

УДК 599.32.4:591.526

## АНАЛИЗ РАССЕЛЕНИЯ В ПОПУЛЯЦИЯХ ОБЫКНОВЕННОЙ СЛЕПУШОНКИ

© 1999 г. Н. Г. Евдокимов

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

Поступила в редакцию 07.05.98 г.

Методом мечения и повторного отлова проведены многолетние полевые исследования процессов миграции животных колониальных поселений обыкновенной слепушонки (*Ellobius talpinus* Pall.). Отловлено и помечено 915 животных из 34 семей (повторность поимок от 2 до 13 раз). Приводятся оригинальные данные по сезонной и годовой динамике численности эмигрантов, их половому и возрастному составу. Выявлено, что мигранты представляют собой комбинацию животных различных сезонных генераций и возрастных групп, у мигрантов короче продолжительность жизни, а самки эмигрантов менее плодовиты по сравнению с оседлыми самками. Расселения у слепушонки являются одним из главных факторов регуляции численности и поддержания популяционного гомеостаза.

Изучение миграционных свойств вида – одна из важнейших проблем современной популяционной экологии животных, связанная в первую очередь с динамикой численности популяций и механизмов ее регуляции (Лукьянов, 1993, 1997; Gaines, McClenaghan, 1980; Myers, Krebs, 1974; Lidicker, 1975, 1985).

Расселение<sup>1</sup> – самый трудоемкий и технически сложный для изучения популяционный процесс, и нередко он просто замалчивается в экологических исследованиях, но без знания пространственных перемещений невозможно понимание популяционных процессов (Коли, 1979).

Обыкновенная слепушонка, ведущая подземный образ жизни в относительно стабильной среде обитания на постоянной территории в форме долговременных семейных поселений и характеризующаяся в индивидуальном отношении значительной (в сравнении с наземными мелкими грызунами) продолжительностью жизни (Евдокимов, 1997), представляет собой удобную экспериментальную модель для изучения природных популяций животных методами мечения и повторного отлова и, в частности, таких ее элементов, как процесс расселения. Актуальность исследования еще более подчеркивается тем, что процессы расселения подземных форм мелких млекопитающих изучены крайне фрагментарно (Gaines, McClenaghan, 1980; Lidicker, 1985).

Целью настоящей работы было изучение миграционных процессов в популяциях обыкновенной слепушонки, установление количественного и качественного состава мигрантов, их роли в динамике и регуляции численности.

<sup>1</sup> Термины “расселение” и “миграция” в данной работе используются как синонимы.

### МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

В 1981–1997 гг. проводили полевые исследования на основе метода мечения и повторного отлова семей колониальных поселений обыкновенной слепушонки в районах Южного Урала и Зауралья. Все животные отловлены модернизированной живоловкой конструкции Б.А. Голова (1954). При каждом отлове всех животных взвешивали. При мечении использовалась традиционная методика ампутации первой фаланги пальцев.

В 1981–1983 гг. проводили наблюдение за мечеными животными в Кунашакском районе Челябинской области (кунашакское поселение): в 1981 г. отлов и мечение осуществляли четыре раза (апрель, июнь, август, октябрь), в 1982 г. – тоже четыре (апрель, май, август, октябрь), в 1983 г. – три (апрель, июнь, сентябрь). Исследовано 10 семей, помечено 237 животных, повторность поимки каждой особи – от 2 до 10 раз.

В Куртамышском районе Курганской области отлов и мечение проводили два раза в год (в апреле–мае и августе–сентябре) в течение 1985–1997 гг., исследованы 24 семьи, помечены 678 зверьков, повторность поимок – от 2 до 13 раз. На основании многолетних наблюдений в этом районе (куртамышское поселение) за мечеными зверьками установлено, что слепушонка в природных условиях может жить до четырех, пяти и шести с лишним лет в зависимости от года рождения (Евдокимов, 1997). Первая группа, группа сеголеток, после зимовки переходит во 2-ю группу (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 (пятилетки) и после шестой – в последнюю, 7-ю группу (шестилетки).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Расселение слепушонки начинается ранней весной. В расселении принимают участие животные первых трех возрастных групп. Мигранты более старших возрастов при наблюдениях за мечеными животными не встречались. Таким образом, мигрантами считаются животные с 1-й по 3-ю возрастные группы. После третьей зимовки оставшиеся в семьях слепушонки ведут оседлый образ жизни и начинается их постепенное отмирание (Евдокимов, 1997).

Расселение слепушонки складывается из определенной последовательности – по мере роста и созревания животные покидают семьи и поселения. Рассмотрим этот процесс на примере кунашакского поселения (табл. 1). В течение трех лет (1981–1983 гг.) в поселении каждый год нарождалось по три генерации (первая – ранневесенняя, вторая – весенняя и третья – летняя). В ранневесенних генерациях выселение первых эмигрантов начиналось два раза осенью (в октябре 1981 и 1982 гг.) и один раз – летом (в июне 1983 г.) при достижении среднего веса тела в 42–43 г (см. табл. 2), эмиграция продолжалась с ранней весны (после первой зимовки) в течение всей весны и лета, одна особь эмигрировала осенью 1982 г. (после второй зимовки). Расселение животных второй генерации начиналось в 1981–1982 гг. весной после первой зимовки, в 1983 г. – осенью этого же года (вес тела 43–47 г), продолжалось в течение всего периода активной деятельности первого года жизни, одна особь мигрировала после второй зимовки (на втором году жизни). Выселение зверьков третьей генерации начиналось также после

первой зимовки в апреле–мае (вес тела около 42 г) и продолжалось в течение всего первого года жизни, часть животных 1981 г. рождения мигрировала и на втором году жизни (после второй зимовки).

Таким образом, ежегодный состав эмигрантов слепушонки представляет собой животных нескольких сезонных генераций трех возрастных групп: одна-две генерации сеголеток (1-я возрастная группа), три генерации однолеток (2-я группа) и одна-две генерации двухлеток (3-я группа). Необходимо отметить и такой факт: доля эмигрантов среди исходного числа животных второй и третьей генераций составляет 91.5% (по учету численности эмигрантов 1981–1982 гг. рождения), по этим же данным, доля эмигрантов первой генерации – 62.1%. Это значит, что оседлая часть населения слепушонки состоит на 75–80% из животных первых генераций.

Большую часть расселяющихся слепушонок каждый год представляют особи 2-й возрастной группы (три генерации). Так, в кунашакском поселении в 1982 г. из 42 животных 1981 г. рождения эмигрировало 57.1%, в 1983 г. из 46 животных 1982 г. рождения – 76.1%. Доля эмигрантов 1-й возрастной группы составила в среднем за три года 18.3% общего количества эмигрантов (82 особи), 2-й группы за два года – 71.9%, 3-й группы (1981 г. рождения) – 9.8%. В целом за три года из кунашакского поселения эмигрировало 52.9% животных трех возрастных групп обоего пола (см. табл. 1).

Такая же картина, но на более обширном материале наблюдалась в куртамышском поселении (табл. 3). Динамика численности эмигрантов слепушонки подвержена значительной хроногра-

Таблица 1. Численность эмигрантов слепушонки по генерациям и сезонам года (кунашакское поселение)

Генерации 1981–1983 гг. рождения	Исходное число животных	1981 г.				1982 г.				1983 г.			Всего эмигрантов	Процент эмигрантов
		IV	VI	VIII	X	IV	V	VIII	X	IV	VI	IX		
Первая	16	0	0	0	2	6	1	1	0	0	0	0	10	62.5
Вторая	16		0	0	0	7	5	1	1	1	0	0	15	93.7
Третья	10			0	0	0	0	0	2	4	3	0	9	90.0
Всего	42	0	0	0	2	13	6	2	3	5	3	0	34	80.9
Первая	13					0	0	0	3	4	1	0	8	62.1
Вторая	17						0	0	0	8	5	2	15	90.9
Третья	16							0	0	6	6	3	15	92.3
Всего	46					0	0	0	3	18	12	5	38	73.9
Первая	24									0	8	1	9	37.5
Вторая	22										0	1	1	4.5
Третья	21											0	0	0
Всего	67									0	8	2	10	14.9
Итого	155				2	13	6	2	6	23	23	7	82	52.9

Таблица 2. Средний вес тела слепушонки (самцы и самки, вместе взятые) по поколениям (кунашакское поселение)

Генерации	1981 г.				1982 г.				1983 г.		
	IV	VI	III	X	IV	V	VIII	X	IV	VI	IX
Первая	27.4	37.7	40.5	41.9	48.2	47.7	47.9	45.4	49.1	45.8	48.2
<i>n</i>	2	16	16	14	8	7	6	6	6	6	6
Вторая		30.0	39.7	39.8	46.9	47.1	46.3	44.6	49.6	43.9	46.3
<i>n</i>		1	16	16	9	4	3	2	1	1	1
Третья			34.4	36.5	42.4	39.8	39.3	41.1	44.4	43.4	44.3
<i>n</i>			6	10	10	10	10	8	4	1	1
Первая					42.4	43.3	40.4	43.3	50.4	48.0	47.9
<i>n</i>					7	13	13	10	6	5	5
Вторая						29.6	40.8	42.0	47.2	44.2	47.2
<i>n</i>						2	17	17	9	4	2
Третья							33.1	37.2	41.7	42.8	44.6
<i>n</i>							10	16	10	4	1
Первая									35.6	43.0	44.2
<i>n</i>									12	18	15
Вторая										36.9	43.0
<i>n</i>										6	21
Третья											41.7
<i>n</i>											21

Таблица 3. Динамика численности эмигрантов по возрастным группам, полам, сезонам и годам (куртамышское поселение)

Годы наблюдений	1-я группа		2-я группа				3-я группа			
	осень		весна		осень		весна		осень	
	самцы	самки	самцы	самки	самцы	самки	самцы	самки	самцы	самки
1986	0	1	3	6	6	8	1	3	2	0
1987	6	8	5	7	7	8	8	0	1	0
1988	8	8	9	7	0	1	6	0	1	0
1989	3	5	2	3	10	12	2	0	5	3
1990	1	2	7	9	15	17	1	0	3	3
1991	5	6	6	6	16	17	3	0	1	0
1992	4	5	7	8	2	1	7	5	3	0
1993	1	1	26	23	7	9	6	4	3	0
1994	1	2	6	8	1	2	2	4	4	0
1995	2	0	0	1	1	1	0	0	0	0
1996	0	0	0	11	0	2	1	2	0	0
1997	4	1	6	9	2	1	1	0	1	0
Всего	35	39	77	98	67	79	38	18	24	6

фической изменчивости. Доля эмигрантов 1-й возрастной группы за 12 лет колебалась от 0 до 40.0% общей численности эмигрантов (в среднем 15.5%), 2-й группы – от 42.5 до 87.5% (в среднем 66.7%) и 3-й – от 0 до 35.7% (в среднем 17.8%).

В целом за 12 лет из куртамышского поселения эмигрировало 86.5% слепушонок обоего пола (из 556 исходных особей).

Анализ соотношения полов среди эмигрантов разных возрастных групп показал, что самый вы-

**Таблица 4.** Годовая динамика демографического состава (в частности, различных групп мигрантов) и общий баланс численности куртамышского поселения слепушонки

Годы наблюдений	Демографический состав							Общая численность
	взрослые	сеголетки	эмигранты	интермигранты	иммигранты	трансмигранты	погибшие*	
1986	57	58	30	2	1	1	3	152
1987	47	46	50	4	1	1	11	160
1988	51	36	40	1	1	1	4	134
1989	71	83	45	1	1	0	5	206
1990	87	80	58	7	2	3	8	245
1991	99	44	60	3	2	4	9	221
1992	72	82	42	3	1	3	7	210
1993	77	33	80	3	1	4	25	223
1994	31	5	30	2	1	1	14	84
1995	30	19	5	1	3	1	3	62
1996	25	29	16	–	4	2	4	80
1997	30	41	25	–	1	1	5	103
Всего	677	556	481	27	19	22	98	1880

\* Естественная гибель животных старших возрастных групп.

сокий процент самок-эмигрантов в куртамышском поселении отмечается в 1-й возрастной группе (в среднем за 12 лет – 52.7%) и самой многочисленной 2-й группе (56.0% весной и 54.1% осенью). В 3-й группе происходит резкое снижение доли самок (32.1% весной и 20.0% осенью), причем в некоторые годы самки-эмигранты этой группы отсутствуют. В среднем за 12 лет соотношение самцов и самок среди эмигрантов было 1 : 1 (241 : 240).

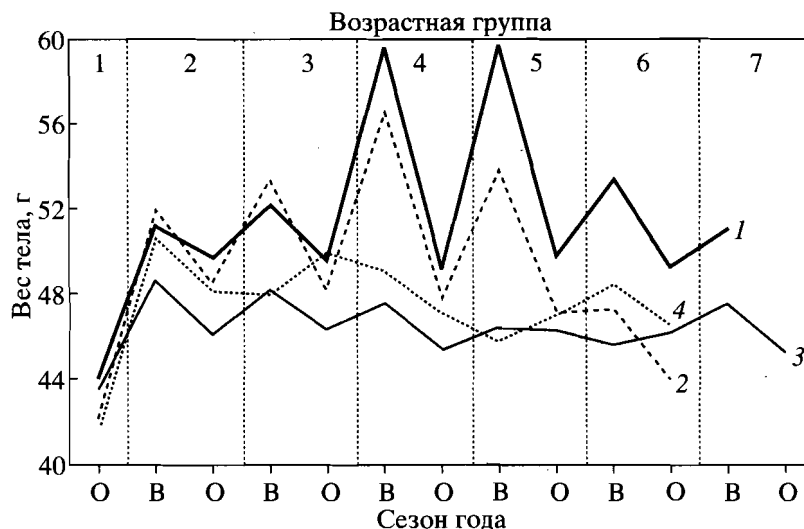
Наибольшую долю среди расселяющихся самок составляют животные 2-й возрастной группы (73.75%), доля самок 1-й и 3-й групп – 16.25 и 10.0% соответственно. Таким образом, происходит эмиграция большого количества самок 2-й возрастной группы, что приводит к резкому уменьшению доли самок в составе старших возрастных групп оседлых животных.

В состав мигрантов кроме эмигрантов входят животные, приходящие в поселение с соседних территорий (иммигранты), которые остаются в поселении и участвуют в размножении; переходящие из одной семьи в другую (интермигранты), которые также становятся оседлыми и участвуют в размножении; приходящие на время в поселение и уходящие из него (трансмигранты), которых Г. Коли (1979) называет кочевниками (табл. 4). Такие же группы мигрантов отмечали и в кунашакском поселении (Евдокимов, Позмогова, 1992, 1993), только в то время группа интермигрантов отдельно не выделялась.

Иммигранты, интермигранты и трансмигранты, при всей их немногочисленности (12.4% от

549 вместе взятых мигрантов за 12 лет), играют очень важную роль в поддержании популяционного гомеостаза. Во-первых, после значительного снижения численности слепушонки (и количества семей) образуются новые молодые семьи; во-вторых, в семьях слепушонки в размножении участвуют только одна самка и один-два самца, а так как продолжительность их репродуктивного периода колеблется от 3 до 5 лет, то соответственно этому времени происходит и замена их другими самками и самцами. Осуществляется это постоянное обновление репродуктивной части населения слепушонки за счет 8.4% иммигрантов, интермигрантов и трансмигрантов, остальные 4.0% приходятся на мигрантов (трансмигрантов), которые могли бы стать оседлыми, но им не нашлось места в старых семьях и свободной территории для создания новых семей.

За 13 лет в куртамышском поселении участвовали в размножении 39 самок, из них 17 – оседлые, которые принесли за это время 326 детенышей, и 22 – мигранты, принесшие 258 детенышей, или 44.2% (довольно высокий процент) общего количества детенышей (см. табл. 5). Среди самок-мигрантов было 8 интермигрантов и 14 иммигрантов, у 24 самцов-мигрантов соотношение было обратным: интермигрантов – 19, иммигрантов – 5. У трансмигрантов на 12 самок приходилось 10 самцов. Равное общее соотношение самцов и самок эмигрантов (241 : 240) сохраняется и у вместе взятых мигрантов (34 : 34), но при этом в двух группах мигрантов соотношение самцов и самок обратно пропорциональное (19 самцов из 27 интермигрантов и 14 самок из 19 иммигрантов). Таким



Средний вес тела (по возрастным группам и сезонам года) и максимальная продолжительность жизни оседлых особей и мигрантов слепушонки (куртамышское поселение):

1 – оседлые самки, 2 – самки-мигранты, 3 – оседлые самцы, 4 – самцы-мигранты; В – весна, О – осень.

образом, получается своего рода “миграционный кросс”.

Многие авторы подчеркивают различия между мигрантами и оседлыми особями мелких грызунов, в частности то, что вес мигрантов, как правило, меньше, чем вес у оседлых особей одного и того же пола и возраста (Kozakewicz, 1976). Этот вопрос довольно сложен и неоднозначен из-за разной видоспецифичности грызунов и трудности проведения корректных экспериментальных исследований.

По нашим данным, динамика роста (по весу тела) самок и самцов оседлых особей и мигрантов (под мигрантами подразумеваются как эмигранты, так и интермигранты, иммигранты и трансмигранты) слепушонки имеет некоторые различия. У самок оседлых особей и мигрантов динамика роста по возрастным группам и сезонам года синхронная (см. рисунок). Вес тела самок мигрантов превышает немного вес оседлых во 2-й и 3-й группах (в весенние периоды), в остальных возрастных группах он значительно ниже, чем у оседлых. Отличаются самки мигрантов и продолжительностью жизни: она короче на полгода по сравнению с оседлыми самками. В динамике роста самцов оседлых и мигрантов синхронность отмечается только в первых двух возрастных группах, в остальных возрастных группах наблюдается в какой-то мере обратная пропорциональная зависимость (см. рисунок). Вес 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.

Эти различия в динамике роста и продолжительности жизни между мигрантами и оседлыми объясняются более быстрым ростом и развитием мигрантов, что подтверждается более быстрым нарастанием веса тела мигрантов (особенно самцов) к однолетнему возрасту (см. рисунок). Быстрый рост и развитие мигрантов связаны, скорее всего, с более интенсивным обменом (Смирин, 1961), а следствием этого является уменьшение продолжительности жизни, что и наблюдалось в куртамышском поселении слепушонки. Скорость роста в начальный период жизни животного сказывается на его росте и развитии на всю жизнь (Шварц и др., 1968).

Не исключено, что мигранты представляют собой животных определенного генетического состава (Myers, Krebs, 1971). Подтверждается это различием плодовитости самок-мигрантов и оседлых. У самок-мигрантов более низкий уровень плодовитости (средняя величина приплода оседлых самок составляет 6.04 детеныша, мигрантов – 4.45), причем по всем возрастным группам, т.е. в течение всей жизни (табл. 5). Возможно, более высокая плодовитость оседлых самок по сравнению с самками-мигрантами объясняется большим процентом среди них животных первых генераций (см. табл. 1). Вполне возможна какая-то особая репродуктивная роль и самцов-мигрантов (разных генерационных и возрастных групп).

В ходе эволюции и естественного отбора слепушонка достигла очень совершенного состояния саморегуляции. Анализ популяционной структуры слепушонки (за 12 лет наблюдений) показал четкую сбалансированность этих структур. Прирост численности поселения (популяции) определяется главным образом количеством родившихся

**Таблица 5.** Плодовитость самок-мигрантов и оседлых самок по возрастным группам (куртамышское поселение, за 13 лет)

Возрастная группа	Оседлые				Мигранты			
	количество самок	количество детенышей	% детенышей	средняя величина приплода	количество самок	количество детенышей	% детенышей	средняя величина приплода
2-я	7	32	9.8	4.57	14	43	16.7	3.07
3-я	11	61	18.7	5.55	17	80	31.0	4.71
4-я	8	62	19.0	7.75	14	60	23.3	4.29
5-я	14	92	28.2	6.57	10	63	24.4	6.30
6-я	11	60	18.4	5.45	3	12	4.6	4.0
7-я	3	19	5.8	6.33	—	—	—	—
Всего	54	326	100.0	6.04	58	258	100.0	4.45

животных (сеголетки), но также и количеством оставшихся в поселении эмигрантов (интермигранты) и количеством пришедших со стороны мигрантов (иммигранты). Снижение численности определяется в основном количеством эмигрантов и погибших особей старших возрастных групп, а также количеством мигрантов, не нашедших себе места и покинувших поселение (трансмигранты). Прирост численности (назовем его “приход”) и снижение численности (“расход”) в общей сумме за 12 лет были практически равными: приход – 602 особи, расход – 601 (см. табл. 4).

Таким образом, сезонные миграции (расселения) слепушонки являются одним из главных факторов регуляции численности и поддержания популяционного гомеостаза. Стабильная и невысокая численность популяций слепушонки поддерживается в основном за счет постоянного упорядоченного притока и оттока мигрантов; годовая доля которых в среднем составила 29.2% общего количества населения слепушонки, намного превосходя смертность оседлой части населения (5.2%). Процесс расселения – процесс “расточительный” (более 80% нарождающихся животных покидают свои семьи), но такое расточительство вполне оправдано. Популяции некоторых видов животных могут существовать продолжительное время, оставаясь в прежних местообитаниях в относительно стабильных условиях, только за счет высокой генетической или фенотипической изменчивости и способности к расселению (Коли, 1979). Такие условия, соответствующие существованию популяций слепушонки, выполняются за счет большого потока мигрантов очень разнородного качества.

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (гранты № 97-04-48082, 98-04-48594).

#### 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. 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 популяций обыкновенной слепушонки (*Ellobius talpinus* Pall.) в Зауралье // Экология. 1993. № 5. С. 53–60.

Евдокимов Н.Г. Динамика популяционной структуры обыкновенной слепушонки (*Ellobius talpinus* Pall.) // Экология. 1997. № 2. С. 108–114.

Коли Г. Анализ популяций позвоночных. М.: Мир, 1979. 362 с.

Лукьянов О.А. Анализ процессов миграции в популяциях мелких млекопитающих // Экология. 1993. № 1. С. 47–62.

Лукьянов О.А. Феноменология миграционных процессов мелких млекопитающих. Автореф. дис. ... докт. биол. наук. Екатеринбург, 1997. 46 с.

Смирин Ю.М. Особенности терморегуляции мышевидных грызунов, обитающих в различных типах леса Подмосквья // Первое Всесоюзное совещание по млекопитающим. М.: МГУ, 1961. Ч. 2. С. 87–88.

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

Gaines M.S., McClenaghan L.R. Dispersal in small mammals // Ann. Rev. Ecol. & Syst. 1980. № 11. P. 163–196.

Kozakewicz M. Migratory tendencies in population of bank voles and description of migrants // Acta theriol. 1976. V. 21. P. 321–338.

Lidicker W.Z., Jr. The role of dispersal in demography of small mammal populations. N.Y.: Cambridge University Press, 1975. P. 103–128.

Lidicker W.Z., Jr. An overview of dispersal in non-volant small mammals // Marine Science. 1985. Suppl. 1. P. 369–385.

Myers J.H., Krebs C.J. Genetic, behavioral and reproductive attributes of dispersing field voles *Microtus pennsylvanicus* and *Microtus ochrogaster* // Ecol. Monog. 1974. V. 41. P. 53–78.