

УДК 574.34+591.151:599.323.43

ДИНАМИКА ЧИСЛЕННОСТИ И ПОПУЛЯЦИОННОЙ СТРУКТУРЫ ПОЛИМОРФНОГО ПОСЕЛЕНИЯ ОБЫКНОВЕННОЙ СЛЕПУШОНКИ

© 2011 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 20.01.2010 г.

В результате многолетних (1985–1999 гг.) стационарных наблюдений за полиморфной популяцией слепушонки (*Ellobius talpinus* Pall.) в Курганской области посредством мечения и повторного отлова получены оригинальные данные по динамике численности и популяционной структуре полиморфного населения, состоящего из особей трех цветовых морф (черной окраски, бурой и промежуточной, или переходной). Исследуемый период динамики численности слепушонки (15 лет) представляет собой четко выраженные пять трехлетних фаз численности: минимум, подъем, пик (стабилизация), снижение до минимума, повторный подъем. Показано, что динамика численности и популяционной структуры населения обыкновенной слепушонки куртамышского поселения носит циклический характер.

Ключевые слова: обыкновенная слепушонка, окрасочный полиморфизм, цветовые морфы, популяционная структура, динамика численности, фазы численности, цикличность.

Наличие упорядоченных (циклических) колебаний численности характерно для немногих видов млекопитающих (классический пример циклических колебаний численности – численность популяций рыси в Канаде). В случаях, когда четкая цикличность отсутствует, 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; Krebs, Myers, 1974).

Цель данной работы – анализ динамики численности и популяционной структуры полиморфного населения обыкновенной слепушонки и установление периодичности их колебаний.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

В работе использованы материалы многолетних (1980–2009 гг.) коллекционных сборов (свыше 2000 экз. из 20 точек Уральского региона), учетов численности слепушонки и наблюдений за мечеными особями (в четырех точках Челябинской и Курганской областей в течение 1981–1983, 1984–1987, 1985–1999, 2002–2009 гг.). Одно из таких исследований экологии обыкновенной слепушонки проводилось в Куртамышском районе

Курганской области в течение 1985–1999 гг. Отлов и мечение осуществляли два раза в год (весной и осенью), наблюдали 24 семьи, помечено 745 зверьков, повторность поимок от 2 до 13 раз. Куртамышская популяция – полиморфная, представлена тремя цветовыми морфами: черной, бурой и переходной (см. таблицу).

Черная морфа – это животные с черным окрасом всего тела (меланисты), бурая – бурого окраса, переходная (или промежуточная) – животные с темной или черной (чепрачной) окраской спины и бурой окраской брюшной стороны либо с бурой окраской спины и темной (черноватой) окраской брюшной стороны.

При мечении животных использовалась традиционная методика отрезания первой фаланги пальцев, поскольку она позволяет, не нарушая естественного состояния семьи (поселения), вести постоянные наблюдения за каждым меченым животным в течение всего времени нахождения его на площадке мечения.

На основании многолетних наблюдений за мечеными зверьками установлено, что слепушонка в природных условиях может жить до 4–6.5 лет в зависимости от года рождения (Евдокимов, 1997). Первая (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). В данном

Годовая динамика численности и популяционной структуры куртамышского полиморфного поселения обыкновенной слепушонки (по данным мечения), экз.

Численность	Год наблюдений															Всего	
	'85	'86	'87	'88	'89	'90	'91	'92	'93	'94	'95	'96	'97	'98	'99	n	%
Общая	96	152	160	134	206	245	221	210	223	84	62	80	103	118	143	2237	100.0
Черная морфа	37	55	58	55	87	113	105	99	109	40	28	41	63	60	84	1068	47.7
Бурая	43	60	64	53	81	80	72	71	77	22	19	21	19	25	32	762	34.1
Переходная	16	33	32	23	36	40	35	35	29	18	10	12	19	33	27	407	18.2
Взрослые особи*	38	57	47	51	71	87	99	72	77	31	30	25	30	53	64	832	100.0
черные	14	25	18	17	32	37	50	35	34	18	15	13	17	29	40	394	47.4
бурые	16	19	17	25	27	35	30	25	34	6	10	8	5	10	13	280	33.7
переходные	8	13	12	9	12	15	19	12	9	7	5	4	8	14	11	158	19.0
Эмигранты*	21	30	50	40	45	58	60	42	80	30	5	16	25	20	36	558	100.0
черные	8	13	16	16	17	30	27	19	44	14	3	7	20	8	21	263	47.1
бурые	11	12	21	17	21	17	25	12	28	9	1	6	3	3	8	194	34.8
переходные	2	5	13	7	7	11	8	11	8	7	1	3	2	9	7	101	18.1
Прочие мигранты*	2	4	6	3	2	12	9	7	8	4	5	6	2	2	6	78	100.0
черные	2	2	4	1	1	8	3	3	5	2	1	4	0	1	3	40	51.3
бурые	0	1	1	1	1	3	5	4	2	1	3	1	1	1	2	27	34.6
переходные	0	1	1	1	0	1	1	0	1	1	1	1	1	0	1	11	14.1
Погибшие*	8	3	11	4	5	8	9	7	25	14	3	4	5	4	4	114	100.0
черные	4	2	6	2	2	4	4	3	15	5	1	1	1	0	3	53	46.5
бурые	3	1	4	1	2	3	3	2	6	6	1	2	3	2	0	39	34.2
переходные	1	0	1	1	1	1	2	2	4	3	1	1	1	2	1	22	19.3
Самки-матки	7	8	9	10	12	12	13	12	7	3	6	7	6	8	6	126	100.0
черные	2	3	2	4	5	5	4	4	2	2	4	4	4	4	3	52	41.3
бурые	2	2	2	3	4	3	5	6	5	1	2	2	1	2	2	42	33.3
переходные	3	3	5	3	3	4	4	2	0	0	0	1	1	2	1	32	25.4
Сеголетки*	27	58	46	36	83	80	44	82	33	5	19	29	41	43	29	655	100.0
черные	11	15	18	20	36	42	24	42	16	3	9	20	25	22	15	318	48.5
бурые	12	28	22	10	31	25	14	32	9	1	7	5	8	9	9	222	33.9
переходные	4	15	6	6	16	13	6	8	8	1	3	4	8	12	5	115	17.6
Приплод	27	58	46	36	83	80	44	82	33	5	19	29	41	43	29	655	100.0
от черных самок	5	15	14	15	36	35	21	38	12	4	12	22	32	27	9	297	45.4
от бурых	8	16	4	14	24	20	15	32	21	1	7	6	3	11	16	198	30.2
от переходных	14	27	28	7	23	25	8	12	—	—	—	1	6	5	4	160	24.4
Отдано																—115	100.0
черными самками										—1	—3	—2	—7	—5		—18	15.7
бурыми				—4			—1		—12			—1		—2	—7	—27	23.5
переходными	—10	—12	—22	—1	—7	—12	—2	—4								—70	60.9
Получено																+115	100.0
черной морфой	+6		+4	+5		+7	+3	+4	+4						+6	+39	33.9
бурой	+4	+12	+18		+7	+5							+5			+51	44.4
переходной									+8	+1	+3	+3	+2	+7	+1	+25	21.7

* Слагаемые общей численности.

случае рассматриваются две группы слепушонок: сеголетки и взрослые особи (сборная группа).

Мигрантами считаются животные первых трех возрастных групп (при наблюдении за перемещениями меченых животных мигранты старших возрастных групп не встречались). В состав мигрантов, кроме эмигрантов, входят: иммигранты – животные, которые приходят в поселение с соседних территорий, остаются в нем 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). В настоящей работе приводятся данные по эмигрантам и сборной (прочей) группе остальных мигрантов (см. таблицу).

Так как отлов и мечение проводили весной и осенью, учет мигрантов и смертности особей старшего возраста осуществляли по следующему принципу: отсутствующие весной меченые животные 1, 2, 3-й возрастной групп считались мигрировавшими, 4–7-й групп – погибшими осенью прошлого года, а отсутствующие осенью считались мигрировавшими или погибшими весной этого года (Евдокимов, 2003). Случаи преждевременной смерти молодых особей (первые три возрастные группы) от хищников во время миграций (расселений) и подготовки убежищ нами не учитывались. Регистрировали только смерть оседлых особей старших возрастных групп в результате естественного старения. В таблице приведены общие данные по численности мигрантов и погибших особей без разделения на возрастные группы.

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 группы мигрантов и погибших особей, присутствовавших хотя бы раз на площадке мечения.

По разработанной нами методике учета численности обыкновенной слепушонки (Евдокимов, Позмогова, 1998) анализировали абсолютную численность (реальную численность животных, находившихся на площадке мечения в период наблюдений) и относительную (отношение общего количества животных во всех семьях к числу отловленных семей) численность в осенний период (на площадках мечения, при учетах численности и в точках сбора коллекционного материала).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Первоначально анализ динамики численности и популяционной структуры обыкновенной слепушонки, базировавшийся на наблюдениях за мечеными слепушонками куртамышской популяции в течение 1985 – 1994 гг., проводился по годовым фазам численности (Евдокимов, 1997). В этот период динамика численности носила циклический характер: годы подъема численности (1986, 1989, 1992) чередовались с годами спада (1985, 1988, 1991, 1994), в промежуточные годы между подъемами и спадами численности (1987, 1990, 1993) наблюдались небольшие снижения численности. Правда, в 1990 г. снижения не было, скорее, наоборот; нечетко был выражен и спад численности в 1991 г. (см. таблицу и рис. 1).

Дальнейшие наблюдения за этим поселением в 1995–1997 гг. показали, что периодичность фаз численности (подъем, снижение, спад), отмечавшаяся в предыдущие годы, нарушилась – происходил только постепенный подъем численности на фоне относительно низкой численности (см. рис. 1). Подобный характер динамики численности требует иного подхода при анализе этого процесса у особой жизненной (подземной) формы грызунов – обыкновенной слепушонки.

Продолжительность жизни слепушонки в несколько раз больше, чем у наземных мелких грызунов (полевок) подобных размеров. Динамика численности животных определяется в основном сменой поколений, возрастным и половым составом, миграцией (расселением) и смертностью. Если у мелких наземных грызунов смена поколений происходит почти ежегодно, то у слепушонки это время составляет до 3 лет и более; то же самое происходит с возрастным и половым составом. На 3 года со дня рождения растягута у слепушонки и миграция (Евдокимов, 1999). Все это свидетельствует о том, что для более точного выявления периодичности колебаний численности слепушонки за единицу времени следует брать 3 года, которые, по нашему мнению, представляют одну “трехгодичную фазу” численности (Евдокимов, 2003). Под термином “трехгодичная фаза” надо понимать следующие друг за другом три года как единую совокупность. Такие колебания в виде трехгодичных фаз являются составной частью циклов численности обыкновенной слепушонки. На основании этого двенадцатилетний период (1986–1997 гг.) динамики численности слепушонки куртамышского поселения представлял собой как бы четыре фазы: подъем, пик, снижение, минимум (см. рис. 1а).

В предыдущих работах (Евдокимов, 1997, 1999, 2003) куртамышская популяция (поселение) слепушонки рассматривалась как мономорфная популяция, как модельный объект изучения динамики популяционной структуры без учета нали-

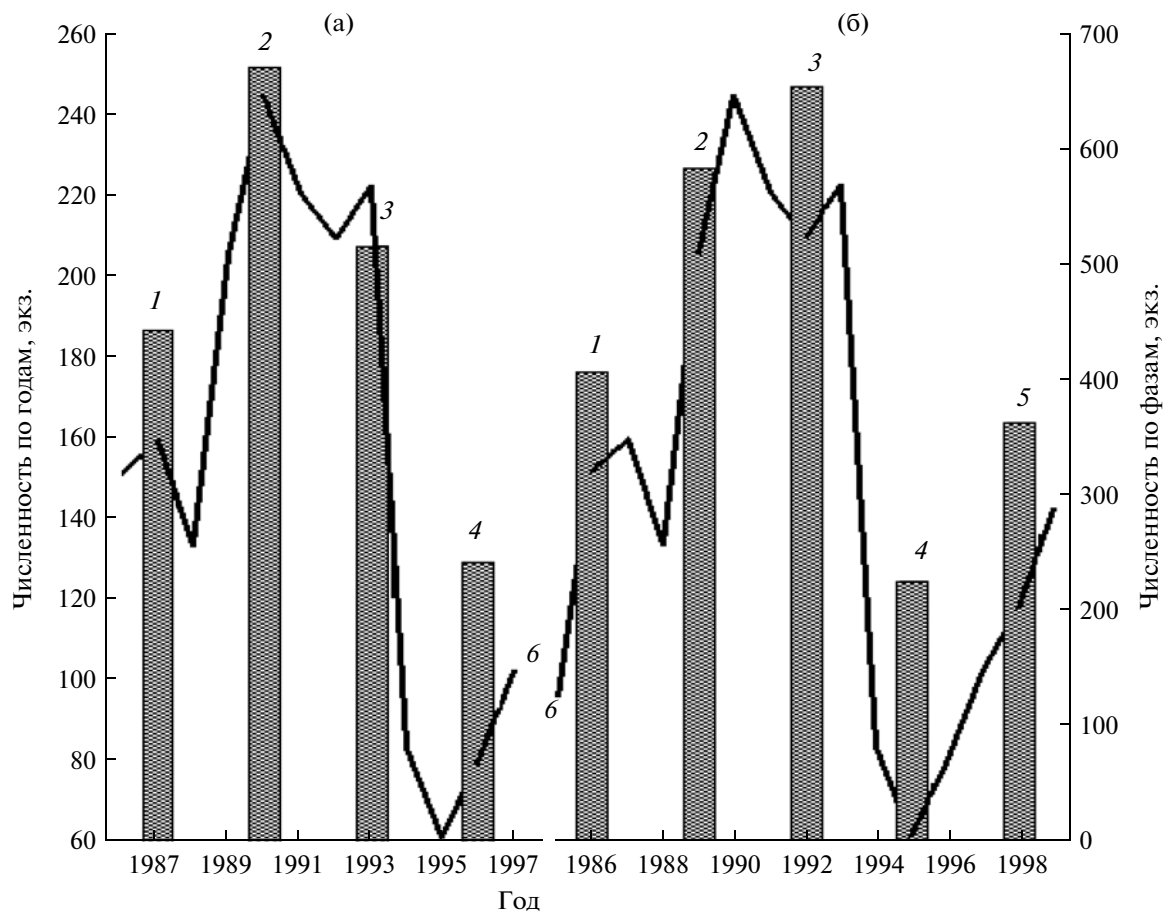


Рис. 1. Динамика численности слепушонки куртамышского поселения по годам и по фазам.

а – период 1986–1997 гг., б – период 1995–1999 гг.; 1–5 – фазы численности (по второй оси Y); 6 – годовая динамика численности (по первой оси Y).

чия трех цветковых морф. В настоящей работе динамика численности и популяционной структуры рассматривается с учетом цветковых морф и увеличения общего периода наблюдений до 15 лет (1985–1999 гг.). За этот период число трехлетних фаз численности возросло до пяти, но при этом произошел сдвиг фаз численности на один год назад (см. рис. 1б) по сравнению с проанализированным ранее двенадцатилетним периодом (см. рис. 1а).

Такое начало отсчета первой фазы, на наш взгляд, вполне соответствует реальным колебаниям численности обыкновенной слепушонки данного поселения и популяции в целом. Таким образом, 1985–1987 гг. – это первая фаза численности, 1988–1990 гг. – вторая, 1991–1993 гг. – третья, 1994–1996 гг. – четвертая и 1997–1999 гг. – пятая. Суммированные трехгодичные фазы численности слепушонки упорядочиваются в виде девятилетних циклов, что и наблюдается на рис. 1 в виде одного полного и следующего неполного циклов.

В течение первых трех лет (первой фазы) происходило повышение численности слепушонки от 96 до 160 особей, что в общей сумме составляет 408 животных (см. таблицу). В течение второй фазы численность сначала немного снизилась (со 160 до 134), затем вновь возросла (от 134 до 245) и составила в общем 585 особей. В третьей фазе (фаза пика или фаза стабилизации) наблюдались небольшие колебания численности (221, 210, 223 особи), а общая численность возросла до 654 зверьков. В четвертой фазе произошел резкий спад численности в первые два года (с 223 до 62 особей), затем она незначительно повысилась (с 62 до 80), а общая численность оказалась минимальной (226 животных) по сравнению с другими фазами. В пятой фазе с каждым годом по нарастающей шел подъем численности (103, 118, 143 особи), общая численность возросла до 364 животных. Следующая фаза (2000–2002 гг.) должна была бы быть фазой пика (стабилизации) численности, но дальнейшие наблюдения в Куртамышском районе не проводились. В соседней Челябинской области по

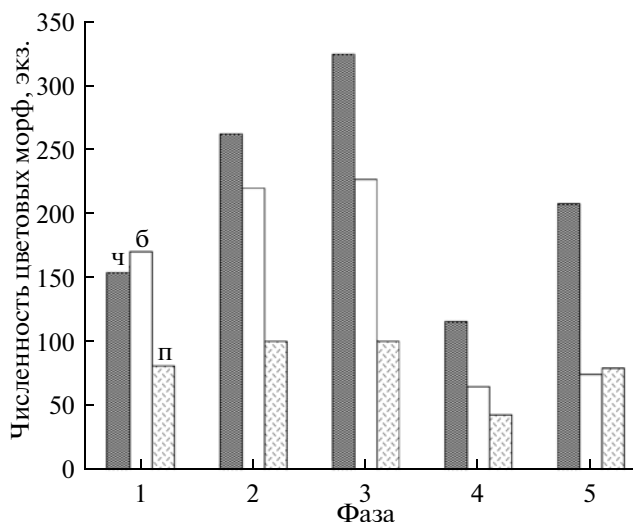


Рис. 2. Динамика численности цветковых морф слепушонки по фазам (ч – черная морфа, б – бурая, п – переходная).

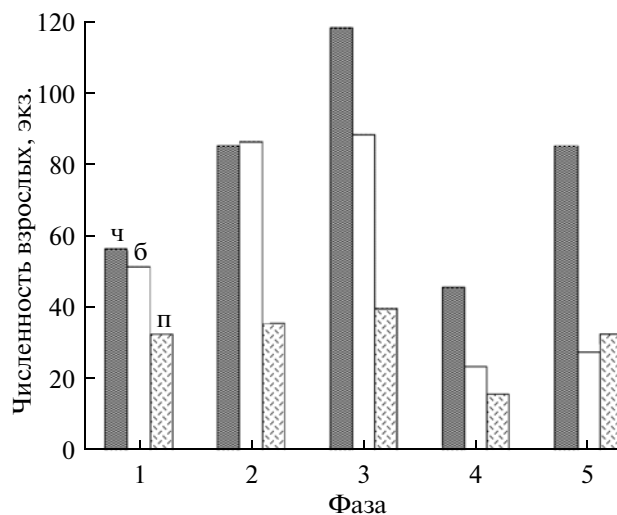


Рис. 3. Динамика численности взрослых особей цветковых морф по фазам (условные обозначения см. на рис. 2).

нашим данным в эти годы отмечалось заметное повышение численности слепушонки.

Общая численность куртамышского поселения слепушонки определяется суммарной численностью животных трех цветковых морф. В среднем за 15 лет черная морфа составила 47.7%, бурая – 34.1%, переходная – 18.2% от общей численности полиморфного населения. Доля черной морфы варьировала по годам от 37.5% до 62.1%, бурой – от 18.5% до 44.8% и переходной – от 13.4% до 28.0% (см. таблицу).

В первой фазе из трех морф доминировала бурая, в дальнейшем преобладали особи черной морфы, особенно в пятой фазе; животные бурой морфы стояли на втором месте, но в пятой фазе уступили это место переходной морфе (см. рис. 2). Обращает на себя внимание тот факт, что смена доминантов (бурой и черной морф) и субдоминантов (бурой и переходной морф) происходит в фазы низкой численности или ее подъема (1-я и 5-я фазы). Показательно, что в августе 1983 г. в куртамышском поселении при проведении первого разведочного одноразового отлова слепушонки из 50 пойманных животных особи черной морфы составляли 54.0%, бурой – 30.0% и переходной – 16.0% (относительная численность слепушонки в 1983 г. была намного выше, чем в 1985 г.). В динамике численности животных черной морфы четко прослеживается периодичность ее колебаний: три фазы полного девятилетнего цикла и две фазы – следующего.

Каждая цветовая морфа представлена взрослыми особями и сеголетками, эмигрантами и прочими мигрантами, отмирающими животными старших возрастных групп (Евдокимов, 2005). Общая динамика численности взрослых особей

трех цветковых морф по трехгодичным фазам численности соответствовала общей динамике численности этих морф (рис. 3), за исключением небольших отличий в 1-й и 2-й фазах между черной и бурой морфами. В 1-й фазе доминировали взрослые особи черной морфы, во 2-й фазе соотношение животных черной и бурой морф этой возрастной группы было практически равным (86 : 87), но в следующих фазах наблюдалось заметное преобладание взрослых слепушонок черной морфы. Можно отметить и то, что численность взрослых особей бурой морфы после общего резкого снижения численности в 4-й и 5-й фазах нарастала медленнее по сравнению с численностью взрослых особей черной морфы и даже уступала взрослым особям переходной морфы (рис. 3).

Незначительное доминирование бурой морфы в первой фазе численности было обусловлено более высоким числом бурых сеголеток по сравнению с черными, но в последующих фазах постоянно доминировали сеголетки черной морфы (рис. 4). Следует обратить внимание на динамику общей численности сеголеток. Если общая численность и численность взрослых особей трех цветковых морф достигает пика в 3-й фазе, то пик общей численности сеголеток отмечается во 2-й и 5-й фазах, т.е. численность сеголеток и взрослых особей находятся в обратно пропорциональной зависимости (противофаза). Особенно четко такая зависимость прослеживается у сеголеток черной морфы. Тем не менее у сеголеток этой морфы можно также выделить циклы численности: один полный цикл (2–4-я фазы) и две фазы (1-я и 5-я) предыдущего и последующего неполных циклов.

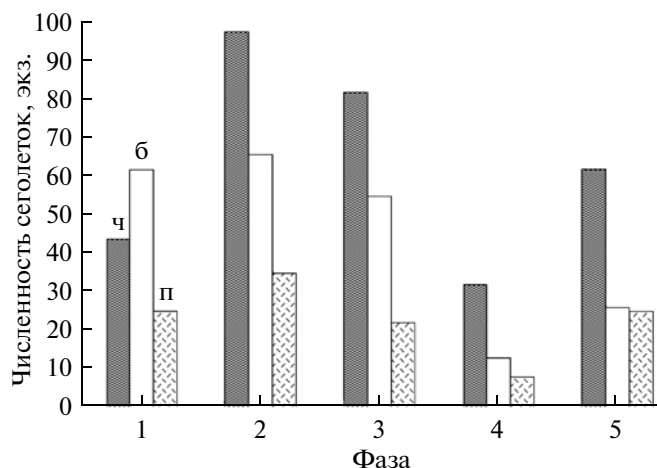


Рис. 4. Динамика численности сеголеток цветковых морф по фазам (условные обозначения см. на рис. 2).

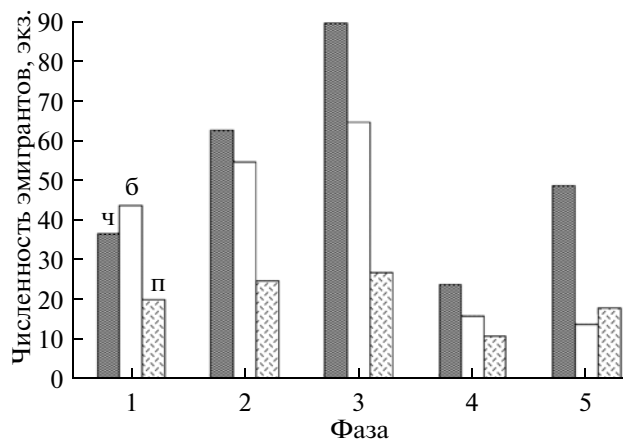


Рис. 5. Динамика численности эмигрантов цветковых морф по фазам (условные обозначения см. на рис. 2).

Динамика численности эмигрантов по фазам носит такую же направленность (цикличность), как и динамика общей численности поселения и численности взрослых особей: возрастание процессов эмиграции (расселения) от 1-й фазы до 3-й, снижение в 4-й и новый подъем — в 5-й (рис. 5). Наиболее четко прослеживается периодичность колебаний общей численности эмигрантов черной морфы: три фазы полного девятилетнего цикла и две фазы — следующего.

Общая смертность слепушонки старших возрастных групп трех цветковых морф соответствует их общему соотношению (см. таблицу), но динамика численности погибших животных этих морф отличается от динамики численности взрослых, сеголеток и эмигрантов (рис. 6). Самая высокая смертность животных трех цветковых морф наблюдается в 3-й фазе. В 4-й фазе смертность резко снижается по сравнению с 3-й, а в 5-й фазе — по сравнению с 4-й, при этом смертность особей черной морфы в двух последних фазах по сравнению с тремя предыдущими ниже смертности бурых животных. В динамике смертности (взрослой части населения) слепушонки также наблюдается девятилетняя цикличность с большим сдвигом по фазам численности: окончание девятилетнего цикла смертности приходится на 2-ю фазу, а начало — на 3-ю. Таким образом, мы имеем неполный цикл смертности из двух фаз (1, 2-я) и полный — из трех (3–5-я), что хорошо прослеживается у взрослых особей всех трех цветковых морф.

На рис. 7 представлена динамика численности приплода от самок трех цветковых морф. На первый взгляд этот рисунок подобен рис. 4, но их сходство заключается только в одинаковом количестве сеголеток и приплода (см. таблицу). Общее число сеголеток и общий приплод в каждой фазе по количеству одни и те же, но динамика припло-

да от самок трех цветковых морф и динамика численности сеголеток разных цветковых морф имеют качественные отличия. Разность между количеством сеголеток разных цветковых 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 (Евдокимов, 2005).

Так, в первой фазе приплод слепушонки состоял из 131 сеголетка (44 — черные, 62 — бурые и 25 — переходные), но от черных самок приплод составил 34 сеголетка, от бурых — 28 и от переходных — 69. Отсюда видно, что прирост населения слепушонки за счет приплода от самок переходной морфы происходил не только количественно, но и качественно. Самки переходной морфы поставляют в популяцию, кроме особей своей морфы, животных и двух других морф (из 69 детенышей только 25 особей имели переходную окраску). Разность между числом сеголеток черной морфы (44) и приплодом от самок черной морфы (34), числом сеголеток бурой морфы (62) и приплодом от самок бурой морфы (28) в первой фазе численности в сумме составила 44 особи. Эта разность была покрыта приплодом от самок переходной морфы ($69 - 25 = 44$ особи: 10 — черной морфы и 34 — бурой).

Прирост населения во второй фазе в большей мере (43.2 %) происходил за счет приплода от самок-маток черной морфы. Во второй фазе разность между числом сеголеток черной морфы (98) и приплодом от самок этой морфы (86), числом сеголеток бурой морфы (66) и приплодом (58) в сумме составила 20 особей, которая также была покрыта самками переходной морфы ($55 - 35 = 20$: 12 — черной и 8 — бурой).

В третьей фазе (фазе пика или стабилизации) прирост населения происходил за счет приплода в основном от самок-маток черной и бурой морф.

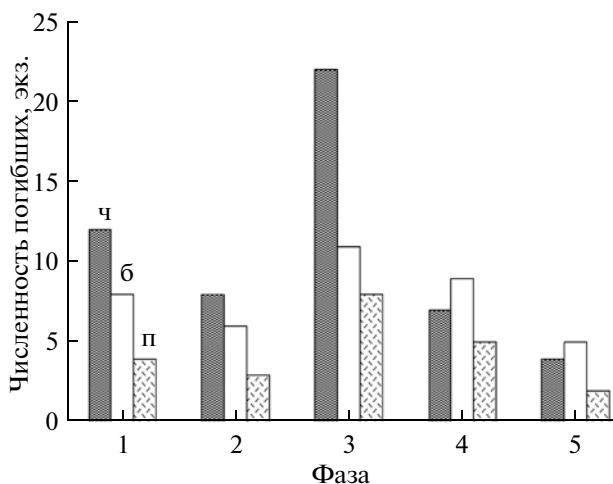


Рис. 6. Динамика численности погибших особей старшего возраста цветковых морф по фазам (условные обозначения см. на рис. 2).

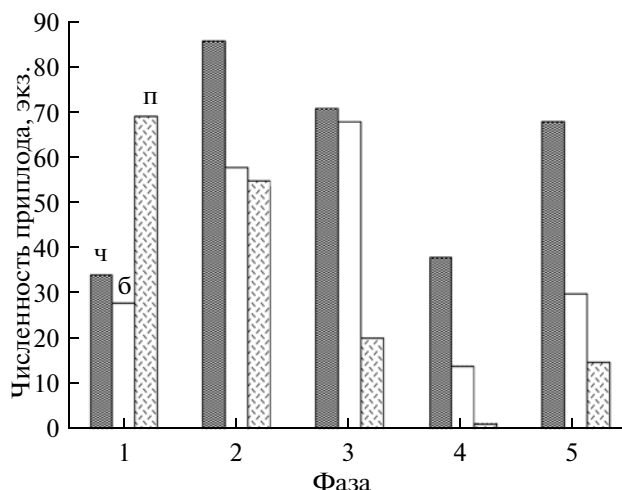


Рис. 7. Динамика численности приплода от самок трех цветковых морф по фазам (ч – черной, б – бурой, п – переходной).

Разность между числом сеголеток черной морфы (82) и приплодом (71), числом сеголеток переходной морфы (22) и приплодом (20) в сумме составила 13 особей, и эта разность была покрыта самками бурой морфы ($68 - 55 = 13$: 11 – черной и 2 – переходной).

В четвертой фазе (фазе минимума) поддержание численности населения происходило в основном за счет приплода от самок-маток черной морфы. Эта фаза характеризуется самым низким приплодом (8,1 % от общего приплода в пяти фазах), особенно у переходной морфы. В четвертой фазе разность между числом сеголеток переходной морфы (8) и приплодом от самки этой морфы (1) в сумме составила 7 особей и была покрыта самками черной ($38 - 32 = 6$) и бурой ($14 - 13 = 1$) морф.

В пятой фазе, как и в четвертой, прирост населения осуществлялся в большей мере за счет приплода от черных самок. Разность между числом сеголеток переходной морфы (25) и приплодом (15) в сумме составила 10 особей, которая была покрыта также, как и в четвертой фазе, самками черной ($68 - 62 = 6$) и бурой ($30 - 26 = 4$) морф.

Необходимо отметить, что динамика численности приплода от самок разных цветковых морф по фазам численности отличается от динамики численности сеголеток. Если у черной морфы динамика численности сеголеток и приплода совпадают между собой и с динамикой общей численности, то у бурой и переходной они отличаются, особенно в первых трех фазах. Динамика численности приплода от самок бурой морфы находится как бы в противофазе к динамике приплода от самок черной морфы. И хотя динамика численности приплода от самок трех цветковых морф очень своеобразная, в ней прослеживаются девятилет-

ние циклы, по крайней мере у черной и бурой морф: у черной – один полный цикл (2–4-я фазы) и две фазы (1-я и 5-я) предыдущего и последующего неполных циклов, у бурой – полный цикл (1–3-я фазы) и неполный (4, 5-я фазы).

Своеобразие динамики численности приплода от самок переходной морфы, на наш взгляд, заключается в том, что переходная морфа – это резерв популяции, который способствует сохранению равновесного состояния доминирующих морфотипов на разных фазах численности. Возможно, переходная морфа является и сдерживающим фактором неконтролируемого роста популяции. При снижении интенсивности размножения самок переходной морфы численность доминирующих морф уменьшается как за счет количества детенышей своей окраски, так и за счет дополнительного воспроизводства соответствующей доли переходной морфы.

Из вышесказанного видно, что каждая цветовая морфа играет важную роль в динамике численности и популяционной структуры, внося определенный вклад в прирост населения и поддержание популяционного гомеостаза. Такая тактика сохранения в сбалансированном виде цветковых морф носит не случайный характер и играет определенную роль как в динамике численности, так и в динамике популяционной структуры для поддержания незатухающих циклических колебаний.

Динамика численности и популяционной структуры обыкновенной слепушонки характеризуется сложными прямыми и обратными связями. Так, наблюдается прямая связь динамики общей численности населения с динамикой численности взрослой части населения и эмигрантов (см. рис. 2, 3, 5) и обратная – с динамикой численности сеголеток и смертности животных стар-



Рис. 8. Динамика численности обыкновенной слепушонки Уральского региона по данным мечения, коллекционных сборов и учетов численности (осенний период).

ших возрастных групп (см. рис. 2, 4, 6). Еще более сложная внутрипопуляционная связь существует между самками разных цветовых морф в поддержании сбалансированности морфотипов при рождении молодняка (см. рис. 7).

Таким образом, как динамика численности, так и динамика популяционной структуры обыкновенной слепушонки куртамышского поселения представляют собой упорядоченные (циклические) колебания. Такие колебания численности в виде трехгодичных фаз являются составной частью девятилетних циклов численности. Подтверждают это и данные о многолетней динамике численности слепушонки Уральского региона по осенним отловам (рис. 8). На данной гистограмме как будто бы четкой циклическости колебаний по годам нет, только ее тенденция, так называемые квазициклы (Бигон и др., 1989), но, расчленив всю кривую на трехлетние отрезки времени, получаем ряд вполне определенных фаз численности: первые три года (1982–1984 гг.) — 3-я фаза (фаза пика численности); 1985–1987 гг. — 1-я фаза (фаза снижения численности), 1988–1990 гг. — 2-я фаза (подъем численности); 1991–1993 гг. — 3-я фаза (новый пик численности); 1994–1996 гг. — 1-я фаза (новое снижение численности); 1997–1999 гг. — новый подъем; 2000–2002 гг. — пик; 2003–2005 гг. — снижение; 2006–2008 гг. — подъем. Такое расчленение на трехгодичные фазы позволило обнаружить упорядоченные колебания численности слепушонки в виде четырех девятилетних циклов: двух полных и двух неполных.

На мой взгляд, девятилетние циклы численности слепушонки объединяются в 27-летний период, состоящий из трех циклов: первый (неполный) (1976–1984 гг.) — цикл предполагаемой высокой численности населения, второй (1985–1993 гг.) — цикл снижения численности, третий (1994–2002 гг.) — цикл минимальной численности, четвертый, или первый (также неполный), цикл (2003–2011 гг.) — новый подъем численности (см. рис. 8). Визуальные наблюдения и отдельные учеты численности показали, что в последнее время численность слепушонки значительно возросла; стали вновь заселяться пригодные для обитания биотопы, пустовавшие в середине 90-х годов прошлого столетия. Складывается в некотором роде парадоксальное состояние: в девятилетних циклах происходит нарастание численности от 1-й фазы к 3-й, а в периодах — снижение численности от 1-го цикла к 3-му. По-видимому, это один из факторов, способствующих поддержанию упорядоченных колебаний численности слепушонки. Вполне вероятно, что обыкновенную слепушонку можно отнести к числу немногих видов млекопитающих с четкой упорядоченностью (циклическостью) колебаний численности.

Работа выполнена при финансовой поддержке Президиума РАН (программа “Биологическое разнообразие”, проект № 09-П-4-1029) и Российского фонда фундаментальных исследований (грант № 11-04-00720).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Бигон М., Харпер Дж., Таунсенд К.* Экология. Особи, популяции и сообщества. В 2-х т. М.: Мир, 1989. Т. 2. 477 с.
- 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.* Колебания численности и популяционной структуры обыкновенной слепушонки (первичный анализ) // Экология. 2003. № 3. С. 234 – 242.
- Евдокимов Н.Г.* Сравнительный анализ цветковых морф полиморфной популяции обыкновенной слепушонки // Экология. 2005. № 6. С. 438–445.
- Евдокимов Н.Г., Позмогова В.П.* Методика посемейного отлова и учета численности обыкновенной слепушонки (*Ellobius talpinus*) // Экология. 1998. № 5. С. 396–399.
- 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.