119991, Россия

*e-mail: oleinich2@gmail.com

Поступила в редакцию 03.06.2019 г.

После доработки 26.08.2019 г.

Принята к публикации 16.01.2020 г.

В природе на юге Тверской обл. изучена постнатальная дисперсия молодняка обыкновенной бурозубки (*Sorex araneus*). На площади около 22 га проведено тотальное индивидуальное мечение землероек. Места рождения сеголеток определены по участкам родственных перезимовавших самок. Животные генотипированы по 10 микросателлитным локусам: L62, L68, L45, C117, L69, C5, B30, D106, D103, D138. Семейный анализ проведен в программе Cervus 3.07. В 2013 г. (плотность населения в октябре 6.5 особи/га), для 229 сеголеток и 20 самок выявлено 33 диады мать–детеныш. Доля сеголеток, родившихся в пределах наблюдаемой площади, 14.8%. Основу населения составили зверьки, пришедшие из-за границ площадки. В 2014 г. (плотность в октябре 2.6 особи/га) для 58 сеголеток и 9 взрослых самок установлены 9 диад мать–детеныш. Доля зверьков, рожденных на площадке, 15.5%. В пределах площадки дистанции расселения от нательных участков варьировали в 2013 г. от 0 до 610 м, $Me = 224$, а в 2014 г. – от 45 до 410 м, $Me = 297$. Полученные данные не позволяют говорить о значимых различиях в разные годы. С учетом поправок на долю контролируемой территории можно предполагать, что значительная часть молодых зверьков расселялась на дистанции более 400 м как при относительно высокой осенней плотности населения, так и при ее снижении на следующий год.

Ключевые слова: нательная дисперсия, расселение молодняка, семейный анализ, микросателлиты, *Sorex araneus*

DOI: 10.31857/S0044513420060124

Нательная дисперсия играет важную роль в формировании пространственной структуры и биотопического распределения особей, является фактором динамики локальной популяции, а также участвует в регуляции генетической структуры (Lidicker, Stenseth, 1992; Matthysen, 2012), особенно у мелких млекопитающих, для которых характерен короткий жизненный цикл.

Обыкновенная бурозубка – широкоареальный эвритопный вид, для которого характерна чрезвычайно развитая внутривидовая подразделенность, обусловленная наличием множества хромосомных рас (Zima et al., 1996; Wojcik et al., 2003; Zima, 2008; Павлова и др., 2014). Для этого вида обоснована возможность формирования границ между расами за счет смены типов расселения молодняка при полном отсутствии физических преград (Павлова, 2007; Щипанов и др., 2008; Ту-

масьян, 2013). Есть данные о том, что характер расселения обыкновенной бурозубки зависит от фазы динамики численности и связанных с ней социальных факторов: в годы низкой плотности среди животных, расселяющихся с материка на озерные острова, преобладали социально подчиненные особи, но, когда плотность землероек и грызунов на материке была высока расселение не было связано с социальным положением (Hanski et al., 1991). Зависимость расселения от популяционной плотности и наличия свободного пространства может определяться и тем, что агрессивность оседлых молодых бурозубок связана с этими факторами, возрастая при увеличении плотности (Калинин, Щипанов, 2003; Щипанов и др., 2008а).

Термины “расселение” и “дисперсия” имеют множество трактовок как у русскоязычных, так и

у англоязычных авторов (Stenseth, Lidicker, 1992). Мы понимаем под расселением молодняка (натальной дисперсией) перемещение особи от места рождения к месту постоянного обитания (размножения) (Howard, 1960). Расселение молодняка — один из видов нерезидентности. Покидая свой натальный участок, молодое животное оказывается в этом состоянии до момента выбора своего собственного участка (Щипанов, Купцов, 2004). Продолжительность этого периода у обыкновенной бурозубки, а также то, как далеко от места рождения удаляется та или иная особь, остается до настоящего времени неясным. Факторы, определяющие наступление момента перехода от нерезидентности к оседлому существованию, не изучены, ясно лишь, что натальные участки находятся внутри участков взрослых самок.

Для изучения этих проблем принципиально важно выявление родственных связей между родителями и детенышами. В настоящее время среди молекулярных маркеров, применяемых для выявления родственных связей, ведущее место заняли микросателлиты благодаря своей полиморфности, селективной нейтральности, относительной простоте лабораторных процедур (Животовский, 2006; Jones et al., 2010). Ввиду того, что на практике генотипирование несвободно от неточностей, источником которых являются не только лабораторные ошибки, но также нуль-аллели и мутации, ручной метод семейного анализа (“метод исключения”) имеет крайне ограниченное применение. Для преодоления проблем с установлением родства при неполном совпадении генотипов разработан специальный математический аппарат и программное обеспечение (Jones, Ardren 2003; Kalinowski et al., 2007; Jones et al., 2010; Harrison et al., 2013). Большое значение для точности семейного анализа имеют полнота выборки родительского поколения и полученная в природе информация о семейных связях исследуемых особей. Однако для мелких млекопитающих, которые не имеют хорошо заметных нор, и особенно для тех, которые населяют закрытые биотопы, такая информация, как правило, полностью отсутствует. Тем не менее, семейный анализ с применением микросателлитов широко используется при изучении экологии мелких млекопитающих (например, Schulte-Hostedde et al., 2000; Haynie et al., 2003; Lin et al., 2009; Di Pierro et al., 2010 и др.).

На основе анализа литературных данных Гринвудом был сделан вывод, что у большинства млекопитающих молодые самцы расселяются дальше, чем самки и это связано с промискуитетной или полигинной системой спаривания, присущей большинству видов (Greenwood, 1980). У моногамных видов, например у домового белозубки (*Crocidura russula*), самцам, напротив, свойственна более выраженная филопатрия, чем сам-

кам (Favre et al., 1997). Обыкновенная бурозубка — полигамный вид, поэтому, вероятно, прибылые самцы расселяются на более значительные расстояния, чем самки.

Землеройки-бурозубки до сих пор не становились объектами такого рода исследований, и вопрос о дистанциях натальной дисперсии у обыкновенной бурозубки остается открытым. Перезимовавшие самки этого вида оседлы, по крайней мере, в период выкармливания молодняка (Croin Michielsen, 1966; Moraleva, 1989; Ивантер, Макаров, 2001; Олейниченко и др., 2006). Применение молекулярных маркеров позволяет определить родство между матерью и расселившимися молодыми зверьками. С целью изучения дистанций и других особенностей расселения молодняка от натальных участков предпринято настоящее исследование. Основными его задачами были:

- 1) тотальное индивидуальное мечение всего населения на как можно более обширной территории с параллельным отбором проб ткани для анализа ДНК,
- 2) генотипирование и последующий семейный анализ всех обнаруженных животных.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Выявление пространственной структуры населения и территориального статуса животных. Работа проведена на юге Тверской обл. на границе Старицкого и Зубцовского районов (56°18' с.ш., 34°52' в.д.) на правом берегу р. Волги. Нами использован модифицированный метод индивидуального мечения на линиях живоловок, описанный ранее (Щипанов и др., 2000). Его особенностью явилось то, что для обеспечения сплошного охвата территории линии проложены параллельно друг другу на расстоянии, позволяющем помечать подавляющее большинство обитающих на данной территории особей. Размер участка сегментки обыкновенной бурозубки в районе работ составляет около 30 м в поперечнике (Демидова, 2000; Shchipanov et al., 2005), и для ее поимки достаточно 4 дней отлова (Pernetta, 1977). Дистанция в 60 м между линиями позволяет ожидать, что все особи, имеющие участки в пределах наблюдаемой площади будут пойманы на одной из линий хотя бы один раз за 6 дней работы (минимальная сессия отлова). Расстояние между соседними ловушками в линии 7.5 м. Наблюдавшаяся территория (площадка) представляла собой участок сосново-елового леса, в котором была разбита система из восьми 50-ловушечных и двух 45-ловушечных линий, семь из которых располагались параллельно друг другу, а три — перпендикулярно к ним, причем одна представляла собой сдвоенную трансекту из 100 ловушек, длиной 750 м (линия “Ельник”), которая является частью многолетней

Таблица 1. Количество особей на наблюдаемой территории в разное время

Сроки работ и число ловушко-проверок	Пол	Возраст	Помечено в данную сессию	Зарегистрировано на площадке	Число поимок
22–26.04.2013 (1000 лов./пров.)*	Самки	ad	10	10	26
	Самцы	ad	29	29	51
17–27.05.2013 (4900 лов./пров.)**	Самки	ad	7	10	15
	Самцы	ad	8	13	19
06–18.07.2013 (6080 лов./пров.)	Самки	ad	5	8	14
	Самцы	ad	9	18	35
	Самки и самцы	sad	191	191	280
22–27.10.2013 (5880 лов./пров.)	Самки	ad	1	1	1
	Самки и самцы	sad	74	145	372
22–28.04.2014 (6860 лов./пров.)	Самки	ad	0	0	0
	Самцы	ad	1	4	4
18–24.06.2014 (6860 лов./пров.)	Самки	ad	5	9	20
	Самцы	ad	0	0	0
	Самки и самцы	sad	10	10	16
21–27.10.2014 (6860 лов./пров.)	Самки	ad	1	1	9
	Самки и самцы	sad	50	58	143

Примечания. * – использовалось только 100 ловушек, ** – использовалось 440 ловушек.

системы мониторинга популяций мелких млекопитающих. Организованная таким образом система линий из 490 ловушек позволяла держать под сплошным наблюдением площадь около 22 га. Участки обыкновенных бурозубок на этой площадке размещены случайно, и вся ее территория достаточно однородна в средовом отношении (Калинин и др., 2018).

При насторожке в ловушки помещали по несколько зерен крупы “Геркулес”, смоченных недезодорированным растительным маслом. Проверки проводили через 1.5 ч, два раза подряд, затем ловушки оставляли до следующего дня ненастороженными, доступными для посещения животными.

Ранее было показано, что живоловки ловят преимущественно оседлых животных (Моралева, 1983; Shore et al., 1995; Щипанов и др., 2003). В качестве показателей пространственного положения центров индивидуальных участков зверьков мы использовали среднюю координату точек поимок на линии (в случае регистрации на соседних линиях – точку на прямой между средними координатами на этих линиях, которая была сдвинута в сторону линии с большим количеством поимок пропорционально соотношению поимок на обеих линиях), а в случае единичных поимок за сессию – использовали сами точки поимок. Ловушки картировали, измерение расстояний между точками проводили в программе MapSource 6.16.3 (Garmin Ltd.).

Средние значения дистанций расселения для групп сравнивали при помощи теста Манна-Уитни. Объем полученного полевого материала отражен в табл. 1. Всего за период с апреля 2013 г. по октябрь 2014 г. отработано 38 440 ловушко-проверок, помечена 401 обыкновенная бурозубка из состава трех последовательно сменившихся поколений населения модельной территории. Получено 607 повторных поимок меченых особей. У 397 особей взяты пробы тканей для анализа ДНК: у 28 достигших половой зрелости самок и 48 самцов, а также у 321 неполовозрелой особи.

Генотипирование. Источником ДНК служили фаланги пальцев, ампутированные в ходе индивидуального мечения, которые фиксировали в 96% этаноле и хранили в лаборатории при +4°C.

ДНК выделяли из заспиртованных тканей стандартным методом лизирования протеиназой К, фенол-хлороформной депротеинизацией и осаждением изопропанолом (Sambrook et al., 1989). Качество и концентрацию ДНК оценивали с помощью электрофореза в 1% агарозном геле. В качестве стандарта концентрации использовали пробу ДНК (2 мкл), с известной (измеренной с помощью спектрофотометра Thermo Scientific NanoDrop 2000) концентрацией (50–100 нг/мкл).

Определение аллельного состава микросателлитных локусов проводили двумя методами.

I. Фрагментный анализ с использованием флуоресцентно-меченых праймеров. Изучено

шесть локусов: C117, L62, L69, L68, C5, L45 (Wyttenbach et al., 1997; Balloux et al., 1998; Basset et al., 2006; Basset et al., 2006a). Амплификацию проводили на базе смеси Mag Mix 2025 (ЗАО “Диалат”, Россия). Один из праймеров каждой пары был снабжен флуоресцентной меткой на основе красителей FAM, R6G, TAMRA или ROX. Все использованные в работе праймеры были синтезированы в ЗАО “Синтол” (Россия). При проведении ПЦР для всех локусов была установлена температура отжига 58°C. Стандартный ПЦР-цикл был дополнен этапом финальной элонгации 30 мин при 72°C.

Относительные длины амплифицированных фрагментов определяли на автоматическом анализаторе AB 3500 Genetic Analyzer на капилляре с длиной рабочей части 50 см с использованием полимера POP7 в ходе совместного фрагментного анализа смесей разведенных ПЦР-продуктов из 3 локусов каждая. В качестве размерного стандарта использовали GeneScan 500 LIZ Size Standard. Хроматограммы расшифровывали с помощью программы Gene Mapper v.4.1 (анализатор, капилляры, реагенты и программное обеспечение производства Applied Biosystems, США). Аллели идентифицировали путем разделения значений длин амплифицированных фрагментов на размерные классы с шагом, соответствующим ожидаемой величине тандемного повтора.

II. Амплификация ДНК (ПЦР) и анализ ее продуктов методом электрофореза в ПАА геле. Этот способ определения аллельного состава микросателлитных локусов применяли в отношении 4 локусов: D138, D103, D106, B30 (Wyttenbach et al., 1997; Balloux et al., 1998; Basset et al., 2006; Basset et al., 2006a). Выделение ДНК для этого варианта анализа проводили при помощи наборов для выделения ДНК “Diatom DNA Prep 100” (производства ООО “Лаборатория Изоген”, Россия).

При постановке ПЦР реакционная смесь общим объемом 20 мкл включала около 25 нг ДНК-матрицы, прямой и обратный праймеры в концентрации 0.2 пмоль/мкл, DNTP's (0.2 ммоль каждого), 1 ед. активности Taq-полимеразы и однократный Taq-буфер (с концентрацией MgCl₂ 2.5 мМ). Температура отжига варьировала от 56 до 58°C в соответствии с рекомендуемой для каждого локуса. ПЦР-цикл завершался этапом финальной элонгации 30 мин при 72°C.

Амплифицированные фрагменты разделяли электрофорезом в 6% полиакриламидном геле (соотношение акриламида к бисакриламиду 19 : 1). В качестве маркера длины использовали продукт рестрикции плазмиды pBR322 *E. coli* эндонуклеазой HpaII (<http://russia.sibenzyme.com/info86.php>). Для визуализации результатов электрофореза гель окрашивали в растворе бромистого этидия и фотографировали в УФ-лучах.

Всего генотипировано 308 особей, из них 27 взрослых самок и 13 самок-сеголеток, впоследствии перезимовавших; а также 268 сеголеток обоих полов.

Семейный анализ. Анализ родственных связей генотипированных особей проводили при помощи программы Cervus 3.07 (Field Genetics Ltd – www.fieldgenetics.com; Marshall et al., 1998; Kalinowski et al., 2007). В процедуре математического моделирования родства, выполнявшейся отдельно для результатов каждого года, применялись следующие параметры: количество итераций – 100000, интегральная ошибка генотипирования – 0.025, число матерей – 50 для 2013 г., 20 для 2014 г., доля истинных матерей в выборке – 0.5. Значения последних переменных не могут быть вычислены точно, а оцениваются экспертно исходя из полевых данных и с учетом влияния этих параметров на разброс результатов.

В процедуре установления родства в диадах “взрослая самка – сеголеток” применяли критерий Дельта (Δ) с уровнем значимости $p = 0.05$, а также с более “мягким” уровнем $p = 0.15$ для предотвращения ошибочного исключения истинных родителей при принятых параметрах моделирования родства согласно рекомендациям авторов программы Cervus. Таким образом, диада “мать–детеныш” считалась установленной при значении вероятности 85% и выше. При решении противоположной задачи – исключения возможности родства в диадах “самка–сеголеток”, использовали имеющуюся в программе соответствующую процедуру. Эта процедура основана на величине LOD, которая определялась в ходе специального моделирования, с уровнем значимости $p = 0.01$.

Для проверки адекватности использованного нами набора локусов и заданных параметров моделирования к анализируемой базе генотипов диких особей были добавлены генотипы априори известных родичей: двух самок-матерей с 2 и 3 детенышами. Во всех случаях (даже при значительных отклонениях от указанных выше параметров моделирования родства) эти заведомо истинные диады определялись с 95% надежностью, причем ложных назначений контрольных особей в заведомо неродственные диады (ошибки II рода) не наблюдалось.

Также в программе Cervus были определены основные характеристики использованных локусов.

Расселение за пределы контролируемой площадки. Оценка дистанций расселения от natalных участков (центр участка самки) проведена путем экстраполяции данных, полученных на площадке, на всю прилегающую площадь. В зависимости от положения участка самки на площадке рассчитывали вероятности обнаружения расселившихся



Рис. 1. Схема измерений для оценки количества животных, расселившихся на различные дистанции. * – центр участка самки и натальных участков ее детенышей. А–Ж – кольцевые зоны, удаленные от центра (*) на разные расстояния: А – 0–100 м, Б – 101–200 м, В – 201–300 м, ..., Ж – 601–700 м.

детенышей на основе соотношения контролируемой ловушками и неконтролируемой территорий (рис. 1). Подсчитывали количество расселившихся зверьков в кольцевых 100-метровых зонах А, Б, В, Г, Д, Е и Ж. Вероятность обнаружения в конкретных зонах рассматривали в среднем для всех самок, сравнивая доли покрытого ловушками и необлавливаемого пространства (мы использовали для подсчетов площадей на карте программу PhotoM 1.21). На основе этого оценивали количество зверьков, расселившихся на разные расстояния от мест своего рождения (N). Для каждой зоны рассчитывали ожидаемое количество расселившихся особей ($N_{(А-Ж)}$):

$$N_{(A)} = n_{(A) \times 100\%} / S_{(A)},$$

где $n_{(A)}$ – число зверьков, обнаруженных на контролируемой нами (облавливаемой) части определенной зоны (в данном случае, в зоны А), $S_{(A)}$ – средняя доля контролируемой площади (в зоне А).

Например, для дистанций от 0 до 100 м ловушки покрывают в среднем 82.2% пространства, для дистанций от 101 до 200 м – 59.0% и т.д. Соответственно, число отловленных на этих расстояниях детенышей пропорционально указанным долям и составляет лишь часть от всех, расселившихся в действительности на указанные расстояния, что позволяет оценить количество зверьков, составляющих 100% для каждой дистанции.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Численность и пространственная структура населения. Воспроизводство и связанная с ним плотность населения, на фоне которых происходило расселение молодняка в 2013 и 2014 гг., имели свои особенности.

В апреле 2013 г., в момент схода снежного покрова, на 750 м трансекте “Ельник” зарегистрировано 10 самок и 29 самцов в состоянии гона, что свидетельствовало о довольно высокой численности популяции в начале репродуктивного сезона. К середине июля 2013 г. плотность молодняка, уже доминировавшего в населении, достигла 8.7 особей/га, а с учетом перезимовавших животных – 9.9 особей/га. На мониторинговой трансекте “Ельник” плотность сеголеток составила 8.9 особей/га, превысив среднее значение (4.1 особей/га) для этого времени года за 6 лет. Пространственная структура группировки находилась в стадии активного формирования. Участки сеголеток, независимо от пола, перекрывались, в отдельных местах перекрывались участки нескольких особей. В октябре из помеченных в июле 191 сеголетки остались на площадке 65 особей (34.0%) и 60 из них (92.3%) сохранили свои июльские участки (были отловлены на расстоянии не более 30 м от них). В октябре на площадке зарегистрировано 143 сеголетки *S. araneus*. т.е. с момента последнего учета в июле на площадке поселилось 78 новых сеголеток, родившихся позже, либо мигрантов с окружающей территории. В это время года пространственная структура населения стабилизируется, животные строго придерживаются своих участков (Ильенко, Зубчанинова, 1961; Croin Michielsen, 1966). Плотность группировки – уже исключительно сеголеток – составила на площадке в целом 6.6 особей/га, а на трансекте “Ельник” 7.0 особей/га, что превышало среднюю величину (4.6 особей/га), определенную за 7 лет наблюдений в этом месте в предыдущие годы. По итогам воспроизводства 2013 г. отнесен к годам с высокой осенней плотностью.

Зимовка 2013/2014 гг. проходила при неглубоком снежном покрове, который преждевременно сошел. В конце апреля на всей наблюдаемой территории зарегистрировано лишь 4 особи – перезимовавшие самцы (0.18 особей/га), что практически не дает возможности надежно оценить плотность группировки.

Во второй половине июня 2014 г., в период расселения первой генерации молодняка, плотность населения вида в целом составила 0.9 особей/га, из них 0.5 особей/га приходилось на прибылых и 0.4 особей/га на взрослых самок (взрослых самцов в это время учтено не было). В 2014 г. первая когорта молодняка была крайне малочисленна (всего 10 особей на площадке). Участки сеголеток были размещены дисперсно по всей на-

блюдаемой площади, не демонстрируя тенденции к группировке вокруг взрослых самок. Из помеченных 10 сеголеток дожило до октября 6 (60.0%) и 4 из них (66.7%) сохранили свои июньские участки. В октябре на площадке было зарегистрировано 58 сеголеток, что соответствует плотности 2.6 особей/га. Причем на трансекте “Ельник” – 1.8 особей/га, при средней многолетней 4.6 особей/га. Т.е. осенняя плотность населения в 2014 г. была невысока.

Характеристики микросателлитных локусов. Свойства 10 исследованных локусов, оцененные при помощи программы Cervus 3.07, приведены в табл. 2. Получены следующие усредненные показатели примененной нами композиции локусов: Среднее число аллелей на локус 23.70; Средняя ожидаемая гетерозиготность 0.8313; Средний индекс содержания полиморфной информации (PIC) 0.8188; Вероятность неисключения (вероятность того, что набор локусов не будет исключать неродственного кандидата в родители для произвольного потомка, когда генотип другого родителя неизвестен) 0.00050669.

Результаты семейного анализа и дистанции расселения. В ходе семейного анализа среди населяющих наблюдаемую территорию в 2013 г. 20 половозрелых самок и 229 сеголеток были выявлены 33 диады мать-детеныш, а среди обитавших на площадке в 2014 г. 9 самок и 58 сеголеток – 9 диад (табл. 3). Всего детеныши обнаружены у 14 самок в 2013 г. и 6 самок в 2014 г., т.е. каждый год для трети самок не удалось обнаружить в пределах площадки ни одного детеныша.

Фактические значения дистанций расселения во многих случаях оказались сравнимы с размерами наблюдавшейся территории (рис. 2, 3). Очевидно, что большинство прибылых особей расселилось за ее пределы. Оценка расселения за пределы площадки методом экстраполяции показывает, что 63% молодых особей расселяется на дистанции свыше 300 м, причем половина – более чем на 400 м. С увеличением расстояний вероятность их обнаружения резко снижается, а далее 700 м – максимального размера площадки – зверьки не обнаруживаются (рис. 4).

Внутри площадки средние показатели для 2013 и 2014 гг. составили соответственно: медианы 224 и 297 м. Однако отличия между годами статистически незначимы (критерий Манна-Уитни: $U = 123.0$, $p = 0.450$).

Разброс между дистанциями расселения потомков отдельных самок был весьма значительным: например, у самки № 342 с максимальным количеством выявленных детенышей (6 особей) разброс составил от 23 до 415 м.

Дистанции расселения молодых самцов и самок в пределах площадки: за 2013 г. медианы 262.5 м для самцов ($n=11$) и 165 м для самок ($n = 17$)

Таблица 2. Характеристика использованных микросателлитных локусов

Локус	K	N	Ho	He	PIС	F(Null)	Мотив	L
L62	22	351	0.906	0.914	0.907	0.0036	(AC)16	169–212
L68	17	352	0.795	0.879	0.865	0.0482	(AC)14	99–137
L45	17	354	0.780	0.808	0.785	0.0190	(AC)10	106–146
C117	15	343	0.659	0.890	0.878	0.1483	(GAT)24	179–224
L69	25	343	0.700	0.903	0.893	0.1258	(AC)17	98–154
C5	23	340	0.906	0.924	0.918	0.0089	(GA)35(CA)12	215–277
B30	9	353	0.439	0.432	0.411	–0.018	(GA)26	176–192
D106	23	354	0.831	0.848	0.829	0.0069	(СТАТ)12	152–182
D103	29	354	0.833	0.923	0.917	0.0512	(СТАТ)10	216–304
D138	57	355	0.758	0.793	0.786	0.0230	(СТАТ)21	229–401

Примечания. K – число аллелей; N – число особей, типированных по данному локусу; Ho – наблюдаемая гетерозиготность; He – ожидаемая гетерозиготность; PIC – Polymorphic Information Content (индекс содержания полиморфной информации); F(Null) – оценка частоты предполагаемых нуль-аллелей (алгоритм Cervus, основанный на наблюдаемых и ожидаемых частотах различных генотипов (Summers, Amos, 1997)); L – диапазон длин аллелей (п.о.).

($U = 76.0$, $p = 0.430$), за 2014 г. (3 самца и 6 самок) – 387 м и 192 м ($U = 1.0$, $p = 0.048$). По объединенной выборке за два года медианы – 274 м для самцов и 165 для самок м ($U = 118.0$, $p = 0.186$) (рис. 5). Таким образом, в пределах площадки наблюдается тенденция к более дальнему расселению самцов по сравнению с самками (которая имеет статистическую поддержку только для 2014 г.), но это предположение нуждается в дополнительной проверке ввиду крайне малых выборок, особенно для 2014 г.

Дистанции расселения зверьков, завершивших формирование участков обитания в первой ($n = 22$) и второй ($n = 19$) половинах лета, не имеют значимых различий (соответствующие медианы 230 м и 347 м, тест Манна-Уитни $U = 105.5$; $p = 0.490$).

Исключение родства с самками, обитавшими на наблюдаемой территории. Альтернативным подходом к описанию процесса расселения молодняка, основанном на несколько ином статистическом аппарате, является выявление молодых особей, которые с высокой степенью вероятности не являются детьми половозрелых самок, живущих на наблюдаемой территории. В 2013 г. в отношении 87.4% сеголеток (195 из 223 протестированных), живших в пределах площадки, можно утверждать с 99% вероятностью, что они генетически несовместимы ни с одной из отмеченных на площадке перезимовавших самок и, следовательно, места их рождения находятся за границами площадки. В 2014 г. доля высоко достоверных иммигрантов оказалась почти такой же – 86.2% сеголеток (50 из 58), отмеченных на площадке ($p = 0.99$).

ОБСУЖДЕНИЕ

Все имеющиеся в литературе сведения о дистанциях расселения у *S. araneus* основаны на наблюдениях, проведенных попутно с решением иных задач. Как попытку смоделировать дисперсию молодых особей от мест рождения можно рассматривать исследование, проведенное в южной Англии (Stockley et al., 1996). В мае беременных самок, отловленных в природе, перенесли в виварий, где они родили и вырастили детенышей. По завершении молочного вскармливания 83 детеныша вместе с матерями были выпущены в природу в точках отлова самок. Следующей весной 28 особей (34%) из числа выпущенных были обнаружены вблизи места выпуска. Остальных авторы сочли не выжившими. За пределами основной площадки на расстоянии 80 м ни одного меченого животного поймано не было. На основе этого, а также со ссылкой на собственные неопубликованные данные, дистанции расселения были оценены не более чем 30–60 м. Это на порядок меньше, чем в нашем исследовании. Столь значительное отличие может объясняться тем, что часть не пойманных на месте выпуска зверьков в действительности не погибла, а расселилась на расстояние более 80 м, где отловы не проводились. Возможно также, что выращенные в неволе особи, не имея возможности в определенный момент покинуть террариум, в дальнейшем теряют способность к нормальному расселению. Мы не наблюдали самопроизвольного распада выводков обыкновенной бурузубки в виварии (Олейниченко и др., 2011).

В ряде исследований при изучении расселения не было попыток выявления натальных участков. На юге Тверской обл. по результатам мечения на линиях живоловок самостоятельно живущих сеголеток сделан вывод о том, что они расселяются

Таблица 3. Диалы мать–детеныш, подобранные среди населения площадки 2013 и 2014 гг.

№ матери	№ детеныша	Пол детеныша	Завершение расселения	Зарегистрирован в октябре	Уровень значимости	Дистанция расселения, м
2013 г.						
342	740	Самка	Июль	Да	0.05	22.5
	464	Самец	Июль	Да	0.05	415
	850	Самка	Июль	Да	0.05	60
	924	–	Июль	Нет	0.05	263
	557	Самец	Июль	Нет	0.05	328
	722	Самка	Июль	Да	0.15	194
345	894	Самец	Июль	Нет	0.05	224
	2419	Самка	Октябрь	–	0.15	0
	453	Самка	Июль	Да	0.15	533
355	811	Самец	Июль	Нет	0.05	211
	737	Самец	Июль	Нет	0.05	40
364	721	Самка	Июль	Нет	0.05	7.5
	839	Самка	Июль	Да	0.05	26
	3005	Самка	Октябрь	–	0.05	230
373	0761	–	Июль	Нет	0.05	52.5
	2431	Самка	Октябрь	–	0.15	519
	892	Самка	Июль	Нет	0.15	610
380	2424	Самка	Октябрь	–	0.15	414
	925	Самка	Июль	Нет	0.15	300
424	2408	Самец	Октябрь	–	0.05	161
	2361	Самец	Октябрь	–	0.15	182
431	902	–	Июль	Нет	0.05	260
432	2219	–	Июль	Нет	0.15	50
434	2348	Самка	Октябрь	–	0.15	119
532	2315	Самец	Октябрь	–	0.05	271
	801	–	Июль	Нет	0.05	288
	791	Самка	Июль	Нет	0.15	423
	760	Самец	Июль	Нет	0.15	369
793	2368	Самец	Октябрь	–	0.15	262.5
922	920	Самка	Июль	Нет	0.05	97
2041	595	Самка	Июль	Нет	0.05	60
	2316	Самка	Октябрь	–	0.05	165
	862	Самец	Июль	Да	0.05	277
2014 г.						
455	2251	Самка	Июнь	Да	0.05	258
	2484	Самец	Октябрь	–	0.05	371
	3215	Самка	Октябрь	–	0.05	297
2207	3084	Самка	Октябрь	–	0.05	126
2234	2298	Самка	Июнь	–	0.05	60
2424	2254	Самка	Июнь	Нет	0.05	386
3004	3285	Самец	Октябрь	–	0.05	410
3005	2287	Самка	Июнь	Да	0.05	45
	2096	Самец	Июнь	Да	0.05	387

Прочерк – нет данных.

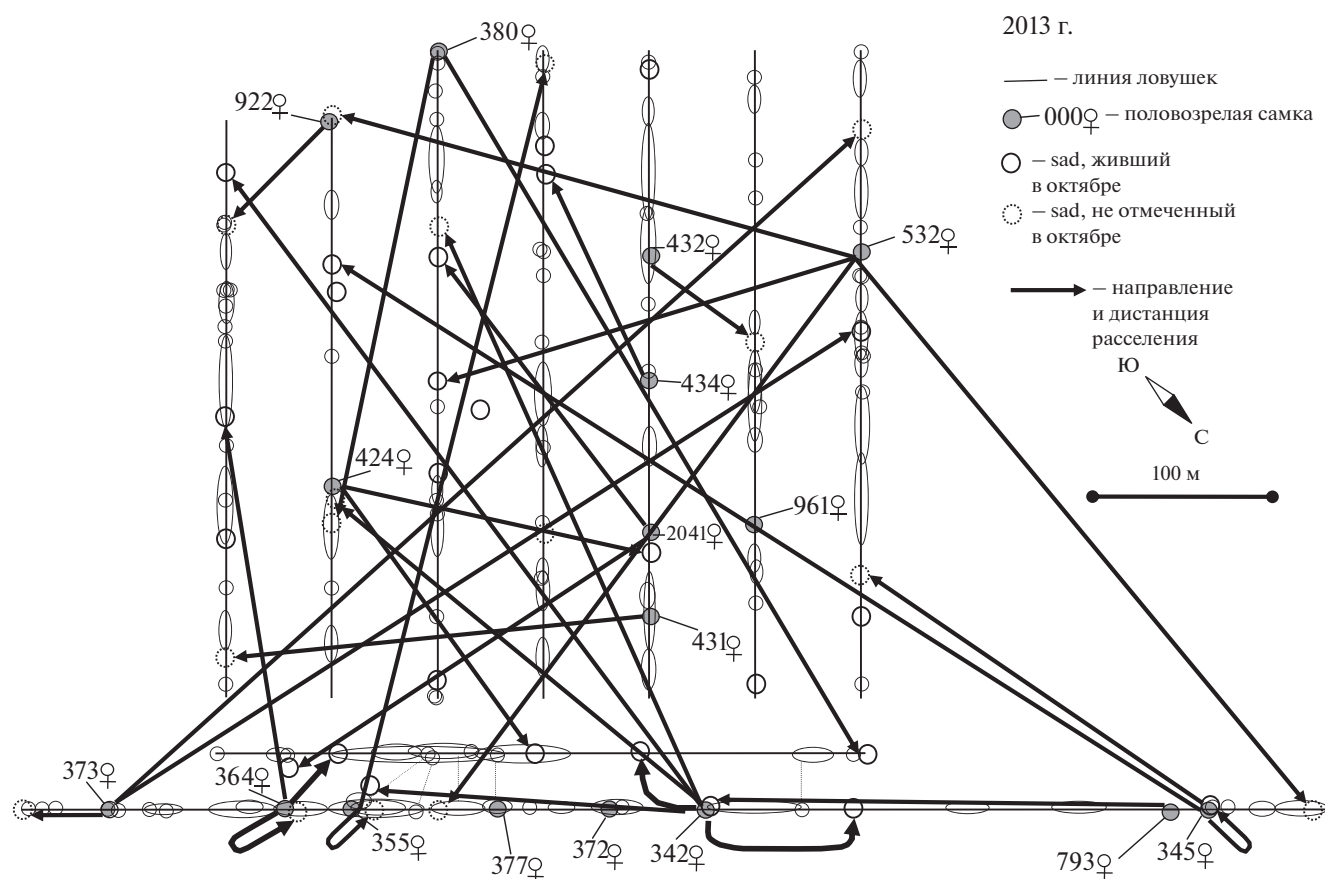


Рис. 2. Схема расселения молодняка обыкновенных бурозубок в 2013 г. Отображено расположение участков перезимовавших самок в течение всего сезона размножения (апрель–октябрь) и сеголеток по окончании репродукции популяции (октябрь), а также всех рожденных на площадке. У взрослых самок и сеголеток, рожденных на площадке, показаны только центры участков. Части участков на соседних линиях соединены пунктиром.

в среднем на 45 м при низкой численности населения и на 153 м – при высокой (Щипанов и др., 2008а). Однако под “расселением” в этой работе подразумевалось “смещение от места первоначального обнаружения молодого зверька до места, где он начинает жить оседло” и фактически эти наблюдения охватывали самый последний этап процесса расселения, когда молодые зверьки, переходя к оседлой жизни, начинают попадаться в живоловки. Места их рождения неизвестны, что не позволяет оценить истинные дистанции расселения. Однако наибольшая дистанция между последовательными отловами в живоловки в ситуации смены участка (“переселения”) составила у самцов-сеголеток обыкновенной бурозубки 1522 м, у самок-сеголеток 1579 м (Щипанов и др., 2008а). По-видимому, расселяющиеся бурозубки, будучи нерезидентами, не попадают в живоловки.

Наблюдения за ежегодным заселением затопляемых при весеннем половодье мелких островов на озере в Финляндии показали, что сеголетки бурозубок могут преодолевать от 40 до 820 м,

отделяющих эти острова от ближайшего берега (Hanski et al., 1991). И хотя эти данные формально соответствуют тем, что получены в нашем исследовании, они могут рассматриваться только как их косвенное подтверждение.

Перемещения бурозубок были изучены на Урале путем массового радионуклидного мечения с отловом в конуса (Большаков, Баженов, 1988). При этом пищевую приманку с радиоактивной меткой землеройки могли получить в разные моменты жизненного цикла: пренатально; на нательном участке; находясь в процессе расселения; наконец, на своем участке обитания. Были зафиксированы перемещения одной особи средней (*S. caecutiens*) и трех особей обыкновенной бурозубки на 1000 м за 6–29 сут из пихтово-еловой тайги на вырубку, а всего отмечено перемещение 30 обыкновенных бурозубок между пихтово-еловой тайгой и вырубкой на расстоянии от 100 до 1000 м. К сожалению, возраст животных не указан, но, исходя из дат наблюдений (26.08.1982–13.09.1982), весьма вероятно, что это были по большей части, прибылые особи. Поскольку в ко-

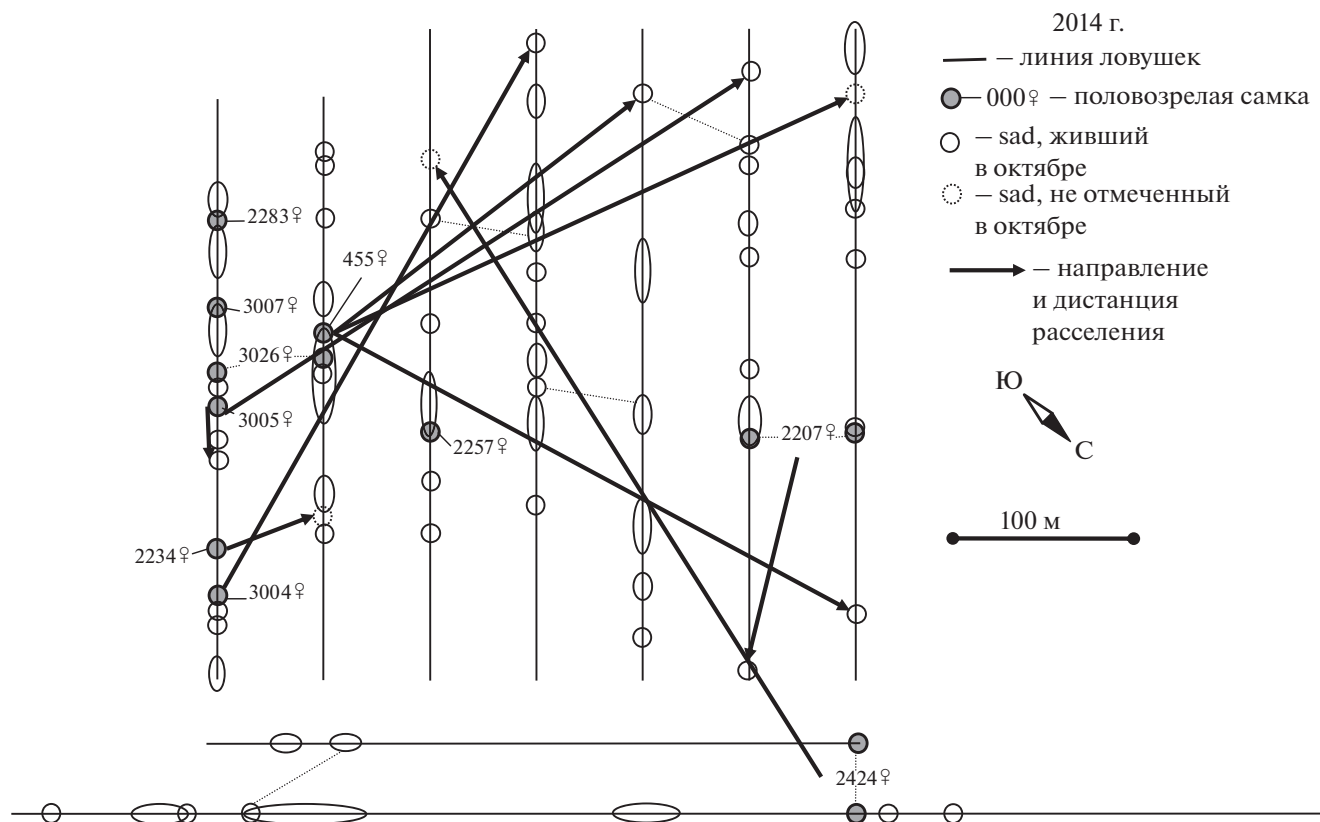


Рис. 3. Схема расселения молодняка обыкновенных бурозубок в 2014 г. Отображено расположение участков перезимовавших самок в течение всего сезона размножения (апрель–октябрь) и сеголеток по окончании репродукции популяции (октябрь), а также всех рожденных на площадке. У взрослых самок и сеголеток, рожденных на площадке, показаны только центры участков. Части участков на соседних линиях соединены пунктиром.

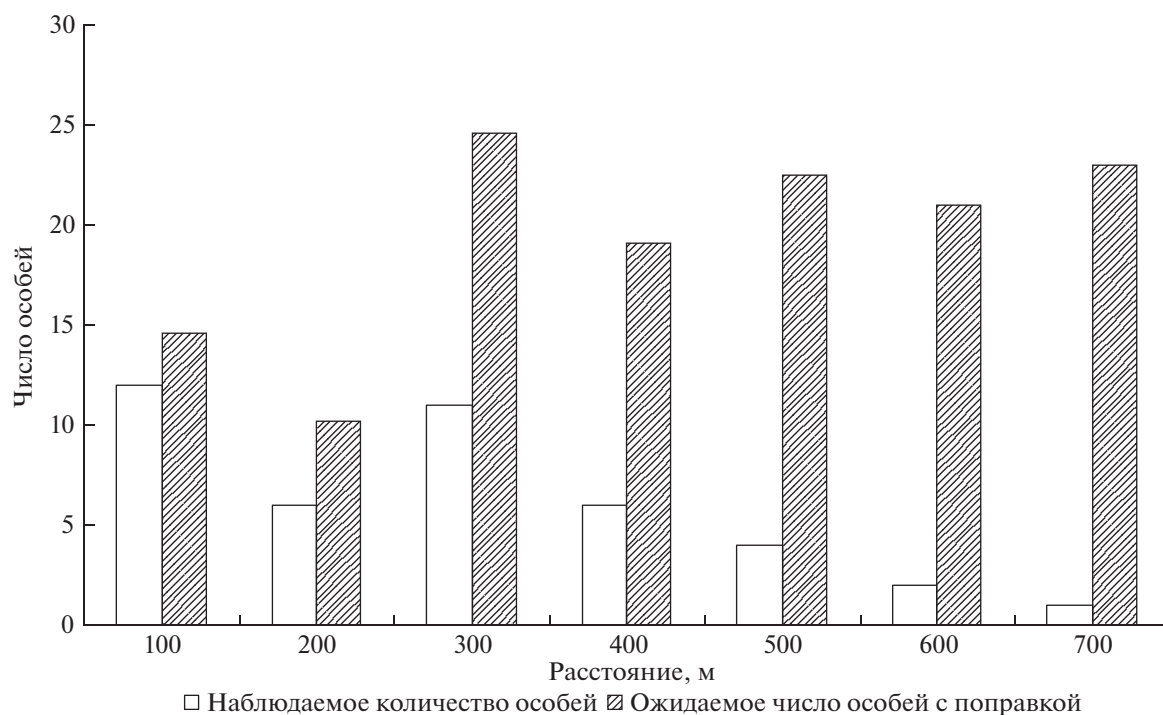


Рис. 4. Расселение сеголеток *S. araneus* в 2013–2014 гг.: наблюдаемое количество особей и их ожидаемое число с поправкой на среднюю долю контролируемой нами площади.

нуса, в отличие от живоловок, попадают преимущественно нерезидентные особи, можно предполагать, что эти результаты отражают картину незавершенного расселения. Его масштабы в целом соответствуют полученным нами данным.

Согласно полученным нами данным, реальные дистанции расселения за пределы площадки могут быть еще больше, чем наши оценки, приведенные выше. Расчетное число расселившихся сеголеток не снижается вплоть до 700 м (максимальный размер площадки). По нашей оценке в пределах 700-метровой зоны расселения в 2013 г. на одну размножающуюся самку приходилось в среднем 6.8 сеголеток. Потенциал размножения самки обыкновенной бурозубки за сезон составляет не менее 14, а нередко и более 20 детенышей (за сезон размножения самки приносят до трех выводков по 6–7 детенышей в среднем – обзор литературы см.: Долгов, 1985; Shchipanov et al., 2019), поэтому, даже с учетом 50% смертности молодняка, потомство 20 размножившихся самок вероятно составило около 150 особей, т.е. примерно 7.5 детеныша на самку, а значит некоторые из них расселились далее 700 м.

Как показывают наши многолетние данные по мечению с повторным отловом, формирование пространственной структуры оседлого населения, в основном, происходит по простой схеме, в один этап: покинув натальные участки, молодые животные закрепляются на некоторой территории, которая сохраняется ими в качестве участка обитания до весны следующего года и используется в дальнейшем на протяжении сезона размножения.

На основании изучения хоминга сеголеток *S. araneus*, которые были способны возвращаться на свои участки после искусственного перемещения на дистанции до 1600 м, было обосновано предположение о том, что пространство в пределах 400 м вокруг собственного участка обитания знакомо среднестатистической особи (Купцов, Щипанов, 2004; Купцов, 2013). Встает вопрос, на каком этапе жизни животные получают эту информацию? Кратковременные экскурсии за пределы своего участка – явление у обыкновенной бурозубки обычное, но не очень частое. По-видимому, ознакомление с пространством, которое окружает участок обитания, происходит уже в период расселения, а в дальнейшем эта информация дополняется в ходе экскурсий.

Полученные результаты позволяют сделать несколько заключений. Натальная филопатрия не свойственна обыкновенным бурозубкам на юге Тверской обл.: сеголетки, оседло обитающие вблизи участков перезимовавших самок, не являются их детенышами, большая часть населения 20-гектарной площадки рождена за ее пределами. Пространственная близость не является критери-

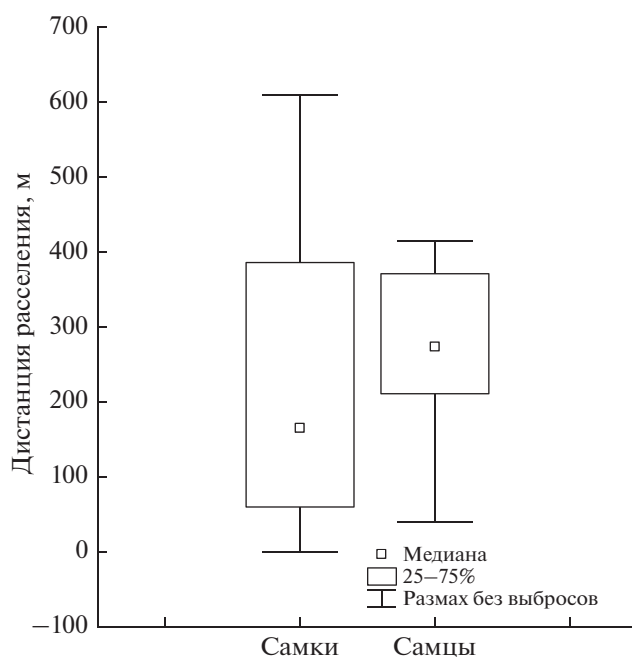


Рис. 5. Дистанции расселения самцов и самок (объединенная выборка 2013–2014 гг.).

ем родства. Прибылые особи расселяются на расстоянии, значительно превышающие участки оседлых сеголеток и половозрелых самок: в пределах площадки часто более чем на 300–400 м от мест своего рождения. Выявленные нами дистанции расселения не являются предельными – они ограничены размером обследованной территории. Соответственно, следует ожидать, что население на расстоянии до нескольких километров ежегодно перемешивается, что должно способствовать поддержанию генетического единства при высоком уровне гетерогенности. Среди детенышей одних и тех же самок не отмечено сходства по дистанциям натальной дисперсии. Существует тенденция к более дальнему расселению самцов по сравнению с самками в пределах площадки, однако она требует дальнейшего изучения. Расселение молодняка в год высокой плотности не имело принципиальных отличий от расселения в последующий год более низкой плотности ни по дистанциям, ни по направленности.

БЛАГОДАРНОСТИ

Благодарим Н.А. Щипанова за возможность использовать совместно собранные материалы многолетнего мониторинга на трансекте “Ельник”, а Т.Б. Демидову также и за помощь в сборе материала, Ф.А. Тумасьяна за предоставленные пробы ДНК самок обыкновенной бурозубки с детенышами. При подборе праймеров была использована установка для капиллярного электрофореза для анализа фрагментов ДНК

(в рамках Программы развития МГУ им. М.В. Ломоносова).

Работа выполнена при поддержке РФФИ (13-04-00957а и 15-04-02531а).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Большаков В.Н., Баженов А.В.*, 1988. Радионуклидные методы мечения в популяционной экологии млекопитающих. М.: Наука. 156 с.
- Демидова Т.Б.*, 2000. Пространственно-этологическая структура популяций 4 видов землероек-бурозубок (*Sorex araneus*, *S. caecutiens*, *S. isodon* и *S. minutus*). Дис. ... канд биол. наук. М. 160 с.
- Долгов В.А.*, 1985. Бурозубки Старого Света. М.: Изд-во МГУ. 221 с.
- Животовский Л.А.*, 2006. Микросателлитная изменчивость в популяциях человека и методы ее изучения // Вестник Всесоюзного общества генетиков и селекционеров. Т. 10. № 1. С. 74–96.
- Ивантер Э.В., Макаров А.М.*, 2001. Территориальная экология землероек-бурозубок (Insectivora, *Sorex*). Петрозаводск: Изд-во ПетрГУ. 271 с.
- Ильенко А.И., Зубчанинова Е.В.*, 1961. К изучению зимней экологии млекопитающих методом мечения // Экология популяций. Тез. докл. М.: Изд-во МГУ. Ч. 2. С. 28–30.
- Калинин А.А., Щипанов Н.А.*, 2003. Плотностно-зависимое поведение землероек-бурозубок (*Sorex araneus*, *S. caecutiens* и *S. minutus*) в естественных и экспериментальных условиях // Известия РАН. Сер. биол. № 6. С. 689–697.
- Калинин А.А., Олейниченко В. Ю., Купцов А. В., Александров Д. Ю., Демидова Т.Б.*, 2018. Пространственная изменчивость оседлого и нерезидентного населения мелких млекопитающих в лесном массиве // Зоологический журнал. Т. 97. № 4. С. 474–485.
- Купцов А.В., Щипанов Н.А.*, 2004. Хоминг у землероек-бурозубок *Sorex araneus*, *S. caecutiens*, *S. minutus*, *S. isodon* (Insectivora, Soricidae) // Зоологический журнал. Т. 83. № 2. С. 213–219.
- Купцов А.В.*, 2013. Хоминг сеголетов обыкновенной (*Sorex araneus*) и средней (*Sorex caecutiens*) землероек-бурозубок (Insectivora, Soricidae) // Зоологический журнал. Т. 92. № 8. С. 941–954.
- Моралева Н.В.*, 1983. Отношение к территории землероек бурозубок енисейской тайги (по данным индивидуального мечения) // Животный мир Енисейской тайги и лесотундры и природная зональность. М. С. 215–230.
- Олейниченко В.Ю., Демидова Т.Б., Калинин А.А., Щипанов Н.А.*, 2011. Заметки о репродуктивном поведении обыкновенной бурозубки (*Sorex araneus*) в неволе // Зоологический журнал. Т. 90. № 2. С. 1–7.
- Олейниченко В.Ю., Калинин А.А., Демидова Т.Б., Купцов А.В.*, 2006. Использование пространства перемещавшимися самками землероек-бурозубок (Insectivora, Soricidae) по данным мечения с применением живоловок // Зоологический журнал. Т. 85. № 4. С. 533–543.
- Олейниченко В.Ю., Калинин А.А., Демидова Т.Б., Купцов А.В.*, 2007. Использование пространства перемещавшимися самками землероек-бурозубок (Insectivora, Soricidae) по данным мечения с применением живоловок // Зоологический журнал. Т. 86. № 3. С. 1–9.
- Павлова С.В.*, 2007. Популяционные и генетические аспекты взаимодействия хромосомных рас обыкновенной бурозубки *Sorex araneus* L. в гибридной зоне. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М.: ИПЭЭ РАН. 24 с.
- Павлова С.В., Тумасьян Ф.А., Щипанов Н.А.*, 2014. Разнообразии хромосомных вариантов у обыкновенной бурозубки *Sorex araneus* (Eulipotyphla, Mammalia) на Европейской территории России // Поволжский экологический журнал. № 4. С. 555–563.
- Тумасьян Ф.А.*, 2013. Особенности расселения обыкновенных бурозубок (*Sorex araneus* L.) как фактор ограничения генного потока. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М.: ИПЭЭ РАН. 26 с.
- Щипанов Н.А., Булатова Н.Ш., Павлова С.В.*, 2008. Распределение обыкновенных бурозубок (*Sorex araneus* L.) двух хромосомных рас в зоне интерградации. Может ли изменение типа расселения поддерживать независимость генных частот? // Генетика. Т. 44. № 6. С. 734–745.
- 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 // Зоологический журнал. Т. 79. № 3. С. 362–371.
- Щипанов Н.А., Купцов А.В.*, 2004. Нерезидентность у мелких млекопитающих и ее роль в функционировании популяции // Успехи современной биологии. Т. 124. № 1. С. 28–43.
- Щипанов Н.А., Купцов А.В., Демидова Т.Б., Калинин А.А., Александров Д.Ю., Павлова С.В.*, 2008а. Нерезидентность и расселение у обыкновенных бурозубок (*Sorex araneus*, Insectivora) // Зоологический журнал. Т. 87. № 3. С. 331–343.
- Щипанов Н.А., Купцов А.В., Калинин А.А., Олейниченко В.Ю.*, 2003. Конуса и живоловки ловят разных землероек-бурозубок (Insectivora, Soricidae) // Зоологический журнал. Т. 82. № 10. С. 1258–1265.
- Balloux F., Ecoffey E., Fumagalli L., Goudet J., Wyttenbach A.*, 1998. Microsatellite conservation, polymorphism and GC content in shrews of the genus *Sorex* (Insectivora, Mammalia) // Molecular Biology and Evolution. № 15. P. 473–475.
- Basset P., Yannic G., Hausser J.*, 2006. Genetic and karyotypic structure in the shrews of the *Sorex araneus* group: are they independent? // Molecular Ecology. V. 15. № 6. P. 1577–87.
- Basset P., Yannic G., Brunner H., Hausser J.*, 2006а. Restricted gene flow at specific parts of the shrew genome in chromosomal hybrid zones // Evolution. V. 60. № 8. P. 1718–30.
- Croin Michielsen N.*, 1966. Intraspecific and interspecific competition in the shrews *Sorex araneus* L. and *Sorex minutus* L. // Archives Néerlandaises de Zoologie. V. 17. № 1. P. 73–174.

- Di Piero E., Bertolino S., Martinoli A., Preatoni D., Tosi G., Wauters L.A., 2010. Estimating offspring production using capture-mark-recapture and genetic methods in red squirrels // *Ecological Research*. V. 25. P. 395–402.
- Greenwood P.J., 1980. Mating systems, philopatry and dispersal in birds and mammals // *Animal Behavior*. V. 28. P. 1140–1162.
- Favre L., Balloux F., Goudet J., Perrin N., 1997. Female-biased dispersal in the monogamous mammal *Crocidura russula*: evidence from field data and microsatellite patterns // *Proceedings of the Royal Society of London. Series B*. 264. P. 127–132.
- Hanski I., Peltonen A., Kaski L., 1991. Natal dispersal and social dominance in the common shrew *Sorex araneus* // *Oikos*. V. 62. P. 48–58.
- Howard W.E., 1960. Innate and environmental dispersal of individual vertebrates // *American Midland Naturalist*. P. 152–161.
- Harrison H.B., Saenz-Agudelo P., Planes S., Jones G.P., Berumen M.L., 2013. Relative accuracy of three common methods of parentage analysis in natural populations // *Molecular Ecology*. V. 22. P. 1158–1170.
- Haynie M., Van Den Bussche R.A., Hoogland J.L., Gilbert D.A., 2003. Parentage, multiple paternity, and breeding success in Gunnison's and Utah prairie dogs // *Journal of Mammalogy*. V. 84. № 4. P. 1244–1253.
- Jones A.G., Ardren W.R., 2003. Methods of parentage analysis in natural populations // *Molecular Ecology*. V. 12. P. 2511–2523.
- Jones A.G., Small C.M., Paczolt K.A., Ratterman N.L., 2010. A practical guide to methods of parentage analysis // *Molecular Ecology Resources*. № 10. P. 6–30.
- Kalinowski S.T., Taper M.L., Marshall T.C., 2007. Revising how the computer program CERVUS accommodates genotyping error increases success in paternity assignment // *Molecular Ecology*. V. 16. P. 1099–1106.
- Lidicker W.Z., Stenseth N.C., 1992. To disperse or not to disperse: who does it and why? / *Animal dispersal: small mammals as a model* (ed. N.C. Stenseth & W.Z. Lidicker). London, New York, Tokyo, Melbourne, Madras. Chapman & Hall. P. 21–36.
- Lin T.T., You E.M., Lin Y.K., 2009. Social and genetic mating systems of the asian lesser white-toothed shrew, *Crocidura shantungensis*, in Taiwan // *Journal of Mammalogy*. V. 90. № 6. P. 1370–1380.
- Marshall T.C., Slate J., Kruuk L.E.B., Pemberton J.M., 1998. Statistical confidence for likelihood-based paternity inference in natural populations // *Molecular Ecology*. V. 7. P. 639–655.
- Matthysen E., 2012. The multiple causes of the dispersal process / *Dispersal Ecology and Evolution*. Eds Clobert J., Baguette M., Benton T.G., Bullock J.M. Oxford: Oxford University Press. P. 3–18.
- Moraleva N.V., 1989. Intraspecific interactions in the common shrew *Sorex araneus* in Central Siberia // *Annales Zoologici Fennici*. V. 26. P. 425–432.
- Pernetta J.C., 1977. Population ecology of British shrews in grassland // *Acta Theriologica*. V. 22. P. 279–296.
- Sambrook J., Fritsch E.F., Maniatis T., 1989. *Molecular cloning: A Laboratory Manual*. Cold Spring Harbor Laboratory Press. 479 p.
- Shchipanov N.A., Kalinin A.A., Demidova T.B., Oleinichenko V.Yu., Aleksandrov D.Yu., Kouptzov A.V., 2005. Population ecology of red-toothed shrews, *Sorex araneus*, *S. caecutiens*, *S. minutus*, and *S. isodon*, in Central Russia // *Advances in the Biology of Shrews II*. Special publication of the I International Society of Shrew Biologists (ISSB). № 01. P. 201–215.
- Shchipanov N.A., Zima J., Churchfield S., 2019. *Introducing the Common Shrew / Shrews, Chromosomes and Speciation (Cambridge Studies in Morphology and Molecules: New Paradigms in Evolutionary Bio)* Eds Searle, J., Polly, P., & Zima, J. Cambridge: Cambridge University Press. P. 20–67.
- Schulte-Hostedde A.I., Gibbs H.L., Millar J.S., 2000. Microsatellite DNA loci suitable for parentage analysis in the yellow-pine chipmunk (*Tamias amoenus*) // *Molecular Ecology*. № 9. P. 2155–2234.
- 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 // *Journal of Zoology*. Lond. V. 237. № 4. P. 657–662.
- Stenseth N.C., Lidicker W.Z., 1992. The study of dispersal: a conceptual guide / *Animal dispersal: Small mammal as a model*. (Eds Stenseth N.C., Lidicker W.Z.). London, New York, Tokyo, Melbourne, Madras. Chapman & Hall. P. 5–20.
- Stockley P., Searle J.B., Macdonald D.W., Jones C.S., 1996. Correlates of reproductive success within alternative mating tactics of the common shrew // *Behavioral Ecology*. V. 7. № 3. P. 334–340.
- Summers K., Amos W., 1997. Behavioral, ecological and molecular genetic analyses of reproductive strategies in the Amazonian dart-poison frog, *Dendrobates ventrimaculatus* // *Behavioral Ecology*. V. 8. P. 260–267.
- Wójcik J.M., Borodin P.M., Fedyk S., Fredga K., Hausser J., Mishta A., Orlov V.N., Searle J.B., Volobouev V.T., Zima J., 2003. The list of chromosome races of the common shrew *Sorex araneus* (updated 2002) // *Mammalia*. V. 67. P. 169–178.
- Wytenbach A., Favre L., Hausser J., 1997. Characterization of simple sequence repeats in the genome of the common shrew // *Molecular Ecology*. № 6. P. 797–800.
- Zima J., 2008. The bibliography of comparative cytogenetics and evolutionary biology of the common shrew (*Sorex araneus*) and related species // *Proceedings of the 8th Meeting of the International Sorex araneus Cytogenetic Committee (ISACC)*. Evolution in the *Sorex araneus* group: Cytogenetic and molecular aspects. York, England, August 8–12. P. 16.
- Zima J., Fedyk S., Fredga K., Hausser J., Mishta A., Searle J.B., Volobouev V.T., Wójcik J.M., 1996. The list of the chromosome races of the common shrew (*Sorex araneus*) // *Hereditas*. V. 125. P. 97–107.

**DISPERSAL OF YOUNG COMMON SHREWS (*SOREX ARANEUS*)
FROM NATAL RANGES****V. Yu. Oleinichenko^{1, *}, A. A. Raspopova¹, Y. G. Meschersky², A. V. Kuptsov², A. A. Kalinin²,
D. Yu. Aleksandrov², M. M. Belokon³, Yu. S. Belokon³, V. A. Gritsyshin¹**¹*Moscow state University, Faculty of Biology, Moscow 119234, Russia*²*Severtsov Institute of ecology and evolution, Russian Academy of Sciences, Moscow 119071, Russia*³*Vavilov Institute of General genetics, Russian Academy of Sciences, Moscow 119991, Russia***e-mail: oleinich2@gmail.com*

Natal dispersal of young common shrews (*Sorex araneus*) was studied in the field in the southern Tver Region, central European Russia. Total individual marking of shrews was run over an area of 22 ha. The places of birth of the young were genotyped against 10 microsatellite loci: L62, L68, L45, C117, L69, C5, B30, D106, D103, D138. Family analysis was run using Cervus 3.07 software. In 2013, with the population density in October being 6.5 individuals/ha, 33 mother-baby dyads were identified for 229 yearlings and 20 females. The share of yearlings born within the study area was 14.8%, while the core of the population was the animals that had arrived outside the grid. In 2014, with the population density in October reaching only 2.6 individuals/ha, 9 mother-baby dyads were found for 58 yearlings and 9 mature females. The share of the animals born within the grid was 15.5%. Within the grid, dispersal from the natal ranges varied from 0 to 610 m, $Me = 224$, in 2013 and from 45 m to 410 m in 2014, $Me = 297$. The data obtained fail to confirm a meaningful year-to-year difference. Based on the area of the territory under control, the major part of the young animals seems to have dispersed over a range of more than 400 m both at the high autumn population density and at its decrease next year.

Keywords: natal dispersal, dispersal of the young, family analysis, microsatellite loci, *Sorex araneus*