



Издатель

ФГБОУ ВО «Петрозаводский государственный университет»
Российская Федерация, г.Петрозаводск, пр.Ленина,33

Научный электронный журнал

ПРИНЦИПЫ ЭКОЛОГИИ

<http://ecopri.ru>

№ 3 (45). Сентябрь, 2022

Главный редактор

А. В. Коросов

Редакционный совет

В. Н. Большаков
А. В. Воронин
Э. В. Ивантер
Н. Н. Немова
Г. С. Розенберг
А. Ф. Титов
Г. С. Антипина
В. В. Вапиров
А. М. Макаров

Редакционная коллегия

Т. О. Волкова
Е. П. Иешко
В. А. Илюха
Н. М. Калинкина
J. P. Kurhinen
А. Ю. Мейгал
J. B. Jakovlev
В. Krasnov
А. Gugotek
В. К. Шитиков
В. Н. Якимов

Службы поддержки

А. Г. Марахтанов
Е. В. Голубев
С. Л. Смирнова
Н. Д. Чернышева
М. Л. Киреева

ISSN 2304-6465

Адрес редакции

185910, Республика Карелия, г.Петрозаводск, пр. Ленина, 33. Каб. 453

E-mail: ecopri@psu.karelia.ru

<http://ecopri.ru>





УДК УДК 591.5:599

К ПОПУЛЯЦИОННОЙ ЭКОЛОГИИ СРЕДНЕЙ БУРОЗУБКИ (*SOREX CAECUTIENS* LAXM.) В ЕВРОПЕЙСКОЙ ЧАСТИ АРЕАЛА СООБЩЕНИЕ 2. ТЕРРИТОРИАЛЬНОСТЬ, УЧАСТКИ ОБИТАНИЯ. ЭКОЛОГИЯ ПИТАНИЯ

ИВАНТЕР
Эрнест Викторович

д. б. н., Петрозаводский государственный университет,
ivanter@petsu.ru

Ключевые слова:

территориальность
индивидуальные
участки
перемещения
пищевой рацион
полифагия
энтомофаг
частота поедания
основные и
второстепенные корма
питательность рациона
полноценная диета

Аннотация: Как показало мечение, рассматриваемый вид из всех землероек отличается наименьшей степенью оседлости (доля возвратов не превышала 10 %), тем не менее для большинства наблюдаемых зверьков было установлено обитание на определенных участках. Согласно нашим данным, для молодых (неразмножающихся) зверьков в пределах 30.5–95.2 кв. м, размножающихся сеголеток – 38.0–80.5, перезимовавших самок – 42.2–75.4, перезимовавших самцов – 85.0–136.0 кв. м. При этом, после того как самки и самцы включаются в размножение, размеры их участков изменяются: у оседлых перезимовавших самок размер участка увеличивается не намного, перезимовавшие же самцы значительно расширяют используемую территорию, включая в нее и участок предыдущего года. По характеру питания обитающая в европейской части ареала средняя бурозубка – типичный энтомофаг. Основным кормом служат насекомые (91 % встреч), паукообразные заметно уступают в этом отношении, другие животные и растительные корма в летнем питании отмечаются редко. Перезимовавшие зверьки значительно чаще потребляют личинок, причем это характерно для всех основных групп насекомых. Расхождение существует и по встречаемости желудков почвенных организмов, которые устойчиво преобладают в рационе зимовавших особей.

© Петрозаводский государственный университет

Подписана к печати: 06 октября 2022 года

Введение

В настоящем сообщении представлены результаты изучения территориальности и питания средней бурозубки, проведенного в северо-восточном Приладожье (Южная Карелия), представляющем для зверьков этого вида северо-западные пределы ареала. При этом, если представители европейских популяций изучены в этом отношении в целом удовлетворительно (имеется не один десяток выполненных здесь и опубликованных на эту тему обстоятельных работ), то исследования бурозубок сибирской части ареала можно буквально пересчитать по пальцам

(Моралева, 1983, 1987, 1088, 1992; Шефтель, 1990; Докучаев, 1981, 1990). Тем не менее в рамках изучения индивидуального территориального поведения средних бурозубок у северо-западных границ видовой ареала обращает внимание весьма характерная специфичность, выражающаяся в повышенной территориальности – наличии четких индивидуальных участков с непересекающимися границами и некоторыми другими особенностями поведенческих реакций зверьков этого вида.

Материалы

Территориальность бурозубок изучалась

с помощью повторных отловов и мечения зверьков на экспериментальных площадках, занятых вторичными лесами, расположенных на берегу лесного озера. Использовались пружинные живоловушки с приманкой из ржаного хлеба с подсолнечным маслом. Ловушки расставлялись по квадратной сетке с расстоянием между ними 10 м и проверялись через каждые 2 часа в светлое время суток. Пойманных зверьков метили отрезанием крайних фаланг пальцев (Наумов, 1951).

Методы

Методика сбора материала по питанию сводилась к анализу содержимого желудков добытых животных. Для этого желудки зверьков фиксировали в 70 % спирте, разбор и определение их содержимого проводили под бинокулярным микроскопом МБС-3. Встречаемость пищевых компонентов оценивалась как доля желудков, содержащих данный корм, в процентах к общему числу наполненных желудков. Всего проанализировано содержимое желудков 140 средних бурозубок. Более детальное описание методик изучения территориального поведения и питания средней бурозубки приводится в одной из наших предыдущих монографий (Ивантер, Макаров, 2001).

Результаты

Территориальность. Участки обитания

К сожалению, подавляющее большинство работ по использованию территории бурозубками, выполненных с помощью мечения зверьков индивидуальными пожизненными метками или радиоактивными изотопами, посвящено обыкновенной бурозубке и подробно обсуждалось нами в специальных публикациях (Ивантер, 1975, 2018; Ивантер, Макаров, 2001). По средней же бурозубке известны лишь публикации, в которых рассматриваются данные по относительно небольшому количеству меченых в среднеазиатской тайге (Моралева, Шефтеля, 1982; Моралева, 1983, 1992), а также работа, выполненная на о-ве Хоккайдо (Ohdachi, 1992), из которых автору пришлось наблюдать за 10 индивидуально мечеными средними бурозубками, оседлым из них оказался только один зверек. Что же касается средней бурозубки в ивово-ольховых лесных и кустарниковых ассоциациях поймы Енисея, то из пяти наблюдавшихся видов бурозубок она продемонстрировала на площадке мечения самую низкую степень оседлости (повторно было поймано только около 10 % меченых зверь-

ков). Столь незначительная доля возвратов не позволила достаточно точно оценить особенности индивидуального использования территории особями данного вида.

Данные по мечению зверьков этого вида, относящиеся к европейской части его ареала, нам вообще неизвестны. Одна из главных причин – сложность сохранения в ловушках живых зверьков. В этих условиях особый интерес вызывает вышедшая в 2001 г. работа Н. А. Щипанова с соавторами (2001), основанная на разработанной авторами ранее (Щепанов и др., 2000) специальной методике, включающей подбор наиболее эффективной ловушки и обоснования режима ее работы, обеспечивающей минимальные потери зверьков.

Материал для исследования собирался авторами в Старицком районе Тверской области в 1995–1999 гг. В 1995 г. наблюдение проводилось на площадке (0.5 га; 110 ловушек по сетке 7.5 x 7.5 м), где и были получены детальные сведения о характере освоения участка обитания. Массовые же данные об использовании участков разными демографическими группами получены в 1995–1999 гг. на 5 линиях живоловок. Ловушки настораживались раз в сутки на 3 часа и проверялись 2 раза через 1.5 часа. Остальное время они оставались открытыми, но не настороженными, так что зверьки могли свободно перемещаться. Метили ампутацией пальцев. Для изучения использования участков зверьками в течение суток проводились круглосуточные наблюдения. Всего было помечено 863 средние бурозубки, которые дали 7169 повторных поимок.

В итоге для большинства наблюдаемых зверьков было установлено обитание на определенных участках. При этом 10 % от общего числа помеченных зверьков оседло держалось на наблюдаемой территории до 13 мес. (до и после перезимовывания). Согласно проведенным исследователями круглосуточным наблюдениям, суточная активность средней бурозубки носила полифазный характер, и практически вся территория выявляемого за две недели участка посещалась зверьком в течение суток. Это было отмечено для всех демографических групп, за исключением перезимовавших самцов. У неразмножающихся сеголеток средний размер участка обитания (оцениваемый авторами как усредненный радиус) составлял в среднем $44.1 \pm 1.3 \text{ м}^2$, у размножающихся сеголеток – 42.1 ± 4.3 , у перезимовавших самок – 55.6 ± 4.8 , у перезимовавших самцов – $115.6 \pm 11.8 \text{ м}^2$.

После того как самки и самцы включались в размножение, у них наблюдалось принципиальное различие в использовании территории. У сеголетков, вступивших в размножение, изменения структуры и размера участка не происходит. Самки после зимовки также чаще всего сохраняют структуру и расположение участка, принадлежащего им в предыдущий год. У оседлых перезимовавших самок размер участка несколько увеличивается (за счет включения прилегающих ловушек), перезимовавшие же самцы значительно расширяют используемую территорию, в которую включается и участок предыдущего года. Претерпевают резкие изменения и структура их участков. Если не размножавшиеся самцы-сеголетки имели обычно небольшие участки с выраженным центром, то после зимовки частота посещения тех или иных точек пространства определялась лишь наличием здесь в данный момент рецептивной самки. Так что для этой демографической группы зверьков правильнее, по-видимому, говорить не об обитании на некотором участке, а о перемещении по некоторому хорошо известному им пространству. При этом авторы отмечают общую тенденцию к уменьшению размеров участка при росте плотности, что зависит и от типа местообитания.

Перемещения же средней бурозубки включали выходы за пределы участка, изменения места его расположения и дальние перемещения. При этом один и тот же зверек мог совершать эпизодические выходы в разных направлениях, однако при этом возвращался обратно. Наибольшая обнаруженная дистанция для таких перемещений составила (по прямой) около 2.5 км.

В итоге авторы заключают, что для средней бурозубки в европейской части России характерно оседлое обитание, связанное с длительным нахождением на определенном индивидуальном участке. Касаясь его структуры, они отмечают, что у размножающихся самок-сеголеток и перезимовавших самок он имеет выраженный центр, наиболее часто посещаемый зверьками. У самцов этого вида после созревания происходит резкое расширение используемого пространства. При этом их перемещения по лесу определяются наличием там рецептивных самок. Соответственно, выраженного центра участка не наблюдается. Пространство, по которому перемещаются перезимовавшие самцы, настолько велико, что нет смысла анализировать его как участок оби-

тания в общепринятом смысле.

При наблюдении за сеголетками были выявлены дальние перемещения зверьков в поисках участков и оседание на них, а также временные дальние выходы за пределы постоянного участка обитания. Таким образом, зверьку знакома территория, значительно превышающая размеры его индивидуального участка.

Можно констатировать, что дальние перемещения сеголеток с большой вероятностью происходят в пределах определенной ограниченной территории, поэтому население на достаточно большом пространстве (не менее 1 км²) оказывается взаимосвязанным.

Сопоставляя представленные в статье Н. А. Щипанова с соавторами материалы по территориальной структуре рассматриваемого вида с соответствующими, но гораздо более скромными по масштабам данными, полученными нами по средней бурозубке на площадке мечения Приладожского териологического стационара «Карку», нельзя не заметить их сходства (Ивантер, Макаров, 2001 и др.). У молодых неполовозрелых зверьков средний размер участка обитания составил там 50.4 м² (с колебаниями от 30.5 до 95.2), у размножающихся сеголеток – 60.5 (38.0–80.5), у зимовавших самок – 59.1 (42.2–75.4), у зимовавших самцов – 111.0 (85.0–136.1) м². Значительное сходство обнаруживается в территориальности средней бурозубки и в сравнении с таковой обыкновенной. Это позволяет представить характерной для нее, подобно обыкновенной, известную в сельском хозяйстве «переложную» систему земледелия, позволяющую совместно сосуществовать половым и возрастным группам животных с различным территориальным поведением.

Экология питания

Питание средней бурозубки ранее подробно изучалось в Западной (Юдин, 1962) и Северо-Восточной Сибири (Докучаев, 1981, 1994; Вольперт, Аверенский, 1983; Вольперт, 1989; Шадрина и др., 1982), а также в Карелии (Ивантер и др., 1973; Ивантер, 1975; Макаров, 1990, 1991). Некоторые материалы по питанию этого вида приведены по Верхней Лене (Реймерс, Воронов, 1963), Сахалину (Реймерс и др., 1968), Аянскому побережью Охотского моря (Алина, Реймерс, 1975) и островам Японии (Abe, 1968). Рацион средней бурозубки интересен не только с практической точки зрения как рацион потребителя вредных насекомых, но

и с теоретической: этот вид в разных точках ареала может занимать разное положение в сообществе насекомых – от доминанты по численности до редкого вида. Соответственно, можно предположить, что роль его в биоценозе может сказываться на трофических отношениях.

Основной корм средней бурозубки в Карелии – насекомые (91 % встреч) и паукообразные (61 %), другие животные и растительные корма в летнем питании отмечаются редко (табл. 1). Насекомые поедаются

на всех стадиях развития, но чаще имаго и личинки, причем последние незначительно преобладают (65 % против 61 %). В разные годы соотношение между имаго и личинками несколько изменяется. Из насекомых в желудках бурозубок чаще встречаются жесткокрылые (56 %), чешуекрылые (32 %) и двукрылые (27 %). Чешуекрылые поедаются почти исключительно на личиночной стадии, жуки и двукрылые представлены и личинками, и имаго, но преобладают последние.

Таблица 1. Состав пищи средней бурозубки (встречаемость, % к общему числу желудков с идентифицированными объектами питания)

Вид корма	Годы						Итого
	1959–1971	1984	1985	1986	1987	1988	
1	2	3	4	5	6	7	8
Насекомые (Insecta)	85.7	89.7	96.7	91.4	91.1	88.7	90.6
имаго	76.7	57.1	56.7	60.3	53.3	62.3	61.1
личинки	28.5	71.4	76.7	72.4	80	60.4	64.9
куколки	–	–	3.3	–	2.2	7.5	2.2
яйца	1.8	–	–	–	2.2	3.8	1.3
Жесткокрылые (Coleoptera)	71.4	42.9	50	55.2	55.6	60.4	55.9
имаго	71.4	28.6	43.3	32.8	35.6	49.1	43.5
личинки	10.7	28.6	23.3	32.8	28.9	20.8	24.2
Carabidae	16.1	14.3	10	15.5	15.6	19.1	15.1
имаго	16.1	14.3	10	12.1	13.3	7.5	12.2
личинки	3.6	–	–	3.4	2.2	7.5	2.8
Staphylionidae	–	–	13.3	6.9	20	20.3	10.1
имаго	–	–	13.3	5.2	15.6	26.4	10.1
личинки	–	–	–	1.7	4.4	1.9	1.3
Elaleridae	7.1	14.3	10	17.2	22.2	15.1	14.3
имаго	5.3	–	–	1.7	2.2	–	1.5
личинки	1.8	14.3	10	15.5	20	15.1	12.8
Curculionidae (имаго)	7.1	–	10.0	8.6	4.4	3.8	5.7
Chrysomdidae (имаго)	3.6	–	–	–	–	–	0.6
Ipidae (имаго)	–	–	–	1.7	–	–	0.3
Catopidae (имаго)	–	–	–	1.7	–	–	0.3
Anisotomidae (имаго)	–	14.3	–	–	–	–	2.4
Silfidae (имаго)	–	–	–	1.7	–	–	0.3
Жесткокрылые, ближе не определенные	37.5	14.3	13.3	19	4.4	17	17.6
имаго	37.5	–	10	5.2	2.2	15.1	11.7
личинки	5.3	14.3	3.3	13.8	2.2	1.9	6.8
Двукрылые (Diptera)	8.9	14.3	46.7	27.6	37.8	24.5	26.6
имаго	5.3	14.3	13.3	10.3	4.4	15.1	10.5
личинки	3.6	–	36.7	17.2	35.6	11.3	17.4
Sciaridae (личинки)	–	–	30	–	2.2	–	5.4
Tipulidae (личинки)	–	–	–	10.3	–	1.9	2
Rhagionidae (личинки)	–	–	–	1.7	–	1.9	0.6
Mycetophilidae (личинки)	–	–	–	–	17.8	–	3
Culicidae (имаго)	3.6	–	–	–	–	–	0.6

Таблица 1. Продолжение

Вид корма	Годы					Итого	
Phoridae (имаго)	–	–	–	1.7	–	–	0.3
Двукрылые, ближе не определенные	8.9	14.3	23.3	13.8	29	22.6	18.7
имаго	1.8	14.3	13.3	8.6	4.4	17	9.9
личинки	3.6	–	13.3	5.2	17.8	7.5	7.9
Перепончатокрылые (Hymenoptera)	5.3	14.3	20	19	8.9	1.9	11.6
имаго	5.3	14.3	13.3	10.3	6.7	1.9	9.9
личинки	–	14.3	6.7	8.6	2.2	–	7.9
Tenihredinidae (личинки)	–	14.3	6.7	8.6	2.2	–	5.3
Formicidae (имаго)	–	–	10	–	–	–	1.7
Перепончатокрылые, ближе не определенные (имаго)	5.3	14.3	10	10.3	6.7	1.9	8.1
Равнокрылые (Homoptera)	–	–	6.7	3.4	–	1.9	2
Cicadinea (имаго)	–	–	6.7	–	–	1.9	1.4
Aphidinea	–	–	3.3	3.4	–	–	1.1
Скорпионницы (Mecoptera) (личинки)	–	–	3.3	–	–	–	0.6
Тараканы (Blattoptera)	3.6	–	–	–	–	1.9	0.9
Клопы (Hemiptera)	–	–	16.7	20.7	4.4	30.2	12
Чешуекрылые (Lepidoptera)	5.3	57.1	40	24.1	28.9	37.8	32.2
имаго	–	–	3.3	1.7	2.2	–	1.2
личинки	5.3	57.1	36.7	22.4	26.7	37.8	31
Насекомые, ближе не определенные	11.6	14.3	16.7	13.8	22.2	22.7	16.9
имаго	3.6	–	–	5.2	11.1	9.4	4.9
личинки	7	14.3	13.3	8.6	8.9	5.7	9.6
куколки	–	–	3.3	–	2.2	7.5	2.2
яйца	1.8	–	–	–	2.2	3.8	1.3
Паукообразные (Arachnida)	8.9	71.4	70	74.1	60	79.2	60.6
Пауки (Araneus)	–	42.9	33.3	51.3	28.9	52.8	34.9
Клещи (Acarus)	–	–	10	10.3	4.4	3.8	4.8
Сенокосцы (Phalangium)	8.9	42.9	46.7	55.2	40	37.8	38.6
Многоножки (Myriapoda) Chilopoda	7.1	–	10	5.2	4.4	17	7.3
Моллюски (Mollusca)	7.1	–	–	–	–	1.9	1.5
Малощетинковые черви (Lumbricidae)	10.7	–	6.7	5.2	4.4	–	4.5
Млекопитающие (Mammalia)	7.1	–	–	1.7	2.2	–	1.8
Растительный материал	10.7	–	3.3	5.2	–	5.7	4.2
Число желудков с кормом	36	7	30	58	45	53	249
Число пустых желудков	–	2	1	10	5	2	20

Доля жесткокрылых в питании землероек высока и стабильна, лишь в 1984 г. по встречаемости в желудках они несколько уступали чешуекрылым. Примерно с равной частотой поедаются представители трех семейств: жужелицы, стафилины и щелкуны. Первые две группы представлены в основном имаго, ведущими напочвенный образ жизни, последняя – почвенными личинками (имаго из подстилки уходят). Наиболее стабильна встречаемость в питании жужелиц; стафилины, щелкуны и долгоносики в разные годы потребляются с различной частотой, частично компенсируя изменения кормового значения друг друга.

Самый крупный из отмеченных в питании жуков – жужелица *Pterostichus melanarius* (12–18 мм). Чаще других поедаются виды *Scilalhus micropterus* и *Otiorrhynchus nodosus* (табл. 2). Распределение видов в таблице питания примерно соответствует их обилию в природе (по учетам ловушками Бербера). Исключение составляют виды рода *Pterostichus*, наиболее многочисленные в исследованных биотопах. По размеру они

несколько крупнее остальных и поэтому, вероятно, являются менее доступной добычей для средних бурозубок. Мелкие жуки (2–4 мм) в питании встречаются редко (*Polydrosus ruficornis*, *Strophosomus capitatus*, *Eripapctus secalis*, *Liodes* sp. и др.).

Еще отчетливее избирательность питания по размерам пищевых объектов проявляется на жесткокрылых семейства стафилинов (они мало отличаются по плотности покровов, напочвенные формы ведут сходный образ жизни). Из шести обнаруженных в желудках видов только *Athetae* sp. меньше 7 мм, тогда как большинство многочисленных мелких видов, отмеченных в исследованных биотопах (Макаров, 1989б), в питании средних бурозубок не встречены.

Роль гусениц чешуекрылых в рационе вида сильно различается по годам. Встречаемость их даже в одной и той же местности изменялась более чем в два раза при минимуме в 1984 г., суммарный же размах колебаний данных по Карелии превысил десятикратный (см. табл. 1).

Таблица 2. Относительная роль в пищевом рационе средней бурозубки жесткокрылых, неоднократно отмеченных в питании

Вид жесткокрылых	Место по частоте встречаемости
<i>Calathus microptems</i> (Carabidae)	1
<i>Calathus microptems</i> (Carabidae)	1
<i>Otiorrhynchus nodosus</i> (Curculionidae)	2
<i>Pterostichus oblongopunctatus</i> + <i>P. rhaeticus</i> (Carabidae)*	3
<i>Leisius rufescens</i> (Carabidae)	4–5
<i>Quedius curtispennis</i> (Staphylinidae)	4–5
<i>Agortum fuliginosum</i> (Carabidae)	6
<i>Polydrosus ruficornis</i> (Curculionidae)	7

Примечание. * – виды по фрагментам неразделимы.

Значительные годовые изменения характерны для потребления двукрылых (от 9 до 47 %), в равной степени они касаются и имаго, и личинок. Даже в идентичных местообитаниях показатели потребления в последовательные годы могут изменяться в несколько раз. Изменяется при этом и видовой состав поедаемых личинок, и их встречаемость в желудках. Потребляются как мелкие личинки, образующие скопления (*Sciaridae*, *Mycetophylidae*), так и сравнительно крупные и немногочисленные (*Tipulidae*, *Rhagionidae*).

Клопы могут играть в питании средней бурозубки существенную роль, но потребление их крайне нестабильно (встречаемость

от 0 до 30 %).

Кормовое значение перепончатокрылых невелико, более или менее регулярно поедаются только личинки пилильщиков. Имаго представляют собой, скорее, случайную добычу. Прочие насекомые (цикады, тли, скорпионницы, тараканы) в рационе средней бурозубки представлены единичными особями и существенного кормового значения не имеют.

Паукообразные в питании вида представлены главным образом пауками (35 %) и сенокосцами (39 %) и относятся к основным кормовым объектам. Соотношение между этими двумя группами в разные годы существенно изменяется, но встречаемость их в

желудках стабильно высока, за исключением периода 1959–1971 гг. Прочие животные корма немногочисленны и отмечаются не каждый год. Таким образом, несмотря на сохранение общего характера питания вида, встречаемость отдельных групп кормов в разные годы может изменяться в 2–3 раза.

Дополнительную информацию о значении различных кормов в питании средней бурозубки дает анализ желудков, содержащих единственный вид корма (табл. 3). Здесь доминируют сенокосцы и личинки двукрылых. Что же касается имаго жесткокрылых, то существенной роли они не играют. Это позволяет оценивать их как добычу хотя и частую, но не массовую.

Географическая изменчивость питания средней бурозубки изучена сравнительно неплохо (табл. 4). Рацион средней бурозуб-

ки в Карелии сходен с отмеченными в других точках ареала. Существенные различия состоят в очень высоком потреблении паукообразных – 61 %, тогда как в других регионах отмечалось от 1.7 (Юдин, 1962) до 37.5 % (Вольперт, Аверенский, 1983), а также в повышенной доле полужесткокрылых – в среднем 12 %, в других точках ареала (в локальном местообитании) – до 7.6 % (Юдин, 1962).

Как показывают данные табл. 5, питание средней бурозубки в разных биотопах существенно различается. Соотношение имаго – личинки также непостоянно: в сосняке и особенно на вырубке личинки преобладают, а в двух других биотопах доли примерно равные, хотя определяется это потреблением разных групп беспозвоночных.

Таблица 3. Встречаемость кормов в качестве единственного содержимого желудков средней бурозубки

Вид корма	Число желудков, содержащих данный корм	
	абс.	% от общего числа
Сенокосцы	7	31.8
Личинки двукрылых	4	18
чешуекрылых	2	9
щелкунов	2	9
Имаго перепончатокрылых	2	9
жесткокрылых	2	9
Остатки млекопитающих	2	9
Дождевые черви	1	4.5
Пауки	1	4.5

Рацион средней бурозубки в сосняке черничном отличается частым потреблением личинок щелкунов и разнообразием поедаемых личинок двукрылых. Только здесь в питании зверьков отмечены личинки пильщиков. Сходно высокая встречаемость гусениц чешуекрылых отмечена и на зарастающей вырубке, но видовой состав совершенно различный. Рацион в сосняке максимально разнообразен. Пищевой спектр в лиственном лесу отличается гораздо большей встречаемостью жужелиц (и имаго, и личинок), отсутствием мелких личинок двукрылых. Максимальных показателей достигает здесь потребление пауков. В целом в этом биотопе средними бурозубками уничтожается наибольшее количество хищных беспозвоночных. На вырубке, напротив, в питании землероек основную роль играют фитофаги и детритофаги. Потребление паукообразных наименьшее.

Рацион бурозубок в ельнике кисличном

отличается малым количеством жесткокрылых и гусениц чешуекрылых, но наибольшим потреблением сенокосцев.

Возрастные различия в питании невелики. Столь резких качественных различий в рационах сеголеток и зимовавших особей, какие отмечены по наблюдениям в неволе М. В. Охотиной (1974), нами не обнаружено. Однако количественные различия весьма существенны (табл. 6).

Зимовавшие зверьки значительно чаще потребляют личинок, причем это характерно для всех основных групп насекомых. Расхождение существует и по встречаемости в желудках почвенных организмов, которые устойчиво преобладают в рационе зимовавших особей. Это свидетельствует о частичном разделении пищевых ресурсов между зверьками разного возраста, связанном с различными горизонтами обитания: зимовавшие особи ведут более «почвенный» образ жизни и меньше поедают активных

Таблица 4. Географические различия в питании средней бурозубки

Виды кормов	Западная Сибирь (Юдин, 1962)	Якутия (Вольперт, Аверенский, 1983)	Северо- Восточная Сибирь (Докучаев, 1981)	Карелия (наши данные)
Насекомые	77.7	100	90.7	90.6
Жесткокрылые	48.4	55.4	36.7	55.9
имаго	*	17.9	16.7	43.5
личинки	*	41	24.4	24.2
Двукрылые	5.7	41.1	32.6	26.6
имаго	*	17.8	27.7	10.5
личинки	*	21.4	6.3	17.4
Чешуекрылые	1.1	25	11.8	32.2
Перепончатокрылые	2.6	7.1	11	11.6
Клопы	1.5	1.8	1.4	12
Паукообразные	1.7	37.5	2.5	60.6
Многоножки	4.6	3.6	42.2	7.3
Моллюски	–	–	0.3	1.5
Дождевые черви	4.4	10.7	5.6	4.5
Остатки млекопитающих	–	–	2.2	1.8
Остатки растений	–	5.4	37.8	4.2
Семена	–	5.4	37.5	0.6
Исследовано желудков	543	56	365	259

Примечание. * – показатель не вычислялся.

Таблица 5. Биотопические различия в питании средней бурозубки (встречаемость, % к общему числу желудков с идентифицированными объектами питания)

Вид корма	Биотоп			
	сосняк черничный	лиственный лес	зарастающая вырубка	ельник кисличный
Насекомые (Insecta)	89.8	95.8	94.7	92.3
имаго	55.5	75	57.9	61.5
личинки	69.3	79.2	84.2	61.5
куколки	4.4	–	–	–
яйца	0.7	8.3	–	–
Жесткокрылые (Coleoptera)	56.2	62.5	57.9	30.8
имаго	39.4	41.7	47.4	23.1
личинки	27.7	41.7	15.8	7.7
Carabidae	9.5	45.8	10.5	15.4
имаго	7.3	33.3	10.5	7.7
личинки	1.5	16.7	–	7.7
Staphylionidae	16.8	16.7	15.8	15.4
имаго	13.8	8.3	15.8	15.4
личинки	1.5	8.3	–	–
Elateridae	19.7	8.3	15.8	–
имаго	1.5	–	–	–
личинки	18.2	8.3	15.8	–

Таблица 5. Продолжение

Вид корма	Биотоп			
	сосняк черничный	лиственный лес	зарастающая вырубка	ельник кисличный
Curculionidae (имаго)	7.3	4.2	5.3	–
Ipidae (имаго)	–	–	–	7.7
Catopidae (имаго)	–	–	–	1.7
Anisotomidae (имаго)	0.7	–	–	–
Silfidae (имаго)	0.7	–	–	–
Жесткокрылые, ближе не определенные	14.6	16.7	15.8	–
имаго	8	8.3	10.5	–
личинки	6.6	8.3	5.3	–
Двукрылые (Diptera)	27.7	33.3	57.9	38.5
имаго	9.5	16.7	21.1	–
личинки	18.2	20.8	42.1	38.5
Sclaridae (личинки)	6.6	–	–	7.7
Tipulidae (личинки)	3.6	8.3	–	–
Rhagionidae (личинки)	0.7	4.2	–	–
Mycetophilidae (личинки)	2.2	–	10.5	23.1
Двукрылые, ближе не определенные	16.1	25	42.1	7.7
имаго	10.2	16.7	15.8	–
личинки	6.6	12.5	31.6	7.7
Перепончатокрылые (Hymenoptera)	13.1	8.3	10.5	7.7
имаго	7.3	8.3	10.5	7.7
личинки	6.6	–	–	–
Tenthredinidae (личинки)	6.6	–	–	–
Formicidae (имаго)	2.2	–	–	–
Перепончатокрылые, ближе не определенные	6.6	8.3	10.5	7.7
Равнокрылые (Homoptera)	0.7	4.2	10.5	7.7
Cicadinea (имаго)	0.7	4.2	5.3	–
Aphidinea	–	–	5.3	7.7
Скорпионницы (Mecoptera) (личинки)	–	5.3	–	–
Тараканы (Blattoptera)	0.7	–	–	–
Клопы (Hemiptera)	20.4	12.5	5.3	23.1
Чешуекрылые (Lepidoptera)	–	–	–	–
имаго	35	25	36.8	15.4
личинки	1.5	4.2	–	–
Насекомые ближе не определенные	33.6	20.8	36.8	15.4
имаго	16.8	37.5	5.3	23.1
личинки	6.6	12.5	–	7.7
личинки	6.6	20.8	5.3	15.4

Таблица 5. Продолжение

Вид корма	Биотоп			
	сосняк черничный	лиственный лес	застающая вырубка	ельник кисличный
куколки	4.4	–	–	–
яйца	0.7	8.3	–	–
Паукообразные (Arachnida)	70.1	91.7	52.6	76.9
Пауки (Araneus)	40.1	70.8	36.8	38.5
Клещи (Acarus)	6.6	8.3	5.3	7.7
Сенокосцы (Phalangium)	43.1	54.2	26.3	76.9
Многоножки (Myriapoda) Chilopoda 9.5	–	15.8	7.7	–
Моллюски (Mollusca)	0.7	–	–	–
Малощетинковые черви (Lumbricidae)	3.6	8.3	–	–
Млекопитающие (Mammalia)	1.5	–	–	–
Растительный материал	4.4	–	–	–
Число желудков с кормом	137	24	19	13
Число пустых желудков	13	4	–	3

наземных беспозвоночных. Различия в потреблении сенокосцев определяются и биологией жертв: к осени их становится больше и они увеличиваются в размерах, соответственно, и чаще поедаются многочисленными в это время сеголетками.

Таблица 6. Возрастные различия в питании средней бурозубки (встречаемость основных групп кормов, %)

Вид корма	Зимовавшие особи	Сеголетки
Насекомые	95.8	85.6
имаго	58.3	54.5
личинки	87.5	56.9
Жесткокрылые	70.8	53.9
имаго	37.5	40.1
личинки	50	24
в т. ч. личинки щелкунов	37.5	13.8
Двукрылые	37.5	29.9
имаго	12.5	10.8
личинки	29.2	21
Перепончатокрылые	12.5	12
имаго	4.2	8.4
личинки	8.3	4.2
Равнокрылые	4.2	2.4
Чешуекрылые (личинки)	29.2	25.7
Клопы	4.2	13.8
Паукообразные	70.8	71.9
Пауки	58.3	41.3
Клещи	16.7	5.4
Сенокосцы	33.3	52.7
Многоножки	16.7	8.4
Дождевые черви	16.7	2.4
Число желудков с кормом	24	167
Число пустых желудков	5	13

Заключение

В заключение хотелось бы остановиться на выявленных в процессе исследований территориальности и питания наиболее важных территориальных аспектах воздействия бурозубок, в т. ч. и средних, на популяции их жертв. Роль насекомоядных млекопитающих в снижении численности потребляемых ими в пищу беспозвоночных рассматривалась многократно. Однако в большинстве случаев вывод о контроле численности насекомых со стороны землероек был сделан лишь на основе анализа пищевых ресурсов зверьков и преимущественно доминирующих обыкновенных бурозубок.

Для изучения воздействия средних бурозубок на популяции их жертв в условиях Карелии нами оценивалось изъятие землеройками биомассы беспозвоночных в пределах площади животолова на териологическом стационаре Приладожский (Карку). Согласно полученным данным (Ивантер, Макаров, 2001), при максимально высокой для Карелии (за период исследований) численности

бурозубок месячное изъятие ими биомассы в большинстве случаев составляло около 10 кг/га. В отдельные годы оно достигало от 13 до 22 кг/га, соответственно, доля изъятия в некоторые месяцы превышала 50 %. При этом выдерживать столь жесткий пресс потребителей беспозвоночные могут благодаря высокой скорости размножения, быстрому приросту биомассы и сезонной смене видового состава.

Таким образом, в летне-осенний период при сбалансированном соотношении хищника и жертвы бурозубки всех видов играют роль фактора, стабилизирующего численность потребляемых ими беспозвоночных. При повышении численности последних в конце лета и осенью величина изъятия максимальна, при низкой же численности в начале лета – минимальна. Впрочем, сказанное относится только к летне-осеннему периоду, тогда как зимой, при напряженном для землероек состоянии кормовой базы, не исключено более интенсивное выедание жертв.

Библиография

- Алина А. В., Реймерс Н. Ф. Наземные млекопитающие (Mammalia) Финского побережья // Систематика, фауна, зоогеография млекопитающих и их паразитов. Новосибирск: Наука. Сиб. отделение, 1975. С. 127–140.
- Вольперт Я. Л., Аверенский А. И. Характеристика питания землероек-бурозубок рода *Sorex* (Insectivora, Mammalia) в Северном Предверхожье // Териологические исследования в Якутии. Якутск, 1983. С. 57–73.
- Докучаев Н. Е. Питание землероек-бурозубок (Soricidae) и оценка их роли в горно-таежных экосистемах Северо-Восточной Сибири // Экология млекопитающих Северо-Восточной Сибири. М.: Наука, 1981. С. 3–22.
- Докучаев Н. Е. Экология бурозубок Северо-Восточной Азии. М.: Наука, 1990. 160 с.
- Ивантер Э. В., Макаров А. М. Территориальная экология землероек-бурозубок (Insectivora, *Sorex*). Петрозаводск: Изд-во ПетрГУ, 2001. 272 с.
- Ивантер Э. В. Популяционная экология мелких млекопитающих таежного Северо-Запада СССР. Л.: Наука, 1975. 246 с.
- Ивантер Э. В., Ивантер Т. В., Лобкова М. П. О питании землероек-бурозубок (*Sorex* L.) Карелии // Труды государственного заповедника «Кивач». Вып. 2. Петрозаводск, 1973. С. 154–169.
- Ивантер Э. В., Макаров А. М. К изучению территориальной структуры популяций мелких насекомоядных млекопитающих // Биология, экология, биотехнология и почвоведение М.: Изд-во МГУ, 1994. С. 106–123.
- Ивантер Э. В., Макаров А. М. Пространственная организация популяций землероек-бурозубок (*Sorex*, Insectivora) // Зоологический журнал. 1994. Т. 73. Вып. 9. С. 124–138.
- Ивантер Э. В. Территориальная экология землероек-бурозубок. Петрозаводск: Изд-во ПетрГУ, 2001. 272 с.
- Макаров А. М. О питании средней бурозубки (*Sorex caecutiens*) в бесснежный период // Экология наземных позвоночных. Петрозаводск, 1991. С. 76–86.
- Макаров А. М. Питание и особенности территориального поведения землероек (Soricidae) Карелии: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Петрозаводск, 1993. 24 с.
- Моралева Н. В. К проблеме межвидовых отношений близких видов землероек-бурозубок (Insectivora, *Sorex*) // Фауна и экология птиц и млекопитающих Средней Сибири. М.: Наука, 1987. С. 213–228.
- Моралева Н. В. Некоторые особенности пространственной структуры популяции обыкновенной бурозубки в годы большой численности // Вид и его продуктивность в ареале: Материалы V Всесоюзного совещания. Вильнюс, 1988. С. 48–49.

- Моралева Н. В. Отношение к территории землероек-бурозубок Енисейской тайги (по данным индивидуального мечения) // Животный мир Енисейской тайги и лесотундры и природная зональность. М., 1983. С. 215–230.
- Моралева Н. В. Пространственно-этологическая структура популяции обыкновенной бурозубки (*Sorex araneus* L.) : Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1992. 26 с.
- Моралева Н. В., Шефтель Б. И. Некоторые особенности пространственной структуры популяции землероек-бурозубок среднеенисейской тайги // Некоторые аспекты изучения флоры и фауны СССР: Доклады Моск. об-ва испыт. природы. Зоология и ботаника. М., 1980. С. 9–13.
- Моралева Р. В., Шефтель Б. И. Территориальное поведение обыкновенной бурозубки в период полового созревания // Всесоюзное совещание по биологии насекомоядных млекопитающих. М., 1992. С. 120–121.
- Наумов Н. П. Новый метод изучения экологии мелких лесных грызунов // Фауна и экология грызунов. М., 1951. Вып. 4. С. 3–21.
- Охотина М. В. Морфологические особенности различных видов бурозубок (*Sorex*, *Insectivora*), обуславливающие возможность их совместного существования // Фауна и экология наземных позвоночных на юге Дальнего Востока СССР: Труды биолого-почвенного института. Владивосток, 1974. Т. 17. С. 42–57.
- Реймерс Н. Ф., Воронов Г. А. Насекомоядные и грызуны Верхней Лены. Иркутск, 1963. 190 с.
- Реймерс Н. Ф., Воронов Г. А., Загородских Е. Е., Алина А. В. Насекомоядные и грызуны Сахалина и Курильских островов // Труды Пермского государственного педагогического института. 1968. Т. 61. С. 35–99.
- Шадрина Е. Г., Аверенский Л. И., Сосин А. А. Летнее питание средней и тундряной бурозубок в долине реки Индигирки // I Всесоюзное совещание по биологии насекомоядных млекопитающих. М., 1994. С. 166–167.
- Щипанов Н. А., Куприянова И. Ф. К методике изучения пространственной дифференциации населения бурозубок // Фауна и экология наземных позвоночных животных. М.: Наука, 1981. С. 73–80.
- Щипанов Н. А., Калинин А. А., Олейниченко В. Ю. и др. К методике изучения использования пространства землеройками-бурозубками // Зоологический журнал. 2000. Т. 79. Вып. 3. С. 362–371.
- Щипанов Н. А., Калинин А. А., Олейниченко В. Ю. Использование пространства средней бурозубкой, *Sorex caecutiens* (*Insectivora*, *Mammalia*). Характеристика участков и дальних перемещений // Зоологический журнал. 2001. Т. 80, № 5. С. 576–585.
- Юдин Б. С. Материалы по питанию бурозубок (*Sorex*) Западной Сибири // Труды Томского государственного университета. 1956. Т. 142. С. 295–302.
- Abe H. Classification and bioogy of Japanese *Insectivora* (*Mammalia*) / *Biological aspects* // J. Faculty of Agriculture, Hokkaido Univ. 1968. Vol. 57, No 2. P. 229–354.
- Ivanter E. V. The territorial and demographic structure of the common shrew population // *Advances in the Biology of Shrews. Special Publication of Carnegie Museum of Natural History. Pittsburgh, 1994. No 18. P. 89–95.*

TO THE POPULATION ECOLOGY OF THE MASKED MOUSE (*SOSEX CAECUTIENS* LAXM.) IN THE EUROPEAN PART OF ITS AREA. COMMUNICATION II. TERRITORIALISM, HABITAT AREAS. FEEDING ECOLOGY.

IVANTER
Ernest Victorovich

DSc, Petrozavodsk state university, ivanter@petrsu.ru

Keywords:
territorialism
individual plots
migration
food ration
polyphagy
entomophage
feeding frequency
main and secondary
feeds
diet density
fortified diet

Summary: As the marking showed, the considered species of all shrews has the lowest degree of sedentariness (the proportion of returns did not exceed 10%), nevertheless, for the majority of the observed animals, habitation in certain areas was established. According to our data, young (non-breeding) animals live within 30.5–95.2 sq. m, breeding young-of-the-year – within 38.0–80.5 sq. m, overwintered females – within 42.2–75.4 sq.m, and overwintered males – within 85.0–136.0 sq. m. At the same time, after females and males are included in breeding, the size of their plots changes: in sedentary overwintered females, the size of the plot does not increase much, while overwintered males significantly expand the used territory, including the plot of the previous year. By the nature of feeding, the mask shrew living in the European part of its range is a typical entomophage. Insects serve as its main food (91 % of encounters), arachnids are noticeably inferior to them in this regard, while other animals and plant-based feed are rarely noted in the summer diet. Overwintered animals consume larvae much more often, and this is typical for all major groups of insects. There is also a discrepancy in the occurrence of stomachs of soil organisms that persistently predominate in the diet of wintering individuals.

Published on: 06 October 2022

References

- Abe H. Classification and biogy of Japanese Insectivora (Mammalia), Biological aspects, J. Faculty of Agriculture, Hokkaido Univ. 1968. Vol. 57, No 2. P. 229–354.
- Alina A. V. Reymers N. F. Terrestrial mammals (Mammalia) of the Finnish coast, Sistematika, fauna, zoogeografiya mlekopitayuschih i ih parazitov. Novosibirsk: Nauka. Sib. otd-nie, 1975. P. 127–140.
- Dokuchaev N. E. Ecology of the shrews of Northeast Asia. M.: Nauka, 1990. 160 p.
- Dokuchaev N. E. Feeding of shrews (Soricidae) and assessment of their role in the mountain taiga ecosystems of North-Eastern Siberia, Ekologiya mlekopitayuschih Severo-Vostochnory Sibiri. M.: Nauka, 1981. P. 3–22.
- Ivanter E. V. Ivanter T. V. Lobkova M. P. *Sorex* L. About the feeding of shrews (*Sorex* L.) of Karelia, Trudy gosudarstvennogo zapovednika «Kivach». Vyp. 2. Petrozavodsk, 1973. P. 154–169.
- Ivanter E. V. Makarov A. M. Spatial organization of shrew (*Sorex*, Insectivora) populations, Zoologicheskij zhurnal. 1994. T. 73. Vyp. 9. P. 124–138.
- Ivanter E. V. Makarov A. M. Territorial ecology of shrews (Insectivora, *Sorex*). Petrozavodsk: Izd-vo PetrGU, 2001. 272 p.
- Ivanter E. V. Makarov A. M. To the study of the territorial structure of populations of small insectivorous mammals, Biologiya, ekologiya, biotekhnologiya i pochvovedenie M.: Izd-vo MGU, 1994. P. 106–123.
- Ivanter E. V. Population ecology of small mammals in the taiga North-West of the USSR. L.: Nauka, 1975. 246 p.
- Ivanter E. V. Territorial ecology of shrews. Petrozavodsk: Izd-vo PetrGU, 2001. 272 p.
- Ivanter E. V. The territorial and demographic structure of the common shrew population, Advances in the Biology of Shrews. Special Publication of Carnegie Museum of Natural History. Pittsburgh, 1994. No 18. P. 89–95.
- Makarov A. M. About the feeding of the common shrew (*Sorex caecutiens*) during the snowless period, Ekologiya nazemnyh pozvonochnyh. Petrozavodsk, 1991. P. 76–86.
- Makarov A. M. Feeding and the peculiarities of territorial behavior of shrews (Soricidae) in Karelia: Avtoref. dip. ... kand. biol. nauk. Petrozavodsk, 1993. 24 p.

- Moraleva N. V. Sheftel' B. I. Some features of the spatial structure of the shrew population of the Middle Yenisei taiga, Nekotorye aspekty izucheniya flory i fauny SSSR: Doklady Mosk. ob-va ispyt. prirody. Zoologiya i botanika. M., 1980. P. 9–13.
- Moraleva N. V. On the problem of interspecific relationships of related species of shrews (Insectivora, Sorex), Fauna i ekologiya ptic i mlekopitayuschih Sredney Sibiri. M.: Nauka, 1987. P. 213–228.
- Moraleva N. V. Relation to the territory of shrews-shrews of the Yenisei taiga (according to individual marking data), Zhivotnyy mir Eniseyskoy taygi i lesotundry i prirodnyaya zonal'nost'. M., 1983. P. 215–230.
- Moraleva N. V. Some features of the spatial structure of the common shrew population in years of large numbers, Vid i ego produktivnost' v areale: Materialy V Vsesoyuznogo soveschaniya. Vil'nyus, 1988. P. 48–49.
- Moraleva N. V. Spatial and ethological structure of the population of the common shrew (*Sorex araneus* L.): Avtoref. dip. ... kand. biol. nauk. M., 1992. 26 p.
- Moraleva R. V. Sheftel' B. I. Territorial behavior of the common shrew during puberty, Vsesoyuznoe soveschanie po biologii nasekomoyadnyh mlekopitayuschih. M., 1992. P. 120–121.
- N. A. Kupriyanova I. F. To the methodology of studying the spatial differentiation of the population of shrews, Fauna i ekologiya nazemnyh pozvonochnyh zhivotnyh. M.: Nauka, 1981. P. 73–80.
- Naumov N. P. A new method for studying the ecology of small forest rodent, Fauna i ekologiya gryzunov. M., 1951. Vyp. 4. P. 3–21.
- Ohotina M. V. Morphological features of different species of shrews (*Sorex*, Insectivora), which determine the possibility of their coexistence, Fauna i ekologiya nazemnyh pozvonochnyh na yuge Dal'nego Vostoka SSSR: Trudy biologo-pochvennogo instituta. Vladivostok, 1974. T. 17. P. 42–57.
- Reymers N. F. Voronov G. A. Zagorodskih E. E. Alina A. V. Insectivores and rodents of Sakhalin and the Kuril Islands, Trudy Permskogo gosudarstvennogo pedagogicheskogo instituta. 1968. T. 61. P. 35–99.
- Reymers N. F. Voronov G. A. Insectivores and rodents of the Upper Lena. Irkutsk, 1963. 190 p.
- Schipanov N. A. Kalinin A. A. Oleynichenko V. Yu. To the method of studying the use of space by shrews, Zoologicheskiy zhurnal. 2000. T. 79. Vyp. 3. P. 362–371.
- Schipanov N. A. Kalinin A. A. Oleynichenko V. Yu. Use of space by the common shrew, *Sorex caecutiencie* (Insectivora, Mammalia). Characteristics of areas and long-distance movements, Zoologicheskiy zhurnal. 2001. T. 80, No. 5. P. 576–585.
- Shadrina E. G. Averenskiy L. I. Sosin A. A. Summer feeding of the common and tundra shrew in the Indigirka river valley, I Vsesoyuznoe soveschanie po biologii nasekomoyadnyh mlekopitayuschih. M., 1994. C. 166–167.
- Vol'pert Ya. L. Averenskiy A. I. Characteristics of feeding of shrews of the genus *Sorex* (Insectivora, Mammalia) in the Northern Cis-Verkhoyansk, Teriologicheskie issledovaniya v Yakutii. Yakutsk, 1983. P. 57–73.
- Yudin B. S. Materials on the nutrition of shrews (*Sorex*) of Western Siberia, Trudy Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. 1956. T. 142. P. 295–302.