

РАССЕЛЕНИЕ ОБЫКНОВЕННЫХ БУРОЗУБОК *SOREX ARANEUS* L. МЕЧТА И “НЕСЧАСТНАЯ СЛУЧАЙНОСТЬ”

© 2023 г. Н. А. Щипанов*

Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН, Россия 119071 Москва, Ленинский просп., 33

**e-mail: shchipa@mail.ru*

Поступила в редакцию 26.05.2022 г.

После доработки 19.07.2022 г.

Принята к публикации 31.10.2022 г.

Понимание процессов, влияющих на дистанции расселения, важно с точки зрения популяционной экологии и генетики. Дистанции расселения могут зависеть от средовых и демографических факторов и мотивации особи. Результатом эффективного расселения является распределение родственных генотипов в пространстве. Распределение парных дистанций между родственными бурозубками (сибсами и полусибсами) характеризуется неслучайным увеличением числа родственников на дистанциях менее 200 м. Агрегации родственников образуются у части особей, расселяющихся в случайном направлении до ближайшего свободного участка (“прямой поиск”). Распределение всех дистанций между родственниками (до 1200 м) хорошо аппроксимируется моделью “прямого поиска”, не соответствует модели “спирального поиска” в чистом виде, но наибольшее совпадение получено при сочетании этих типов поиска. Последний вариант модели предполагает присутствие в популяции зверьков с разными персональными характеристиками: “поверхностных” и “тщательных” исследователей. Тактика поиска участка у тщательных исследователей соответствует “спиральному” поиску, а в модели стратегии передвижения и выбора местообитания (СПВМ) – “мечтателям”. В условиях дефицита свободных участков в благоприятной среде “мечтатели” совершают дальние перемещения и случайным образом распределяются в пространстве: обнаружено случайное рассеивание родственных генотипов на дистанциях от 200 до 1200 м. Таким образом, поиск “участка мечты” в сочетании с дефицитом свободных участков (несчастливая случайность) приводит к случайному рассеиванию родственных генотипов в радиусе не менее 1200 м. Сочетание временных агрегаций родственников и рассеивание родственных генотипов по обширной территории хорошо объясняют обнаруженное ранее сочетание избытка гомозиготных аллелей и высокое аллельное разнообразие.

Ключевые слова: коэффициент родства, парные дистанции между родственниками, модели поиска участка, стратегии передвижения и выбора местообитания

DOI: 10.31857/S0367059723020117, **EDN:** MYCQGN

Расселение является одной из важнейших и в то же время наименее изученных частей жизненного цикла животных [1–5]. Расселение может быть эффективным, т.е. сопровождаться успешным размножением, и неэффективным, т.е. не сопровождаться размножением. Оба варианта имеют важное биологическое значение, однако если неэффективное расселение более важно для понимания демографических и экосистемных процессов, то оценка результатов эффективного расселения имеет большее значение для понимания природы генетического структурирования и адаптивных возможностей популяции [4, 5]. Расселение включает в себя три стадии: эмиграцию, собственно перемещение и иммиграцию [7]. По-

нимание процесса расселения на каждой стадии предполагает анализ общих закономерностей траектории перемещения, или “экологии движения” [8], проксимальных причин расселения [9], мотивации при поиске местообитаний, объясняющей сверхдальние перемещения [10], оценки дистанций эффективного расселения и моделирование распределения расселяющихся животных [11, 12]. Существуют разные определения расселения, однако О. Ронсе [7] предлагает ограничить его рассмотрением эффективного расселения, т.е. перемещений, имеющих генетические последствия. При таком подходе можно судить о его результатах по распределению генотипов.

У мелких млекопитающих оценка дистанций расселения на основании анализа генетических маркеров – самый чувствительный вариант анализа [11]. Оценка дистанций “эффективного расселения” стала возможна благодаря появлению доступных многим исследователям гипервариантных генетических маркеров – микросателлитов, и разработке статистических методов анализа пространственной автокорреляции, т.е. проверке гипотезы о случайном распределении родственных особей [11, 13]. Показано [14–16], что коэффициент R (relatedness), основанный на попарной оценке сходства генотипов, пропорционален степени родства. При убывании среднего значения R с расстоянием между выборками, объединенными для некоторого интервала (класса) дистанций – от достоверно положительного до устойчиво отрицательного, можно определить дистанцию, на которой чувствуется генетический вклад родителей [13]. Такой анализ позволяет получить общие представления о дистанциях эффективного расселения, однако не характеризует расселение отдельных особей.

Вместе с тем для понимания эволюции расселения важно оценивать индивидуальные различия в типах поиска участка [3, 7, 17, 18]. Существуют разные модели, описывающие результат расселения [12], но для мелких млекопитающих наибольший интерес представляют два варианта моделирования, при которых распределение дистанций расселения в пространстве может существенно различаться. Модель “прямого поиска” [19] предполагает, что поиск может происходить в ходе случайных перемещений до первого доступного для жизни участка. При этом модальная дистанция всегда приходится на расстояние меньше диаметра среднего участка. Модель “спирального поиска” [20] предполагает целенаправленный поиск ближайшего пригодного для оседлой жизни участка. В модели “спирального” расселения, при вероятности остаться на материнском участке <0.5 , модальное значение приходится на дистанции, превышающие диаметр среднего участка.

Модель Н.И. Маркова и Е.Е. Иванко [10] предполагает три стратегии передвижения и выбора местообитания (СПВМ): животные могут занять ближайший доступный по качеству участок – “жадины” (smart), случайно перемещаться до первого свободного участка, без учета его качества – “рандомные” (random), или искать наилучший участок, “местообитание своей мечты” – “мечтатели” (dreamers). В последнем случае при достаточно высоком качестве среды зверьки могут переместиться на большие дистанции. В зависимости от качества среды обитания выживание особей с разными СПВМ различно, и соответственно можно ожидать различий в итоговом распределении их генотипов. Ожидая, что итоговое распределение индивидуальных дистанций рассе-

ления связано с типом поиска участка и СПВМ, можно предполагать, что распределение индивидуальных дистанций между близкими родственниками будет отражать тип и стратегию поиска.

Коэффициент родства R составляет 0.5 для родителей, родных братьев и сестер и 0.125 для полусибсов [15]. В данной статье проанализировано распределение попарных дистанций между прибылыми (сеголетками) и перезимовавшими родственными (R больше и равно 0.125) обыкновенными бурозубками. Проверяется гипотеза о случайном распределении попарных дистанций между центрами участков оседлых родственников. Проведено сравнение фактического распределения дистанций между родственниками с распределениями дистанций, получаемыми в моделях “прямого” и “спирального” поиска, и в модели с разным долевым соотношением зверьков с этими типами поиска; обсуждается необходимость и достаточность этих моделей для оценки эффективного расселения землероек и выделения зверьков с повышенной мотивацией выбора места оседания.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Биоматериалы для генетического анализа были получены в ходе индивидуального мечения зверьков в процессе продолжающегося мониторинга (мечение с повторным отловом) локальных популяций, без умерщвления зверьков. Работы проведены в Старицком районе Тверской области в окрестностях д. Баканово (56°18' с.ш., 34°54' в.д.). С 2014 г. при использовании методики индивидуального мечения проводится мониторинг мелких млекопитающих в 5 типичных местообитаниях. Территория и места учетов ранее неоднократно подробно описаны [21–23]. Отлов проводился на четырех линиях из 50 ловушек каждая и на площадке мечения 0.65 га – 87 ловушек с максимальным расстоянием между крайними ловушками 1269 м. Географические координаты получены для каждой ловушки с помощью GPS Garmin Etrex. Матрица попарных дистанций между всеми ловушками независимо от того, оставались они пустыми или посещались, рассчитана как Евклидова дистанция между координатами x и y в программе GenAlex v. 6.5 [24]. Распределение попарных дистанций между ловушками показано на рис. 1.

Возраст зверьков определяли по внешнему виду. Перезимовавшие землеройки надежно отличаются от сеголеток по размеру, темной окраске, потертому волосяному покрову на хвосте и стертým вершинам зубов, хорошо выражены половые признаки [25]. Сеголетки разного возраста по внешним признакам, облику и весу не различаются [26]. Оседлыми считали зверьков, неоднократно (>3 поимок) пойманных в пределах наблюдаемого участка. Используются данные по

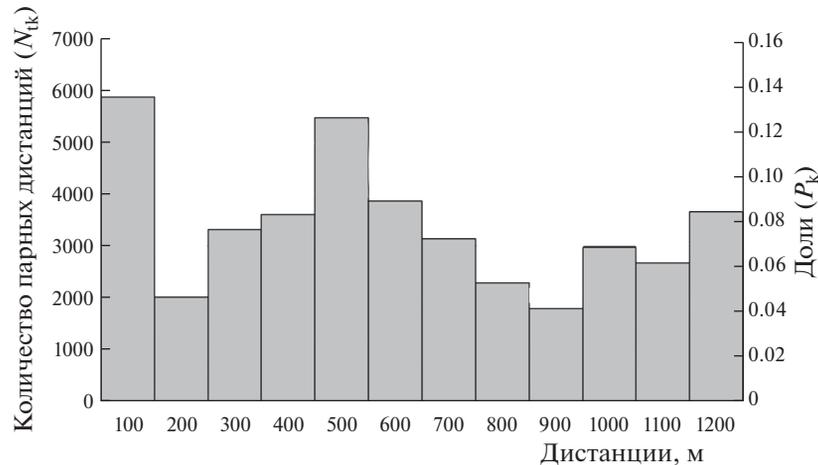


Рис. 1. Распределение попарных дистанций между всеми ловушками.

166 (914 повторных поимок) оседлым сеголеткам и 42 перезимовавшим (336 поимок) обыкновенным бурозубкам, для которых была описана изменчивость по микросателлитным маркерам и определены попарные коэффициенты родства R [22, 27], из них 114 сеголеток и 12 перезимовавших в 2017 г. и 52 сеголетки и 32 перезимовавших в 2018 г. Различия в величине выборки в эти годы не связаны с различием обилия: средняя плотность популяции обыкновенных бурозубок в 2017 г. была около 25 ос/га, а 2018 г. — 29 ос/га (неопубликованные данные).

Распределение парных дистанций рассчитано для пар сеголеток и перезимовавших с коэффициентом родства R большим и равным 0.125: в 2017 г. — 225 дистанций (100 особей) у сеголеток и 6 дистанций (10 особей) у перезимовавших, в 2018 г. — 44 дистанций (36 особей) у сеголеток и 16 дистанций (19 особей) у перезимовавших.

СТАТИСТИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ

Количество попарных дистанций между родственными зверьками считали суммарно в классе линейных дистанций, объединенных по 100 м: 0–100, 100–200 и т.д. до 1100–1200 м; всего 12 классов. Анализы проведены для выборок 2018 и 2017 гг. и общей выборки за оба года отдельно для сеголеток и перезимовавших особей. При формировании общей выборки учитывали соотношение размеров годовых выборок (N_{year}). Для этого рассчитали P_s — отношение меньшей выборки 2017 г. к большей 2018 г.:

$$P_s = N_{2018}/N_{2017}. \quad (1)$$

Количество попарных дистанций между родственниками в каждом классе (k) дистанций в объединенной выборке (N_{ck}) получено как

$$N_{\text{ck}} = N_{2018k} + P_s N_{2017k}, \quad (2)$$

где N_{2018k} и N_{2017k} — число попарных дистанций между родственниками в соответствующем классе в каждой из годовых выборок.

Проверяли гипотезу, предполагающую равномерное распределение родственных генотипов на всей исследуемой территории. Математическим ожиданием для этой гипотезы (m) является количество попарных дистанций между родственниками, пропорциональное дистанциям между ловушками в анализируемом классе дистанций — k :

$$m_k = NP_k, \quad (3)$$

где N — общее число дистанций в выборке, P_k — доля попарных дистанций между всеми ловушками в соответствующем классе (см. рис. 1).

Математическое ожидание (m_k) характеризует идеальный случай распределения дистанций. Задачей являлось определить пределы, в которых m_k может колебаться за счет случайных процессов. Размах варьирования m_k был рассчитан в модели, основанной на представлении об альтернативном ($1 - 0$) результате единичного события, т.е. поимки пары зверьков. При n испытаний среднее значение успешных результатов может составить лишь $0.5n$. Поэтому для того, чтобы получить доверительный интервал для m_k , нужно провести $2m_k$ испытаний. В модели считали количество положительных результатов испытаний (x):

$$x = (Z - 0.5), \quad (4)$$

где Z — случайное число от 0 до 1, полученное с использованием встроенного генератора случайных чисел в Excel 2016. Ожидаемое число дистанций между зверьками в классе k рассчитано как сумма $x > 0$:

$$m_k = \sum x \text{ для } x > 0. \quad (5)$$

В модели было проведено 1000 итераций, каждая из которых включала $2m_k$ испытаний. В каждой итерации (i) получено значение m_{ki} (где $i=1, 2$ и т.д., до 1000). По результатам были рассчитаны среднее значение и 95%-ный доверительный интервал (CI) для m_k : $CI = 1.96SDm_{ki}$. Превышение CI для ожидаемого числа попарных дистанций в пределах данного класса рассматривали как неслучайный избыток, а количество ниже CI – как неслучайную недостачу ожидаемого числа родственников на этой дистанции. Различия (d) фактического m_f и ожидаемого m_k числа попарных дистанций между родственниками оценивали для каждого класса дистанции k отдельно:

$$d = m_f - m_k \pm CI. \quad (6)$$

Распределения частот ожидаемых парных дистанций между зверьками при “прямом” поиске получено с использованием формулы Мюррея [19]:

$$P_n = t(1-t)^n, \quad (7)$$

где P_n – вероятность найти участок на дистанции n , причем n кратен диаметру участка, а t – вероятность остаться на материнском участке.

Распределение частот ожидаемых парных дистанций между зверьками при “спиральном” поиске получено с использованием формулы Вассера [20]:

$$P_n = [1 - t(1-t)^{6n}](1-t)^{1+3n^2-3n}. \quad (8)$$

Диаметр зоны, охватывающей 99% активности обыкновенной бурозубки, находится в диапазоне 30–35 м [28, 29]. Домашние участки обыкновенных бурозубок перекрываются на периферии в среднем на 15% [30]. Таким образом, эксклюзивное пространство составляет около 75% от общего посещаемого пространства, и дистанция между центрами участков находится в интервале 22.5–26.3 м. В нашей работе это расстояние соответствует дистанции расселения (n) в рассмотренных выше моделях (формулы (7), (8)). Для упрощения расчетов диаметр участка сеголеток принят равным 25 м. В моделях расселения значения N_{ck} получали, суммируя значения P_n (формулы (7) и (8)), рассчитанные для четырех последовательных n , т.е. в классе 0 – 100 м представлена сумма дистанций для $n = 1$ (25 м), $n = 2$ (50 м), $n = 3$ (75 м) и $n = 4$ (100 м), полученных для заданной величины t (формулы (7), (8)).

В модели, рассматривающей использование частью особей “прямого”, а частью “спирального” поиска – “смешанный” поиск, брали N_{ck} (формула (2)) для соответствующего класса, получаемые в модели “прямого” (P_m) и спирального (P_w) поиска с коэффициентами, отражающими доли особей с таким типом поиска:

$$P_G = aP_m + (1-a)P_w, \quad (9)$$

где P_G – распределение частот ожидаемых парных дистанций между зверьками при смешанном поиске, а a – доля зверьков с “прямым” поиском от 0.1 до 0.9, задаваемая с шагом 0.1.

В итоге для моделей прямого спирального и смешанного поисков получены распределения частот (в диапазоне от 0 до 1) ожидаемых парных дистанций между зверьками, для наблюдаемых дистанций – число дистанций в каждом классе k (N_{ck}). Для оценки количества парных дистанций между родственниками с учетом влияния числа ловушек на вероятность поимки зверьков рассчитывали число взвешенных парных дистанций (N_{ok}). Для этого число наблюдаемых парных дистанций между родственниками в классе k (N_{ck}) относили к числу парных дистанций между ловушками (см. рис. 1) в классе (N_{tk}):

$$N_{ok} = N_{ck}/N_{tk}. \quad (10)$$

Частоту наблюдаемых парных дистанций в классе (p_k) рассчитывали как

$$p_k = N_{ok}/\sum N_{ok}, \quad (11)$$

где $\sum N_{ok}$ – сумма взвешенных наблюдаемых дистанций во всех классах.

Сравнение фактического и ожидаемого распределения парных дистанций проводили для разных t в моделях “прямого” и “спирального” поисков. Первоначально рассматривали распределения для $t = 0.5, 0.1, 0.01, 0.001, 0.0001$ и 0.00001 в моделях “прямого” и “спирального” поисков (по 6 вариантов на модель). Для каждого дистанционного класса (k) считали квадрат отличий (D_k) от фактической частоты (p_{kf}):

$$D_k = (p_k - p_{kf})^2 \quad (12)$$

и выбирали варианты с наименьшей суммой квадратов отличий ($\sum D_k$).

Далее рассматривали варианты сочетаний распределений, полученных в моделях “прямого” и “спирального” поисков, с разными t для разных заданных долей – a (формула (9)) “прямого поиска” (0.1, 0.2, 0.3, 0.4, 0.5, 0.6, 0.7, 0.8 и 0.9). Например, для “прямого” поиска с $t = 0.5$ ($p_{km}0.5; p_{kw}0.5$) проверяли варианты сочетания с вариантами “спирального” поиска: $0.9p_{km}0.5 + (1-0.9)p_{kw}0.5; 0.8p_{km}0.5 + (1-0.8)p_{kw}0.5; 0.7p_{km}0.5 + (1-0.7)p_{kw}0.5; 0.6p_{km}0.5 + (1-0.6)p_{kw}0.5; 0.5p_{km}0.5 + (1-0.5)p_{kw}0.5; 0.4p_{km}0.5 + (1-0.4)p_{kw}0.5; 0.3p_{km}0.5 + (1-0.3)p_{kw}0.5; 0.2p_{km}0.5 + (1-0.2)p_{kw}0.5; 0.1p_{km}0.5 + (1-0.1)p_{kw}0.5$; то же самое для $t = 0.1, 0.01, 0.001, 0.0001$ и 0.00001 с прямым поиском. Всего 45 вариантов. Далее рассмотрены варианты сочетаний: $p_{km}0.5$ и $p_{kw}0.1, p_{km}0.5$ и $p_{kw}0.01, p_{km}0.5$ и $p_{kw}0.001, p_{km}0.5$ и $p_{kw}0.0001, p_{km}0.5$ и $p_{kw}0.00001$.

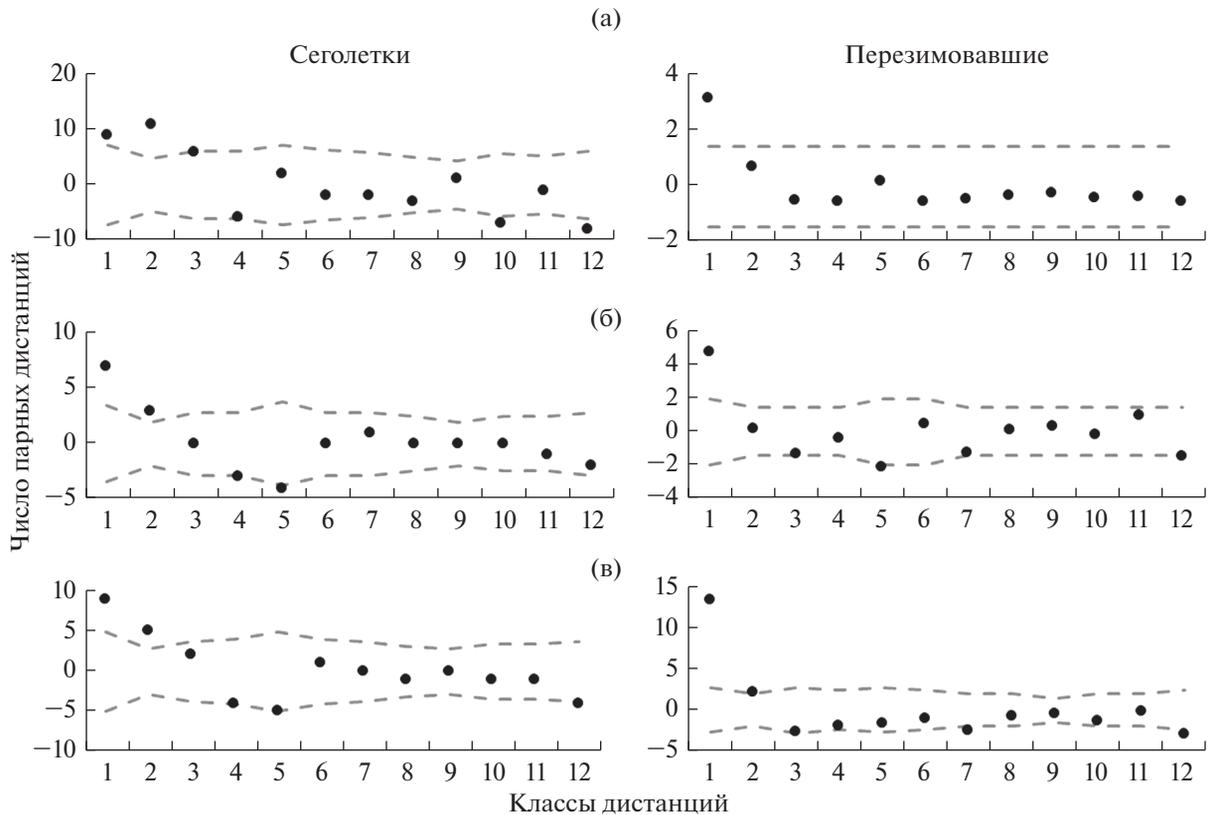


Рис. 2. Распределение отклонений числа фактически обнаруженных парных дистанций между родственными сеголетками и перезимовавшими обыкновенными бурозубками: а – 2017 г., б – 2018 г., в – объединенная выборка. По оси ординат – число отклоняющихся от ожидаемых для равномерного рассеивания дистанций: положительное значение – большее, отрицательное – меньшее число фактических дистанций, нулевое значение – отсутствие отклонений, пунктир – доверительный интервал. По оси абсцисс – классы дистанций: 1 – 0–100 м, 2 – 100–200 м, 3 – 200–300 м, 4 – 300–400 м, 5 – 400–500 м, 6 – 500–600 м, 7 – 600–700 м, 8 – 700–800 м, 9 – 800–900 м, 10 – 900–1000 м, 11 – 1000–1100 м, 12 – 1100–1200 м.

Затем для $p_{\text{KM}}0.4$ и $p_{\text{KW}}0.4$ и т.д. То же повторяли для “прямого” поиска.

Вариант модели с минимальной суммой квадратов отклонений для некоторого соотношения особей с разным типом поиска дополнительно анализировали для изменяющейся величины t , используя тот же алгоритм с шагом 0.1 (или 1 для $t < 0.001$) от величины t в этом варианте.

РЕЗУЛЬТАТЫ

У сеголеток в выборке 2017 г. ($n = 225$) значимое ($p < 0.05$) превышение ожидаемого количества парных дистанций обнаружено в первых двух классах, т.е. на дистанциях до 200 м, и их недостаток на дистанциях больше 900 м; в выборке 2018 г. ($n = 44$) и объединенной выборке ($n = 88$) обнаружены только положительные отклонения на дистанциях до 200 м (рис. 2). У перезимовавших зверьков положительные отклонения отмечаются только в классе дистанций до 100 м. Ни в одной из выборок количество дистанций, ожидаемых для

случайного распределения родственных зверьков на дистанциях свыше 200 м, не превышало границы доверительного интервала.

При моделировании распределения дистанций между родственниками с использованием формулы для “прямого” поиска минимальная сумма квадратов различий, полученных в модели, и фактических долей меньше, чем в модели “спирального” поиска, как в отдельные годы, так и в среднегодовой выборке. Распределение, полученное в модели “спирального поиска” в чистом виде, всегда дает большую сумму квадратов различий (табл. 1). Тем не менее добавление части зверьков, использующих “спиральный” тип поиска, во всех случаях улучшает качество модели, т.е. может быть получена наименьшая сумма квадратов различий (рис. 3, табл. 1). Следует подчеркнуть, что наименьшая сумма квадратов различий в разные годы получена при различной доле зверьков с “прямым” типом поиска. Так, среди перезимовавших в выборке 2017 г., после низкой численности 2016 г., в наиболее совпадающем ва-

Таблица 1. Сумма квадратов различий (в 12 дистанционных классах, см. рис. 3) долей попарных дистанций между родственниками для фактического и моделированных распределений (М – “прямой”, W – “спиральный” поиск)

Выборка	Сеголетки			Перезимовавшие		
	тип поиска	<i>t</i>	кв. различий	тип поиска	<i>t</i>	кв. различий
2017 г.	М	0.022	0.00435	М	0.22	0.02296
		<i>0.023</i>	0.00434		<i>0.23</i>	0.02247
		0.024	0.00437		0.24	0.02298
	W	0.0005	0.02267	W	0.02	0.04438
		0.0006	0.02154		0.03	0.03967
		0.0007	0.02273		0.035	0.07638
	M56%, W44%	M – 0.0001; W – 0.065	0.00433	M90% W10%	M – 0.035; W – 0.22	0.02216
2018 г.	М	0.030	0.014398	М	0.012	0.07033
		<i>0.031</i>	0.014368		<i>0.013</i>	0.07025
		0.032	0.014370		0.014	0.07028
	W	0.0005	0.0490	W	0.0001	0.10561
		0.0006	0.0488		0.0002	0.10255
		0.0007	0.0508		0.0003	0.10314
	M50%, W50%	M – 0.1; W – 0.00001	0.00999	M35% W65%	M – 0.00001; W – 0.4	0.02204
Общая	М	0.025	0.006301	М	0.02	0.0729
		<i>0.026</i>	0.006300		<i>0.03</i>	0.0723
		0.027	0.006337		0.04	0.0742
	W	0.0005	0.03497	W	0.0002	0.1187
		0.0004	0.03177		0.0003	0.1171
		0.0003	0.04093		0.0004	0.1182
	M50%, W50%	M – 0.1; W – 0.00001	0.00519	M35%, W65%	M – 0.00001; W – 0.4	0.0199

Примечание. При смешанном типе поиска показаны % вклада и коэффициенты *t* для особей с “прямым” и “спиральным” типом поиска. Минимальная сумма различий долей (Кв. различий) для моделей “прямого” и “спирального” поисков выделена жирным курсивом, для всех вариантов моделей, включая “смешанный” поиск, – жирным шрифтом. Показаны значения *t* для наибольшего совпадения и соседние (± 1 шаг изменений) значения *t*.

рианте модели их вклад составляет 90%, в модели для сеголеток уже только 56%, а в модели для перезимовавших следующего 2018 г. падает до 35% (см. табл. 1).

ОБСУЖДЕНИЕ

У обыкновенных бурозубок агрегации родственников возникают временно. В результате исследования нами обнаружено неслучайное превышение ожидаемого количества родственников на дистанциях до 200 м. Возникновение агрегаций родственников зверьков, как правило, ожидается для видов с социально структурированными группировками или при наличии внешних препятствий для расселения [32, 33]. Обыкновенная бурозубка – одиночное животное, вид, не образующий структурированных социальных групп [31, 34].

На месте работ препятствий для перемещения животных не обнаружено: вероятность возврата зверьков с разных направлений в этом месте в экспериментах по хомингу не различается [35]. По-видимому, возникновение родственников агрегаций связано с особенностями расселения и выживания бурозубок.

Перезимовывание у обыкновенных бурозубок происходит вблизи их летнего участка [23]. Таким образом, значимое преобладание числа родственников сеголеток на коротких дистанциях (превышение попарных дистанций между родственниками в дистанционных классах до 200 м) после перезимовывания и разноможения создает условия для возникновения “агрегаций” родственников зверьков. При такой схеме, повторяющейся постоянно, можно было бы ожидать обеднения аллельного разнообразия и фиксацию аллелей, од-

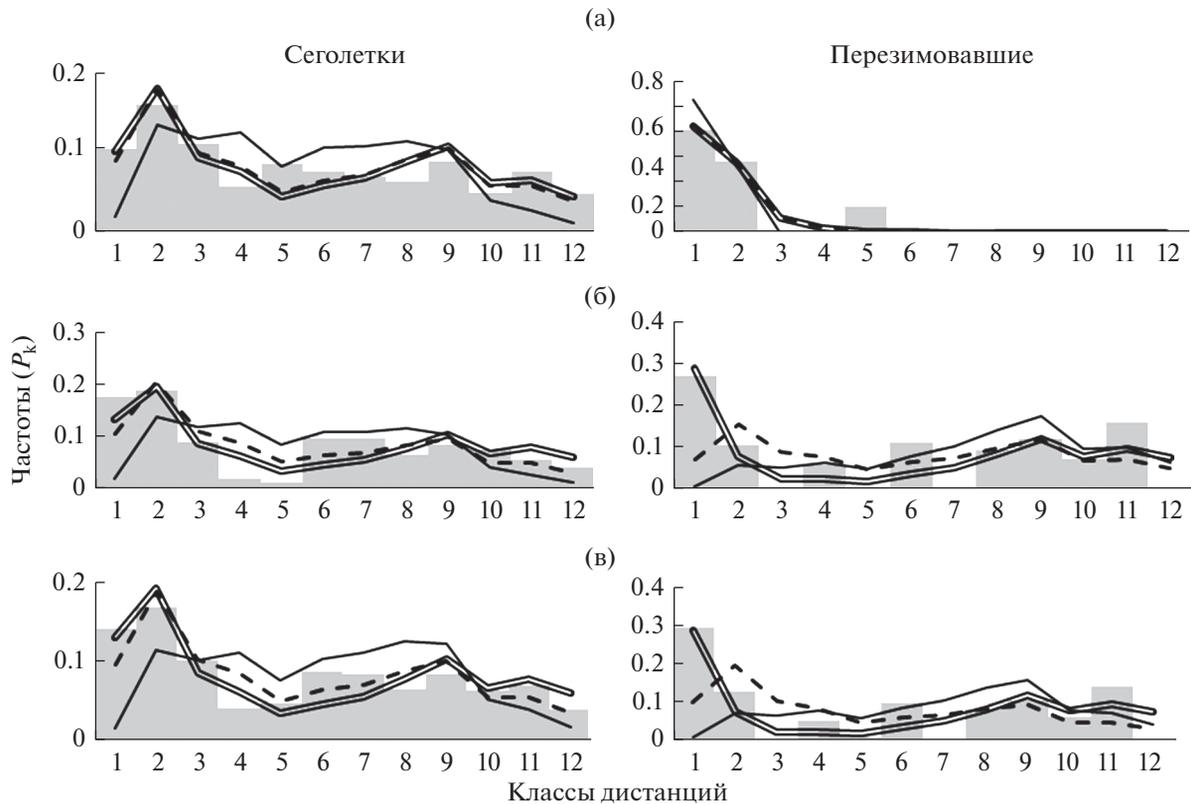


Рис. 3. Фактическое (столбики) и ожидаемое распределение парных дистанций между родственными сеголетками и перезимовавшими обыкновенными бурозубками: а – 2017 г., б – 2018 г., в – общая выборка. По оси ординат – частоты (P_k) в классах, по оси абсцисс – классы дистанций (см. рис. 2). Показаны результаты модели для наиболее совпадающих распределений (см. табл. 2): пунктирная линия – для “прямого”, сплошная – для “спирального”, двойная линия – для “смешанного” поиска.

нако практически все исследователи, напротив, подчеркивают высокое аллельное разнообразие локальных выборок обыкновенных бурозубок [36]. По-видимому, снижению аллельного разнообразия в локальных выборках препятствуют периодические депрессии численности, характерные для этого вида [21, 30, 31]. При восстановлении вымершей группировки новая композиция аллелей формируется случайно, что препятствует фиксации аллелей [27]. Поэтому следует подчеркнуть, что родственные агрегации у обыкновенных бурозубок – явление временное.

Представление о формировании временных агрегаций хорошо согласуется с результатами, полученными нами ранее при изучении генетического структурирования популяции обыкновенных бурозубок: с использованием анализа пространственной автокорреляции было показано, что достоверное повышение среднего коэффициента родственности R по сравнению с ожидаемым для случайного распространения генотипов наблюдается на дистанциях до 100–200 м [27]. Замечу, что при изучении аллельного разнообразия (по микросателлитным маркерам) обыкновенных бурозубок на месте, где проходило данное

исследование, было обнаружено достоверное различие выборок по F_{ST} , взятых на дистанциях 350–700 м. Уровень генетических различий (величина F_{ST}) не был связан с географической дистанцией между выборками [22, 27], что хорошо соответствует предположению о случайной композиции аллелей, на основе которых периодически возникает временная агрегация родственников.

Есть основание предполагать персональные различия в типе поиска. Распределение дистанций между родственниками может быть хорошо аппроксимировано моделью “прямого” поиска, но не соответствует модели “спирального” поиска. Тем не менее с использованием критерия суммы квадратов различия частот во всех рассмотренных случаях наибольшие совпадения с моделью были обнаружены при “смешанном” поиске.

Обратим внимание на то, что доля животных, расселяющихся в соответствии с моделью прямого и спирального поиска в смешанных моделях различается в разные годы. Ранее мы [21] показали, что у зверьков существуют персональные различия в исследовательской активности: более

агрессивные зверьки являются “поверхностными” исследователями. При этом показатель “тщательности” исследования (среднее время исследования нового несоциального объекта) значительно изменяется по годам [21]: в год, предшествовавший началу сбора данных (2016 г.), большинство зверьков осуществляли “поверхностное” исследование, а собственно в период работ (2017–2018 гг.) — “тщательное” исследование. В связи с этим следует отметить, что распределение дистанций для перезимовавших 2017 г. (выжившие с 2016 г.) наилучшим образом описано моделью, где доля расселяющихся зверьков с прямым поиском составляла 90%. В 2018 г., после зимы 2017 г., этот показатель уменьшился до 35% (см. табл. 1). Согласно модели “прямого” поиска, животные перемещаются в случайном направлении и оседают на первом доступном участке (являются “поверхностными” исследователями), а ведущая роль в расселении принадлежит конкуренции [19]. При “спиральном” поиске зверьки предварительно исследуют территорию (“тщательные исследователи”) и на этом основании выбирают будущий участок [20].

Соответствие модельного распределения эмпирическим данным в 2017–2018 гг. наблюдается при низких значениях коэффициента t — маленькой вероятности найти доступный участок обитания, что, вероятно, связано с высокой численностью землероек. Наблюдаемая в эти годы плотность населения (25–30 ос/га) предполагает, что среднее расстояние между центрами участков составляло 20–23 м, т.е. было меньше среднего диаметра участка. Это значит, что большинство участков перекрывались и в результате свободного пространства не оставалось. Кроме того, в 2017 и 2018 гг. мы наблюдали хорошее переживание зимы, а в этом случае зверьки уже первых выводков могут занять практически все пригодное пространство, вынуждая родившихся позже зверьков перемещаться на большие дистанции [23].

Интересно, что в моделях со смешанным типом поиска коэффициент t для одного из составляющих (прямого или спирального) типов поиска многократно выше. Это позволяет предполагать, что коэффициент связан с выживаемостью зверьков с разным типом поиска участка. В результате, с учетом полученных ранее данных по поведению, присутствие в популяции обыкновенных бурозубок особей с разными типами поиска, соотношение которых меняется по годам, представляется наиболее вероятным.

Мечта и несчастная случайность. Эффект возникновения генетической дифференциации населения важен для понимания многих биологических процессов. При отсутствии значимых внешних препятствий для перемещения зверьков возникновение “агрегаций” родственников мо-

жет быть связано с социальным ограничением вселения или со спецификой расселения [32, 33]. Обыкновенная бурозубка — низкосociальный вид, не образующий семейных групп [34]. Это побудило нас сфокусировать внимание на возможных стратегиях поиска, определяющих дистанции и успех расселения.

Расселение обыкновенных бурозубок достаточно противоречиво. С одной стороны, ожидаемым для этих зверьков является расселение на короткие дистанции, с другой — мы имеем достаточно много примеров дальних перемещений [31]. При этом зверьки могут пересекать пространства с явно непригодными для жизни условиями. В частности, известно заселение озерных островков в Финляндии, удаленных на сотни метров от берега [37]. Землероек ловили на специальных плотиках в р. Илыч [38], причем количество плывущих зверьков было достаточно велико, так как обнаружено их регулярное присутствие в питании хариуса [39]. Распределение дистанций, полученное в настоящем исследовании, свидетельствует о случайном распространении родственников на площади радиусом по крайней мере до 1.2 км. Что заставляет землероек совершать такие далекие перемещения, являются ли они вынужденным скитанием или поиском “участка мечты”?

Пригодность участка обитания у обыкновенных бурозубок в первую очередь определяется плотностью распределения кормовых ресурсов [21, 30]. Территориальное поведение, т.е. целенаправленная охрана территории, у обыкновенных бурозубок не подтверждается [40, 41]. Перекрывание участков молодых зверьков соответствует ожиданию для случайного совмещения в пространстве при соответствующем уровне плотности, а социальные взаимодействия зверьков являются ограничивающим фактором лишь постольку, поскольку они затрудняют кормодобывание [21, 23, 30]. В результате пригодность потенциального домашнего участка оценивается зверьком по обилию кормов и плотности населения. При поверхностном исследовании, которое мы ассоциируем с “прямым” поиском, первое может быть переоценено расселяющимся животным, а второе — недооценено.

При низкой вероятности найти участок расселение на большие дистанции может стать как результатом случайных перемещений в ходе “прямого поиска”, так и итогом выбора “идеального” участка в ходе “спирального поиска”, однако шансы на выживание у зверьков с этими типами поиска различны. “Тщательное исследование” позволяет выбрать лучший по качеству участок, и выживание “тщательных исследователей” более ожидаемо. Вместе с тем такой “идеальный” участок можно и не найти. В модели СПВМ [10], по-

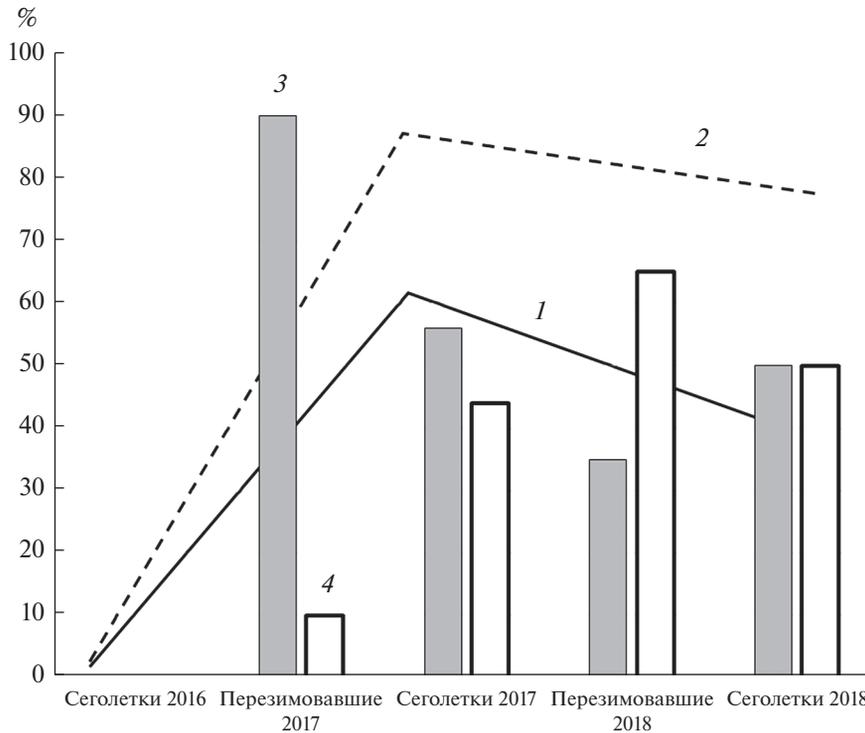


Рис. 4. Оценочное качество среды (1), “тщательность исследования” (2) и соотношения особей с разным типом поиска (3 – прямой, 4 – спиральный). Качество среды – % прироста популяционной плотности к минимальной в 2016 г. (по [23]); тщательность исследования – % прироста времени обследования нового несоциального объекта ко времени обследования в 2016 г. (по [21]).

мимо “рандомов” и “жадин”, выделены “мечтатели”. Последние характеризуются высоким качеством занятых местообитаний, средними или высокими дистанциями перемещений в средних и хороших условиях. При перемещении животные расходуют энергию, и успешное обнаружение “участка мечты” в плохих условиях менее вероятно.

Если рассматривать зверьков с “прямым поиском” как “жадин”, а со “спиральным поиском” как “мечтателей”, то у обыкновенных бурозубок ожидаемое выживание зверьков с разным типом поиска выглядит следующим образом. Если кормовые условия года невысоки и достаточные запасы корма существуют лишь на ограниченных участках (“плохая карта”, “суровая зима” в терминологии Н.И. Маркова и Е.Е. Иванко), то “мечтатели” проигрывают “жадинам”, так как последние имеют больше шансов (могут быстрее) занять ближайшие доступные участки, а территория в целом не может обеспечить далекое перемещение зверьков. В более благоприятных условиях территория доступна для дальних перемещений, но в основном заселена, что препятствует оседанию “мечтателей” рядом с местом рождения и вынуждает их далеко перемещаться. Тем не менее у мечтателей появляется шанс найти участок с наибольшими шансами для выживания. В ре-

зультате после зимовки доля мечтателей (зверьки со “спиральным” поиском) возрастает, как, например, наблюдалось в 2017 г. (см. табл. 1, перезимовавшие 2018 г.). Хорошее выживание ведет к пику численности. Известно, что при пиковой численности землеройки существенно влияют на свои кормовые ресурсы, снижая их запасы [42]. Зимой кормовые объекты зверьков не возобновляются. Таким образом, избыточная плотность приводит к деградации качества среды, “жадины” опять получают преимущество, и цикл замыкается.

Учитывая зависимость обилия обыкновенных бурозубок от обилия кормов [43] и “тщательность исследования”, оцененную в том же месте в эти же годы [21], сопоставим долю зверьков с разными типами поиска в условиях “хорошей” и “плохой” среды и соответствие их пропорции характеристике “исследования” (рис. 4).

В целом полученная иллюстрация соответствует модели Н.И. Маркова и Е.Е. Иванко [10]. Улучшение качества среды, с одной стороны, затрудняет поиск участка, так как повысилась конкуренция, но с другой — позволяет найти “участок мечты” на большом расстоянии. В итоге мы видим дальнейшее рассеивание родственных генотипов. Ранее мы предполагали [22], что генетиче-

ская целостность популяции обыкновенных бурозубок поддерживается благодаря формированию новых родственных групп (после депрессий) из общего пула, в котором аллели перемешиваются случайным образом. Выделение категории “мечтателей” хорошо объясняет природу формирование такого пула.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Проведенный анализ ограничен двумя годами и не является достаточным для всесторонней характеристики возможных стратегий поиска подходящего участка при расселении молодых зверьков. Тем не менее на основе проанализированных данных можно сделать некоторые предварительные выводы и предложить гипотезы. Распределение родственных зверьков свидетельствует об их агрегации на дистанциях до 200 м, что существенно влияет на пространственно-генетическую структуру популяции. Анализ распределения дистанций между родственными обыкновенными бурозубками дает основание предполагать наличие в популяции особей с разными типами поиска участка. Образование родственных агрегаций, по-видимому, определяется зверьками с “прямым” типом поиска, “поверхностными исследователями”, быстро заселяющими ближайшее к месту рождения пространство.

Расселение родственников на большие дистанции можно объяснить следующим образом. Выживание более вероятно у зверьков со “спиральным” поиском — “тщательных исследователей”, выбирающих лучший участок, однако вероятность найти такой участок невысока. С точки зрения СПВМ [10], зверьков со “спиральным” типом поиска предположительно можно квалифицировать как “мечтателей”. В благоприятных условиях и при высокой численности (дефиците доступных участков) “мечтатели” вынуждены далеко перемещаться, и в итоге родственные генотипы рассеиваются по обширной территории.

Можно предполагать, что соотношение особей с разными типами поиска меняется по годам, а преимущественное выживание связано с условиями среды. С учетом характерных для обыкновенных бурозубок флуктуаций численности можно ожидать периодическое изменение аллельной композиции группировок, причем перемещение аллелей на большие расстояния происходит благодаря наличию в популяции “мечтателей”. Сочетание в популяции особей с разным типом поиска позволяет объяснять и избыток аллелей в гомозиготном состоянии, и генетическую дифференциацию популяции на коротких расстояниях (агрегации родственников), и поддержание высокого аллельного разнообразия, известные у обыкновенных бурозубок.

Работа поддержана РФФИ (проект № 19-04-00985) и программой Президиума РАН “Биоразнообразии и биологические ресурсы России”. Автор благодарен Н.И. Маркову за критические замечания и конструктивное обсуждение работы.

Все процедуры с участием животных были одобрены Биоэтическим комитетом по исследованиям на животных и людях при Институте им. Северцова РАН (разрешение № 30 от 27 февраля 2019 г.) с соблюдением всех соответствующих законов и нормативных актов.

Автор декларирует отсутствие конфликта интересов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. *Stenseth N.C., Lidicker W.Z.* The study of dispersal: a conceptual guide // *Animal Dispersal*. Dordrecht: Springer, 1992. P. 5–20.
2. *Dieckmann U., O'Hara B., Weisser W.* The evolutionary ecology of dispersal // *Trends in Ecology and Evolution*. 1999. V. 14. № 3. P. 88–90.
3. *Bowler D.E., Benton T.G.* Causes and consequences of animal dispersal strategies: relating individual behaviour to spatial dynamics // *Biological Reviews*. 2005. V. 80. № 2. P. 205–225.
4. *Clobert J., Baguette M., Benton T.G., Bullock J.M.* Dispersal ecology and evolution. Oxford: Oxford University Press, 2012. 462 p.
5. *Cayuela H., Rougemont Q., Prunier J.G.* et al. Demographic and genetic approaches to study dispersal in wild animal populations: A methodological review // *Molecular Ecology*. 2018. V. 27. № 20. P. 3976–4010.
6. *Benton T.G., Bowler D.E.* Linking dispersal to spatial dynamics // *Dispersal ecology and evolution* / Eds. Clobert J., Baguette M., Benton T.G., Bullock J.M. Oxford: Oxford University Press, 2012. P. 251–265.
7. *Ronce O.* How does it feel to be like a rolling stone? Ten questions about dispersal evolution // *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 2007. V. 38. P. 231–253.
8. *Baguette M., Stevens V.M., Clobert J.* The pros and cons of applying the movement ecology paradigm for studying animal dispersal // *Movement Ecology*. 2014. V. 2. № 1. P. 1–13.
9. *Mathysen E.* Multicausality of dispersal: a review // *Dispersal ecology and evolution*. Eds. Clobert J., Baguette M., Benton T.G., Bullock J.M. Oxford: Oxford University Press, 2012. P. 3–18.
10. *Markov N.I., Ivanko E.E.* “Perchance to dream?”: Assessing the effects of dispersal strategies on the fitness of expanding populations // *Ecological Complexity*. 2022. V. 50. P. 100987.
11. *Peakall R., Ruibal M., Lindenmayer D.B.* Spatial autocorrelation analysis offers new insights into gene flow in the Australian bush rat, *Rattus fuscipes* // *Evolution*. 2003. V. 57. № 5. P. 1182–1195.
12. *Chapman D.S., Dytham C., Oxford G.S.* Modelling population redistribution in a leaf beetle: an evaluation of alternative dispersal functions // *Journal of Animal Ecology*. 2007. V. 76. № 1. P. 36–44.

13. *Smouse P.E., Peakall R.* Spatial autocorrelation analysis of individual multiallele and multilocus genetic structure // *Heredity*. 1999. V. 82. P. 561–573.
14. *Lynch M., Ritland K.* Estimation of pairwise relatedness with molecular markers // *Genetics*. 1999. V. 152. P. 1753–1766.
15. *Wang J.* An estimator for pairwise relatedness using molecular markers // *Genetics*. 2002. V. 160. № 3. P. 1203–1215.
16. *Wang J.* Marker-based estimates of relatedness and inbreeding coefficients: an assessment of current methods // *Journal of Evolutionary Biology*. 2014. V. 27. № 3. P. 518–530.
17. *Ronce O., Clobert J.* Dispersal syndromes // *Dispersal ecology and evolution*. Eds. Clobert J., Baguette M., Benton T.G., Bullock J.M. Oxford: Oxford University Press, 2012. P. 119–138.
18. *Stevens V.M., Trochet A., Van Dyck H.* et al. How is dispersal integrated in life histories: a quantitative analysis with butterflies // *Ecol. Lett.* 2012. V. 15. P. 74–86.
19. *Murray B.G., Jr.* Dispersal in vertebrates // *Ecology*. 1967. V. 48. № 6. P. 975–978.
20. *Waser P.M.* Does competition drive dispersal? // *Ecology*. 1985. V. 66. № 4. P. 1170–1175.
21. *Shchipanov N.A., Demidova T.B.* Inter-annual fluctuations of sociability in the common shrew (*Sorex araneus* L.) as determined by a preference test: A case of balancing selection? // *Behavioural Processes*. 2022. V. 198. P. 104625.
22. *Щипанов Н.А., Артамонов А.В., Титов С.В., Павлова С.В.* Пространственно-генетическое структурирование популяции у обыкновенной бурозубки *Sorex araneus* (Lipotyphla, Mammalia): изменчивость микросателлитных маркеров // *Генетика*. 2020. Т. 56. № 8. С. 922–932.
23. *Shchipanov N.A., Demidova T.B., Artamonov A.V., Pavlova S.V.* Seasonal and interannual survivorship in the common shrew: the early bird catches the worm // *Mammalian Biology*. 2022. V. 102. № 1. P. 73–85.
24. *Smouse R.P.P., Peakall R.* GenAlEx 6.5: genetic analysis in Excel. Population genetic software for teaching and research — an update // *Bioinformatics*. 2012. V. 28. № 19. P. 2537–2539.
25. *Churchfield S., Searle J.B.* Common shrew // *Mammals of the British Isles. Handbook*. 4th edn. Eds. Harris S., Yalden D.W. London: The Mammal Society, 2008. P. 257–265.
26. *Shchipanov N.A., Artamonov A.V., Demidova T.B.* Body weight as an indicator of the reproduction rate in population of the common shrew // *Mammal Research*. 2021. V. 66. № 2. P. 327–337.
27. *Shchipanov N.A., Artamonov A.V., Titov S.V., Pavlova S.V.* Fluctuating fine-scale spatial genetic structure may obscure interracial differentiation among common shrews (*Sorex araneus*, Eulipotyphla, Mammalia). *Integrative Zoology*. Sep 2. Online ahead of print. <https://doi.org/10.1111/1749-4877.12681>
28. *Калинин А.А.* Оседлая и нерезидентная составляющая численности массовых видов мелких млекопитающих по данным учета на линиях живоловок // *Зоол. журн.* 2012. Т. 91. Вып. 6. С. 759–759.
29. *Shchipanov N.A., Kalinin A.A., Demidova T.B.* et al. 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*. Eds. Merrit J. F., Churchfield S., Hutterer R., Sheftel B. New York: Special Publication of the International Society of Shrew Biologists, 2005. P. 201–216
30. *Щипанов Н.А.* Случайные процессы и использование территории обыкновенной бурозубкой (*Sorex araneus* L.) // *Экология*, 2021. № 2. С. 153–160.
31. *Shchipanov N.A., Zima J., Churchfield S.* Introducing the common shrew // *Shrews, chromosomes and speciation*. Eds. Searle J.B., Polly P.D., Zima J. Cambridge University Press, 2019. V. 6. P. 19–67.
32. *Beck N.R., Peakall R., Heinsohn R.* Social constraint and an absence of sex-biased dispersal drive fine-scale genetic structure in white-winged choughs // *Molecular Ecology*. 2008. V. 17. № 19. P. 4346–4358.
33. *Nichols H.J., Jordan N.R., Jamie G.A.* et al. Fine-scale spatiotemporal patterns of genetic variation reflect budding dispersal coupled with strong natal philopatry in a cooperatively breeding mammal // *Molecular Ecology*. 2012. V. 21. № 21. P. 5348–5362.
34. *Rychlik L.* Evolution of social systems in shrews // *Evolution of Shrews*. Eds. Wójcik J.M., Wolsan M. Białowieża: Mammal Research Institute, 1998. P. 347–406.
35. *Кунцов А.В.* Хоминг сеголеток обыкновенной (*Sorex araneus*) и средней (*Sorex caecutiens*) землероек-бурозубок (Insectivora, Soricidae) // *Зоол. журн.* 2013. Т. 92. Вып. 8. С. 941–941.
36. *Yannic G., Basset P., Horn A., Hausser J.* Gene flow between chromosomal races and species // *Shrews, chromosomes and speciation*. Eds. Searle J.B., Polly P.D., Zima J. Cambridge University Press, 2019. V. 6. P. 313–335.
37. *Hanski I., Peltonen A., Kaski L.* Natal dispersal and social dominance in the common shrew *Sorex araneus* // *Oikos*. 1991. V. 62. P. 48–58.
38. *Калинин А.А., Куприянова И.Ф.* Методика количественного учета мелких млекопитающих при миграциях через водные преграды // *Зоол. журн.* 2015. Т. 94. Вып. 3. С. 365–365.
39. *Калинин А.А., Куприянова И.Ф.* Мелкие млекопитающие в питании европейского хариуса (*Thymallus thymallus*, Thymallidae, Salmoniformes) // *Зоол. журн.* 2016. Т. 95. Вып. 6. С. 712–719.
40. *Олейниченко В.Ю.* Поведение сеголеток обыкновенной (*Sorex araneus*), средней (*Sorex caecutiens*) и малой (*Sorex minutus*) бурозубок на освоенной и чужой территориях // *Зоол. журн.* 2007. Т. 86. Вып. 10. С. 1259–1271.
41. *Олейниченко В.Ю.* Поведенческие взаимоотношения взрослых самок обыкновенной бурозубки (*Sorex araneus*) с концепсификами на освоенной территории // *Известия РАН. Серия биологич.* 2012. № 4. С. 412–420.
42. *Ивантер Э.В., Макаров А.М.* Территориальная экология землероек-бурозубок (Insectivora, Sorex). Петрозаводск: ПетрГУ, 2001. 272 с.
43. *Лукьянова Л.Е., Ухова Н.Л., Ухова О.В., Городилова Ю.В.* Население обыкновенной бурозубки (*Sorex araneus*, Eulipotyphla) и кормообеспеченность ее местообитаний в экологической контрастной среде // *Экология*. 2021. № 4. С. 298–311.