

УДК 599.32.4:591.526

ДИНАМИКА ПОПУЛЯЦИОННОЙ СТРУКТУРЫ ОБЫКНОВЕННОЙ СЛЕПУШОНКИ (*Ellobius talpinus* Pall.)¹

© 1997 г. Н. Г. Евдокимов

Институт экологии растений и животных УрО РАН
620144 Екатеринбург, ул. 8 Марта, 202

Поступила в редакцию 26.03.96 г.

Для изучения популяционной структуры мелких грызунов было проведено многолетнее (1985–1994 гг.) полевое исследование колониального поселения обыкновенной слепушонки – *Ellobius talpinus* Pall. (посемейный отлов, мечение и наблюдение за семьями в течение 10 лет). Приводятся оригинальные данные по количественному составу семей и поселения слепушонки в целом по сезонам и годам. Выявлены трехгодичные циклические колебания численности (фазы численности) слепушонки, их взаимосвязь с продолжительностью жизни, возрастным и половым составом, плодовитостью, характером миграций, механизмы поддержания стабильной численности и ее цикличности.

Для популяций некоторых долгоживущих животных характерны упорядоченные (циклические) колебания численности с чередованием подъемов и спадов через определенные интервалы – до трех и более лет. Выяснение механизмов, лежащих в основе таких колебаний численности, – очень важная экологическая проблема, решение которой связано с большими трудностями. Ю. Одум (1975) отмечал, что “все популяции имеют выраженную тенденцию эволюционировать на основе естественного отбора таким образом, чтобы достигнуть состояния саморегуляции” (с. 253).

В настоящей работе на основе многолетних наблюдений за мечеными животными типичного грызуна-землероя – обыкновенной слепушонки – был проведен анализ динамики численности и выявлены упорядоченные трехгодичные колебания численности.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Исследование проводилось в Куртамышском районе Курганской области (69-й км автомагистрали Курган–Куртамыш), в лесостепной зоне (осино-березовые колки, поля с зерновыми культурами, сенокосные угодья) на площади около 8 га. Все животные отлавливались живоловками конструкции Б.А. Голова (1954).

Отлов и мечение проводили два раза в год (в апреле–мае и августе–сентябре, номера семьям присваивались в порядке очередности отловов), исследовано 19 семей (помечено 565 зверьков, повторность поимки каждой особи от 2 до 14 раз),

¹ Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (95-04-11041а).

количественный состав и время существования которых приведены в табл. 1.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Динамика численности. Как показали наблюдения за мечеными животными, динамика численности обыкновенной слепушонки носит циклический характер: годы подъема численности (1986, 1989, 1992) чередуются со спадами (1985, 1988, 1991, 1994), в промежуточные годы между подъемами и спадами (1987, 1990, 1993) происходит небольшое снижение численности, т.е. каждая фаза численности повторяется через три года (табл. 2).

Повторность чередования фаз численности и наличие многолетних наблюдений за животными, родившимися на разных фазах численности, позволили провести анализ популяционной структуры обыкновенной слепушонки по фазам численности с учетом генерационных особенностей.

В табл. 3 приведены обобщенные данные по численности слепушонки (за 10 лет) на разных фазах численности (фаза подъема–фаза снижения–фаза спада). В годы подъема численность слепушонки составляет 37.6% от общей численности населения, на фазе снижения – 32.9, на спаде – 29.5; большую часть населения (39.2%) составляют животные, родившиеся на фазе подъема, меньшую (24.6) – на фазе спада.

Продолжительность жизни и возрастной состав. О продолжительности жизни слепушонки литературных данных нет. На основании многолетних наблюдений за мечеными животными нами установлено, что слепушонка может жить до четырех, пяти и шести

Таблица 1. Динамика абсолютной численности семей и поселения слепушонки в целом

№ семей Годы	1985		1986		1987		1988		1989	
	весна	осень	весна	осень	весна	осень	весна	осень	весна	осень
1	3	4	3	8						
2	2	6								
3	2	6	4	11	7	6				
4	10	16	14	9						
5	2	9	13	10	10	8	5	4	6	6
6	2	5	3	6	6	9	2	3	4	3
7	2	7	9	15						
8	1	2	4	6	7	10	7	5	7	7
9	2	2	3	5	2	4	4	10	14	12
10				3	6	8				
11					5	6	5	3	8	12
12					15	7	6	8	13	6
13					5	7	7	11	8	5
14							6	10	9	5
15							2	5	5	12
16								8	11	10
17								7	12	18
18								3	3	5
Всего	26	57	53	73	63	65	44	77	100	101
№ семей Годы	1990		1991		1992		1993		1994	
	весна	осень	весна	осень	весна	осень	весна	осень	весна	осень
5	7	8	8	10	10	12	7	9	6	6
6	4	8	8	6	6	13				
8	8	11	10	13	6	10	1	1		
9	4	8	7	10	12	16	4			
11	15	13	12	6	3	7	6	9	3	
12	8	9	9	9	6	8	8	6	4	
13	6	5	4	5	3	8	7			
14	7	10	9	8	6	10	4			
15	12	13	10	8	12	16	9	11	7	5
16	10	12	14	10	13	11	8	13	4	5
17	13	15	17	8	8	17	9	13	9	10
18	7	7								
19			2	6	7	10	5			
Всего	101	119	110	99	92	138	68	62	33	26

Таблица 2. Годовая динамика популяционной структуры обыкновенной слепушонки

Численность годы	1985	1986	1987	1988	1989	1990	1991	1992	1993	1994
Общая	65	115	93	87	154	167	143	154	110	36
Взрослых особей	38	57	47	51	71	87	99	72	77	31
Сеголеток	27	58	46	36	83	80	44	82	33	5
Всех самок	28	50	39	38	67	68	60	68	45	7
Взрослых самок	18	21	20	22	29	31	40	29	31	6
Самок-сеголеток	10	29	19	16	38	37	20	39	14	1
Мигрантов	–	30	50	40	45	58	60	42	61	30
Размножавшихся самок	7	8	9	10	12	12	13	12	7	3
Средняя величина помета	3.9	7.2	5.1	3.6	6.9	6.7	3.4	6.8	4.7	1.7

Таблица 3. Соотношение численности слепушонки на разных ее фазах

Родившиеся	Подъем		Снижение		Спад		Всего	
	п	%	п	%	п	%	п	%
На подъеме	254	57.6	139	31.5	48	10.9	441	39.2
На снижении	68	16.7	195	47.9	144	35.4	407	36.2
На спаде	101	36.6	59	21.4	116	42.0	276	24.6
Всего	423	37.6	370	32.9	331	29.5	1124	100.0

Таблица 4. Динамика возрастной структуры слепушонки, %

Возрастные группы годы	1985		1986		1987		1988		1989	
	весна	осень	весна	осень	весна	осень	весна	осень	весна	осень
1987-										
1984	80.8	38.6	34.0	21.9	11.1	7.7	6.8	3.9	3.0	2.0
1985	19.2	61.4	49.0	16.4	6.3	4.6	2.3	1.3	1.0	-
1986			17.0	61.7	52.4	27.7	27.3	14.3	11.0	8.0
1987					30.2	60.0	52.3	28.6	20.0	12.0
1988							11.3	51.9	35.0	13.0
1989									30.0	66.0
п	26	57	53	73	63	65	44	77	100	101
Возрастные группы годы	1990		1991		1992		1993		1994	
	весна	осень	весна	осень	весна	осень	весна	осень	весна	осень
1986	7.0	3.4	2.7	1.0	-	-	-	-	-	-
1987	10.0	7.6	7.3	7.0	7.6	3.6	4.4	3.2	-	-
1988	12.0	5.0	4.5	2.0	2.2	1.4	-	-	-	-
1989	53.0	17.6	16.4	17.0	16.3	9.4	11.8	11.3	12.1	7.7
1990	19.0	66.4	60.9	34.0	23.9	13.8	16.2	8.1	6.1	7.7
1991			8.2	38.0	25.0	14.5	14.7	11.3	15.2	11.5
1992					25.0	57.3	44.1	22.6	24.2	15.4
1993							8.8	43.5	39.4	38.5
1994									3.0	19.2
п	101	119	110	99	92	138	68	62	33	26

лет в зависимости от года рождения или фазы численности (табл. 4).

Анализ продолжительности жизни животных показал, что слепушонки 1985 г. рождения (фаза спада численности) дожили до середины 1989 г. (четыре года жизни) и вымерли раньше предыдущей группы 1984 г. рождения; слепушонки 1986 г. рождения (фаза подъема численности) – до конца 1991 г. (пять с лишним лет); 1987 г. рождения (фаза снижения) – до конца 1993 г. (шесть с лишним лет).

На повторном цикле (со спадом численности в 1988 г.) наблюдалась та же закономерность: животные 1988 г. рождения прожили четыре с половиной года (вымерли раньше предыдущей группы

1987 г. рождения), 1989 г. рождения – дожили до конца 1994 г. (пять с лишним лет) и 1990 г. рождения – имеют шанс дожить до 1996 г.

Усредненное соотношение возрастных групп по фазам численности (за период 1986–1994 гг.) показывает (табл. 5), что основную массу населения слепушонки составляют животные первых четырех групп, незначительную – четырехлетки и совсем небольшой процент – слепушонки пяти- и шестилетнего возраста. Последние две возрастные группы встречаются не каждый год (см. табл. 4).

Животные, родившиеся в годы спада численности, живут не более четырех с половиной

Таблица 5. Динамика возрастной и генерационной структуры слепушонки по фазам численности, %

Возрастные группы	Подъем				Снижение				Спад			
	весна		осень		весна		осень		весна		осень	
	пд	сн	пд	сн	пд	сн	пд	сн	пд	сн	пд	сн
1-я	пд	25.3	пд	60.9	сн	19.0	сн	58.9	сп	8.0	сп	41.1
2-я	сп	34.3	сп	14.4	пд	50.0	пд	21.6	ся	55.1	сн	32.7
3-я	сн	21.2	сн	12.5	сп	11.2	сп	6.5	пд	20.3	пд	15.8
4-я	пд	12.7	пд	8.0	сн	12.0	сн	7.7	сп	5.9	сп	3.0
5-я	сп	1.6	сп	1.3	пд	6.5	пд	4.5	сн	7.0	сн	5.9
6-я	сн	4.9	сн	2.9	сп	-	сп	-	пд	3.7	пд	1.5
7-я	пд	-	пд	-	сн	1.3	сн	0.8	сп	-	сп	-
п	245		312		232		246		187		202	

Примечание: пд – генерация животных, родившихся на фазе подъема численности, сн – на фазе снижения, сп – на фазе спада.

Таблица 6. Динамика численности и продолжительность жизни различных генераций слепушонки

Родившиеся	Возрастные группы						
	1-я	2-я	3-я	4-я	5-я	6-я	7-я
На подъеме	62/190	116/53	38/32	31/25	15/11	7/3	-
На снижении	44/145	103/66	52/39	28/19	13/12	12/9	3/2
На спаде	15/83	84/45	26/16	11/6	4/4	-	-

Примечание: над чертой – весна, под чертой – осень.

лет, родившиеся в год подъема живут до пяти с лишним лет и в годы снижения – до шести с лишним (табл. 6). Слепушонки, родившиеся в годы спада, погибают в год подъема численности (спад–подъем–снижение–спад–подъем), родившиеся в годы подъема – в год спада (подъем–снижение–спад–подъем–снижение–спад) и в годы снижения – в год снижения численности (снижение–спад–подъем–снижение–спад–подъем–снижение).

Таким образом, возрастной состав слепушонки определяется не только возрастными группами, но и генерациями животных, родившихся на определенной фазе численности (см. табл. 5).

Соотношение полов. На материале многочисленных сборов и по наблюдениям за мечениями животными кунашакского поселения было показано, что в составе населения слепушонки преобладают постоянно самцы (Евдокимов, Позмогова, 1984, 1992, 1993). В среднем все самки куртамышского поселения (470 шт.) составляют 41.8% от общего населения, причем среди взрослого населения – 39.2% и среди сеголеток – 45.1%, т.е. наблюдается заметное преобладание самцов, особенно среди взрослой части населения (на 247 взрослых самок приходится 383 взрослых самца, соотношение 1 : 1.5).

Соотношение численности самок на фазах подъема, снижения и спада (табл. 7) соответству-

ет соотношению общей численности (см. табл. 3), т.е. с падением общей численности уменьшается и общее число самок. Эти колебания общей численности самок происходят только за счет самок-сеголеток, так как численность и соотношение взрослых самок на всех фазах практически одинаковы. При этом следует отметить, что среди самок-сеголеток больший процент составляют самки, родившиеся на фазе подъема (47.5%), среди взрослых самок – самки, родившиеся на промежуточной фазе (41.3%).

Плодовитость. О календарных сроках участия в размножении обыкновенной слепушонки мы уже сообщали (Евдокимов, Позмогова, 1993), поэтому рассмотрим только плодовитость самок слепушонки различных возрастных групп и генераций на трех фазах численности (табл. 8).

Как нами установлено, продолжительность жизни слепушонки зависит от года рождения на определенной фазе численности, этим же определяется и возрастная структура. В полном цикле численности (с тремя повторностями) на первом месте по вкладу в прирост населения стоит генерация самок, родившихся на промежуточной фазе (их вклад – 53.2% всех детенышей), на втором – на фазе подъема (34.6%) и на третьем – на фазе спада (12.2%); средняя же величина помета на одну самку во всех трех генерациях практически одинаковая (5.2, 5.4, 5.4 соответственно).

Таблица 7. Соотношение численности самок различных генераций и возраста на разных фазах численности

Родившиеся	Подъем		Снижение		Спад		Всего	
	п	%	п	%	п	%	п	%
Самки-сеголетки								
На подъеме	106		—		—		106	47.5
На снижении	—		70		—		70	31.4
На спаде	—		—		47		47	21.1
Всего	106	47.5	70	31.4	47	21.1	223	100.0
Взрослые самки								
На подъеме	14	17.1	55	67.1	13	15.8	82	33.2
На снижении	23	22.6	13	12.7	66	64.7	102	41.3
На спаде	42	66.7	14	22.2	7	11.1	63	25.5
Всего	79	32.0	82	33.2	86	34.8	247	100.0
Все самки								
На подъеме	120	63.8	55	29.3	13	6.9	188	40.0
На снижении	23	13.4	83	48.2	66	38.4	172	36.6
На спаде	42	38.2	14	12.7	54	49.1	110	23.4
Всего	185	39.4	152	32.3	133	28.3	470	100.0

Таблица 8. Плодовитость самок различных возрастных групп и генераций и их вклад в прирост населения на разных фазах численности

Возрастные группы и генерации	На фазе подъема				Возрастные группы и генерации	На фазе снижения			
	д	вк	рс	вп		д	вк	рс	вп
2. На спаде	6	2.7	1	6	2. На подъеме	17	10.7	4	4.2
3. На снижении	82	36.8	12	6.8	3. На спаде	10	6.3	2	5.0
4. На подъеме	39	17.5	5	7.8	4. На снижении	45	28.3	9	5.0
5. На спаде	30	13.4	4	7.5	5. На подъеме	78	49.0	11	7.1
6. На снижении	66	29.6	10	6.6	6. На спаде	—	—	—	—
7. На подъеме	—	—	—	—	7. На снижении	9	5.7	2	4.5
Всего	223	45.1	32	7.0	Всего	159	32.2	28	5.7
Возрастные группы и генерации	На фазе спада				Возрастные группы	Всего по трем фазам			
	д	вк	рс	вп		д	вк	рс	вп
2. На снижении	39	34.8	11	3.5	2.	62	12.6	16	3.9
3. На подъеме	21	18.8	7	3.0	3.	113	22.9	21	5.4
4. На спаде	14	12.5	4	3.5	4.	98	19.8	18	5.4
5. На снижении	22	19.6	6	3.7	5.	130	26.3	21	6.2
6. На подъеме	16	14.3	5	3.2	6.	82	16.6	15	5.5
7. На снижении	—	—	—	—	7.	9	1.8	2	4.5
Всего	112	22.7	33	3.4	Всего	494	100.0	93	5.3

Примечание: 2–7 – возрастные группы; д – количество детенышей; вк – вклад самок данных возрастных групп (в %) в общий прирост населения; рс – количество участвовавших в размножении самок; вп – средняя величина помета.

На фазе подъема численности средняя величина помета на одну самку составила 7.0 детеныша, на промежуточной фазе – 5.7 и на фазе спада – 3.4; соответствующим был и вклад самок в прирост населения за время наблюдений: на подъеме – 45.1%, на снижении – 32.2, на спаде – 22.7% (см. табл. 8).

Сопоставляя данные, приведенные в табл. 8, нельзя не заметить, что на разных фазах численности меняется средняя величина помета, причем у одних и тех же животных, например, группа самок, родившихся на фазе снижения, после зимовки (2-я возрастная группа) на фазе спада численности

Таблица 9. Соотношение численности мигрантов различных возрастных групп и генераций на разных фазах численности

Родившиеся	Подъем		Снижение		Спад		Всего	
	п	%	п	%	п	%	п	%
На подъеме	20*	11.6	132**	76.3	21***	12.1	173	41.6
На снижении	23***	16.4	15*	10.7	102**	72.9	140	33.6
На спаде	74**	71.8	22***	21.4	7*	6.8	103	24.8
Всего	117	28.1	169	40.6	130	31.3	416	100.0

Примечание: * – мигранты 1-й возрастной группы, ** – мигранты 2-й группы, *** – мигранты 3-й группы.

приносит в среднем 3.5 детеныша, 3-я группа на фазе подъема – 7.2, 4-я группа на фазе снижения – 4.6, 5-я группа (снова на фазе спада) – 3.7, 6-я (вновь на подъеме) – 6.6 и последняя 7-я группа (на повторной фазе снижения) – 4.5. Такая же тенденция прослеживается и у самок, родившихся на фазах спада и подъема (табл. 8).

Миграции и мигранты. Миграция (или расселение) слепушонки начинается весной после схода снега и оттаивания почвы (Евдокимов, Позмогова, 1993). Основное расселение прибылых животных происходит после первой зимовки (74.0% от общего количества мигрантов за 9 лет), после второй – 15.9%, но уже и в первый год рождения 10.1% сеголеток может мигрировать в соседние семьи или на периферию поселения.

Численность мигрантов колеблется по годам (см. табл. 2): так, в годы подъема численности (1986, 1989, 1992) количество мигрантов (от общей численности поселения составляло соответственно 26.1, 29.2, 27.3%, в годы спада численности (1988, 1991, 1994) – 46.0, 42.0, 83.3%.

Обобщенные данные о соотношении мигрантов по фазам численности показали, что на фазе подъема мигрирует самое меньшее число животных – 28.1% от общего числа мигрантов за 9 лет, на фазе снижения – 40.6% и на фазе спада – 31.3% (табл. 9). Количество мигрантов зависит также и от года рождения на определенной фазе численности. Из животных, родившихся в годы спада численности, число мигрантов составило 24.8% от общего количества мигрантов, в годы подъема – 41.6% и в годы снижения численности – 33.6% (см. табл. 9).

Таким образом, на каждой фазе численности мы видим упорядоченные миграции (расселения) слепушонки. Небольшое число мигрантов в годы подъема объясняется тем, что в это время мигрируют в основном животные (71.8%), родившиеся в годы спада, а их численность самая низкая (см. табл. 3); в годы же спада мигрируют в основном животные (72.9%), родившиеся на фазе снижения, и численность их выше первых. Каждый год в расселениях участвуют слепушонки трех

возрастных групп всех трех генераций в различных качественных и количественных комбинациях (см. табл. 9).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Одним из факторов естественного отбора в популяциях является стратегия размножения: или короткая продолжительность жизни с ранней половой зрелостью и большим числом потомков, или продолжительная жизнь с поздней половой зрелостью и небольшим числом потомков, что в первом случае называют *r*-стратегией и соответственно *r*-отбором, а во втором – *K*-стратегией и *K*-отбором (Pianka, 1970). *K*-отбор действует в условиях, когда ресурсы резко ограничены и соответственно резко ограничены возможности роста популяции.

Популяции обыкновенной слепушонки, несомненно, подвергаются *K*-отбору. В ходе эволюции у слепушонки, обитающей в довольно стабильной среде, на ограниченной территории (с ограниченным запасом кормов), выработались определенные механизмы поддержания стабильной численности: 1) долговременное постоянство семейных группировок (с естественной сменой поколений); 2) продолжительность (по сравнению с другими мелкими грызунами такого же размера) жизни; 3) поздняя половозрелость (сеголетки не принимают участия в размножении); 4) участие в размножении в каждой семье только одной самки (в течение нескольких сезонов); 5) относительно небольшое количество потомков (за один сезон); 6) довольно стабильная и невысокая численность половозрелых самок; 7) страхование от яловости половозрелых самок наличием большего числа взрослых самцов (в среднем на одну самку приходится полтора самца); 8) ежегодные упорядоченные миграции (расселения) избыточной части популяции.

Основными же факторами регуляции численности слепушонки являются плодовитость и миграции. Комбинация возрастных групп разных генераций в популяции на разных фазах численности создает различный уровень плодовитости

самок, участвующих в размножении, что приводит к циклическим колебаниям численности.

Упорядоченные миграции (расселения) избыточной части населения слепушонки на разных фазах численности не только не нарушают динамику цикличности, но в какой-то мере и поддерживают ее.

Таким образом, в ходе естественного отбора у слепушонки выработалась стратегия существования не столько за счет интенсивности размножения, сколько за счет сохранения репродуктивного потенциала.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Голов Б.А. Ловушка-живоловка на слепушонку // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1954. Т. 59. Вып. 5. С. 95–96.

Евдокимов Н.Г., Позмогова В.П. Сравнительная характеристика трех популяций обыкновенной слепушонки (Южный Урал, Зауралье, Сев. Казахстан) // Популяционная экология и морфология млекопитающих. Свердловск, 1984. С. 103–118.

Евдокимов Н.Г., Позмогова В.П. Горные и равнинные популяции обыкновенной слепушонки (Южный Урал и Зауралье) // Экология млекопитающих Уральских гор. Екатеринбург: Наука, 1992. С. 100–119.

Евдокимов Н.Г., Позмогова В.П. Структура популяции обыкновенной слепушонки // Экология. 1993. № 5. С. 53–60.

Одум Ю. Основы экологии. М.: Мир, 1975. 780 с.

Pianka E.R. On r - and K -selection // Amer. Naturalist. 1970. V. 104. P. 592–597.