

УДК 591.134+591.16+599.323.43

ПОСТНАТАЛЬНЫЙ РОСТ И РАЗВИТИЕ ОБЫКНОВЕННОЙ СЛЕПУШОНКИ В ПРИРОДНЫХ ПОПУЛЯЦИЯХ СЕВЕРО-ЗАПАДНОЙ ЧАСТИ АРЕАЛА

© 2013 г. Н. Г. Евдокимов

Институт экологии растений и животных УрО РАН

620144 Екатеринбург, ул. 8 Марта, 202

e-mail: nick@ipae.uran.ru

Поступила в редакцию 18.06.2012 г.

На основе многолетних исследований (1975–1999 гг.) и обширного полевого материала (коллекционные сборы и наблюдения за мечеными животными) проведен анализ роста и развития обыкновенной слепушонки (*Ellobius talpinus* Pall., 1770). Приводятся данные по постнатальному развитию слепушонки, продолжительности жизни отдельных возрастных групп. Показаны динамика роста и продолжительность жизни оседлой и мигрирующей частей населения. Выявлено наличие медленно и быстро растущих групп животных, связанное с динамикой численности. Установлены сроки полового созревания слепушонки в зависимости от времени рождения. Стабильное функционирование репродуктивной системы обыкновенной слепушонки (в условиях жизни под землей) определяется наличием сезонных генераций.

Ключевые слова: обыкновенная слепушонка, постнатальный рост, развитие, оседлые, мигранты, продолжительность жизни, половая зрелость, сезонная генерация, репродуктивная активность, скорость роста, динамика численности.

DOI: 10.7868/S0367059713040057

Обыкновенная слепушонка относится к особой жизненной форме — подземным грызунам и населяет, как правило, семиаридные и аридные области — степи и пустыни (Формозов, 1956), но встречается и в лесостепной зоне России, в частности в Уральском регионе (Кириков, 1952; Евдокимов, Позмогова, 1992). Литературные данные по росту и развитию слепушонки относятся к начальному периоду постнатального развития животных в виварных условиях (Лейп-Соколова, 1928; Зубко, Остряков, 1961; Летицкая, 1984). Дальнейшие наблюдения за постнатальным развитием слепушонок в виварных условиях могут не соответствовать росту и развитию животных в естественных условиях.

Цель данной работы — на основе анализа морфофизиологических показателей обыкновенной слепушонки (различных возрастных групп) и систематических наблюдений за мечеными животными дать некоторое представление о постнатальном росте и развитии особей данного вида в природных популяциях.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

В течение ряда лет (1974–1976, 1980–1997 гг.) проводились исследования экологии обыкновен-

ной слепушонки на основе посемейных выловов: одноразовых — с отловом зверьков для коллекции и многократных — методом мечения с повторными отловами. Отлавливали слепушонку в основном в Уральском регионе модернизированной ловушкой конструкции Б.А. Голова (1954).

Для размерной характеристики различных половозрастных групп слепушонки использовались следующие морфофизиологические показатели: кондиллобазальная длина черепа (КДЧ), относительная длина черепа или индекс длины черепа (ИДЧ), скуловая ширина черепа (СПШ), длина верхнего левого ряда зубов (ВРЗ), длина корней зуба M_1 (ДКЗ), длина тела (ДТ), масса тела (МТ), сердца (МС), левой почки (Мпоч), печени (Мпеч), левого семенника (Мсем). Хорошим показателем служит упитанность — отношение массы тела к длине тела (Уп): суммируя небольшие различия по массе тела и его длине, этот показатель реально отражает физиологическое состояние особей.

Анализ роста и развития слепушонки базировался на морфофизиологических показателях животных из многолетних коллекционных сборов (26 выборок, более 1500 особей) и весе тела меченых животных. Исследования посредством

мечения населения проводились в Челябинской и Курганской областях.

В 1981–1983 гг. наблюдения за мечеными животными вели в Кунашакском районе Челябинской области (мономорфное поселение, представлено одной черной морфой). В 1981 г. отлов, мечение и повторный отлов проводили четыре раза (апрель, июнь, август, октябрь), в 1982 г. — также четыре (апрель, май, август, октябрь), в 1983 г. — три (апрель, июнь, сентябрь). Наблюдались 10 семей, помечено 280 животных, повторность поимки каждой особи от 2 до 10 раз.

В Куртамышском районе Курганской области (куртамышское поселение) отлов и мечение проводили два раза в год (в апреле или мае и в августе или сентябре) в течение 1985–1998 гг. Наблюдались 24 семьи, помечено 678 зверьков, повторность поимок от 2 до 13 раз. Куртамышское поселение слепушонки — полиморфное, представлено тремя цветовыми морфами — черной, бурой и переходной.

При обработке коллекционного материала применяли обычные зоологические методики. Промеры черепов и зубов производили при помощи штангенциркуля и бинокуляра МБС-2 с окуляр-микрометром. Весь коллекционный материал в виде черепов и шкурки хранится в Зоологическом музее Института экологии растений и животных УрО РАН, все показатели каждой особи занесены в компьютерную базу данных музея.

Возраст слепушонки определяли как по наблюдениям за мечеными животными, так и по развитию корней нижнего правого первого коренного зуба (Евдокимов, 1997а). Слепушонка в исследованных поселениях (популяциях) может жить до четырех, пяти и шести с лишним лет в зависимости от года рождения и имеет соответствующую возрастную структуру: 1-я группа — сеголетки, 2-я группа — однолетки, 3-я — двухлетки, 4-я — трехлетки, 5-я — четырехлетки, 6-я — пятилетки и 7-я — шестилетки. Взрослыми животные считаются после первой зимовки, т.е. со 2-й возрастной группы (Евдокимов, 1997б).

В работе с мечеными животными использовалась традиционная методика мечения животных отрезанием ногтевой фаланги пальцев, позволяющая вести постоянные наблюдения за каждым членом семей, составляющих поселение в целом. Систематическое мечение и повторный отлов дают реальное представление о составе населения каждой семьи (поселения) и позволяют выделять его составляющие: сеголеток и взрослых, оседлых и мигрантов. Мигранты (эмигранты, иммигранты) — это часть животных первых трех возрастных групп. Мечение дает возможность проследить дальнейшую жизнь мигрантов, оставшихся в поселении (продолжительность жизни, плодовитость).

Датой миграции молодых животных в кунашакском поселении считали следующий месяц после месяца их последнего отлова (для эмигрантов) и месяц первого отлова (для иммигрантов). В куртамышском поселении отсутствующие весной меченые животные младшего возраста считались эмигрировавшими осенью прошлого года, а отсутствовавшие осенью — весной этого же года. Появившиеся в той или иной семье весной или осенью новые (не меченые) особи считались иммигрантами со времени их отлова. Оседлые — особи, родившиеся в семьях данного поселения и проживающие в ней до старости. Погибшими естественной смертью считаются особи старших (4–7) возрастных групп. В каждом поселении в течение сезона размножения может быть до трех генераций сеголеток: первая — ранневесенняя, вторая — весенняя и третья — летняя.

Выделение отдельных групп сеголеток слепушонки с различной скоростью роста основывалось на методике, разработанной С.С. Шварцем с соавт. (1968). Для этого использовались коллекционные сборы из кунашакской популяции (1975–1976, 1980–1981, 1983, 1985, 1987 гг.). Сезонную и хронографическую изменчивость массы тела слепушонки, скорость роста (по приросту массы тела) анализировали по наблюдениям за мечеными животными куртамышской популяции в течение 1985–1994 гг.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Как уже отмечалось, литературные данные по росту и развитию слепушонки относятся к начальным стадиям жизни животных (Лейн-Соколова, 1928; Зубко, Остряков, 1961; Летицкая, 1984). В отличие от наземных мелких грызунов (полевок), детеныши которых открывают глаза в возрасте 8–14 дней, слепушонки прозревают по одним данным (Летицкая, 1984) на 21–23-й день, по другим (Лейн-Соколова, 1928) — на 27–28-й день, что свидетельствует о замедленных темпах их развития в гнездовой период.

Начало самостоятельного питания и первые попытки рытья земли у сеголеток в виварных условиях приходятся на 20–25-й день, в природных популяциях (Челябинская область) первые попадавшие в апреле в живоловки зверьки, начавшие самостоятельно рыть ходы и добывать корм, имели массу тела от 26.3 до 28.5 г, длину тела — 90–93 мм и возраст в соответствии с данными по росту детенышей в виварных условиях (табл. 1) — чуть больше месяца. На основании имеющегося полевого материала мы попытались провести анализ дальнейшего роста слепушонки в природных условиях.

В табл. 2 приведены данные по росту и развитию самцов сеголеток слепушонки с апреля по

Таблица 1. Сроки формирования экстерьерных признаков у обыкновенной слепушонки (Летицкая, 1984)

Признаки	Дни	Масса тела, г	Длина тела, мм
Появление шерсти на спинной стороне	1	—	—
Появление борозды на веках	1	3	35
Появление шерсти на брюшной стороне	5	6	45
Разъединение пальцев на передних конечностях	7–12	—	—
Формирование коготков на задних конечностях	9–11	10	50
Формирование коготков на передних конечностях	9–16	12	60
Открывание слуховых проходов	10–12	—	—
Прорезывание нижних резцов	10–12	—	—
Прорезывание верхних резцов	12–14	—	—
Разъединение пальцев на задних конечностях	15–20	—	—
Прозревание	21–23	—	—
Начало самостоятельного питания	20–21	14	70
Первые попытки рытья	23–25	19	80
Начало первой возрастной линьки	32–35	27.5	87.5
Количество животных		13	13

октябрь (по усредненным данным кунашакской популяции за несколько лет). С апреля по август происходит постепенное увеличение массы и длины тела, общих размеров черепа, массы сердца. Осенью (сентябрь—октябрь) эти показатели снижаются (за исключением массы сердца). Показатели массы почки и печени слабее коррелируют с ростом животных и подвержены, по-видимому, сезонной изменчивости. Снижение показателей упитанности и скуловой ширины черепа слепушонок в октябре по сравнению с августом связано с осенней эмиграцией более крупных самцов-сеголеток.

Для некоторых видов полевок (в частности для рода *Clethrionomys*) характерно развитие корней зубов в зависимости от возраста. Обыкновенная слепушонка также относится к корнезубым грызунам, что позволило по разработанной методике (Евдокимов, 1997а) провести разделение отловленных (коллекционных) животных на возрастные группы. Слепушонка характеризуется относительно равномерным ростом корней коренных зубов в весенне-осенний период, что можно проследить на примере сеголеток первой генерации (см. табл. 2). Поздней осенью (при подготовке к зимовке) рост и развитие слепушонки тормозятся, а соответственно замедляется и рост корней, а во время зимнего периода рост корней зубов прекращается.

По данным некоторых авторов (Летицкая, 1984; Зубко, Остряков, 1961; и др.), сеголетки слепушонки в возрасте 2–3 мес. достигают размеров взрослых животных. Эти данные касаются обыкновенной слепушонки, обитающей на южной границе ареала, где особи, ведущие активный об-

раз жизни круглый год, старше двух лет (3-я возрастная группа) не встречаются. Сравнительный анализ размеров сеголеток и взрослых животных, отловленных в августе—сентябре на Южном Урале и в Зауралье (табл. 3), показал, что сеголетки даже 5–6-месячного возраста (1-я возрастная группа) достоверно отличаются по отдельным показателям (кондилобазальная длина черепа, скуловая ширина черепа, длина корней M_1 , длина тела, масса сердца) от животных следующей (2-й) возрастной группы. Различия еще более увеличиваются в сравнении со старшими группами (например, 4-й) — достоверные различия между этими двумя группами отмечаются по 10 показателям из 11. После достижения взрослого состояния (2-я группа) слепушонка продолжает расти, достигая максимума в трех-пятилетнем возрасте. Достоверные различия по всем приведенным показателям (кроме длины корней M_1) между 2-й и 3-й, 3-й и 4-й, 4-й и 5-й группами отсутствуют. Некоторая тенденция снижения размеров черепа, длины и массы тела слепушонки в 5-й возрастной группе по сравнению с 4-й связана с естественной гибелью особей старшего возраста.

Приведенные выше данные по морфофизиологическим показателям относятся к оседлым животным, так как при одноразовых отловах улов бывает представлен в основном оседлыми особями. Многолетние стационарные наблюдения с использованием мечения позволяют провести учет численности (и вес тела каждой особи) не только оседлой, но и мигрирующей части населения. Так, в куртамышском поселении в период

Таблица 2. Сезонная динамика морфофизиологических показателей ($M \pm m$) самцов сеголеток (первая генерация) обыкновенной слепушонки кунашакской популяции

Показатели	Время отлова (месяц)							$P_{IV-VIII}$	$P_{VIII-IX}$	P_{VIII-X}
	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X			
КДЧ	25.27 ± 0.22	25.43 ± 0.36	26.32 ± 0.12	26.69 ± 0.17	26.87 ± 0.12	26.77 ± 0.11	26.74 ± 0.12	<0.05	—	—
ИДЧ	0.249 ± 0.002	0.248 ± 0.001	0.243 ± 0.002	0.240 ± 0.001	0.241 ± 0.001	0.242 ± 0.001	0.244 ± 0.001	<0.05	—	0.05
ДКЗ	0.036 ± 0.005	0.074 ± 0.008	0.236 ± 0.011	0.347 ± 0.009	0.414 ± 0.006	0.520 ± 0.009	0.645 ± 0.018	<0.05	0.001	<0.05
СШЧ	18.48 ± 0.16	19.31 ± 0.18	20.28 ± 0.13	20.32 ± 0.12	21.15 ± 0.10	20.51 ± 0.15	20.40 ± 0.12	<0.05	0.001	<0.05
ДТ	101.33 ± 1.65	102.40 ± 2.24	108.20 ± 0.73	111.30 ± 0.95	111.70 ± 0.80	110.70 ± 0.97	109.71 ± 0.83	<0.05	—	—
МТ	36.08 ± 1.73	38.61 ± 1.98	41.57 ± 0.47	43.30 ± 0.82	46.07 ± 1.15	45.30 ± 1.23	43.32 ± 0.97	<0.05	—	—
Уп	0.356 ± 0.009	0.377 ± 0.005	0.384 ± 0.008	0.389 ± 0.007	0.412 ± 0.004	0.409 ± 0.007	0.395 ± 0.006	<0.05	—	<0.05
МС	0.165 ± 0.007	0.169 ± 0.011	0.182 ± 0.006	0.206 ± 0.006	0.229 ± 0.007	0.232 ± 0.006	0.234 ± 0.005	<0.05	—	—
Мпоч	0.211 ± 0.012	0.221 ± 0.021	0.203 ± 0.007	0.212 ± 0.005	0.236 ± 0.009	0.245 ± 0.010	0.230 ± 0.011	—	—	—
Мпеч	2.827 ± 0.197	3.035 ± 0.308	2.516 ± 0.168	3.295 ± 0.161	3.957 ± 0.193	3.251 ± 0.162	3.873 ± 0.140	<0.05	<0.01	—
Мсем	0.027 ± 0.002	0.030 ± 0.002	0.029 ± 0.001	0.021 ± 0.001	0.017 ± 0.001	0.012 ± 0.001	0.011 ± 0.001	<0.05	0.001	<0.05
<i>n</i>	8	20	8	15	49	16	12			

1986–1997 гг. мигранты составляли в разные годы 16.1–40.5%, в среднем 29.2% (549 мигрантов).

У оседлых самок и самок-мигрантов динамика роста (массы тела) по возрастным группам и сезонам года синхронная (рис. 1). Масса тела самок мигрантов в первые годы (2-я и 3-я группы) незначительно превышает массу тела оседлых, в старших возрастных группах она значительно ниже. Отличаются самки мигрантов и продолжительностью жизни — она короче на полгода.

В динамике роста самцов оседлых и мигрантов синхронность отмечается только в первых двух возрастных группах, а в дальнейшем наблюдается своеобразная динамика массы тела, обусловленная миграцией слепушонки. Масса тела самцов мигрантов в большинстве случаев значительно выше, чем у оседлых самцов, за исключением осеннего периода 1-й группы и весеннего периода 3-й и 5-й групп. Продолжительность жизни самцов мигрантов короче жизни оседлых самцов на целый год (см. рис. 1).

Различия в динамике роста и продолжительности жизни между мигрантами и оседлыми объясняются быстрым ростом и развитием мигрантов, что подтверждает и более быстрое нарастание массы тела мигрантов (особенно самцов) к однолетнему возрасту (см. рис. 1). Скорость роста в начальный период жизни животного может сказываться на его росте и развитии в течение всей жизни (Шварц и др., 1968). Самки-мигранты куртамышского поселения отличаются более низким уровнем плодовитости по всем возрастным группам, а средняя величина приплода (на одну самку) для мигрантов составляет 4.45 детеныша ($n = 58$ самок), для оседлых — 6.04 ($n = 54$).

На основании многолетних наблюдений за семьями с мечеными животными в куртамышском поселении установлено, что продолжительность жизни слепушонки находится в зависимости от года рождения или фазы численности (Евдокимов, 1997б). Так, слепушонки 1985 г. рождения (2) дожили до весны 1989 г. (четыре года жизни) и вымерли раньше предыдущей группы 1984 г. рожде-

Таблица 3. Возрастная динамика морфофизиологических показателей самцов слепушонки (уральские популяции, август–сентябрь)

Показатели	Возрастная группа									
	P_{1-4}	1-я	P_{1-2}	2-я	P_{2-3}	3-я	P_{3-4}	4-я	P_{4-5}	5-я
		$M \pm m$		$M \pm m$		$M \pm m$		$M \pm m$		$M \pm m$
КДЧ	0.001	26.44 ± 0.08	0.001	26.88 ± 0.10	—	27.07 ± 0.09	—	27.16 ± 0.06	—	26.96 ± 0.18
ИДЧ	—	0.242 ± 0.001	—	0.241 ± 0.001	—	0.240 ± 0.001	—	0.240 ± 0.001	—	0.240 ± 0.001
СШЧ	0.001	20.31 ± 0.09	0.02	20.70 ± 0.14	—	20.85 ± 0.09	—	20.94 ± 0.06	—	20.79 ± 0.04
ДКЗ	0.001	0.48 ± 0.01	0.001	1.29 ± 0.01	0.001	2.03 ± 0.01	0.001	2.55 ± 0.01	0.001	3.05 ± 0.04
ДТ	0.001	109.22 ± 0.56	0.02	111.46 ± 0.77	—	112.57 ± 0.49	—	113.32 ± 0.68	—	112.40 ± 1.24
МТ	0.01	43.52 ± 0.69	—	46.10 ± 1.02	—	47.17 ± 0.58	—	47.49 ± 1.06	—	45.61 ± 1.32
Уп	0.001	0.398 ± 0.002	—	0.414 ± 0.003	—	0.419 ± 0.003	—	0.419 ± 0.003	0.05	0.406 ± 0.005
МС	0.001	0.231 ± 0.004	0.001	0.253 ± 0.004	—	0.260 ± 0.004	—	0.263 ± 0.005	—	0.260 ± 0.007
Мпоч	0.001	0.218 ± 0.007	—	0.228 ± 0.004	—	0.235 ± 0.009	—	0.252 ± 0.007	—	0.253 ± 0.005
Мпеч	0.05	3.114 ± 0.125	—	3.519 ± 0.199	—	3.423 ± 0.106	—	3.490 ± 0.117	—	3.592 ± 0.047
Мсем	0.05	0.013 ± 0.002	—	0.015 ± 0.002	—	0.018 ± 0.001	—	0.019 ± 0.002	—	0.019 ± 0.001
<i>n</i>		312		59		66		51		10

ния (1), 1986 г. (3) — до осени 1991 г. (пять с лишним лет), 1987 г. (4) — до осени 1993 г. (шесть с лишним лет). В следующие три года наблюдались та же закономерности: животные 1988 г. рождения (5) прожили четыре с половиной года, вымерли раньше предыдущей группы 1987 г. рождения (4), 1989 г. рождения (6) — дожили до осени 1995 г. (шесть с лишним лет) и 1990 г. рождения (7) — также шесть с лишним лет (рис. 2).

Анализ коллекционного материала (по морфофизиологическим показателям) за ряд лет (1975–1987 гг.) из кунашакской популяции выявил хронографическую изменчивость показателя относительной длины черепа (ИДЧ) сеголеток слепушонки. Этот показатель (в пределах 0.234–0.249) свидетельствовал о разной скорости роста, наличии медленно и быстро растущих животных (Шварц и др., 1968). Годовые выборки по показателю ИДЧ были разделены на три группы животных с разной скоростью роста: 1-я (0.249–0.244) — медленная скорость, 2-я (0.243–0.239) — замедленная, 3-я (0.238–0.234) — быстрая (табл. 4). По всем краниологическим показателям между медленно и быстро растущими сеголетками отмечаются достоверные и близкие к ним различия. Достоверные различия наблюдаются и по таким морфофизиологическим показателям, как масса сердца, почки, печени и семенника. Показатели животных промежуточной второй группы (замедленного роста) действительно являются промежуточными между показателями первой и третьей групп.

Показатель упитанности (отношение массы тела к длине тела) вполне соответствует физиологическому состоянию особей. Более упитанными являются сеголетки из группы медленного роста (0.409 ± 0.003) по сравнению с таковыми из группы быстрого роста (0.368 ± 0.005). Выше у них и показатели массы внутренних органов, за исключением массы семенника.

Сравнение морфометрических данных за разные по динамике численности годы, на которые приходились животные с медленным и быстрым ростом, показало, что в годы, когда животные росли быстро, популяция слепушонки находилась на фазе спада численности (1976, 1985); в годы, когда они росли медленно, — на фазе подъема численности (1980, 1983); в годы, когда наблюдался замедленный рост, — на стадии снижения численности (1975, 1981).

Для подтверждения взаимосвязи скорости роста с динамикой численности были проанализированы данные по изменениям весенней и осенней массы тела меченых самцов-сеголеток куртамышского поселения за 1985–1994 гг. Установлено, что в годы спада численности (1985, 1988, 1991, 1993, 1994) весной масса тела животных составляла в среднем 36.60, 31.77, 38.20, 36.45, 26.80 г соответственно (средняя масса тела за 5 лет — 33.97 г); осенью — 43.87, 42.53, 40.77, 40.23, 36.20 г соответственно (средняя масса — 40.72 г). Средний прирост массы тела от весны до осени составил 6.75 г. С ростом численности (1986, 1989, 1992 гг.) весной масса тела сеголеток составляла 40.8, 43.28, 41.16 г (средняя — 41.75 г), осенью —

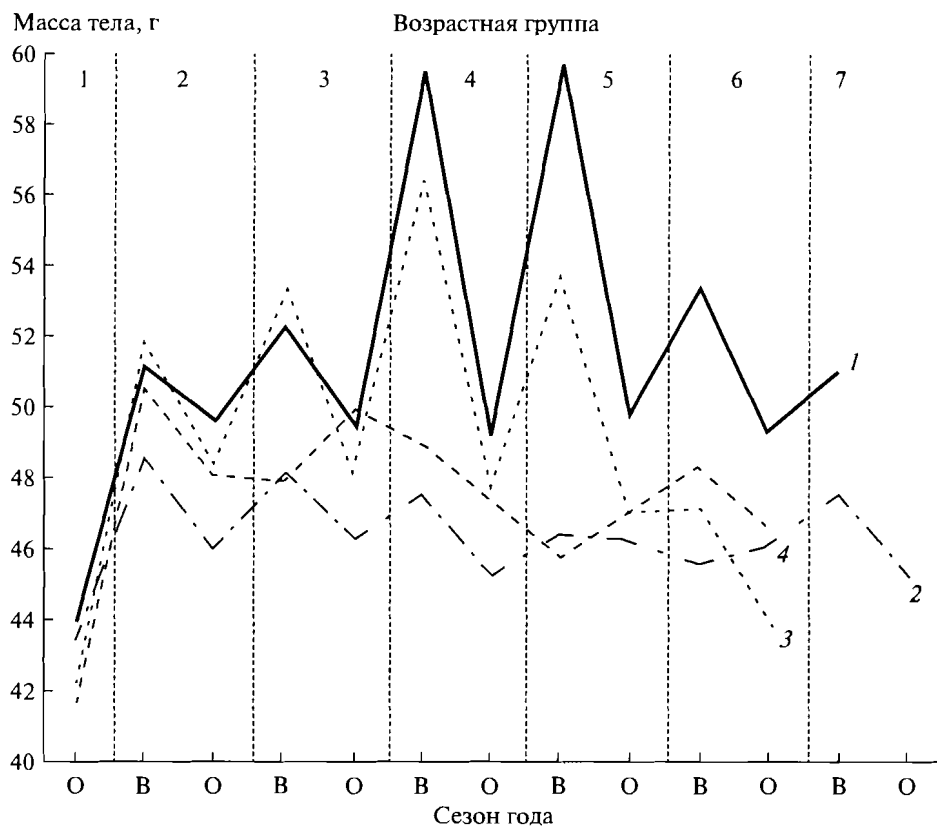


Рис. 1. Максимальная продолжительность жизни самок и самцов слепушонки и их средняя масса тела весной (В) и осенью (О) по данным мечения в куртамышском поселении.

1 – оседлые самки, 2 – оседлые самцы, 3 – самки-мигранты, 4 – самцы-мигранты.

39.7, 41.9, 41.78 г (средняя – 41.13 г), а средний прирост массы тела от весны до осени – 0.62 г. В годы плавного понижения или повышения численности (1987, 1990 гг.) весной масса тела сеголеток составляла 39.77 и 42.54 г (средняя – 41.15 г), осенью – 42.92 и 43.53 г (средняя – 43.22 г), а прирост массы тела от весны до осени – 2.07 г.

Таким образом, в годы спада численности весной масса тела самцов-сеголеток минимальна, а прирост массы тела от весны до осени – максимальный. С ростом численности весенняя масса тела – самая высокая, а прирост массы тела – самый низкий. В годы плавного понижения или повышения численности показатели весенней массы тела и ее прирост занимают промежуточное положение между указанными выше. Следовательно, скорость роста (прирост массы тела) сеголеток находится в обратно пропорциональной зависимости от повышения или понижения численности слепушонки (рис. 3).

Обыкновенная слепушонка характеризуется низким репродуктивным потенциалом и большой растянутостью сроков полового созревания как в северо-западной части ареала (Евдокимов,

19976, 1999; Шевлюк, Елина, 2008), так и в северо-восточной (Новиков, 2007).

Половая зрелость слепушонки зависит от времени рождения. Это подтверждает и динамика эмиграций слепушонки, если рассматривать её как расселение половозрелых животных, а каждого эмигранта как половозрелую особь. Такая экстраполяция позволяет проследить время полового созревания животных разных сезонных генераций и возрастных групп.

Рассмотрим этот процесс на примере кунашакского поселения (табл. 5). В течение эксперимента (1981–1983 гг.) в поселении каждый год нарождалось по три генерации (1-я – ранне-весенняя, 2-я – весенняя и 3-я – летняя). Первые слепушонки, родившиеся ранней весной (1-я генерация), частично достигают половой зрелости уже к осени этого года, но основная часть созревает после зимовки в течение апреля–августа. Животные, родившиеся весной и в начале лета (2-я генерация), достигают половой зрелости в основной массе после первой зимовки (в апреле–октябре), частично – после второй зимовки (ранней весной). Особи, родившиеся в конце лета

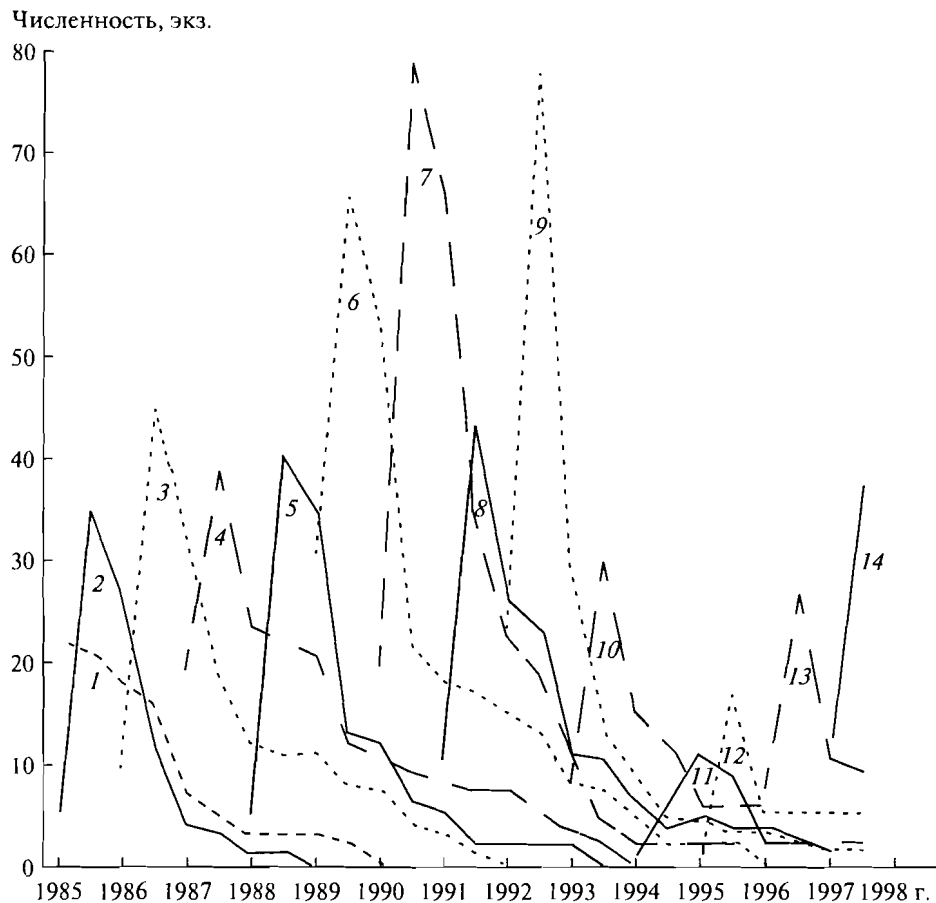


Рис. 2. Максимальная продолжительность жизни слепушонки куртамышского поселения в период 1985–1997 гг. (по весенним и осенним учетам).

1–14 – группы слепушонок, соответствующие годам их рождения (1984–1997).

(3-я генерация), становятся половозрелыми как после первой зимовки (в течение мая–октября), так и после второй – апрель–июнь.

Точно установить реальную продолжительность жизни животных сезонных генераций затруднительно: в кунашакском поселении – из-за короткого срока эксперимента (3 года), а в куртамышском – из-за невозможности выделения таких генераций (при двухразовых годовых отловах). Поэтому мы использовали такое косвенное доказательство, как упитанность (Уп), которая может служить показателем скорости роста (см. табл. 4). По данному показателю в кунашакском поселении более упитанными были сеголетки третьей сезонной генерации (0.352 ± 0.003 , $n = 47$) по сравнению с таковыми из второй (0.340 ± 0.004 , $n = 55$) и первой (0.299 ± 0.006 , $n = 53$). Это значит, что группа животных с низким показателем Уп отличается более быстрым ростом, но меньшей продолжительностью жизни. Самая высокая скорость роста и развития наблюдалась у слепушонок ранне-весенней

генерации, ниже – у второй (весенней) и самая низкая – у третьей (летней) генераций. Следовательно, наименьшая продолжительность жизни – у слепушонок 1-й генерации, большая – у животных 2-й и 3-й сезонных генераций.

Размножение обыкновенной слепушонки в северо-западной части ареала начинается ранней весной, возможно, даже в конце зимы. Первых сеголеток (первой ранне-весенней генерации) в Челябинской области отлавливали во второй половине апреля. Если считать, что возраст этих сеголеток около месяца (Лейн-Соколова, 1928; Летицкая, 1984), то время их рождения приходится на середину или даже первую половину марта. Однако такое раннее размножение наблюдается только в старых семьях. Сеголеток второй весенней генерации ловили в мае–июне, следовательно, время их рождения – апрель–май (первые пометы у молодых самок во вновь сформированных семьях и вторые – у самок в старых семьях). Сеголеток третьей (летней) генерации ловили в авгу-

Таблица 4. Морфофизиологические показатели самцов-сеголеток слепушонки с разной скоростью роста (кунашакская популяция, август–сентябрь)

Показатель	Скорость роста					
	медленная (1)		замедленная (2)		быстрая (3)	
	$M \pm m$	P_{1-2}	$M \pm m$	P_{2-3}	$M \pm m$	P_{3-1}
Длина черепа	26.66 ± 0.05	—	26.45 ± 0.11	—	26.17 ± 0.12	<0.05
Индекс длины черепа	0.245 ± 0.001	0.01	0.241 ± 0.001	0.01	0.237 ± 0.001	0.01
Скуловая ширина черепа	20.50 ± 0.07	—	20.50 ± 0.08	<0.05	20.0 ± 0.04	<0.05
Ширина черепа	13.92 ± 0.05	—	13.98 ± 0.06	—	13.81 ± 0.07	0.05
Масса тела	44.57 ± 0.33	—	43.75 ± 0.40	<0.05	40.62 ± 0.53	<0.05
Длина тела	109.05 ± 0.40	—	109.72 ± 0.52	—	110.49 ± 0.71	0.01
Упитанность	0.409 ± 0.003	0.05	0.398 ± 0.004	<0.05	0.368 ± 0.005	<0.05
Масса сердца	0.229 ± 0.002	<0.05	0.202 ± 0.005	0.05	0.217 ± 0.006	0.01
Масса почки	0.232 ± 0.002	0.02	0.219 ± 0.003	—	0.212 ± 0.004	<0.05
Масса печени	3.546 ± 0.049	0.05	3.389 ± 0.052	0.02	3.115 ± 0.097	<0.05
Масса семенника	0.012 ± 0.001	<0.05	0.017 ± 0.001	<0.05	0.021 ± 0.001	<0.05
<i>n</i>	87		59		28	

сте–сентябре (время рождения — вторая половина июня), так как последние беременные самки в исследованной популяции встречались не позд-

нее второй декады июня. Таким образом, размножение слепушонки начинается ранней весной и заканчивается в начале лета, в остальные летние и

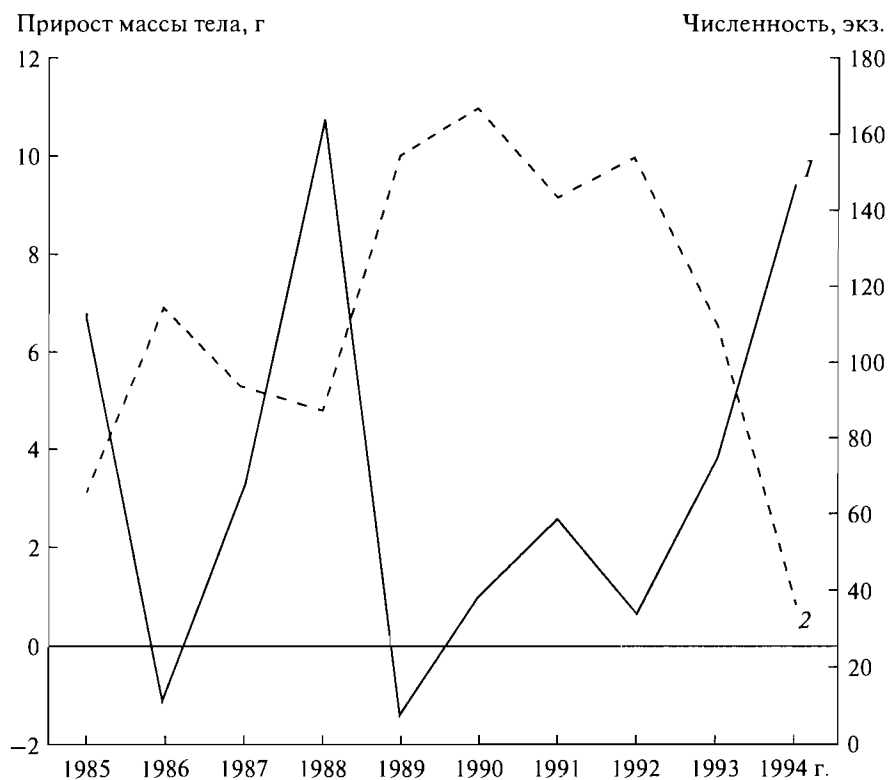
**Рис. 3.** Взаимосвязь скорости роста (по массе тела — 1) слепушонки с динамикой численности (2).

Таблица 5. Динамика эмиграции слепушонки разных возрастных групп и генераций в кунашакском поселении

Группа, генерация	Время наблюдений											Всего		
	1981 г.				1982 г.				1983 г.					
	IV	VI	VII	X	IV	V	VII	X	IV	VI	IX	*	**	***
Группа 1981 г. р.	0	0	0	2	12	8	3	2	5	2	0	34	42	80.9
Первая	0	0	0	2	5	2	1	0	0	0	0	10	16	62.5
Вторая	—	0	0	0	7	4	1	1	2	0	0	15	16	93.7
Третья	—	—	0	0	0	2	1	1	3	2	0	9	10	90.0
Группа 1982 г. р.					0	0	0	2	18	13	5	38	46	73.9
Первая					0	0	0	2	4	1	1	8	13	62.1
Вторая					—	0	0	0	8	4	3	15	17	90.9
Третья					—	—	0	0	6	8	1	15	16	92.3
Группа 1983 г. р.									0	6	4	10	67	14.9
Первая									0	6	3	9	24	37.5
Вторая									—	0	1	1	22	4.5
Третья									—	—	0	0	21	0
Всего												82	155	52.9

Примечание. Прочерк — еще не родились животные данной генерации; 0 — отсутствие эмиграции; выделенные цифры — число эмигрантов соответствующей генерации и возрастной группы; * — общее число эмигрантов; ** — исходное число сеголеток соответствующих генераций и годов рождения; *** — количество эмигрантов, %.

Таблица 6. Сезонная динамика массы семенника слепушонки, г

Время отловов	Взрослые самцы			Самцы-сеголетки		
	Лимиты	$M \pm m$	n	Лимиты	$M \pm m$	n
Апрель	0.078–0.028	0.051 ± 0.003	20	0.050–0.014	0.023 ± 0.002	8
Май	0.070–0.030	0.051 ± 0.002	92	0.050–0.020	0.030 ± 0.002	20
Июнь	0.053–0.013	0.032 ± 0.001	84	0.040–0.016	0.029 ± 0.001	98
Июль	0.050–0.008	0.022 ± 0.001	96	0.030–0.008	0.018 ± 0.001	115
Август	0.030–0.005	0.018 ± 0.001	122	0.030–0.006	0.014 ± 0.001	149
Сентябрь	0.022–0.005	0.016 ± 0.001	33	0.020–0.005	0.011 ± 0.001	86
Октябрь	0.020–0.005	0.014 ± 0.001	24	0.018–0.004	0.010 ± 0.001	42

осенние месяцы за время нашей многолетней работы беременные самки не встречались, что свидетельствует о сезонном характере размножения обыкновенной слепушонки в исследованной части ареала.

О сезонном характере репродуктивности слепушонки свидетельствует не только время размножения самок, но и временная динамика массы семенников взрослых и сеголеток (табл. 6). Уменьшение половой активности в летнее время подтверждает и резкое снижение средней массы

семенников взрослых самцов (2–6-й возрастных групп): от 0.051 г в апреле–мае до 0.032–0.022 г в июне–июле. Такая же тенденция отмечается и у самцов-сеголеток (1-я возрастная группа), что согласуется с высказыванием Н.В. Башениной (1977) о “потенциальной половой зрелости” некоторых генераций грызунов при отсутствии ювенильного размножения. С ростом и развитием сеголеток в весеннее время (апрель–май) увеличивается и средняя масса семенников (см. табл. 2), причем максимальная масса семенника у отдель-

ных особей в это время достигает 0.050 г. В июне средняя масса семенников остается на прежнем уровне, а максимальная снижается до 0.040 г. В июле происходит довольно резкое снижение массы ($с 0.029 \pm 0.001$ г до 0.018 ± 0.001 г), а затем, как и у взрослых самцов, идет постепенное снижение массы семенников.

Обыкновенная слепушонка относится к видам с низкой репродуктивной активностью. Индекс семенника (отношение массы семенника к массе животного, в %) является одним из показателей репродуктивной активности животных. Например, в Оренбуржье индекс семенника (в период пика репродуктивной активности) у лесной мыши составлял в среднем 16.59%, у малого суслика — 4.88%, у обыкновенной слепушонки — 0.82% (Шевлюк, Елина, 2008). По нашим данным, весной 1980 г. индекс семенника самцов-сеголеток в Наурзумском заповеднике (Казахстан) составлял 0.65%, в Башкирии — 0.74%, на севере Челябинской области — 0.78%; летом — соответственно 0.32%, 0.45% и 0.58%; осенью — 0.20%, 0.19% и 0.27%. На северо-востоке ареала обыкновенной слепушонки (Новосибирская область) в февраль—мае индекс семенника составлял 0.16% (Новиков, 2007).

У обыкновенной слепушонки репродуктивная активность отмечается в течение длительного периода жизни. Среди отловленных в Оренбургской области слепушонок сперматогенез в извитых семенных канальцах отмечался в возрасте 1–4 лет (2–5-я возрастные группы); в яичнике самок этого же возраста наблюдалась морфологическая картина, свидетельствующая о возможности участия их в репродукции (Шевлюк, Елина, 2008). Для половозрелых самцов они отмечают наличие двух групп: 1) с активным сперматогенезом и 2) с отсутствием такового, причем с преобладанием животных первой группы. При постоянной готовности взрослых самок слепушонки к размножению в течение репродуктивного периода такая возможность может осуществиться только при встрече с самцом (той или иной возрастной группы, сезонной генерации), готовым к участию в размножении. Например, в апреле 1983 г. в кунашакской популяции (вне экспериментального поселения) из четырех семей были отловлены четыре родительские пары. Из четырех самок только у одной было 5 эмбрионов, у двух — набухшие матки. У самца в паре с беременной самкой вес семенника был 0.054 г, у самцов в парах с самками на первой стадии беременности — 0.052 и 0.044 г, а у самца с яловой самкой — 0.028 г. В последнем случае зачатие не произошло, может быть из-за неполовозрелости самца, а, возможно и по причине несовпадения репродуктивной активности родительской пары.

Каждая возрастная группа самцов, представленная в табл. 6, на самом деле состоит из двух-трех сезонных генераций. Для животных каждой такой генерации характерны свои сроки созревания, которые определяются временем их рождения (см. табл. 5). Возможно, у самцов этих генераций и в последующие репродуктивные периоды активный сперматогенез происходит примерно в те же сроки. Вероятность такого предположения вполне допустима. В приведенном выше примере все самцы относились к сборной возрастной группе, обозначенной в табл. 6 как взрослые самцы. В то же время каждый самец относился не только к возрастной группе, но и к определенной сезонной генерации, с соответствующим периодом репродуктивной активности.

Таким образом, постнатальный рост обыкновенной слепушонки — процесс не однозначный. Существование поселений слепушонки, состоящих из относительно изолированных семей и находящихся на ограниченной территории с ограниченным запасом кормов, требует сдерживания неконтролируемой рождаемости. В ходе эволюционного развития у слепушонки выработались механизмы регуляции постнатального роста и развития: отсутствие ювенильного размножения; позднее половое созревание, которое может растягиваться до 1.5–2 лет. Для обыкновенной слепушонки характерна (в исследованном регионе) короткая репродуктивная активность в течение одного года (2–3 месяца), но длительная — в течение жизни (3–5 лет). Постнатальный рост и развитие обыкновенной слепушонки в природных популяциях регламентированы временем рождения (сезон), численностью населения (фаза численности) и социальным статусом (оседлые или мигранты).

Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ (грант № 11-04-00720-а), а также проектов программ Президиума РАН (№ 12-П-4-1048) и Президиума УрО РАН (№ 12-С-4-1031).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Башенина Н.В. Пути адаптации мышевидных грызунов. М.: Наука, 1977. 355 с.
- Голов Б.А. Ловушка-живоловка на слепушонку // Бюл. Моск. об-ва испытателей природы. Отд. биол. 1954. Т. 59. Вып. 5. С. 95–96.
- Евдокимов Н.Г. Методика определения возраста обыкновенной слепушонки *Ellobius talpinus* (Rodentia, Cricetidae) // Зоол. журн. 1997а. Т. 76. Вып. 9. С. 1094–1101.
- Евдокимов Н.Г. Динамика популяционной структуры обыкновенной слепушонки (*Ellobius talpinus* Pall.) // Экология. 1997б. № 2. С. 108–114.
- Евдокимов Н.Г., Позмогова В.П. Горные и равнинные популяции обыкновенной слепушонки (Южный Урал

и Зауралье) // Экология млекопитающих Уральских гор. Екатеринбург, 1992. С. 100–119.

Зубко Я. П., Остряков С. И. О размножении слепушонки (*Ellobius talpinus*) на юге Украины // Зоол. журн. 1961. Т. 40. Вып. 10. С. 1577–1579.

Кириков С. В. Птицы и млекопитающие в условиях ландшафтов южной оконечности Урала. М.: Изд-во АН СССР, 1952. 411 с.

Лейн-Соколова Л. В. Заметки по биологии некоторых вредных животных Средней Азии // Бюл. Узб. опыт. ст. защиты растений Наркомзема УзССР. 1928. № 12. С. 9–16.

Летицкая Е. П. Материалы по размножению и постнатальному развитию обыкновенной слепушонки *Ellobius talpinus* (Rodentia, Cricetidae) // Зоол. журн. 1984. Т. 63. Вып. 7. С. 1084–1089.

Новиков Е. А. Экономия ресурсов как основа адаптации обыкновенной слепушонки (*Ellobius talpinus*: Rodentia) к подземному образу жизни // Журн. общ. биол. 2007. Т. 68. № 4. С. 267–275.

Формозов А. Н. Биологические формы животных в аридных и полуаридных областях Средней и Центральной Азии // Вопросы географии: Мат-лы 18-го междунар. геогр. конгр. М.; Л., 1956. С. 238–248.

Шварц С. С., Смирнов В. С., Добринский Л. Н. Метод морфофизиологических индикаторов в экологии наземных позвоночных. Свердловск: УФАН СССР, 1968. 387 с.

Шевлюк Н. Н., Елина Е. Е. Биология размножения обыкновенной слепушонки *Ellobius talpinus*. Оренбург: Изд-во ОГПУ, 2008. 128 с.