

СРАВНИТЕЛЬНЫЙ АНАЛИЗ ЦВЕТОВЫХ МОРФ ПОЛИМОРФНОЙ ПОПУЛЯЦИИ ОБЫКНОВЕННОЙ СЛЕПУШОНКИ

© 2005 г. Н. Г. Евдокимов

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

Поступила в редакцию 20.05.2004 г.

В результате многолетних (1985–2000 гг.) стационарных наблюдений за полиморфной популяцией слепушонки (*Ellobius talpinus* Pall.) в Курганской области посредством мечения и повторного отлова получены оригинальные данные по численности и популяционной структуре полиморфного населения, состоящего из особей трех цветовых морф (черной окраски, бурой и промежуточной, или переходной). Показано, что каждая цветовая морфа обыкновенной слепушонки характеризуется особенностями численности, возрастного и полового состава, эмиграции, рождаемости и смертности, продолжительности жизни, что в целом играет важную роль в поддержании популяционного гомеостаза.

Ключевые слова: обыкновенная слепушонка, окрасочный полиморфизм, цветовые морфы, хронографическая изменчивость, популяционная структура, соотношение полов, смертность, плодовитость, популяционный гомеостаз.

Полиморфизм – наличие нескольких хорошо отличимых типов животных в пределах одного вида – рассматривается как общеизвестное приспособление, направленное на поддержание благополучия отдельных популяций, и трактуется Фордом (Ford, 1940) как присутствие в одной и той же популяции “двух и более хорошо обозначенных форм, способных появляться в потомстве одной самки и встречающихся с частотой достаточно высокой для того, чтобы исключить поддержание самой редкой из них повторяющимися мутациями” (с. 498).

По окраске меха слепушонка относится к одному из немногих видов млекопитающих нашей фауны, имеющих географическую изменчивость по данному признаку. Цветовой полиморфизм обыкновенной слепушонки горной части Южного Урала отмечал еще С.В. Кириков (1952). В пределах Уральского региона наблюдается четко выраженная популяционная изменчивость слепушонки по цветовым морфам – от светло-бурой до абсолютно черной (Евдокимов, Позмогова, 1992).

Каждая такая популяция обладает характерной для нее сбалансированностью полиморфных типов. Изменение частот этих типов (морф) в сторону увеличения меланистов (черной морфы) идет по географической трансекте в направлении с юга на север. Стопроцентный меланизм слепушонки отмечается на северо-западной границе ареала в Челябинской области.

Особый интерес представляет изучение полиморфной популяции слепушонки, где в семьях встречаются особи нескольких цветовых морф,

хотя такое явление и довольно редкое. С этой целью в Куртамышском районе Курганской области было проведено многолетнее (1985–1999 гг.) полевое исследование полиморфной популяции, состоящей из трех цветовых морф, путем мечения и повторного отлова. До сих пор куртамышская популяция (поселение) слепушонки рассматривалась как мономорфная, как модельный объект изучения динамики популяционной структуры (Евдокимов, 1997, 1999, 2003), без учета наличия трех цветовых морф.

Цель данного исследования – анализ окрасочного полиморфизма обыкновенной слепушонки с выявлением особенностей цветовых морф и их значимости в популяционном гомеостазе.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Исследования проводились в 1980–1999 гг. в различных районах Южного Урала и Зауралья. В работе использованы данные по 16 популяциям. Животных отлавливали посемейно модернизированной ловушкой конструкции Б.А. Голова (1954). В Куртамышском районе Курганской области отлов и мечение слепушонки осуществлялся в течение 1985–1999 гг. два раза в год (весной и осенью). Под наблюдением находились 24 семьи, помечено 745 зверьков, повторность поимок – от 2 до 13 раз. Куртамышская популяция – полиморфная, представлена тремя цветовыми морфами – черной, бурой и переходной.

Черная морфа – это животные с черным окрасом всего тела (меланисты), бурая – бурого окра-

са, переходная (или промежуточная) – животные с темной или черной (чепрачной) окраской спины и бурой окраской брюшной стороны, или с бурой окраской спины и темной (черноватой) окраской брюшной стороны.

При одноразовых неизбирательных отловах семей (с полным выловом всех членов семьи) после вскрытия животных по физиологическому состоянию генеративных органов устанавливали родительскую пару данной семьи. Потомство на ранней стадии роста определяли визуально, сеголеток определяли по развитию корней коренных зубов, а также по наличию соответствующего количества плацентарных пятен. В тех случаях, когда при самке-матке встречались два разных по цвету самца, участвовавших в размножении, или отсутствовал один из родителей, данные не использовались для анализа наследования окраски.

Традиционная методика мечения (путем отрезания первой фаланги пальцев) и повторного отлова слепушонки позволяет, не нарушая естественного состояния семьи (поселения), вести постоянные наблюдения за каждой семьей (родительская пара и члены семьи) в течение всего времени нахождения ее на площадке мечения. Семьи слепушонки живут годами на одной и той же территории (до 10 лет и более). Таким образом можно проследить естественную жизнь отдельных семей от начала (с формирования семейной пары) до конца существования, с естественной сменой поколений, заменой отцов или матерей другими самцами или самками, или полной сменой родительских пар. И даже мечение и повторный отлов в течение нескольких лет не дают 100%-ной гарантии на точность установления обоих родителей и их потомства. Как уже говорилось, при самке-матке может быть и два разных по цвету самца, участвовавших в размножении; не зафиксированные данные о точном времени смены того или иного родителя не включались в анализ.

В настоящей работе приводятся данные по наследованию окраски меха у слепушонки только по точно установленным родительским парам и их потомству в семьях из природных популяций и в семьях с мечеными животными из куртамышской популяции.

На основании многолетних наблюдений в Куртамышском районе за мечеными зверьками установлено, что слепушонка в природных условиях может жить до 4–6 лет и более в зависимости от года рождения (Евдокимов, 1997). Первая группа (группа сеголеток) после зимовки переходит во 2-ю (однолетки), после второй зимовки – в 3-ю (двухлетки), после третьей – в 4-ю (трехлетки), после четвертой – в 5-ю (четырёхлетки), после пятой – в 6-ю (пятiletки) и после шестой – в последнюю 7-ю (шестiletки). Взрослыми живот-

ными считаются слепушонки со второй возрастной группы.

Мигранты – это расселяющиеся слепушонки первых трех возрастных групп (при наблюдении за перемещениями меченых животных мигранты более старших возрастов не встречались). В состав мигрантов, кроме эмигрантов, входят: иммигранты – животные, приходящие в поселение с соседних территорий, которые остаются в поселении и участвуют в размножении; интермигранты – переходящие из одной семьи в другую, которые также становятся оседлыми и участвуют в размножении; трансмигранты – приходящие на время в поселение и уходящие из него (Евдокимов, 1999).

Многолетние стационарные наблюдения с использованием мечения позволили провести учет численности слепушонки трех цветовых морф не только по количеству животных в отловах (обычно при этом учитывается в основном оседлая часть населения), но и по общей (реальной) численности, включающей в себя различные группы мигрантов и погибших особей.

Так как отлов и мечение проводили весной и осенью, учет мигрантов и смертности особей старшего возраста осуществляли по следующему принципу: отсутствующих весной меченых животных 1, 2, 3-й возрастных групп считали мигрировавшими, а 4, 5, 6, 7-й – погибшими осенью прошлого года; отсутствующих осенью – мигрировавшими или погибшими весной этого года.

В результате многолетнего полевого эксперимента были получены количественные (реальные) показатели всех основных элементов популяционной структуры (численность, возрастной и половой состав, эмиграция, плодовитость и смертность, продолжительность жизни) исследуемых цветовых морф. Сравнительный анализ цветовых морф проводился на основе усредненного (среднегодового) процентного соотношения каждого элемента этих структур в сравнении с суммированным (взрослые особи + сеголетки + эмигранты + прочие мигранты + погибшие животные) процентным соотношением самих цветовых морф.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Соотношение цветовых морф слепушонки определяется генетическим наследованием. Многочисленные и многолетние одноразовые отловы семей слепушонки (более 300 семей) в уральских популяциях, с точным установлением родительских пар и их потомства, показали, что от черных (по окраске) родителей рождаются черные детеныши, от бурых – в основном бурые, от переходных – большая часть переходных и бурых; комбинации родительских пар и наследование окраски меха могут быть различными (см. табл. 1). В мо-

Таблица 1. Наследование слепушонкой окраски меха по данным одноразовых отловов в уральских популяциях (1980–1987 гг.)

Родители		Потомство					
		Черные		Бурые		Переходные	
Окраска самки	Окраска самца	<i>n</i>	%	<i>n</i>	%	<i>n</i>	%
Черная	Черная	123	100.0	–	–	–	–
»	Бурая	8	72.7	3	27.3	–	–
»	Переходная	24	92.3	–	–	2	7.7
Бурая	Бурая	1	1.2	77	93.9	4	4.9
»	Черная	21	33.9	33	53.2	8	12.9
»	Переходная	3	12.0	17	68.0	5	20.0
Переходная	»	10	14.7	24	35.3	34	50.0
»	Черная	17	43.6	–	–	22	56.4
»	Бурая	–	–	5	55.6	4	44.4
Всего		207	46.5 ± 3.5	159	35.7 ± 3.8	79	17.8 ± 4.3

Таблица 2. Наследование слепушонкой окраски меха по данным мечения животных в полиморфном куртамышском поселении (1985–1999 гг.)

Родители		Потомство					
		Черные		Бурые		Переходные	
Окраска самки	Окраска самца	<i>n</i>	%	<i>n</i>	%	<i>n</i>	%
Черная	Черная	185	100.0	–	–	–	–
»	Бурая	–	–	–	–	2	100.0
»	Переходная	16	61.5	–	–	10	38.5
Бурая	Бурая	–	–	49	92.5	4	7.5
»	Черная	37	35.9	49	47.6	17	16.5
»	Переходная	1	9.1	7	63.6	3	27.3
Переходная	»	4	17.4	13	56.5	6	26.1
»	Черная	13	62.0	4	19.0	4	19.0
»	Бурая	1	1.5	55	84.6	9	13.9
Всего		257	52.6	177	36.2	55	11.2

номорфных и полиморфных популяциях слепушонки соотношение детенышей слепушонки трех цветовых морф в среднем было таким: черная морфа – 46.5 ± 3.5%, бурая – 35.7 ± 3.8% и переходная – 17.8 ± 4.3% (табл. 1). Подобные данные были получены в 1985–1999 гг. в результате наблюдений за мечеными животными полиморфного куртамышского поселения: черная морфа – 52.6%, бурая – 36.2% и переходная – 11.2% (табл. 2). Соотношение этих же морф по общему составу населения слепушонки (см. табл. 3, 4) имело некоторые отличия: черная морфа – 47.7%, бурая – 34.1%, переходная – 18.2%.

Такое несоответствие связано, скорее, с неполным установлением отцовства, а соответст-

венно и потомства (установленных по отцу и матери – 489 детенышей, только по матери – 166). Наблюдается очень сходное соотношение цветовых морф слепушонки по суммированным данным (наследования окраски меха) слепушонки из уральских популяций (см. табл. 1) и куртамышской популяции (см. табл. 3). Этот факт является проявлением сбалансированности между внутри- и межпопуляционными уровнями.

Каждая цветовая морфа слепушонки имеет некоторые краниологические и морфофизиологические особенности (Евдокимов, 2001). Особая специфика цветовых морф слепушонки обнаружена при изучении энергетики тканевого окислительного обмена черной и бурой морф обычно-

Таблица 3. Хронографическая изменчивость окраски меха обыкновенной слепушонки куртамышского полиморфного поселения (по данным мечения), %

Морфа	Год наблюдений															Всего
	1985	1986	1987	1988	1989	1990	1991	1992	1993	1994	1995	1996	1997	1998	1999	
Черная	38.5	37.5	38.1	41.8	42.7	48.6	49.3	49.0	50.7	51.2	48.4	55.0	62.1	50.8	58.7	47.7
Бурая	44.8	40.8	41.3	40.3	39.8	34.7	34.4	34.3	35.9	27.4	32.3	28.8	18.5	21.2	22.4	34.1
Переходная	16.7	21.7	20.6	17.9	17.5	16.7	16.3	16.7	13.4	21.4	19.3	16.2	19.4	28.0	18.9	18.2
<i>n</i>	96	152	160	134	206	245	221	210	223	84	62	80	103	118	143	2237

Таблица 4. Суммарная численность элементов популяционной структуры трех цветовых морф слепушонки (куртамышское поселение, 1985–1999 гг.)

Морфа	Численность, шт.									
	Взрослые особи	Сеголетки	Эмигранты	Прочие мигранты *	Погибшие	Всего	Взрослые самки	Самки-сеголетки	Рожавшие самки	Приплод от самок
Черная	394	318	263	40	53	1068	137	147	52	297
Бурая	280	222	194	27	39	762	124	105	42	198
Переходная	158	115	101	11	22	407	62	37	32	160
Всего	832	655	558	78	114	2237	323	289	126	655

* Вместе взятые группы интермигрантов, иммигрантов и трансмигрантов.

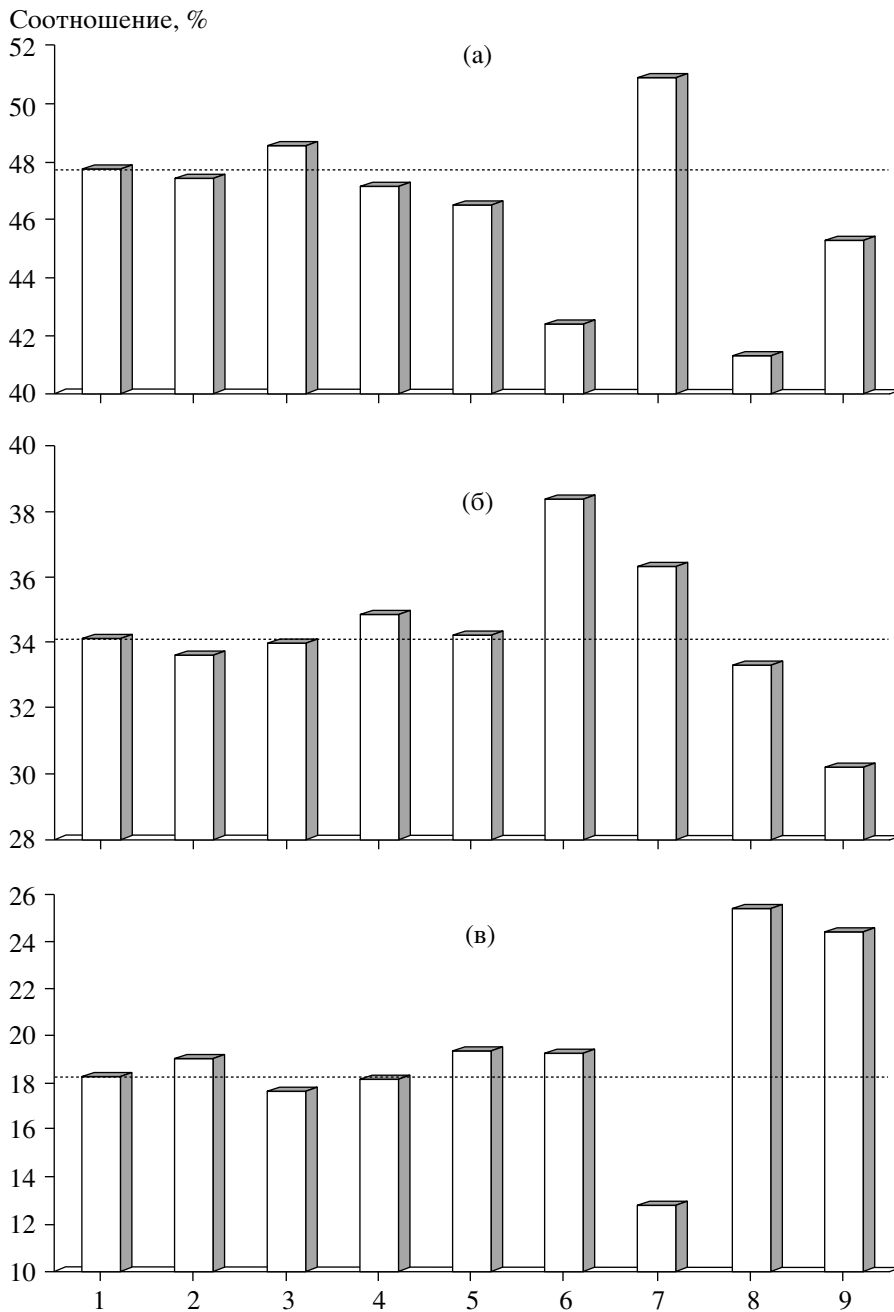
венной слепушонки (Большаков и др., 1982), окрасочного полиморфизма слепушонки и его связи со стресс-реактивностью (Мошкин и др., 1988; Большаков и др., 1989), изменчивости кортикостероидной функции в популяциях слепушонки (Мошкин и др., 1991).

Сезонные изменения генетической структуры полиморфных популяций отмечены давно (Гершензон, 1945, 1946; Тимофеев-Ресовский, Свиричев, 1966), но такие же изменения происходят и по годам (“хронографическая изменчивость” – Шварц, 1963). Н.В. Тимофеев-Ресовский (1964) по этому поводу писал: “Необходимой основой любой формы полиморфизма является длительное состояние динамического отборного равновесия между двумя или несколькими генотипами. Такое равновесие в свою очередь всегда основано на разном и конкурирующем давлении отбора трех существующих в популяциях мутантных форм одного и того же гена или хромосомы (гетерозигота и две разные гомозиготы); или же конкурентные и разнонаправленные давления отбора двух или нескольких разных генотипов (из общей гетерогенной массы индивидов популяции) в различных (в пространстве или во времени) микроусловиях, наличествующих в пределах территории, занятой популяцией” (цит. по Шварцу, 1980).

Наглядным примером такого “длительного состояния динамического отборного равновесия между генотипами” может служить куртамыш-

ская полиморфная популяция (см. табл. 3). Каждый год наблюдений характеризуется определенным соотношением цветовых морф. В среднем соотношение цветовых морф за 15 лет было представлено следующим образом: черная морфа – 47.7%, бурая – 34.1%, переходная – 18.2%. Доля черной морфы варьировала от 37.5 % до 62.1%, бурой – от 18.5% до 44.8% и переходной – от 13.4% до 28.0%.

Каждая цветовая морфа включает основные элементы популяционной структуры: взрослые и сеголетки, эмигранты и прочие мигранты (иммигранты, интермигранты и трансмигранты), отмирающие особи старших возрастных групп, которые в сумме составляют общую численность каждой морфы (табл. 4). Соотношение этих элементов более наглядно выглядит в сравнении с соотношением самих цветовых морф (черная морфа – 47.7%, бурая – 34.1%, переходная – 18.2%), которые на рисунке показаны пунктирными линиями. Относительно высокий процент взрослых особей отмечается у переходной морфы в отличие от таковых у бурой и черной морф. В свою очередь у черной морфы процент сеголеток самый высокий, а у переходной морфы – самый низкий. Для бурой морфы характерна относительно высокая доля эмигрантов, самый низкий процент – у черной морфы. Черная морфа выделяется и низким процентом погибших животных старших возрастных групп в отличие от



Соотношение элементов популяционной структуры трех цветных морф обыкновенной слепушонки (куртамышское поселение, 1985–1999 гг.).

а – черная морфа, б – бурая морфа, в – переходная морфа; 1 – цветная морфа, 2 – взрослые особи, 3 – сеголетки, 4 – эмигранты, 5 – погибшие особи старших возрастных групп, 6 – взрослые самки, 7 – самки-сеголетки, 8 – рожавшие самки, 9 – приплод.

смертности особей старших возрастов остальных двух морф, особенно у переходной морфы. Эти показатели свидетельствуют о более продолжительной жизни животных черной морфы.

Общеизвестно, что в быстро растущих популяциях значительную часть населения составляют молодые особи, в стабильных распределение возрастных групп более равномерное, а в популя-

циях с уменьшающейся численностью – больше старых особей. Следовательно, черную морфу можно причислить к быстро растущей, бурую – к стабильной, а переходную – к морфе с уменьшающейся численностью.

В табл. 4 для каждой цветовой морфы приводятся также данные по численности взрослых самок и самок-сеголеток, рожавших самок и при-

Таблица 5. Наследование слепушонкой куртамышской популяции окраски меха при разных типах скрещивания (по данным табл. 2)

Окраска самки	Окраска потомства				Окраска самца	Окраска потомства			
	Черные	Бурые	Переходные	<i>n</i>		Черные	Бурые	Переходные	<i>n</i>
Черная	94.4	–	5.6	213	Черная	76.1	17.1	6.8	309
Бурая	22.7	62.9	14.4	167	Бурая	0.8	86.7	12.5	120
Переходная	16.5	66.1	17.4	109	Переходная	35.0	33.3	31.7	60

плода от них. Доля самок по отношению ко всему оседлому населению (в табл. 4 – взрослые и сеголетки) слепушонки куртамышского поселения составляла в среднем 41.1% (от 1487 особей), при этом самая высокая доля самок у бурой морфы – 45.6% (от 502), самая низкая у переходной – 36.3% (от 273), промежуточная у черной – 39.9% (от 712). Отличаются морфы и по соотношению взрослых самок и самок-сеголеток (см. рисунок). Самый высокий процент взрослых самок (по отношению к самой морфе) отмечается у бурой морфы, самый низкий – у черной, у переходной морфы этот показатель ближе к показателю бурой морфы. Самый высокий процент самок-сеголеток у черной морфы, самый низкий – у переходной, бурая морфа по этому показателю ближе к черной морфе.

У переходной морфы, несмотря на незначительную долю самок, количество рожающих самок по отношению к самкам своей морфы самое высокое – 32.3% (32 рожающие самки из 99 оседлых), что почти в два раза больше (см. табл. 4), чем у черной и бурой морфы, – 18.3% (52 из 284 и 42 из 229). Самый высокий процент рожающих самок по отношению к самой морфе также у переходной морфы, самый низкий – у черной, у бурой – промежуточный (см. рисунок).

Отличаются самки трех цветовых морф и по вкладу в общий прирост населения слепушонки, т.е. по общему количеству детенышей, принесенных за исследованный период (см. табл. 4). Показатель относительного приплода у переходной морфы значительно выше, чем у черной и бурой (см. рисунок). Различаются цветовые морфы и по средней величине приплода: у черных самок он составил 5.7 (297 детенышей от 52 самок), у бурых – 4.7 (198 : 42), у переходных – 5.0 (160 : 32).

В табл. 4 приведены данные численности сеголеток и приплода от самок трех цветовых морф. Общее число сеголеток (655) и общий приплод (655) по количеству совпадают, но соотношения приплода от самок трех цветовых морф и сеголеток разных цветовых морф качественно отличаются. Общее количество сеголеток черной морфы составляло 318 особей, бурой – 222 и переходной – 115; от черных самок приплод составил 297 (приплод меньше действительного числа сеголе-

ток на 21), от бурых – 198 (меньше на 24), а от переходных – 160 (приплод больше на 45).

Объяснить это можно на основании данных табл. 2 и 5 по наследованию слепушонкой окраски меха в куртамышской популяции. При скрещивании самок черной морфы с самцами своей и других морф в потомстве появляется в среднем 94.4% (201 из 213) особей черной морфы, от самок бурой морфы – 62.9% (105 из 167) особей бурой морфы, от самок переходной морфы – 17.4% (19 из 109) особей переходной морфы (см. табл. 5). Таким образом, самки черной морфы приносят в среднем еще 5.6% переходной морфы, бурой – 22.7% черной и 14.4% переходной, а самки переходной – 16.5% черной и 66.1% бурой (см. табл. 5, левая часть).

От скрещивания самцов с самками своей и других морф наследование окраски приобретает несколько иной характер (см. табл. 5, правая часть): при самцах черной морфы снижается процент особей черной морфы (76.1%), но в потомстве появляются еще и особи бурой морфы (17.1%); при самцах бурой морфы значительно повышается потомство бурой морфы (86.7%) за счет понижения доли черной морфы (0.8%); при самцах переходной морфы также значительно увеличивается потомство переходной (31.7%) и черной (35.0%) морф за счет снижения потомства бурой морфы (33.3%).

Таким образом, разность между количеством сеголеток разных цветовых морф и приплодом от самок этих морф свидетельствует о том, что самки каждой цветовой морфы (при определенных комбинациях скрещивания) поставляют в популяцию, кроме особей своей морфы, животных и двух других морф. Так, в 1985 г. было отловлено и помечено 27 сеголеток, которые составили общий приплод от самок соответствующих морф. Сеголеток черной морфы было 11, а приплод от них составил только 5 (меньше на 6); сеголеток бурой морфы было 12, а приплод – 8 (меньше на 4); сеголеток переходной морфы было только 4, а приплод составил 14 детенышей (больше на 10). Действительно, в этом году приплод от самок переходной морфы состоял из 4 детенышей переходной окраски, из 6 – черной и 4 – бурой. В 1986 г. было отловлено 58 сеголеток: 15 черной морфы,

Таблица 6. Соотношение сеголеток трех цветовых морф и приплода от самок соответствующих морф (по данным мечения в куртамышском поселении, 1985–1999 гг.)

Численность	Год наблюдений															
	'85	'86	'87	'88	'89	'90	'91	'92	'93	'94	'95	'96	'97	'98	'99	Всего
Всех сеголеток	27	58	46	36	83	80	44	82	33	5	19	29	41	43	29	655
черных	11	15	18	20	36	42	24	42	16	3	9	20	25	22	15	318
бурых	12	28	22	10	31	25	14	32	9	1	7	5	8	9	9	222
переходных	4	15	6	6	16	13	6	8	8	1	3	4	8	12	5	115
Общего приплода	27	58	46	36	83	80	44	82	33	5	19	29	41	43	29	655
от черных самок	5	15	14	15	36	35	21	38	12	4	12	22	32	27	9	297
бурых	8	16	4	14	24	20	15	32	21	1	7	6	3	11	16	198
переходных	14	27	28	7	23	25	8	12	–	–	–	1	6	5	4	160
Получено	+10	+12	+22	+5	+7	+12	+3	+4	+12	+1	+3	+3	+7	+7	+7	+115
черной морфой	+6		+4	+5		+7	+3	+4	+4						+6	+39
бурой	+4	+12	+18		+7	+5							+5			+51
переходной									+8	+1	+3	+3	+2	+7	+1	+25
Отдано	–10	–12	–22	–5	–7	–12	–3	–4	–12	–1	–3	–3	–7	–7	–7	–115
черными самками										–1	–3	–2	–7	–5		–18
бурыми				–4			–1		–12			–1		–2	–7	–27
переходными	–10	–12	–22	–1	–7	–12	–2	–4								–70

28 бурой и 15 переходной, а приплод от самок был представлен таким образом: от черных самок 15 сеголеток черной окраски, от бурых – 16 (меньше на 12), от переходных 27 (больше на 12). В этом году прирост слепушонки бурой морфы осуществлялся также за счет самок переходной морфы.

В табл. 6 приведены годовые данные по пополнению количественного состава той или иной морфы и за счет самок каких цветовых морф это осуществлялось. За 15-летний период наблюдения за мечеными животными черная морфа получила 24 особи от самок переходной морфы, 15 – от самок бурой (всего 39); бурая морфа – 46 особей от самок переходной морфы, 5 – от самок черной (всего 51); переходная морфа – 12 особей от самок бурой морфы и 13 – от самок черной (всего 25). В то же время самки этих морф поставили в популяцию, кроме особей своей морфы, животных и других морф: черные – 13 переходных и 5 бурых (всего 18), бурые – 15 черных и 12 переходных (всего 27), переходные – 24 черных и 46 бурых (всего 70). Разность между полученным и отданным по морфам была представлена следующим образом: +21 – черная морфа, +24 – бурая, –45 – переходная.

Самки переходной морфы пополняли численность черной и бурой морф с 1985 по 1992 гг. – за счет этого она увеличилась на 24 и 46 особей соответственно. С 1993 по 1996 гг. включительно самки переходной морфы не участвовали в раз-

множении, и ее численность в это время поддерживалась в основном за счет приплода от самок бурой (9 детенышей) и черной (6 детенышей) морф. В последующие годы (1997–1999) переходная морфа пополнялась детенышами от самок черной и бурой морф (9 и 1 соответственно).

Таким образом, в течение 8 лет (1985–1992 гг.) самки переходной морфы способствовали подъему численности и в некоторой степени доминированию черной или бурой морф, пока не исчерпали свои возможности. В 1993 г. доля этой морфы была самая низкая 13,4% (см. табл. 3), на три года прекратилось размножение (см. табл. 6). В течение 1993–1999 гг. происходило восстановление численности переходной морфы за счет приплода от самок черной (15 сеголеток) и бурой (10) морф. На мой взгляд, переходная морфа – это резерв популяции, который способствует подъему численности популяции и сохранению равновесного состояния доминирующих морфотипов в фазы подъема и пика численности. Возможно, переходная морфа является и сдерживающим фактором неконтролируемого роста популяции. Прекращение размножения самок переходной морфы вызывает снижение численности доминирующих морф и восстановление соответствующей доли переходной морфы за счет снижения в приплодах самок черной и бурой морф детенышей собственной морфы и появления большего количества особей переходной морфы; происходит это при

уменьшении численности популяции в фазах снижения и минимума.

Анализ популяционной структуры цветковых морф слепушонки показал, что каждая из них имеет свои особенности, что в значительной мере повышает гетерогенность популяции. Тактика поддержания в сбалансированной форме цветковых морф носит не случайный характер и играет определенную роль в динамике численности и популяционной структуры.

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (гранты № 04-04-48352, 04-04-96100 р2004урал).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Большаков В.Н., Мазина Н.К., Евдокимов Н.Г.* Особенности интерьерных показателей и энергетики тканевого окислительного обмена у черной и бурой морф слепушонки обыкновенной // Докл. АН СССР. 1982. Т. 263. № 1. С. 244–246.
- Большаков В.Н., Евдокимов Н.Г., Мошкин М.П., Позмогова В.П.* Окрасочный полиморфизм и его связь со стресс-реактивностью у обыкновенной слепушонки (*Ellobius talpinus* Pallas) // Докл. АН СССР. 1989. Т. 308. № 2. С. 500–502.
- Гершензон С.М.* Сезонные изменения частоты встречаемости черных хомяков // Докл. АН СССР. 1945. Т. 48. № 9. С. 709–712.
- Гершензон С.М.* Роль естественного отбора в распространении и динамике меланизма у хомяков (*Cricetus cricetus*) // Журн. общ. биол. 1946. Т. 7. № 2. С. 97–130.
- Голов Б.А.* Ловушка-живоловка на слепушонку // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1954. Т. 59. Вып. 5. С. 95–96.
- Евдокимов Н.Г.* Динамика популяционной структуры обыкновенной слепушонки (*Ellobius talpinus* Pall.) // Экология. 1997. № 2. С. 108–114.
- Евдокимов Н.Г.* Анализ расселения в популяциях обыкновенной слепушонки // Экология. 1999. № 5. С. 352–357.
- Евдокимов Н.Г.* Популяционная экология обыкновенной слепушонки. Екатеринбург: Изд-во “Екатеринбург”, 2001. 144 с.
- Евдокимов Н.Г.* Колебания численности и популяционной структуры обыкновенной слепушонки (первичный анализ) // Экология. 2003. № 3. С. 234–242.
- Евдокимов Н.Г., Позмогова В.П.* Горные и равнинные популяции обыкновенной слепушонки (Южный Урал и Зауралье) // Экология млекопитающих Уральских гор: Сб. науч. трудов. Екатеринбург: УрО РАН, 1992. С. 100–119.
- Кириков С.В.* Птицы и млекопитающие в условиях ландшафтов южной оконечности Урала. М.: Изд-во АН СССР, 1952. 411 с.
- Мошкин М.П., Евдокимов Н.Г., Позмогова В.П.* Стресс-реактивность окрасочных фенотипов обыкновенной слепушонки // Экология популяций: Тез. докл. Всесоюз. совещ. (4–6 окт. 1988 г., Новосибирск). М., 1988. Ч. 1. С. 130–132.
- Мошкин М.П., Евдокимов Н.Г., Мирошниченко В.Н., Позмогова В.П.* Изменчивость кортикостероидной функции в популяциях обыкновенной слепушонки (*Ellobius talpinus*) // Усп. соврем. биол. 1991. Т. 111. Вып. 1. С. 95–100.
- Тимофеев-Ресовский Н.В.* О полиморфизме // Вопросы внутривидовой изменчивости наземных позвоночных животных и микроэволюция: Тез. докл. Свердловск, 1964. С. 134–135.
- Тимофеев-Ресовский Н.В., Свирежев Ю.М.* Об адаптивном полиморфизме в популяциях *Adalia bipunctata* // Проблемы кибернетики. М., 1966. Вып. 16. С. 137–146.
- Шварц С.С.* Внутривидовая изменчивость млекопитающих и методы ее изучения // Зоол. журн. 1963. Т. 42. Вып. 3. С. 417–433.
- Шварц С.С.* Экологические закономерности эволюции. М.: Наука, 1980. 278 с.
- Ford E.* Polymorphism and taxonomy // The new systematics. Oxford: Clarendon Press, 1940. P. 493–513.