

УДК 591.526 : 599.323.4

КОЛЕБАНИЯ ЧИСЛЕННОСТИ И ПОПУЛЯЦИОННОЙ СТРУКТУРЫ ОБЫКНОВЕННОЙ СЛЕПУШОНКИ (ПЕРВИЧНЫЙ АНАЛИЗ)

© 2003 г. Н. Г. Евдокимов

Институт экологии растений и животных УрО РАН
610144 Екатеринбург, ул. 8 Марта, 202

Поступила в редакцию 16.08.2000 г.

В результате многолетних (1985–1997 гг.) стационарных исследований экологии обыкновенной слепушонки (*Ellobius talpinus* Pall.) посредством мечения и повторного отлова получены оригинальные данные по динамике численности и популяционной структуре, анализ которых приводит к выводу, что для выявления циклических колебаний численности слепушонки за единицу времени одной фазы следует брать три года. Двенадцатилетний период динамики численности слепушонки представляет собой четко выраженные четыре фазы цикла: подъем, пик, снижение, минимум. Показано, что каждая фаза характеризуется особенностями структуры семей, возрастного состава, рождаемости и смертности состава мигрантов.

Ключевые слова: обыкновенная слепушонка, динамика численности и популяционной структуры, фазы численности, возрастная структура, рождаемость, смертность, продолжительность жизни, мигранты (эмигранты, иммигранты, интермигранты и трансмигранты).

Наличие упорядоченных (циклических) колебаний численности характерно для немногих видов млекопитающих (классический пример циклических колебаний численности – численность популяций рыси в Канаде). В случаях, когда четкой цикличности колебаний нет, а наблюдается только ее тенденция, такие колебания называют квазициклами (Бигон и др., 1989). Циклы и квазициклы известны и для таких мелких грызунов, как лемминги и полевки, обитающие в высокоширотных северных зонах. Попытки расчленить циклы популяций этих видов на отдельные звенья оказались малоэффективными, интенсивные исследования не смогли ясно объяснить упорядоченные колебания численности (Krebs et al., 1973; Myers, 1974).

Обыкновенная слепушонка, ведущая подземный образ жизни в относительно стабильной среде обитания, на постоянной территории, в форме долговременных семейных поселений, представляет собой удобную экспериментальную модель для изучения динамики численности и популяционной структуры. Анализ популяционной структуры обыкновенной слепушонки на основе выделения трех фаз численности и поколений животных, родившихся на этих фазах, базировавшийся на наблюдениях за мечеными слепушонками куртамышской популяции в течение 1985–1994 гг., уже проводился (Евдокимов, 1997).

В 1985–1994 гг. динамика численности обыкновенной слепушонки куртамышского поселения носила циклический характер: годы подъема чис-

ленности (1986, 1989, 1992) чередовались со спадами (1985, 1988, 1991, 1994), в промежуточные годы между подъемами и спадами численности (1987, 1990, 1993) происходили небольшие снижения численности, правда, в 1990 г. снижения не было, скорее, наоборот, нечетко был выражен и спад численности в 1991 г. (см. рис. 1).

Дальнейшие трехгодичные наблюдения за этим поселением показали, что в 1995–1997 гг. периодичность фаз численности (подъем, снижение, спад), отмечавшаяся в предыдущие годы, нарушилась; в течение этих лет происходил только постепенный подъем численности на фоне относительно низкой численности (см. рис. 1). Такой характер динамики численности и популяционной структуры навел на мысль о каком-то ином подходе при анализе этих процессов. Исследование особой жизненной (подземной) формы грызунов, каковой является обыкновенная слепушонка, требует и особых подходов.

Цель данного исследования – анализ динамики численности и популяционной структуры обыкновенной слепушонки и попытка установления периодичности колебаний ее численности.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Исследование проводилось на основе метода мечения и повторного отлова в Куртамышском районе Курганской области (1985–1997 гг.), в лесостепной зоне (осино-березовые колки, поля зерновых культур, сенокосные угодья) на площа-

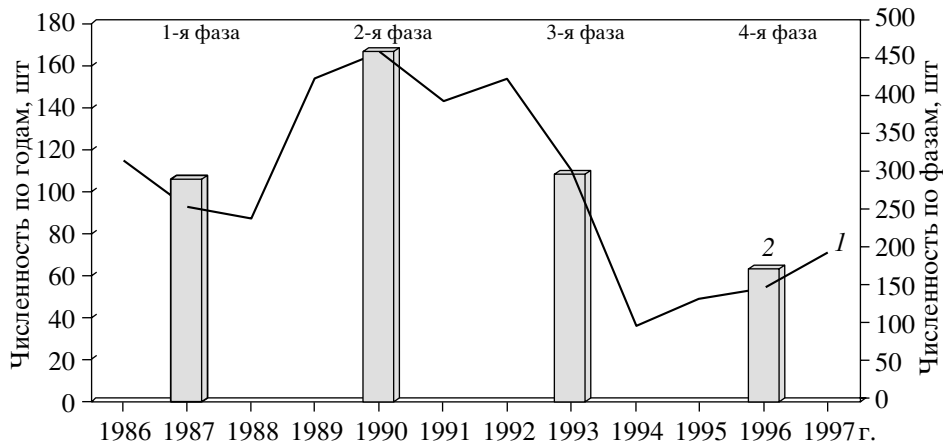


Рис. 1. Динамика численности обыкновенной слепушонки куртамышского поселения по годам (I) и суммированным трехлетним фазам (2).

ди около 8 га. Животных отлавливали посемейно (Евдокимов, Позмогова, 1998) живоловками конструкции Б.А. Голова (1954). Отлов и мечение (ампутация первой фаланги пальца) проводили два раза в год (в апреле–мае и августе–сентябре), исследованы 24 семьи, помечено 675 зверьков, повторность поимки каждой особи от 2 до 13 раз.

Для удобства статистического анализа количественного состава семей слепушонки было проведено разделение их на четыре группы: 1) от 2 до 3 членов (молодая семья, состоящая из одной самки и одного или двух самцов); от 4 до 9 особей (родители и потомство разного возраста, один помет сеголеток); 3) от 10 до 14 (родители и потомство разного возраста, два выводка сеголеток); 4) более 14 членов (с максимальным числом членов).

На основании многолетних наблюдений 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 (1-я), 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 и после шестой — в последнюю 7-ю группу (шестилетки).

Мигрантами считаются животные первых трех возрастных групп (при наблюдении за перемещениями меченых животных мигранты более старших возрастов не встречались). В состав мигрантов, кроме эмигрантов, покидающих поселение, и иммигрантов, приходящих в поселение и остающихся в нем, входят животные, переходящие из одной семьи в другую (интермигранты), которые становятся оседлыми и участвуют в размножении, приходящие на время в поселение и уходящие из него (трансмигранты), которых Коли (1979) называет кочевниками. После третьей

зимовки оставшиеся в семьях слепушонки (с 4-й по 7-ю группу) ведут оседлый образ жизни, и начинается их отмирание.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Анализ динамики численности слепушонки куртамышского поселения в течение всех лет наблюдений показал, что каждые три года (в данном случае начиная с 1986 г.) представляют определенную фазу и являются составной частью двенадцатилетнего цикла: 1986–1988 гг. — это первая фаза, в течение которой происходит нарастание численности (446 особей, присутствовавших на территории поселения в течение трех лет, или 23.7% от общей численности слепушонок за 12 лет); 1989–1991 гг. — вторая фаза, достижение пика численности (672 слепушонки, или 35.8%); 1992–1994 гг. — третья фаза, снижение численности (517 особей, 27.5%); 1995–1997 гг. — четвертая фаза, спад численности до минимума (245 зверьков, 13.0%) — см. рис. 1.

Попытаемся проанализировать динамику популяционной структуры слепушонки с новых позиций, используя старые данные (Евдокимов, 1997), но с дополнительным материалом наблюдений за 1995–1997 гг. Рассмотрим вначале качественный и количественный состав семей по фазам численности (табл. 1). Первая фаза (фаза подъема) численности характеризуется весной относительно высоким процентом семей 1-й группы (2–3 члена), которые образуются за счет мигрантов, осенью процент таких семей снижается; доминируют семьи 2-й группы (4–9 членов), происходит увеличение количества семей от весны к осени, а соответственно и рост численности.

Вторая фаза (фаза пика) численности отличается снижением количества молодых семей (семей 1-й группы), доминируют семьи 2-й и 3-й

Таблица 1. Количественный состав семей слепушонки по фазам численности, %

Группа семей, их количественный состав	Фаза							
	1-я		2-я		3-я		4-я	
	весна	осень	весна	осень	весна	осень	весна	осень
1 (2–3 члена)	23.1	13.3	5.6	2.8	10.7	–	16.7	5.3
2 (4–9 членов)	57.7	63.4	58.3	55.6	75.0	40.9	77.8	78.9
3 (10–14 членов)	15.4	20.0	30.6	36.1	14.3	45.5	5.5	–
4 (более 14 членов)	3.8	3.3	5.5	5.5	–	13.6	–	15.8
Количество семей	26	30	36	36	28	22	18	19

Таблица 2. Возрастная структура слепушонки по фазам численности, %

Возрастная группа	Фаза							
	1-я		2-я		3-я		4-я	
	весна	осень	весна	осень	весна	осень	весна	осень
1 (сеголетки)	20.6	57.7	18.6	57.4	15.5	49.1	21.1	53.7
2 (однолетки)	51.3	24.2	49.8	21.3	34.2	19.4	26.0	15.4
3 (двухлетки)	21.2	13.9	16.1	11.0	20.7	13.3	13.5	8.7
4 (трехлетки)	4.0	2.2	8.4	6.0	16.1	9.3	12.5	8.0
5 (четырёхлетки)	1.7	1.4	5.2	3.7	6.2	4.9	14.4	7.4
6 (пятiletки)	1.2	0.6	1.9	0.9	5.7	3.1	7.7	4.0
7 (шестiletки)	–	–	–	–	1.6	0.9	4.8	2.7
<i>n</i>	160	215	311	319	193	226	104	149

групп; численность достигает максимального значения; количество семей больше, чем в предыдущем цикле, но их увеличения от весны к осени нет; происходит стабилизация количества семей.

Третья фаза (фаза снижения) численности характеризуется снижением общего количества семей, что приводит к сезонным изменениям качественного состава семей (весной исчезают семьи 4-й группы, но резко возрастает число семей 2-й группы; осенью появляются семьи 4-й группы, но снижается число семей 2-й группы и увеличивается – 3-й), снижение общего количества семей происходит и от весны к осени.

В четвертой фазе количество семей, а соответственно и численность, значительно снижаются, но количество семей от весны к осени не уменьшается. Семьи четвертой группы (более 15 членов) являются основным резервом эмигрантов для создания новых (молодых) семей, что и наблюдается весной в первой фазе (23.1% семей 1-й и 3.8% – 4-й группы).

Все это свидетельствует о том, что динамика количественного состава семей слепушонки имеет определенные закономерности, обусловленные упорядоченным притоком и оттоком членов семей (появление молодняка и отселение половозрелых особей, гибель животных старших возрастных групп) на разных фазах численности.

Данные, приведенные в табл. 2, показывают закономерности возрастной структуры по фазам численности: первая фаза характеризуется более молодым составом слепушонки (первые три возрастные группы составляли весной 93.1%, осенью – 95.8%); во второй фазе процент этих групп снизился (весной – 84.5%, осенью – 89.7%); в третьей – также произошло понижение (70.4% и 81.8%); в четвертой – дальнейшее понижение (60.6% и 77.8%). С уменьшением доли первых трех возрастных групп соответственно возрастает доля животных старших возрастов, а в третьей и четвертой фазах появляется самая старшая группа (шестiletки). И хотя в этой фазе самая низкая

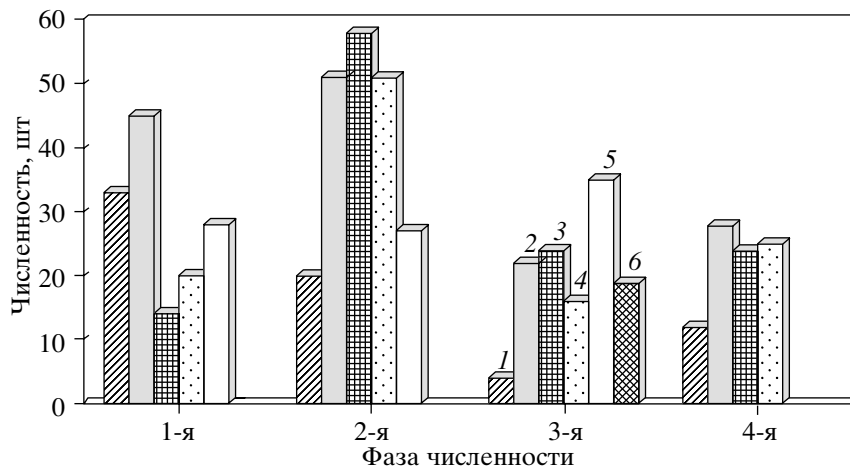


Рис. 2. Динамика приплода детенышей слепушонки от самок разных возрастных групп по фазам численности. 1–6 – группы самок: 1 – 2-я; 2 – 3-я; 3 – 4-я; 4 – 5-я; 5 – 6-я; 6 – 7-я.

численность и большой процент слепушонок старших возрастных групп, но уже наблюдается увеличение доли сеголеток (как весной, так и осенью).

Сходный процесс отмечается и в соотношении взрослых самок и самок-сеголеток. Доля всех самок по фазам численности колеблется незначительно, общая численность взрослых самок и самок-сеголеток за 12 лет была равной (256 : 257), практически равным было и соотношение их с 1-й по 3-ю фазы, но в 4-й фазе наблюдалось уменьшение взрослых самок не только в относительном, но и в абсолютном количестве (см. табл. 3). При этом с первой по третью фазу процент самок, участвовавших в размножении, по отношению к взрослым самкам соответственно уменьшался – 42,9, 37,0, 33,3, а в четвертой их доля резко увеличилась до 67,9%, причем среди размножавшихся не было самок старших возрастных групп (6-й и 7-й групп) – рис. 2.

Главной компонентой существования популяции является рождаемость. В этом отношении каждая фаза численности имеет свои особенности: в первой фазе общий прирост населения слепушонки составил 140 детенышей на 27 самок (средняя величина приплода – 5,19), во второй – 207 на 37 (6,68), в третьей – 120 на 22 (5,45) и в четвертой – 89 на 19 (4,68).

В первой фазе в размножении участвовали самки пяти возрастных групп (со 2-й по 6-ю), но подъем численности осуществлялся в основном за счет самок 2, 3 и 6-й возрастных групп (75,6% общего прироста в данной фазе). Во второй фазе (на пике численности), как и в первой фазе, в размножении участвовали самки пяти возрастных групп, большую часть детенышей принесли самки 3, 4, 5-й возрастных групп (77,2%). В третьей фазе снижение численности сеголеток произош-

ло за счет резкого снижения плодовитости самок (по сравнению с плодовитостью самок такого же возраста во второй фазе), несмотря на то, что в этой фазе присутствовали самки шести возрастных групп. Снижение численности сеголеток в четвертой фазе до минимума было обусловлено еще более низкой плодовитостью и малым числом самок (четыре возрастные группы) – см. рис. 2, табл. 3).

Существенным фактором регуляции численности слепушонки являются их эмиграции или расселения (Евдокимов, 1999). В расселении участвуют животные первых трех возрастных групп (сеголетки, однолетки и двухлетки). Первая фаза в среднем характеризуется относительно невысокой численностью эмигрантов всех трех возрастных групп (рис. 3). Общая доля эмигрантов в этой фазе составила 24,9% по отношению к общему числу эмигрантов за 12 лет. Во второй фазе значительно увеличилась численность эмигрантов группы однолеток, доля эмигрантов в этом цикле повысилась до 33,9%. В третьей фазе происходит некоторое (по сравнению со второй фазой) снижение количества эмигрантов однолеток и увеличение – двухлеток, но общее снижение незначительное (31,6%). В четвертой фазе доля эмигрантов резко снизилась и составила лишь 9,6% (см. табл. 3, под чертой).

Иммигранты, интермигранты и трансмигранты при всей их немногочисленности (12,4% от 549 мигрантов за 12 лет) играют важную роль в поддержании популяционного гомеостаза. Осуществляется это в результате постоянного обновления репродуктивной части населения слепушонки за счет 8,4% иммигрантов и интермигрантов, остальные 4,0% приходятся на трансмигрантов, которые могли бы стать оседлыми, но им не нашлось места в старых семьях и свобод-

Таблица 3. Соотношение элементов популяционной структуры слепушонки по фазам численности (над чертой – внутри фаз, под чертой – между фазами)

Численность	Фаза									
	1-я		2-я		3-я		4-я		Всего	
	<i>n</i>	%	<i>n</i>	%	<i>n</i>	%	<i>n</i>	%	<i>n</i>	%
Взрослых особей*	155	34.8	257	38.2	180	34.8	85	34.7	677	36.0
	155	22.9	257	38.0	180	26.6	85	12.5	677	100.0
Сеголеток* (+)	140	31.4	207	30.8	120	23.2	89	36.3	556	29.6
	140	25.2	207	37.2	120	21.6	89	16.0	556	100.0
Взрослых самок	61	13.7	103	15.3	63	12.2	29	11.8	256	13.6
	61	23.8	103	40.2	63	24.6	29	11.3	256	100.0
Самок-сеголеток	66	14.8	91	13.5	57	11.0	43	17.6	257	13.7
	66	25.6	91	35.4	57	22.2	43	16.7	257	100.0
Самок-“маток”	27	6.1	37	5.5	22	4.3	19	7.8	105	5.6
	27	25.7	37	35.2	22	21.0	19	18.1	105	100.0
Эмигрантов* (-)	120	26.9	163	24.3	152	29.4	46	18.8	481	25.6
	120	24.9	163	33.9	152	31.6	46	9.6	481	100.0
Мигрантов*	13	2.9	23	3.3	19	3.7	13	5.3	68	3.6
	13	19.1	23	33.8	19	27.9	13	19.1	68	100.0
Интермигрантов (+)	7	1.6	11	1.6	8	1.5	1	0.4	27	1.4
	7	25.9	11	40.7	8	29.6	1	3.7	27	100.0
Иммигрантов (+)	3	0.7	5	0.7	3	0.6	8	3.3	19	1.0
	3	15.8	5	26.3	3	15.8	8	42.1	19	100.0
Трансмигрантов (-)	3	0.7	7	1.0	8	1.5	4	1.6	22	1.2
	3	13.6	7	31.8	8	36.4	4	18.2	22	100.0
Погибших* (-)	18	4.0	22	3.3	46	8.9	12	4.9	98	5.2
	18	18.4	22	22.4	46	46.9	12	12.2	98	100.0
Общая	446	100.0	672	100.0	517	100.0	245	100.0	1880	100.0
	446	23.7	672	35.8	517	27.5	245	13.0	1180	100.0

Примечание: * – слагаемые общей численности, (+) – “приход”, (-) – “расход”.

ной территории (или полового партнера) для создания новых семей. Общая численность этих групп мигрантов прямо пропорциональна общей численности населения слепушонки, но соотношение различных групп мигрантов по фазам численности имеет некоторые особенности (см. табл. 3). При подъеме и небольшом снижении численности обновление репродуктивного потенциала осуществляется в основном за счет интермигрантов (мигрирующих внутри одного и того же поселения, из одной семьи в другую), при минимальной численности – в большей мере за счет иммигрантов (приходящих из соседних поселений).

У слепушонки преждевременная смерть наблюдается в основном у молодых особей (первых

трех возрастных групп) во время расселений и подготовки убежищ. Смерть оседлых особей старших возрастных групп вызывается естественным старением, а старение животных этих групп связано с различными внутривидовыми факторами.

В первой фазе смертность составила 18.4% (от общей смертности за 12 лет); во второй – немного увеличилась (22.5%); в третьей – резко возросла (46.9%) и в четвертой – снизилась до 12.2% (рис. 4, табл. 3). Такое несоответствие динамики смертности динамике численности и возрастной структуры (см. рис. 1, табл. 2), связано, очевидно, с различной продолжительностью жизни животных, родившихся в годы разных фаз численности.



Рис. 3. Динамика численности эмигрантов слепушонки трех возрастных групп по фазам численности. 1 – сеголетки, 2 – однолетки, 3 – двухлетки.

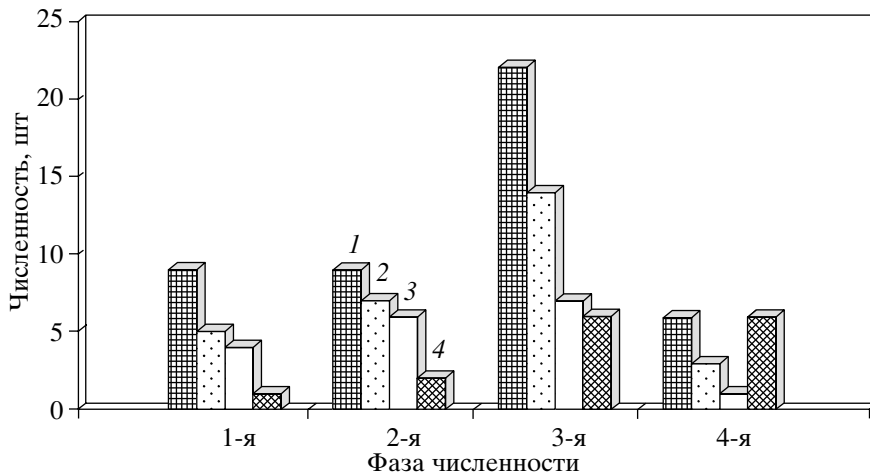


Рис. 4. Динамика смертности слепушонки старших возрастных групп (самцов и самок вместе взятых) по фазам численности.

1–4 – возрастные группы: 1 – 4-я; 2 – 5-я; 3 – 6-я; 4 – 7-я.

Рассмотрим схематично динамику половозрастного состава слепушонки и максимальную продолжительность ее жизни по фазам численности (табл. 4). Первая фаза была представлена шестью возрастными группами самцов и самок, родившихся в 1983–1988 гг. К концу фазы из группы слепушонок, родившихся в 1985 г., остались только самцы. Во второй фазе было семь групп самцов и самок (1985–1991 гг. рождения), в середине фазы из группы слепушонок, родившихся в 1986 г., остались только самцы. В третьей фазе из восьми групп самцов и самок (1987–1994 гг. рождения) до конца этой фазы не дожили самки трех групп (1987, 1989, 1990 гг. рождения). В течение четвертой фазы в поселении жили самцы и самки девяти групп (1989–1997 гг. рождения), но только в пяти группах присутствовали самки. Временной пери-

од эксперимента пока не позволяет установить продолжительность жизни слепушонок, родившихся в четвертой фазе, но то, что каждая фаза в этом отношении имеет свои особенности, несомненно. Наблюдения за мечеными слепушонками показали, что продолжительность жизни самцов намного превышает таковую самок. Таким образом, различная продолжительность жизни самцов намного превышает таковую самок. Таким образом, различная продолжительность жизни слепушонки способствует формированию определенного полового состава и возрастной структуры в каждой фазе численности.

Анализ популяционной структуры слепушонки (за 12 лет наблюдений) показал четкую сбалансированность элементов этой структуры. Прирост численности поселения (популяции)

Таблица 4. Продолжительность жизни самцов и самок слепушонки в зависимости от года рождения на определенной фазе численности (куртамышское поселение)

Год рождения группы	Фаза, год, сезон															
	1-я				2-я				3-я				4-я			
	1985	1986	1987	1988	1989	1990	1991	1992	1993	1994	1995	1996	1997			
	в	о	в	о	в	о	в	о	в	о	в	о	в	о		
1985	[Горизонтальные линии: сплошные для самцов, пунктирные для самок, показывающие продолжительность жизни в зависимости от фазы и года рождения]															
1986	[Горизонтальные линии: сплошные для самцов, пунктирные для самок, показывающие продолжительность жизни в зависимости от фазы и года рождения]															
1987	[Горизонтальные линии: сплошные для самцов, пунктирные для самок, показывающие продолжительность жизни в зависимости от фазы и года рождения]															
1988	[Горизонтальные линии: сплошные для самцов, пунктирные для самок, показывающие продолжительность жизни в зависимости от фазы и года рождения]															
1989	[Горизонтальные линии: сплошные для самцов, пунктирные для самок, показывающие продолжительность жизни в зависимости от фазы и года рождения]															
1990	[Горизонтальные линии: сплошные для самцов, пунктирные для самок, показывающие продолжительность жизни в зависимости от фазы и года рождения]															
1991	[Горизонтальные линии: сплошные для самцов, пунктирные для самок, показывающие продолжительность жизни в зависимости от фазы и года рождения]															
1992	[Горизонтальные линии: сплошные для самцов, пунктирные для самок, показывающие продолжительность жизни в зависимости от фазы и года рождения]															
1993	[Горизонтальные линии: сплошные для самцов, пунктирные для самок, показывающие продолжительность жизни в зависимости от фазы и года рождения]															
1994	[Горизонтальные линии: сплошные для самцов, пунктирные для самок, показывающие продолжительность жизни в зависимости от фазы и года рождения]															
1995	[Горизонтальные линии: сплошные для самцов, пунктирные для самок, показывающие продолжительность жизни в зависимости от фазы и года рождения]															
1996	[Горизонтальные линии: сплошные для самцов, пунктирные для самок, показывающие продолжительность жизни в зависимости от фазы и года рождения]															
1997	[Горизонтальные линии: сплошные для самцов, пунктирные для самок, показывающие продолжительность жизни в зависимости от фазы и года рождения]															

Примечание. Продолжительность жизни: (—) — самцы, (---) — самки, в — весна, о — осень.

происходит главным образом за счет количества родившихся животных (сеголеток), а также за счет числа интермигрантов и иммигрантов. Снижение численности определяется в основном количеством эмигрантов и погибших особей старших возрастных групп, а также числом трансмигрантов. Прирост численности (назовем его “приходом”), снижение численности (“расход”) и их разность можно выразить в конкретных числах в каждой фазе численности (см. табл. 3). Так, в первой фазе эта разность составила (+9), во второй — (+31), в третьей — (-75) и в четвертой — (+36). Приход и расход в общей сумме за 12 лет были практически равными: приход — 602 особи, расход

— 601. Интересно то, что положительный прирост отмечается не только в первой и второй фазах, но и в четвертой, несмотря на относительно низкую численность слепушонки в этой фазе, т.е. в четвертой фазе уже закладываются предпосылки роста численности в следующей фазе, фазе нового подъема численности.

Таким образом, популяционная структура обыкновенной слепушонки представляет собой динамичную систему с прямыми и обратными связями. Первая фаза (фаза подъема) характеризуется приростом населения за счет сеголеток (25.2% от общего количества сеголеток, родившихся в период 1986–1997 гг.), небольшим отто-

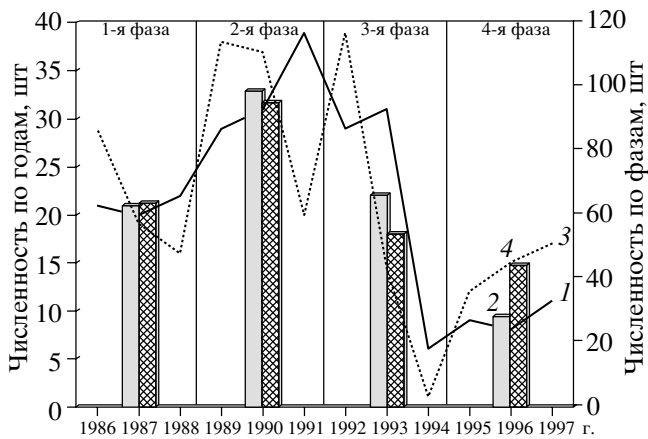


Рис. 5. Динамика численности взрослых самок и самок-сеголеток по годам и фазам численности.

По годам: 1 – взрослые самки, 3 – самки-сеголетки; по фазам: 2 – взрослые самки; 4 – самки-сеголетки.

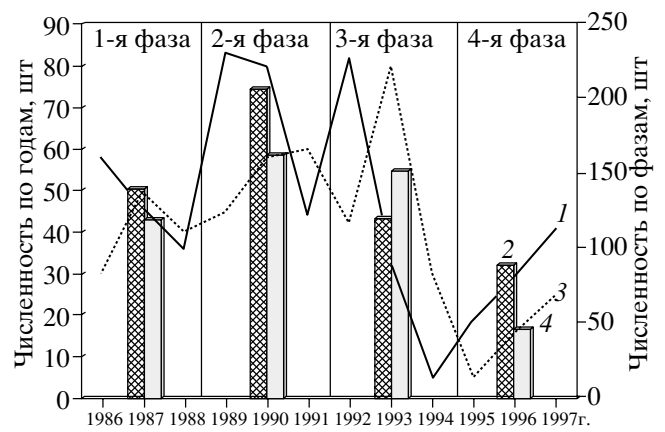


Рис. 6. Динамика численности сеголеток и эмигрантов по годам и фазам численности.

По годам: 1 – сеголетки, 3 – эмигранты; по фазам: 2 – сеголетки, 4 – эмигранты.

ком эмигрантов (24.9% от общего числа эмигрантов) и невысокой смертностью (18.4% от общего числа погибших) оседлых особей старших возрастных групп. Это приводит к увеличению в следующей фазе взрослой части населения.

Во второй фазе (пик численности) прирост населения продолжается за счет увеличения численности взрослых особей (37.9%) и сеголеток (37.2%), выселение мигрантов и смертность повышаются (33.9 и 22.5% соответственно), отчего в следующей фазе снижается доля взрослых зверьков. В третьей фазе вследствие снижения численности взрослых особей (26.6%) и рождаемости (сеголеток – 21.6%) происходит уменьшение численности населения. Способствует этому и резкое повышение смертности (46.9%). Доля эмигрантов немного снижается (31.6%) по сравнению с предыдущей фазой, но остается на высоком уровне, и все это в целом значительно снижает численность взрослой части населения в следующей фазе. В четвертой фазе (минимум численности) при резком уменьшении числа взрослых особей (12.6%) и сеголеток (16.0%) также снижаются смертность (12.4%) и эмиграция (9.6%), способствующие увеличению численности взрослой части населения слепушонки в следующей фазе.

А теперь рассмотрим соотношение элементов популяционной структуры не по фазам (или между фазами), а внутри фаз (табл. 3, над чертой) и в среднем за весь 12-летний период (по отношению к общей численности). Такой анализ позволяет проследить соотношение элементов популяционной структуры в каждой фазе и вычислить их средние показатели, характерные для данной популяции и отражающие ее популяционный гомеостаз (в экологическом смысле).

Процент взрослых особей в первой, третьей и четвертой фазах был на удивление равнозначен (34.8, 34.8 и 34.7), во втором был выше – 38.2; за весь период их доля составила 36.0. Доля сеголеток в первой и второй фазах была практически равной (31.4%, 30.8%), в третьей снизилась до 23.2%, а в четвертой повысилась до 36.3%; за весь период составила 29.6%. Соотношение сеголеток внутри фаз не соответствует общей динамике численности, а зависит в большей мере от численности взрослых особей.

Соотношения взрослых самок и самок-сеголеток во всех фазах имели обратную зависимость. В среднем за весь период наблюдений соотношение между самками было равным: взрослые самки – 13.7%, самки-сеголетки – 13.6%. Одним словом, соотношение взрослых самок и самок-сеголеток внутри фаз имеет такую же закономерность, как у взрослых и сеголеток, но еще большую зависимость самок-сеголеток от взрослых самок (см. рис. 5).

Доля самок-“мамок” за весь период составила в среднем 5.6% (или 20.5% от общего числа самок), их относительная доля снижается с первой по третью фазу (6.1, 5.5, 4.3%), затем в четвертой повышается до 7.8%. Это говорит о том, что относительный репродуктивный потенциал слепушонки выше на фазах низкой численности (четвертая фаза – минимум численности, первая – начало подъема) – см. рис. 1. Подтверждением этому служит и относительное увеличение количества сеголеток в четвертой фазе (см. табл. 3, над чертой).

Относительная доля эмигрантов внутри фаз не соответствует динамике численности по фазам, потому что зависит от численности сеголеток (рис. 6), соотношение которых внутри фаз также

не соответствует динамике численности; доля эмигрантов за весь период составила в среднем 25.6%, что намного превосходит смертность оседлой части населения слепушонки (5.2%).

Таким образом, рассмотренные трехгодичные фазы численности обыкновенной слепушонки четко отражают колебания ее численности. Каждая такая фаза имеет черты, сходные с определенными фазами динамики численности (подъем, пик, спад, минимум), и в суммарном виде эти фазы, возможно, действительно представляют собой 12-летний цикл. Так как для установления периода цикла и циклических колебаний численности любого вида животных необходимы наблюдения в течение как минимум трех циклов, в данной работе приведен пока только фактологический анализ одного предполагаемого 12-летнего цикла, но исследование продолжается.

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (гранты № 01-04-49571, 02-04-96434).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Бигон М., Харпер Дж., Таунсенд К. Экология. Особи, популяции и сообщества. В 2-х т. М.: Мир, 1989. Т. 2. 477 с.*
- 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., Позмогова В.П. Методика посемейного отлова и учета численности обыкновенной слепушонки (*Ellobius talpinus*) // Экология. 1998. № 5. С. 396–399.*
- Коли Г. Анализ популяция позвоночных. М.: Мир, 1979. 362 с.*
- Krebs C.J., Gaines M.S., Keller B.L., Myers J.H., Tamarin R.H. Population cycles in small rodents // Sci. 1973. V. 179. P. 35–41.*
- Krebs C.J., Myers J.M. Population cycles in small mammals // Advances Ecol. Res. 1974. V. 8. P. 267–399.*