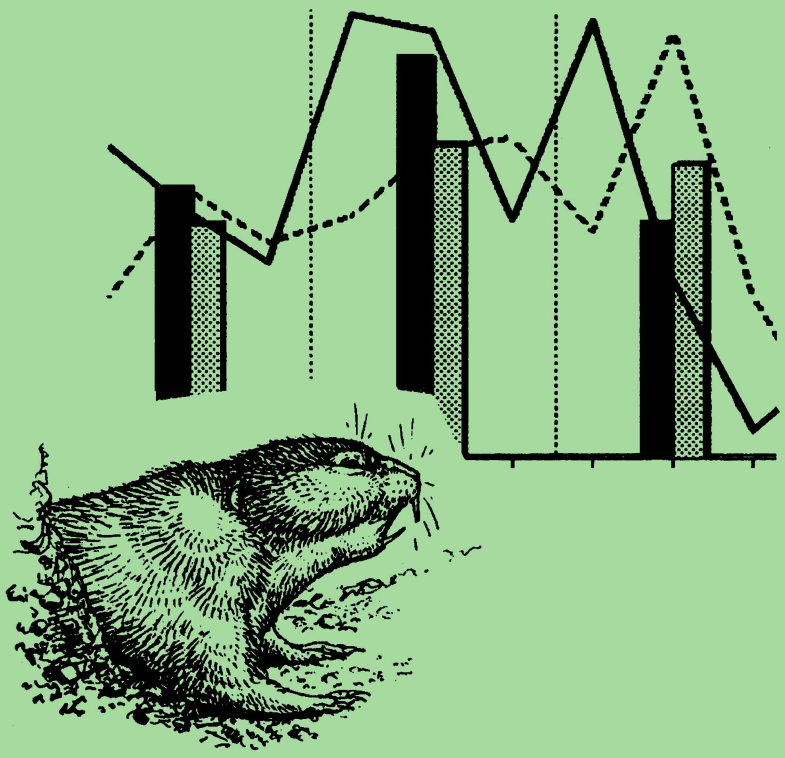
Н.Г. Евдокимов

ПОПУЛЯЦИОННАЯ ЭКОЛОГИЯ ОБЫКНОВЕННОЙ СЛЕПУШОНКИ



РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК
Уральское Отделение
Институт экологии растений и животных

Н.Г. Евдокимов

ПОПУЛЯЦИОННАЯ ЭКОЛОГИЯ ОБЫКНОВЕННОЙ СЛЕПУШОНКИ

Екатеринбург
2001

Материалы монографии подготовлены при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (00-15-97952, 01-04-49571).

ISBN 5-88464-038-2

УДК 574.3:599.323.4
ББК 28.081:28.693.36
Е 155

Ответственный редактор к.б.н. **К.И. Бердюгин**

Рецензент к.б.н. **Е.С. Некрасов**

Е 155

Евдокимов Н.Г. Популяционная экология обыкновенной слепушонки. Екатеринбург: Изд-во «Екатеринбург», 2001. — 144 с.

В монографии впервые обобщены результаты исследований автора по экологии обыкновенной слепушонки (*Ellobius talpinus* Pall., 1770). В основу книги положены материалы, полученные в ходе многолетних (1980-1997 гг.) полевых исследований (коллекционные сборы и мечение животных). В результате этих исследований разработаны методики учета численности и определения возраста слепушонки. На основании полученных данных проведен анализ динамики численности, репродуктивных процессов, пространственной и демографической структуры популяций обыкновенной слепушонки на Южном Урале и в Зауралье. Наибольший интерес представляют выявленные колебания численности различной периодичности и их взаимосвязь с продолжительностью жизни, возрастным и половым составом, плодовитостью, характером миграций, сбалансированностью различных элементов популяционной структуры, в том числе окрасочного полиморфизма, и его значения в регуляции численности и поддержании популяционного гомеостаза.

Табл. 95, Рис. 24, библиограф. 123 назв.

ISBN 5-88464-038-2

© Автор, 2001
© Обложка. В.К.Рябицев.
© Оформление. Издательство «Екатеринбург», 2001

СОДЕРЖАНИЕ

ВВЕДЕНИЕ 4

ОЧЕРК МАТЕРИАЛОВ И МЕТОДОВ 8

Глава I.
ЭКОЛОГИЯ ОБЫКНОВЕННОЙ СЛЕПУШОНКИ 22

1. Структура семей и численность 22
2. Возрастная структура, продолжительность жизни, смертность 28
3. Соотношение полов 34
4. Размножение 35
5. Сезонные миграции (расселение) и состав мигрантов 42
6. Рост и развитие слепушонки 49
7. Обыкновенная слепушонка — зимоспящий грызун? 57

Глава II.
ДИНАМИКА ЧИСЛЕННОСТИ И ПОПУЛЯЦИОННОЙ СТРУКТУРЫ 65

1. Фазы численности 65
2. Колебания численности и популяционной структуры 76

Глава III.
ОКРАСОЧНЫЙ ПОЛИМОРФИЗМ СЛЕПУШОНКИ И ЕГО ЗНАЧЕНИЕ 93

1. Окрасочный полиморфизм слепушонки 93
2. Сравнительная характеристика цветовых морф 97
3. Популяционное значение окрасочного полиморфизма 104

ЗАКЛЮЧЕНИЕ 113

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ 116

ПРИЛОЖЕНИЕ 125

ВВЕДЕНИЕ

Обыкновенная слепушонка (*Ellobius talpinus* Pall., 1770) относится к особой жизненной форме — подземным грызунам. Представители этой группы распространены в семиаридных и аридных областях (Формозов, 1956). Слепушонка населяет почти весь пояс степей от Украины до Китая и широко распространена в полупустынях и пустынях, но встречается и в лесостепной зоне. До сих пор нет должного внимания к этому виду грызунов, как к особой жизненной форме.

Обыкновенная слепушонка представляет собой высоко организованный вид со сложной популяционной структурой. Она является представителем мелких грызунов, но переход от наземного образа жизни к подземному (Орлов, 1978) потребовал коренной перестройки как морфологической (вальковатое тело, клиновидная голова, коротенькие лапы с опушенными пальцами, короткая сильная шея, мощные резцы и жевательные мышцы, отсутствие наружных слуховых раковин, маленькие глаза), так и физиологической (усвоение метаболической воды, приспособление глаз к сумеречному свету, питание высоко калорийной пищей, увеличение продолжительности жизни, высокие энерготраты). Неизбежно это привело и к формированию особых регуляторных внутрипопуляционных механизмов.

Главным отличием слепушонки от наземных грызунов (и даже от таких землероев, как прометеева полевка — *Prometheomys schaposchnikovi*) является ее почти постоянное существование под землей, постоянное рытье кормовых ходов в поисках пищи (корневищ, клубней, луковиц), изоляция своих ходов и нор от внешнего мира посредством забивания землей концевых выходов нор.

Для слепушонки, ведущей подземный образ жизни, норы и ходы — это не только убежища (подземными убежищами пользуются и многие наземные грызуны), но их постоянная среда обитания. Характерной чертой ее поведения является восстановление нарушенных ходов, где бы и как часто бы это не происходило. В отличие от слепышей (Spalax) и цокоров (Myospalax), не появляющихся на поверхности земли при выталкивании нарытой земли (подобно кроту), слепушонка при прокладывании кормовых ходов и добывании корма разрыхленную резцами землю выталкивает из отнорка грудью (иногда и задней частью тела) резкими сильными толчками. Во время кормежки слепушонка не закрывает выходное отверстие (отнорок), потому что приходится часто выталкивать нарытую землю. В теплую сухую погоду отнорки остаются открытыми для вентиляции ходов.

Обычно семья, проживающая на ограниченной территории, использует свой участок в течение нескольких (или многих) лет, что возможно только при использовании в течение года части участка. В конце лета и всю осень (до

промерзания почвы) слепушонка делает запасы кормов на зиму и забивает землей большинство проделанных ранее кормовых ходов, а весной и летом следующего года делает новые кормовые ходы. Сквозь старые ходы (забитые плотно землей) прорастают корни и появляются клубеньки травянистой растительности, которые вновь используются слепушонкой. «Скрытая» летняя активность слепушонки, о которой говорится в монографии «Млекопитающие Казахстана» (1978), и которую мы сами наблюдали в Наурзумском заповеднике, также связана с этой характерной чертой ее жизни. Если на северной границе ареала забивание летних ходов происходит в основном перед зимовкой, то в засушливых степях, кроме этого, и в самое жаркое время лета. Вырытую при прокладывании кормовых ходов землю слепушонка не выталкивает на поверхность через отнорки, а забивает ею старые кормовые ходы, что не только способствует восстановлению кормовой базы (при двух вегетационных периодах), но и предохраняет животных от перегрева, а почву от высыхания.

Социальная организация подземных грызунов может быть различной. Среди них есть и строго одиночные формы (слепыши, цокоры, гоферы), формы, ведущие семейный образ жизни (слепушонка), и формы с высокой степенью социальности, как например, голый землекоп — *Heterocephalus glaber*, который живет колониями, иногда до 100 и более особей в одной системе нор (Соколов, 1977; Walker et al., 1964). Если степень социальности (одиночные, семейные, колониальные) служит показателем большей приспособленности вида к условиям среды, то слепушонку, несмотря на ее узкую специализацию, можно отнести к широкораспространенным и пластичным формам.

Вид — слепушонка обыкновенная, был открыт и описан П.С.Палласом (1770). После него о слепушонке упоминают Э.А.Эверсманн (1850), Ф.Ф. Брандт (1855), Л.Н.Сабанеев (1874), Е.А.Бихнер (1888–1889), обработавший зоологические коллекции Н.М.Пржевальского из Центральной Азии. Есть некоторые сведения по этому виду у Н.А.Зарудного (1897) и С.И. Огнева (1916).

Много работ по слепушонке появилось в 20–30 годы: А.А.Браунер (1925), Н.С.Виноградов (1926, 1933), Н.М.Дукельская (1926), М.К.Серебренников (1926), А.А.Угаров (1928), А.Н.Формозов (1929), В.С.Угрюмый (1934), Ю.М.Ралль (1935), Н.А.Свириденко (1936), А.М.Беляев (1936), В.Н.Шнитников (1936), Р.Н.Мекленбурцев (1937), Н.В. Минин (1938) и др. Из перечисленных выше авторов следует особо отметить работы А.А.Угарова — о систематике рода Ellobius; В.С.Угрюмого (1934) — о биологии слепушонки и ее роли в изменении почвы; И.И.Колесникова (1936) — о вреде, наносимом этим грызуном каучуконосным культурам, и Р.Н.Мекленбурцева (1937) — о биологии и сельскохозяйственном значении слепушонки.

В 1945 г. была опубликована статья С.И.Оболенского по биологии слепушонки и способам борьбы с нею. Н.П.Наумов в книге «Очерки сравнительной экологии мышевидных грызунов» (1948) дает небольшой очерк по биологии вида, в том числе и данные по размножению. Г.А.Новиков (1949) сообщает о некоторых способах добычи слепушонки (давилкой Формозова, способом Сатунина). Методам ловли этого грызуна посвящены работы В.П.Смирнова (1953), Б.А.Голова (1954), Г.Б.Постникова (1955), Н.В.Ракова (1959), В.Б.Сильверстова Н.Л.Гершковича (1962). Необходимо отметить монографию С.И.Огнева «Звери СССР и прилежащих стран», т.VII (1950), где обобщены все материалы о слепушонке за 180 лет, прошедших со времени описания вида. В 1953 г. вышла книга А.В.Афанасьева и др. «Звери Казахстана», в которой приводятся новые данные по биологии слепушонки в этой республике. Заслуживает внимания и монография В.А.Попова «Млекопитающие Волжско-Камского края» (1960). Сведения по слепушонке имеются также у Б.С.Виноградова и И.М.Громова (1952), А.Г.Банникова (1954), Е.С.Сластениной (1959), Н.А.Бобринского, Б.А.Кузнецова, А.П.Кузякина (1965), А.К.Темботова (1972), М.Палваниязова (1972) и других. Обзорная статья Г.И.Орлова (1978) привлекает внимание к изучению экологии подземных видов грызунов мировой фауны, и в частности слепушонки.

Остановимся отдельно на литературе, в которой приводятся сведения об *E. talpinus* на Урале и прилежащих к нему территориях. Кроме указанных выше Э.А.Эверсманна, Л.Н.Сабанеева, Н.А.Зарудного, работавших в этом регионе, следует отметить Б.А.Кузнецова (1928), М.К.Серебренникова (1929), А.И.Аргиропуло (1931), В.П.Галькова (1932), К.С.Данини и Н.А.Ольшванга (1936), Е.М.Снегиревскую (1947), П.А.Положенцева (1949), С.С.Шварца, В.Н.Павлинина, Н.Н.Данилова (1951), В.С.Кирикова (1952), В.Н.Павлинина (1957), М.Я.Марвина (1968, 1969). Из них следует выделить статью К.С.Данини и Н.А.Ольшванга (1936) по экологии слепушонки Южного Зауралья и книгу В.С.Кирикова (1952) с обстоятельным разделом по биологии данного вида на Южном Урале и методикой определения возраста.

Эта литература не давала ответа на вопросы о численности обыкновенной слепушонки (не говоря о ее динамике), о продолжительности ее жизни, возрастной структуре и прочих элементах популяционной структуры, о миграционных процессах. Не было конкретных методик учета численности и определения возраста.

В предлагемой работе изложены результаты многолетних исследований автора по экологии *E. talpinus*, а также разработанные методики учета численности и определения возраста. На основании полученных данных проведен анализ динамики численности, репродуктивных процессов, пространственной и демографической структуры популяций обыкновенной слепушонки на Юж-

ном Урале и в Зауралье. Наибольший интерес, по мнению автора, представляют выявленные колебания численности различной периодичности и их взаимосвязь с продолжительностью жизни, возрастным и половым составом, плодовитостью, характером миграций, сбалансированностью различных элементов популяционной структуры, в том числе окрасочного полиморфизма, его значения в регуляции численности и поддержании популяционного гомеостаза.

Автор выражает искреннюю благодарность академику В.Н.Большакову за поддержку и советы при выполнении исследовательских работ. Благодарю В.П. Позмогову за постоянную помощь при сборе полевого материала и подготовку совместных публикаций. Выражаю свою признательность сотрудникам лаборатории к.б.н. К.И. Бердюгину, д.б.н. А.Г.Васильеву и д.б.н. О.А.Лукьянову за помощь в сборе материала и обсуждение полученных результатов, а также д.б.н. М.П.Мошкину — сотруднику Института биологии СО РАН за совместные исследования.

ОЧЕРК МАТЕРИАЛОВ И МЕТОДОВ

Исследования проводились в 1974–1976 и 1980–1997 гг. в различных районах Южного Урала и Зауралья, часть материала собрана в Казахстане и Западной Сибири. В целом исследования проводили в 27 точках (табл. 1; материал отмеченный звездочкой, собран В.П.Позмоговой, остальные сборы производились совместно). До 1981 г. все животные отлавливались руками (Новиков, 1953), а в дальнейшем — ловушкой конструкции Б.А.Голова (1954), нами несколько модифицированной.

Таблица 1. *Перечень мест и времени сбора коллекционного материала и наблюдений за мечеными животными*

	Место сбора материала	Время сбора	Количество животных	Коллекционные №№
	Коллекционные сборы			
1.	Оренбургская обл., Кувандыкский р-н, окр. пос. Кашкук	Июнь-июль 1974	88	1- 88*
	- " - - " - - " - - " -	Сентябрь 1974	10	106- 115*
	- " - - " - - " - - " -	Апрель 1975	43	116- 157*
	- " - - " - - " - - " -	Август 1975	15	278- 292*
	- " - - " - - " - - " -	Май – июль 1976	51	295- 345*
	- " - - " - - " - - " -	Июль – август 1976	69	401- 469*
2.	Казахская ССР, Чимкентская обл., заповедник "Аксу-Джабаглы"	Август 1974	16	89- 105*
3.	Челябинская обл., Кунашакский р-н, Шугунякское охотхозяйство	Июнь – июль 1975	119	158- 277*
	- " - - " - - " - - " -	Август 1976	19	470- 489*
	- " - - " - - " - - " -	Май 1980	38	577- 614
	- " - - " - - " - - " -	Июль 1980	18	704- 722
	- " - - " - - " - - " -	Сентябрь 1980	34	723- 757
	- " - - " - - " - - " -	Июнь 1981	18	838- 855
	- " - - " - - " - - " -	Август 1981	34	875- 908
	- " - - " - - " - - " -	Октябрь 1981	39	930- 968
	- " - - " - - " - - " -	Апрель 1983	49	1027-1075
	- " - - " - - " - - " -	Июнь 1983	35	1087-1121
	- " - - " - - " - - " -	Сентябрь 1983	93	1348-1440
	- " - - " - - " - - " -	Август 1985	21	1822-1842
	- " - - " - - " - - " -	Октябрь 1987	36	1915-1950
4.	Челябинская обл., Пластовский р-н, окр. д. Радиомайки	Июнь – июль 1976	51	350- 400 *
5.	Казахская ССР, Кустанайская обл. Семиозерный р-н, Аман-Карагай	Август 1976	15	490- 504

***Таблица 1.** Продолжение*

6.	Казахская ССР, Кустанайская обл. Наурзумский заповедник	Апрель – май 1980	32	505- 536
	- " - - " - - " - - " -	Июль 1980	37	615- 651
	- " - - " - - " - - " -	Сентябрь 1980	15	806- 819
7.	Башкирская АССР, Баймакский р-н, окр. пос. Саксей	Май 1980	40	537- 576
	- " - - " - - " - - " -	Июль 1980	51	652- 703
	- " - - " - - " - - " -	Сентябрь 1980	47	758- 805
8.	Курганская обл., Каргапольский р-н, возле моста через р.Миасс	Май 1981	18	820- 837
	- " - - " - - " - - " -	Август 1984	30	1618-1647
9.	Башкирская АССР, Учалинский р-н, окр. д. Поляковки	Июнь 1981	14	861- 874
10	Тувинская АССР, окр. пос. Мугур-Аксы	Июнь 1980	11	909- 919
11	Курганская обл., Шадринский р-н, окр. д. Погорелки	Август 1982	18	970- 987
12	Курганская обл., Шадринский р-н, окр. д. Юлдус	Август 1982	39	988-1026
	- " - - " - - " - - " -	Июль 1983	47	1122-1168
13	Оренбургская обл., Кувандыкский р-н, окр. ст. Канчерово	Май 1983	11	1076-1086
14	Курганская обл., Куртамышский р-н, 69 км шоссе Курган-Куртамыш	Август 1983	51	1169-1218
15	Курганская обл., Притобольный р-н, окр. с. Звериноголовское	Август 1983	51	1219-1269
16	Челябинская обл., Троицкий р-н, пл. 89 км ж.д. Курган-Челябинск	Август 1983	53	1270-1322
17	Челябинская обл., Красноармейский р-н	Август 1983	25	1323-1347
18	Курганская обл., Мишкинский р-н, окр.с.Введенское (совхоз "Маяк")	Май 1984	33	1441-1473
19	Казахская ССР, Северо-Казахстанская обл., Соколовский р-н	Август 1984	36	1505-1540
	- " - - " - - " - - " -	Июнь 1985	21	1648-1668
20	Казахская ССР, Северо-Казахстан. обл., Бишкульский р-н	Август 1984	39	1541-1579
21	Омская обл., Москаленский р-н, 700 км шоссе Петропавловск-Омск	Август 1984	38	1580-1617

Таблица 1. *Окончание*

22	Челябинская обл., Уйский р-н, (пойма р. Уй, окр. д. Пичугино)	Июль 1985	51	1669-1719
23	Башкирская АССР, Учалинский р-н, окр. д. Байрамгулово	Июль – август 1985	54	1720-1773
24	Башкирская АССР, Зилаирский р-н, окр. д. Юлдыбаево	Август 1985	48	1774-1821
25	Казахская ССР, Джезказганская обл., Агадырский р-н, ст. Басага	Октябрь 1986	21	1843-1863
26	Челябинская обл., Троицкий р-н, Троицкий лесо-степной заказник	Август 1987	51	1864-1914
	- " - - " - - " - - " -	Август 1989	48	1951-1998
	Наблюдения за мечеными животными			
I.	Челябинская обл., Кунашакский р-н, Шугунякское охотхозяйство	Апрель 1981 - сентябрь 1983	280	-
II.	Курганская обл., Кетовский р-н, (пойма р. Юргамыш, д. Галаево)	Июнь 1984 – май 1987	132	-
III	Курганская обл., Куртамышский р-н, 69 км шоссе Курган-Куртамыш	Май 1985 – сентябрь 1997	678	-

Обыкновенная слепушонка относится к грызунам, ведущим подземный образ жизни. Основное своеобразие жизни под землей заключается в прокладывании сложной сети специальных ходов для добывания растительного корма — корней, клубней и луковиц. Важнейшей чертой поведения подземных форм грызунов является постоянство действий, направленных на изоляцию ходов от внешнего мира (Формозов, 1976). Многими исследователями отмечено, что слепушонка очень чувствительна к повреждениям своих ходов, быстро появляется в нарушенном месте и засыпает просвет землей, сколько бы раз это повреждение не повторялось. На такой черте поведения и основана методика отлова слепушонки живоловкой конструкции Б.А.Голова (1954). Живоловка состоит из трех частей: две ловушки (работающие на проход) в виде проволочных спиралей диаметром 3.5–4 см, вставленные в банку «приемник». Это сооружение довольно громоздкое, и требует значительного времени для его установления (при этом производится много шума). Для более оперативного отлова мы удалили банку, один выход у ловушки заглушили и сделали на этом конце ловушки петлю из проволоки этой же спирали, что облегчило установку ловушки и ее извлечение. Для изготовления ловушек-спиралей желательно подбирать проволоку менее подверженную коррозии, но не из нержавеющей стали, которая не годится из-за ее мягкости.

Чтобы попасть к месту повреждения, слепушонка вынуждена толкнуть и приподнять язычок ловушки (что для нее не представляет особой трудности, так как слепушонка постоянно расталкивает и выталкивает нарытую землю головой и грудью) и пролезть внутрь.

Таким образом, отлов животных основан на том, что при нарушении хода зверьки, находящиеся поблизости на кормежке или передвигающиеся по ходам, обнаруживают повреждение и забивают ход землей. Но не всегда это происходит сразу. Чаще всего слепушонки, осторожно принюхиваясь и прислушиваясь, подходят к самому краю отверстия и даже на короткое время высовываются наружу. Иногда они используют нарушенный ход в течение какого-то времени (от нескольких часов до целого дня) для выталкивания земли, нарытой при прохождении новых кормовых ходов, иногда — для вентиляции воздуха. Почувствовав опасность, зверьки быстро забивают поврежденные ходы.

Первоначальный отлов каждой семьи производится из одного вскрытого хода, чтобы избежать случайного отлова животных из соседних семей. Для этого возле одного из выбросов земли напротив открытого (или закрытого земляной пробкой) отнорка, на расстоянии 25–30 см от него, на ширину штыковой лопаты вынимается квадратный слой дерна с землей до обнаружения проходящего на глубине 10–20 см кормового или магистрального хода. В обнаруженные два или более отверстия (диаметром около 4 см) нужно предварительно вставить палочку (веточку) длиной 25–30 см, чтобы убедиться, что это подходящие для лова ходы, в которые можно легко вставить и вынуть живоловку (бывают ходы забитые землей, тупиковые, раздвоенные, с торчащими корнями или камнями). В такие отверстия вставляются живоловки (хорошо иметь набор ловушек разного диаметра), которые периодически проверяются (вначале минут через 10–15, а затем по мере вылова семьи, через полчаса и более), освобождаются от пойманных животных и вновь вставляются на прежние места. Для более быстрого вылова всей семьи лучше вскрывать ходы, расположенные в непосредственной близости к гнездовым камерам. На наличие гнезда указывают выбросы (кучки) земли большие по размерам, чем выбросы из кормовых ходов. Они также отличаются по составу почвы, так как гнездовые камеры, особенно зимние, находятся на гораздо большей глубине, чем кормовые ходы. Доказательством полного вылова семьи служит отсутствие земляных пробок в ходах в течение последующего времени (при мечении ловушки на ночь вынимаются, чтобы звери не гибли), так как при наличии, хотя бы одного оставшегося под землей (в гнезде) животного, вскрытый ход с той или с другой стороны всегда забивается изнутри землей. Мы отлавливали каждую семью целиком в течение одного, реже двух дней. При многоразовых выловах с мечением животных, когда уже известна территория семейного участка, отловы семьи можно производить из нескольких вскрытых ходов.

При проведении мечения отловленные животные изымались на все время и дополнительное проверочное время и содержались в клетках или проволочных рыбацких садках с сеном и травой. В качестве корма им дополнительно давали картофель и морковь. Каждая семья сидела в отдельном садке, так как при высаживании в один садок зверьков из разных семей возникают драки. Слепушонка обладает хорошим обонянием, поэтому при отловах следует пользоваться одними и теми же живоловками, в которых сохраняется запах животных данной семьи. При отлове следующей семьи желательно живоловки протереть сеном или травой, а можно хорошо потереть землей из вновь вскрытого хода, в противном случае слепушонки часто не идут в живоловки, а забивают их землей.

Существующая ныне методика косвенного учета численности слепушонки основывается на подсчете количества поселений (колоний) по выбросам (кучкам) земли площадным и линейно-маршрутным способом (Сластенина, 1959; Шубин, 1961; Дубровский, 1965). Все эти методики дают только общее представление о том, в каких местообитаниях и на каких площадях больше или меньше следов жизнедеятельности слепушонки, т.е. выбросов земли.

Для учета именно численности слепушонки, а тем более динамики численности необходим отлов самих животных. Так как численность популяций слепушонки определяется количеством поселений, а те в свою очередь — количеством семей и числом членов этих семей, то основой численности слепушонки является семья.

С.В.Кириков (1952), Е.С.Сластенина (1959), И.Г.Шубин (1961), Ю.А. Дубровский (1965) и ряд других авторов отмечали, что слепушонка живет семьями, но, по-видимому, из-за несовершенства методов ее добывания, систематическим отловом семей никто не занимался.

Ближе к решению проблемы учета численности обыкновенной слепушонки подошел Е.А.Черногаев (1981), проводивший учет самих слепушонок посредством абсолютного вылова на площадках по 0.25 га, с перекапыванием (изоляцией) ходов, пересекающих границы площадок. Границы площадок делили на части семейные участки слепушонки, и неизвестно сколько семей и в какой степени облавливалось на каждой площадке. Такой метод отлова основан на традиционном подходе к учету численности мелких наземных грызунов, в то время как учет численности слепушонки — особой подземной формы грызунов — требует иного подхода.

Для определения относительной численности слепушонки можно использовать среднюю численность семьи, т.е. отношение общего количества животных во всех семьях к числу отловленных семей. Казалось бы при мечении в расчетах можно использовать абсолютную численность, но это возможно только при наблюдении за одними и теми же семьями, а так как семьи

периодически распадаются и их количество изменяется, то для сравнительного анализа необходимых популяционных параметров (при нерегулярных отловах) лучше использовать относительную численность (среднюю численность семьи). Так за тринадцать лет наблюдений количество семей слепушонки в куртамышском поселении варьировало от 4 до 12, абсолютная численность от 26 до 110 животных весной и от 26 до 138 — осенью.

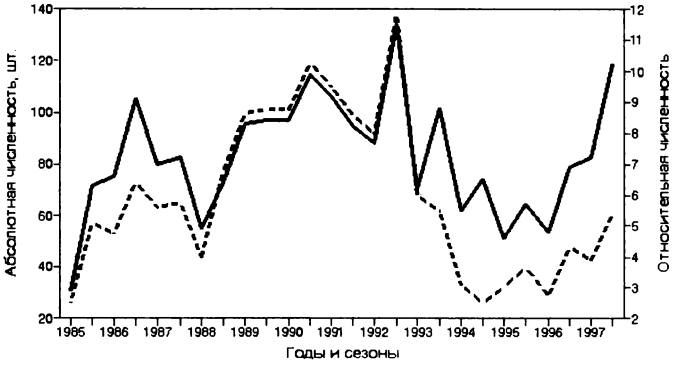


Рис. 1. *Сравнительная динамика абсолютной и относительной численности обыкновенной слепушонки (по данным весенних и осенних отловов населения куртамышской популяции).*
—— относительная численность, - - - абсолютная численность.

Проведенный сравнительный анализ сезонной и годовой динамики численности слепушонки в абсолютных и относительных величинах показал, что при числе наблюдаемых семей менее 10 (1985–1987, 1994–1997 гг.) абсолютная численность получилась заниженной (по сравнению с относительной), а при числе семей более 10 (1989–1993 гг.) — чуть завышенной (рис. 1), но все эти незначительные погрешности метода учета относительной численности слепушонки не имеют существенного значения при его постоянном использовании.

Показатель относительной численности объективно отражает все изменения численности слепушонки как в отдельных поселениях, так и в общем в популяции. Он удобен также тем, что можно анализировать не только выборки с различным числом семей из разных частей ареала при разовых отловах, но и при наблюдениях за мечеными животными из семей разной численности (или из поселений с разным числом семей). Данные по динамике численности слепушонки на Южном Урале и в Зауралье (Челябинская и Курганская обл.) полу-

ченные путем многоразовых отловов (мечения) и одноразовых (коллекционных сборов) в 1980–1987 гг. приведены в таблице 2. Они отчетливо демонстрируют близость полученных величин. Исключение составляют весенние показатели, что объясняется большей их изменчивостью за счет разных сроков появления первых сеголеток и миграций (расселения) молодняка.

Таблица 2. *Сравнительная (по разным видам отлова) сезонная динамика численности обыкновенной слепушонки*

Показатели	Многоразовые (мечение)			Одноразовые		
	IV-V	VI-VII	VIII-IX	IV-V	VI-VII	VIII-IX
Количество животных	405	176	588	191	254	346
Количество семей	73	27	77	43	39	45
Относительная численность	5.5±0.2	6.5±0.6	7.7±0.4	4.4±0.3	6.5±0.5	7.9±0.4

Посемейные выловы, исключающие в большей мере, по сравнению с другими методами (Черногаев, 1981; Стариков, 1997), избирательность отлова, позволяют более точно определять численность, возрастной состав, соотношение полов, наличие в семье животных разной окраски (при работе с полиморфными по окраске популяциями) и другие популяционные параметры.

Сопоставимость результатов учетов численности слепушонки при одноразовых отловах и при наблюдениях за мечеными животными позволила проследить обобщенную динамику численности обыкновенной слепушонки Южного Урала и Зауралья (см. рис. 1.3).

Таким образом, посемейные выловы слепушонки, не представляющие особой трудности, дают возможность определять относительную численность любых поселений (колоний) в любой период года с весны до осени даже в периоды скрытой активности, а показатель относительной численности объективно отражает все изменения численности слепушонки как в отдельных поселениях, так и в целом в популяциях, а также в отдельных частях ареала. Посемейные выловы позволяют проводить постоянный контроль численности и прогнозировать ее дальнейшие изменения, а в сочетании с площадным и линейно-маршрутным учетом (Сластенина, 1959; Дубровский, 1965) дает возможность количественного учета слепушонки на больших площадях, близкого к абсолютному.

На основе посемейного вылова проводились работы по изучению энергетики тканевого окислительного обмена двух цветовых морф обыкновенной слепушонки (Большаков и др., 1982; 1989), по окрасочному полиморфизму слепушонки и его связью со стресс-реактивностью (Мошкин и др.,1988), по изменчивости кортикостероидной функции в популяциях слепушонки (Мошкин и др.,

1991), по изучению дифференциации популяций обыкновенной слепушонки в Южном Зауралье на основе морфометрических и фенетических методов (Васильев и др., 1992). С использованием этого метода проводились и многолетние (1981–1997 гг.) полевые стационарные исследования колониальных поселений обыкновенной слепушонки в Челябинской и Курганской областях.

Как утверждают Л.А.Хляп и др. (1980), мечение слепушонок, ведущих подземный образ жизни, возможно только с применением радиоактивных изотопов, так как при повторных отловах нарушаются ходы, а отрезание пальцев изменяет нормальный образ жизни животных. Методика мечения вышеуказанных авторов — технически довольно сложная (радиоактивные изотопы, счетчики и т. д.) и позволяет получить данные лишь по особенностям использования территории и по характеру и продолжительности суточной активности; наблюдение возможно лишь за единичными животными, тогда как слежение за большим количеством зверьков в различных семьях или в целом поселении сопряжено с большими техническими и физическими трудностями.

Нами в работах с мечеными животными использовалась традиционная методика мечения животных отрезанием первой фаланги пальцев, так как такая методика позволяет, не нарушая естественного состояния семьи (поселения), вести постоянные наблюдения за каждым меченым животным в течение всего времени нахождения его на площадке мечения.

У слепушонки хорошо развиты пальцы задних и передних конечностей, кроме больших (первых) пальцев передних конечностей, которые немного редуцированы, но для мечения вполне достаточны. Мечение проводилось по обычной методике: единицами служили пальцы задних конечностей (счет слева направо), десятками — пальцы передних лап (счет такой же). Для сотого и последующих номеров (до 199) отрезалась первая фаланга мизинца правой передней лапы, для двухсотого и последующих — фаланга мизинца правой задней лапы. Таким путем можно пометить 299 зверьков, затем по мере их отмирания (в течение 3–4 лет), метки повторяются с добавлением к номеру метки номера повторности, например: 37.1, 45.2, 86.3 (см. табл. 1.11, 1.12).

Как показали наблюдения, отсутствие на одном-трех пальцах первой (когтевой) фаланги не нарушает физическое состояние животных (основным роющим инструментом у слепушонки служат резцы), заживление частично ампутированных пальцев происходит быстро и безболезненно (случаев гибели от шока или сепсиса не наблюдалось), а на месте отсутствующего когтя вырастают дополнительно упругие длинные волоски.

Наблюдения за мечеными зверьками и сборы коллекционных материалов позволили разработать методику определения возраста обыкновенной слепушонки (Евдокимов, 1997а). Разработка основана на большом материале: наблюдение за мечеными животными (около 800 особей) колониальных посе-

лений слепушонки в течение 15 лет и большие коллекционные сборы из разных частей ареала (более 1.5 тысяч экземпляров).

Одним из основных методов определения возраста млекопитающих (грызунов) служит метод разделения животных на весовые группы. Этим методом чаще всего пользуются в тех случаях, когда нет других возрастных признаков или для определения возраста требуются сложные технические приемы (микротомирование и окраска костных препаратов, применение радиоизотопов и т.д.).

Для некоторых видов полевок (в частности для рода Clethrionomys) характерно развитие корней зубов в зависимости от возраста, и на этой основе разработаны хорошие методики по определению их возраста (Кошкина, 1955; Тупикова и др., 1970; Оленев, 1989).

Обыкновенная слепушонка также относится к корнезубым грызунам, но методика определения календарного возраста животных данного вида по степени развития корней не была разработана. Зоологи 50–60-х годов (Раков, 1954; Шубин, 1961; Зубко, Остряков, 1961; Давыдов, 1964 и многие другие) практиковали разделение зверьков на возрастные группы по весу.

Первым предложил метод определения возраста слепушонки по развитию корней коренных зубов С.В.Кириков (1952), который выделял пять возрастных групп: 1) *juv.* — нет корней, размеры тела значительно меньше, чем у взрослых; 2) *subad.* — корней нет или они только начали обозначаться, размеры тела мало или совсем не отличаются от взрослых; 3) *ad.1.* — длина корней не превышает $^1/_4$ общей длины зуба; 4) *ad.2.* — длина корней от $^1/_4$ до $^1/_2$ общей длины зуба; 5) *seniles* — длина корней больше $^1/_2$ общей длины зуба. Таким образом, С.В.Кириков, не зная о более продолжительной жизни слепушонки по сравнению с такими же корнезубыми мелкими грызунами, как полевки рода *Clethrionomys*, условно и субъективно выделял просто пять групп животных (без календарного возраста).

С.В.Кириков (1952) выделял возрастные группы по развитию корней второго верхнего коренного зуба, мы же, из практических соображений, брали для определения возраста первый коренной зуб, который извлекался из правой половины нижней челюсти каждой особи. Измерения производились под бинокуляром МБС-2 (объектив — 1х), через окуляр-микрометр — 8х. Длина корней измерялась мерной линейкой окуляр-микрометра (от выемки в коронке зуба до самой выступающей части одного из двух корней), что при таком увеличении соответствует действительным размерам корней в миллиметрах. При отсутствии бинокуляра с окуляр-микрометром измерения можно производить и штангенциркулем.

В 1981–1983 гг. проводилось наблюдение за мечеными животными в Кунашакском районе Челябинской области. Осенью (сентябрь) 1983 г. все

зверьки поселения (92 шт.) были отловлены и умерщвлены. От каждой особи были взяты промеры корней зубов.

Таблица 3. *Длина корней нижнего правого первого коренного зуба двух генераций слепушонки по датированным возрастным группам (кунашакское поселение, сентябрь 1983 г.)*

Возрастная группа	Генерация				Сборная возрастная группа	Смешанные генерации	
	1		2				
	M + m (lim.)	n	M + m (lim.)	n		M + m (lim.)	n
1	0.50+0.04 (0.1-0.8)	22	0.31+0.02 (0-0.6)	35	4-5	2.76+0.11 (2.4-3.1)	6
2	1.37+0.08 (1.1-1.6)	5	0.80+0.08 (0.5-1.3)	11			
3	2.22+0.04 (2.1-2.3)	5	1.67+0.05 (1.4-1.8)	8			

Разделение отловленных животных на возрастные группы по развитию корней несколько осложняется наложением показателей 1-й и 2-й генераций. Так, в 1-ю датированную возрастную группу (группу сеголеток) могут попадать (по развитию корней) животные из 2-й возрастной группы (группы однолеток); во 2-й возрастной группе 2-й генерации пять животных имели длину корней от 0.5 до 0.7 мм (год рождения 1982), причем все они были мигранты (пришли осенью 1983 г. из соседней семьи), у остальных слепушонок этой группы длина корней варьировала от 0.7 до 1.3 мм. Во 2-ю возрастную группу могут попадать животные из 3-й группы (группы двухлеток) 2-й генерации с длиной корней 1.4–1.6 мм, а в 3-ю группу — зверьки 2-й группы 1-й генерации (табл. 3).

Так как наблюдение за данным поселением велось лишь три года (эксперимент был вынужденно прекращен), точный календарный возраст был определен только у трех возрастных групп, остальные животные были отнесены к сборной группе (табл. 3). Для завершения исследования эксперимент был продолжен в Куртамышском районе Курганской области.

На основании многолетних наблюдений в Куртамышском районе (куртамышское поселение) за мечеными зверьками установлено, что слепушонка в природных условиях может жить до четырех, пяти и шести с лишним лет. Первая 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 (четырехлетки), после пятой — в 6-ю (пятилетки) и после шестой — в последнюю 7-ю группу (шестилетки).

С осени до весны рост и развитие слепушонки тормозится, а соответственно приостанавливается и рост корней. Замедляется скорость роста корней и с возрастом животных, что подтверждено нелинейным (экспоненциальным) характером зависимости размеров корней от возраста, полученной в результате регрессионного анализа материала, приведенного в табл. 3.

Для определения точного календарного возраста каждого пойманного зверька и выделения возрастных групп животных была составлена таблица (шкала), по которой можно сделать такие определения для любого времени отлова животных (табл.4).

В первую вертикальную графу шкалы таблицы 4 были выписаны значения длины корней от 0 до 3.5 мм (с интервалом в 0.1 мм). В верхней горизонтальной графе шкалы проставлены месяцы (с ранней весны до поздней осени), в которые могут проводиться отловы. Интервалы времени можно разделить на более дробные части (декады, недели).

Все промеры корней зубов (материалы коллекционных сборов, 1543 промера) были занесены в соответствующие строки и столбцы данной шкалы. На основании полученной регрессии, показывающей характер роста корней зубов, а также имеющихся данных о лимитах длины корней отдельных возрастных групп и о вероятном количестве возрастных групп слепушонки, на шкале было выделено семь возрастных (годовых) групп, отделенных в табл. 4 друг от друга диагональными линиями. Прирост корней зубов слепушонки (с начала весны и до конца осени) в каждой группе идет с постоянной для данной группы скоростью, но с замедлением для каждой старшей возрастной группы (табл. 4).

Так как, чисто выделить каждую возрастную группу без мечения невозможно, но в то же время отнесение отдельных особей младших групп к старшим и наоборот происходит примерно в равных соотношениях, то такое, хотя в какой-то мере и огрубленное, выделение возрастных групп вполне обоснованно.

При сравнении возрастного состава кунашакского поселения слепушонки осенью 1983 г., установленного при помощи мечения и по развитию корней зубов, были получены следующие данные (доля каждой возрастной группы в%):

	Возрастная группа					
Методика	1-я	2-я	3-я	4-я	5-я	n
Мечение	62.0	17.4	14.1	6.5		92
Промеры корней зубов	65.2±5.0	16.3±3.9	12.0±3.4	4.3±2.1	2.2±1.5	92

Таблица 4. *Шкала определения индивидуального и группового возраста обыкновенной слепушонки (с фактическим материалом коллекционных сборов из уральских популяций)*

Возрастная группа	Длина корней, мм *	Время отлова						
		IV	V	VI	VII	VIII	IX	X
1	0	17	22	36	102	180	28	1
(сеголетки)	0.1	2	3	9	6	62	8	5
	0.2	3	7	16	16	53	12	3
*	0.3	3	3	10	16	39	21	4
	0.4	2	4	7	10	30	18	8
	0.5	3	-	3	17	13	13	4
	0.6	4	-	-	8	20	12	5
	0.7	7	-	5	7	12	8	5
2	0.8	7	4	-	3	8	6	6
(однолетки)	0.9	2	2	2	3	5	3	2
	1.0	8	7	7	8	13	3	3
	1.1	6	7	8	7	2	4	-
	1.2	3	5	3	2	10	3	1
	1.3	4	5	9	4	12	4	1
	1.4	-	12	5	3	8	2	2
3	1.5	3	7	7	7	16	2	1
(двухлетки)	1.6	-	5	5	2	11	5	-
	1.7	1	4	4	4	8	4	1
	1.8	1	3	4	11	6	4	1
	1.9	-	3	1	3	5	1	-
	2.0	1	5	2	3	10	1	2
4	2.1	1	3	4	2	13	3	2
(трехлетки)	2.2	3	5	4	9	14	7	2
	2.3	1	7	3	3	7	4	2
	2.4	2	5	4	5	9	1	1
	2.5	3	3	3	2	10	5	2
5	2.6	-	2	3	1	3	2	-
(четырехлетки)	2.7	-	-	2	3	3	6	3
	2.8	-	3	6	2	1	2	2
	2.9	1	1	-	2	-	-	1
6	3.0	1	2	2	1	2	4	1
(пятилетки)	3.1	-	1	-	2	-	3	1
	3.2	-	-	-	1	1	-	1
7	3.3	-	-	1	-	-	-	-
(шестилетки)	3.4	-	-	2	-	-	-	-
	3.5	-	-	-	1	-	-	-
	3.6**		2	-	-	-	1	-
	***			-	-	-	-	-
	***				-	-	-	-
Всего		89	142	177	276	586	200	73

Примечание: * *— длина корней в марте;* ** *— отсутствие коронки зуба;* *** *— возможная длина корней (без коронки), превышающая 3.6 мм.*

Они свидетельствуют о достаточно хорошем соответствии распределения по возрастным группам, определенного двумя разными методами (коэффициент корреляции — 0.987).

Для подтверждения правильности разработанного нами метода был проведен сравнительный анализ показателей средней длины корней датированных возрастных групп слепушонок кунашакского поселения (табл. 3) и групп, выделенных предлагаемым методом, по материалам одноразовых отловов (табл. 4, месяц сентябрь). Результаты этого анализа приведены в табл. 5. По первым трем группам практически никаких отличий нет. Средняя длина корней сборной группы слепушонок кунашакского поселения составила 2.76±0.11 мм, причем, судя по лимитам, это должна быть сборная группа, состоящая из двух возрастных групп. Объединив материал 4-й и 5-й групп одноразовых сборов, мы получили сходную среднюю длину корней — 2.68±0.05 мм (при таких же лимитах).

Разделение на возрастные группы по развитию корней зубов, как и по другим, используемым для определения возраста признакам, носит в какой-то мере условный характер, но в то же время имеет определенные достоинства по своей простоте и достоверности. Весь дальнейший анализ возрастной и половой структуры, плодовитости самок разных возрастных групп, морфофизиологических показателей в различных возрастных группах (по материалам одноразовых сборов) основаны на определении возраста групп по предлагаемой методике (Евдокимов, 1997 а).

Таблица 5. *Средние показатели величины корней зубов у датированных и определяемых возрастных групп слепушонки (сентябрь)*

Возрастная группа	По мечению *			По промерам корней зубов **		
	Lim.	M ± m	n	Lim.	M ± m	n
1	0.1 - 0.8	0.38 ± 0.02	57	0.1- 0.7	0.39 ± 0.01	120
2	0.5 - 1.6	0.98 ± 0.08	16	0.8 - 1.5	1.06 ± 0.03	27
3	1.4 - 2.3	1.88 ± 0.08	13	1.6 - 2.2	1.90 ± 0.03	25
4				2.3 - 2.8	2.55 ± 0.03	20
5	2.4 - 3.1***	2.76 ± 0.11***	6***	2.9 - 3.3	3.04 ± 0.02	7
6				3.4 - 3.7	3.6	1

Примечание: ** — по данным табл. 3, ** — по данным табл. 4, *** — сборная группа (4-я и 5-я).*

Для удобства статистического анализа количественного состава семей слепушонки все семьи были разделены на четыре группы: 1) от 2 до 3 членов (молодая семья, состоящая из одной самки и одного или двух самцов), 2) от

4 до 9 особей (родители и потомство разного возраста, один помет сеголеток), 3) от 10 до 14 зверьков (родители и потомство разного возраста, два выводка сеголеток), 4) более 14 членов (группы с максимальным числом членов).

Исследования популяционной экологии обыкновенной слепушонки посредством мечения населения производились в Челябинской и Курганской областях. В 1981–1983 гг. проводилось наблюдение за мечеными животными в Кунашакском районе Челябинской области (кунашакское поселение), где в популяции представлена только меланистическая цветовая морфа. В 1981 г. отлов, мечение и повторный отлов проводили четыре раза (в апреле, июне, августе, октябре); в 1982 г. — тоже четыре (в апреле, мае, августе, октябре); в 1983 г. — три (в апреле, июне, сентябре). Наблюдали 10 семей, помечено 237 животных, повторность поимки каждой особи от 2 до 10 раз.

В Куртамышском районе Курганской области отлов и мечение проводилось два раза в год (в апреле-мае и августе-сентябре) в течение 1985–1997 гг., наблюдались 24 семьи, помечено 678 зверьков, повторность поимок от 2 до 14 раз. Куртамышская популяция — полиморфная, представлена тремя цветовыми морфами — черной, бурой и переходной.

Так как отлов и мечение проводилось весной и условно осенью (август-сентябрь), учет мигрантов (эмигрантов) и смертности особей старшего возраста осуществляли по такому принципу: отсутствующие весной меченые животные соответствующего возраста считались мигрировавшими или погибшими осенью, а отсутствующие осенью — весной. В состав мигрантов, кроме эмигрантов, входят иммигранты, интермигранты и трансмигранты. Состав и количество этих мигрантов (без учета возраста) фиксировался по их появлению и исчезновению таким же образом, как эмигранты и погибшие.

Обработка коллекционного материала проводилась по общепринятым зоологическим методикам, статистическая и графическая — с применением компьютерных программ пакета Statgraphics.

Глава I.
ЭКОЛОГИЯ ОБЫКНОВЕННОЙ СЛЕПУШОНКИ

1. Структура семей и численность

Давно показано, что слепушонка живет семьями. С.В.Кириков (1952), Е.С.Сластенина (1959), И.Г.Шубин (1961), Ю.А.Дубровский (1965) и другие авторы неоднократно отмечали ее семейный образ (некоторые из этих авторов называют семьи поселениями), но, по-видимому, из-за мнимой трудности ее добывания детальным изучением семей никто не занимался.

Наши первоначальные исследования экологии слепушонки ограничивались в основном разовыми сборами (на основе посемейных отловов) из разных точек ареала. Затем последовали многолетние наблюдения (с мечением животных) для установления пространственной и временной изменчивости структуры семей слепушонки. Первый цикл таких наблюдений был проведен в Кунашакском районе Челябинской области в 1981–1983 гг.

Таблица 1.1. *Семейный состав кунашакского поселения слепушонки*

№№ семей	1981				1982				1983		
	IV	VI	VIII	X	IV	V	VIII	X	IV	VI	IX
1.	8	2	7	7	4	3	8	7	5	4	7
3.	12	4	3	3							
4.	12	10	10	9	7	6	6	6	8	13	12
5.	7	9	11	10	11	9	11	9	7	11	10
6.	5	5	5	5	8	7	13	13	9	7	12
7.	9	10	13	10	3	3	7	6	8	13	16*
8.	2	5	5	4	4	4	8	8	8	7	9
9.	2	2	7	7	5	3	8	8	6	8	11
10.	2	7	9	9	5	6	9	7	4	5	9
11.	2	2	6	6	7	7	12	11	10	5	6
ач	61	56	76	70	54	48	82	75	65	73	92
кс	10	10	10	10	9	9	9	9	9	9	10
оч	6.1	5.6	7.6	7.0	6.0	5.3	9.1	8.3	7.2	8.1	9.2

Примечание: *ач — абсолютная численность, кс — количество семей, оч — относительная численность.*

Осенью 1980 года в поселении слепушонки были помечены зверьки двух семей (№№ 1 и 2), весной 1981 г. — еще из девяти семей (с 3-ей по 11-ю), вместе составлявших кунашакское поселение. К апрелю 1981 г. семья под № 2 исчезла (два самца из нее перешли в 5-ю и 7-ю семьи, судьба других —

неизвестна), на ее месте была отловлена семья № 3, которая весной 1982 г. также распалась (ни один меченый зверек из этой семьи больше не встречался). Остальные семьи занимали одну и ту же территорию и существовали до конца эксперимента осенью 1983 г. (табл. 1.1). После последнего отлова в сентябре 1983 г. выяснилось, что от 7-й семьи отпочковалась новая семья. Установить принадлежность животных к отделившейся семье (за исключением рожавшей самки) было уже невозможно. В таблице 1.1 приводится их общая численность (отмечена звездочкой).

Проведенное исследование показало, что семьи слепушонки живут годами на одной и той же территории, и динамику популяционной структуры можно проследить только на основе комплекса семейных группировок (поселения) и в течение многих лет. Для проведения такой работы было выбрано место в Куртамышском районе Курганской области вдалеке от населенных пунктов (ближайшие деревни находятся на расстоянии 3–7 км от стационара), чтобы избежать влияние антропогенных факторов.

Весной 1985 г. были отловлены и помечены слепушонки 9 семей (№№ 1–9), осенью 1986 г. — одной (№ 10); весной 1987 — двух (11–13); весной 1988 г. — двух (14–15), осенью — двух (16–18); весной 1991 — одной (19); весной 1995 г. — двух (20, 21); осенью 1996 г. — двух (22, 23). Осенью 1995 г. и весной 1996 г. на месте будущей 22-ой семьи ловились самки -одиночки, одна из них и образовала семью). Весной 1995 г. была помечена семья, состоявшая из 4 членов, но к осени она исчезла, и номер ей не присваивался.

Весной 1986 г. исчезла семья № 1; весной 1987 г. — 4 и 7; весной 1988 г. — 10; весной 1991 г. — 18; весной 1993 г. — 6, осенью — 9, 13, 14, 19; весной 1994 г. — 8 и осенью — 11, 12; весной 1996 г. — 20 и весной 1997 — 21 (табл. 1.2).

Совсем избежать влияния антропогенных факторов не удалось, участки семей №№ 3 и 10, находившиеся на клеверном поле, были распаханы, меченые животные из этих семей больше не встречались. Таким образом, за 16 лет наблюдений за 35-ю семьями погибли (или распались) 20 семей, причем, только две семьи пострадали от воздействия человека, исчезновение остальных носило естественный характер, но не случайного свойства. Исчезновение семей, без сомнения, связано с плотностью населения и в большинстве случаев это происходит после достижения высокой численности, например, после 1986 и 1992 гг. (табл. 1.2).

В оптимальных условиях на территории, не подвергающейся интенсивному антропогенному и стихийному воздействию, колониальные поселения слепушонки состоят из относительно изолированных семей, большинство из которых живет на данной территории годами, с естественной сменой поколений.

Таблица 1.2. *Семейный состав куртамышского поселения слепушонки*

№№ семей	1985		1986		1987		1988		1989	
	весна	осень	весна	осень	весна	осень	весна	осень	весна	осень
1.	3	4	3	8						
2.	2	6								
3.	2	6	4	11	7	6				
4.	10	16	14	9						
5	2	9	13	10	10	8	5	4	6	6
6.	2	5	3	6	6	9	2	3	4	3
7.	2	7	9	15						
8.	1	2	4	6	7	10	7	5	7	7
9.	2	2	3	5	2	4	4	10	14	12
10.				3	6	8				
11.					5	6	5	3	8	12
12					15	7	6	8	13	6
13.					5	7	7	11	8	5
14.							6	10	9	5
15.							2	5	5	12
16.								8	11	10
17.								7	12	18
18.								3	3	5
ач	26	57	53	73	63	65	44	77	100	101
кс	9	9	8	8	9	9	9	12	12	12
оч	2.9	6.3	6.6	9.1	7.0	7.2	4.9	6.4	8.3	8.4
	1990		1991		1992		1993		1994	
5.	7	8	8	10	10	12	7	9	6	6
6.	4	8	8	6	6	13				
8.	8	11	10	13	6	10	1	1		
9.	4	8	7	10	12	16	4			
11.	15	13	12	6	3	7	6	9	3	
12.	8	9	9	9	6	8	8	6	4	
13.	6	5	4	5	3	8	7			
14.	7	10	9	8	6	10	4			
15.	12	13	10	8	12	16	9	11	7	5
16.	10	12	14	10	13	11	8	13	4	5
17.	13	15	17	8	8	17	9	13	9	10
18.	7	7								
19.			2	6	7	10	5			
ач	101	119	110	99	92	138	68	62	33	26
кс	12	12	12	12	12	12	11	7	6	4
оч	8.4	9.9	9.2	8.2	7.7	11.5	6.2	8.8	5.5	6.5

Таблица 1.2. *Продолжение*

	1995		1996		1997	
5.	8	4	5	8	9	15
15.	7	9	8	16	12	19
16.	4	6	4	6	5	6
17.	5	9	5	7	9	9
20.	2	5				
21.	2	6	6	4		
б/н	4					
22.		1	1	3	2	5
23.				4	6	7
ач	32	40	29	48	43	61
кс	7	7	6	7	6	6
оч	4.6	5.7	4.8	6.9	7.2	10.2

Многолетние наблюдения за мечеными слепушонками показали, что в поселении каждая семья занимает определенную территорию из года в год (прокладывая новые кормовые ходы слепушонка зарывает старые, но через год-два вновь их использует). Расширение семейного участка или переход на новое место в многосемейных поселениях осуществляется за счет распавшихся соседних семей. Образование новых (молодых) семей происходит в основном на периферии поселения или изредка «почкованием» от старых семей.

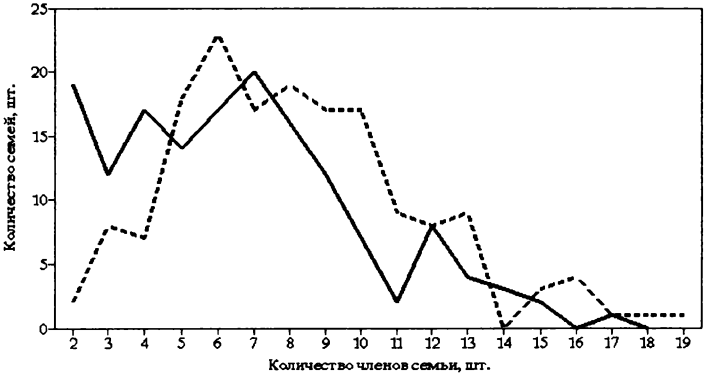


Рис 1.1. *Количественный состав семей обыкновенной слепушонки весной и осенью (обобщенные данные по уральским популяциям).*

——— весна, - - - - осень

Количество членов семьи слепушонки (по нашим данным) колеблется от 2 до 19 (табл. 1.1, 1.2, рис. 1.1). По обобщенным данным (одноразовые отловы и мечение) весной семьи слепушонки из 2–3 членов составляют в среднем 36.5%, к осени их процент уменьшается до 9.9. Основой поселений слепушонки являются семьи с количеством членов от 4 до 14, весной — 62.1%, к осени 86.9. Семьи с числом членов выше 14 — немногочисленны, составляют 1.5 — 3.3% (табл. 1.3).

Таблица 1.3. *Сезонная динамика количественного состава семей слепушонки (по данным мечения и одноразовых отловов)*

Группы семей (количественный состав)	Время отловов		
	IV-V	VI-VII	VIII-IX
1. От 2 до 4 членов	36.5±3.7	28.8±5.6	9.9±2.7
2. От 4 до 9 членов	48.2±4.1	45.5±6.2	58.9±4.5
3. От 10 до 14 членов	13.9±2.8	24.2±5.3	27.9±4.1
4. Более 14 членов	2.2±1.2	1.5±1.5	3.3±1.6
Количество семей	137	66	122

Все большее антропогенное воздействие (увеличение площадей сельскохозяйственных угодий, строительство промышленных комплексов, дорог, гидротехнических сооружений, освоение целинных и залежных земель и т.д.) значительно сокращает территории, пригодные для обитания вида. Исследования, проведенные во многих районах Уральского региона, показали, что слепушонка, обитающая в местах интенсивного землепользования (за исключением горных районов), живет в основном вдоль железных и шоссейных дорог, под линиями электропередач, так как только узкая полоса земли вдоль дорог и под ЛЭП не используется (или используется незначительно) под пахотные угодья и садовые участки. Она предпочитает целинные участки пастбищ и сенокосных угодий, изредка селится на полях с многолетними культурами.

В местах пригодных для обитания слепушонка образует семейные группировки (поселения). Отдельные семьи, удаленные от поселений на расстояние 800–900 м, встречаются очень редко. Подтверждается это и таким фактом: осенью 1983 г. в Кунашакском районе Челябинской области было проведено изъятие всего ранее меченого населения поселения (10 семей) слепушонки на территории около 6 га, находившееся на расстоянии 700–800 м от соседних поселений; первая семья, поселившаяся на краю этой территории, появилась только через два года (хотя, во время наблюдения за мечеными животными, в семьях появлялись отдельные мигранты из этих поселений). Такое же явление на Южном Урале отмечал и С.В.Кириков (1952).

Освоение новых и заселение старых (после гибели значительной части населения под действием неблагоприятных климатических и антропогенных факторов) территорий слепушонкой происходит очень медленно в отличие от некоторых полевок рода *Clethrionomys* и *Microtus* (Евдокимов, 1978). Этим, возможно, объясняется «пульсация» границ ареала вида на севере Челябинской, Курганской и Омской областей. Медленное заселение территорий после гибели слепушонки от весенних паводков, промерзания почвы и некоторых эпизоотий, отмечается и в Казахстане (Млекопитающие Казахстана, 1978).

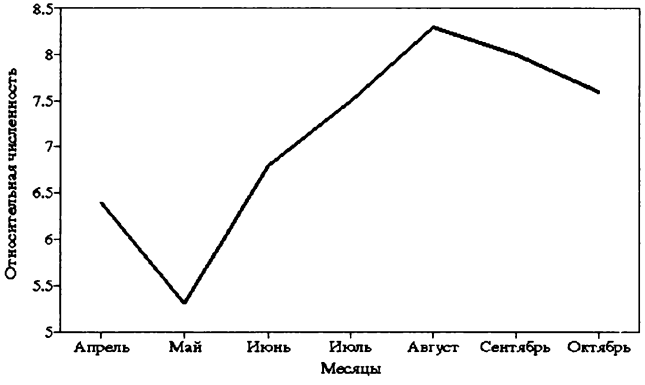


Рис. 1.2. *Динамика сезонной численности обыкновенной слепушонки (кунашакская популяция)*

Сезонная динамика численности слепушонки имеет свои специфические особенности (рис. 1.2). Минимальная средняя численность отмечается в мае во время расселения значительного числа молодых перезимовавших зверьков и гибели старых особей. Затем численность повышается за счет появления нового потомства (весенних и летних генераций сеголеток), достигая максимума в августе. Небольшое снижение численности слепушонки наблюдается осенью при осеннем расселении незначительного числа молодых животных и гибели — старых. С поздней осени до ранней весны (с ноября по март), до начала весеннего расселения животных численность остается почти на одном уровне (при отлове одних и тех же семей поздней осенью и ранней весной).

Численность слепушонки довольно стабильная. Максимальная весенняя превышает минимальную всего в 4.2 раза, максимальная осенняя превышает минимальную в 5.3 (см. табл. 1.2, рис. 1.3). Это значительно меньше размаха колебаний численности у других мышевидных грызунов, у которых различия

могут достигать десятков и сотен крат). Проводимые учеты численности по одноразовым отловам и многоразовым (с мечением животных) методом посемейного вылова позволили впервые показать многолетнюю динамику численности обыкновенной слепушонки Южного Урала и Зауралья (по данным осенних отловов). Эти данные явно свидетельствуют, что несмотря на относительную стабильность населения у слепушонки можно наблюдать трехлетние колебания численности в отдельные периоды (рис. 1.3).

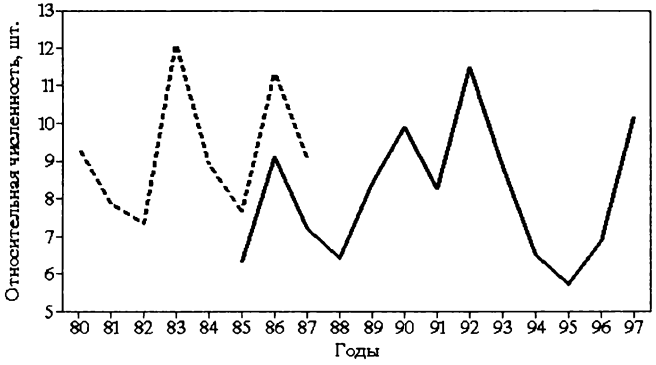


Рис. 1.3. *Динамика численности обыкновенной слепушонки Южного Урала и Зауралья (по данным одноразовых и многолетних стационарных учетов численности, осенние отловы).*
стационарные отловы, разовые отловы

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

Сравнение общей численности слепушонки из куртамышского поселения и численности по отловам показало, что последняя составляет в разные годы от 42.9% до 79.0% (в среднем 65.0%) от общей (табл. 2.17), то есть даже при абсолютных посемейных отловах (без постоянного мечения) в среднем 35% населения слепушонки остается не учтенным.

2. Возрастная структура, продолжительность жизни, смертность

Для мелких грызунов, отличающихся сравнительно низкой индивидуальной стойкостью, особое значение имеет сложная и лабильная возрастная

структура популяции, увеличивающая ее приспособительные возможности и создающая устойчивость и повышенную сопротивляемость внешним факторам (Шварц, 1959, 1965, 1967; Большаков, 1972; Башенина, 1977 и др.).

Таблица 1.4. *Возрастная структура (в %) кунашакского поселения слепушонки (по данным мечения)*

Год рождения группы	1981 г.				1982 г.				1983 г.			
	IV	VI	VIII	X	IV	V	VIII	X	IV	VI	IX	Возрастная группа
197?-1980	5.1	69.6	44.7	42.6	44.4	43.7	17.1	17.3	16.9	11.0	6.5	Сборная
1981	4.9	30.4	55.3	57.4	55.6	52.1	26.8	25.3	23.1	17.8	14.1	Третья
1982						4.2	65.1	57.3	49.2	31.5	17.4	Вторая
1983									10.8	39.7	62.0	Первая
n	61	56	76	70	54	48	82	75	65	73	92	

Для установления возрастной структуры слепушонки проводилось мечение и повторный отлов животных кунашакского поселения (табл. 1.4). Всех животных, отловленных и помеченных в 1981 г. (за исключением сеголеток), мы отнесли к сборной группе, которая состояла из зверьков 197?-1980 гг. рождения (197? г. — не установленный в начале мечения год рождения самой старшей возрастной группы). Все помеченные сеголетки 1981 г. рождения были отнесены к первой возрастной группе (1-й), в 1982 г. они перешли во 2-ю группу, в 1983 г.— в 3-ю; сеголетки, родившиеся в 1982 г. (1-я группа), в 1983 г. перешли во 2-ю; животные, родившиеся в 1983 г. — представляли 1-ю группу. Правда, каждая такая возрастная группа состояла как бы из трех подгрупп — животных родившихся в конце зимы — начале весны, весной и в начале лета, но поскольку таких данных по старшим группам не было, деление на подгруппы не проводилось.

Таким образом, в сентябре 1983 г. возрастная структура кунашакского поселения была представлена следующим образом: 1-я возрастная группа (сеголетки) — 62.0%, 2-я группа (однолетки) —17.4%, 3-я (двухлетки) — 14.1%, сборная группа — 6.5%. Как потом выяснилось, после определения возраста этой группы по развитию корней (табл. 5), она состояла из 4-й и 5-й групп, то есть 1979 и 1980 гг. рождения. Наблюдения за кунашакским поселением велись лишь три года, поэтому сведений о возрастной структуре и продолжительности жизни обыкновенной слепушонки оказалось недостаточно, но они явились своего рода отработкой методик отлова и мечения слепушонки, выявления возрастной структуры, сезонных генераций, процессов расселения (миграции).

Исследования были продолжены в Куртамышском районе Курганской области. Многолетние наблюдения за мечеными зверьками позволили установить продолжительность жизни слепушонки, возрастную структуру и ее динамику (табл. 1.5). Как видно из этой таблицы, возрастной состав слепушонки (начиная с 1988 г., т.к. с этого времени в поселении находились животные с известным годом рождения) обычно бывает представлен пятью-семью возрастными группами (нумерация возрастных групп с 1-й по 7-ю идет в направлении увеличения возраста).

Таблица 1.5. *Динамика возрастной структуры (в%) куртамышского поселения слепушонки*

Год рождения группы	1985		1986		1987		1988		1989	
	В	О	В	О	В	О	В	О	В	О
198?-1984	80.8	38.6	34.0	21.9	11.1	7.7	6.8	3.9	3.0	2.0
1985	19.2	61.4	49.0	16.4	6.3	4.6	2.3	1.3	1.0	-
1986			17.0	61.7	52.4	27.7	27.3	14.3	11.0	8.0
1987					30.2	60.0	52.3	28.6	20.0	12.0
1988							11.3	51.9	35.0	13.0
1989									30.0	66.0
	1990		1991		1992		1993		1994	
1986	7.0	3.4	2.7	1.0	-					
1987	10.0	7.6	7.3	7.0	7.6	3.6	4.4	3.2	-	
1988	12.0	5.0	4.5	2.0	2.1	1.4	-			
1989	53.0	17.6	16.4	17.0	16.3	9.4	11.8	11.3	12.1	7.7
1990	19.0	66.4	60.9	34.0	23.9	13.8	16.2	8.1	6.1	7.7
1991			8.2	38.0	25.0	14.5	14.7	11.3	15.2	11.5
1992					25.0	57.3	44.1	22.6	24.2	15.4
1993							8.8	43.5	39.4	38.5
1994									3.0	19.2
	1995		1996		1997					
1989	6.2	5.0	-							
1990	9.4	5.0	6.9	2.1	-					
1991	12.5	7.5	10.3	4.2	2.3	1.6				
1992	15.6	7.5	13.8	6.2	4.6	3.3				
1993	15.6	12.5	17.3	12.5	16.3	8.2				
1994	34.4	20.0	10.3	6.2	7.0	4.9				
1995	6.2	42.5	17.3	12.5	14.0	8.2				
1996			24.1	56.3	25.6	14.8				
1997					30.2	59.0				

Так, население слепушонки в 1988 г. состояло из пяти групп; в 1989 — весной из шести, а к осени — из пяти групп (закончили существование особи 5-й возрастной группы, 1985 года рождения); в 1990 — тоже из пяти; с 1991 по 1994 год — из шести групп. В 1993 г. в населении слепушонки присутствовала 7-я возрастная группа, но прекратила существование 6-я группа (1988 года рождения). С 1995 по 1997 год население слепушонки было представлено 7-ю возрастными группами.

Отлов и мечение слепушонки в куртамышском поселении проводилось только в апреле-мае и августе-сентябре, поэтому для полного анализа динамики сезонной возрастной структуры были использованы данные одноразовых отловов (табл. 1.6). Так как эти отловы проводились в разные годы и в разных точках ареала, обобщение этих данных, казалось бы, не совсем корректно, но для выявления общей тенденции динамики возрастной структуры слепушонки — это вполне приемлемо.

В апреле в отловах уже появляются животные первой сезонной генерации 1-ой возрастной группы и далее можно проследить нарастание ее численности по мере появления новых сезонных генераций. В мае месяце наблюдается резкое снижение по сравнению с апрелем доли животных 2-ой возрастной группы, такое же снижение, но в меньшей мере, процента 3-ей группы отмечается в апреле (по сравнению с маем), что является следствием активной миграции (расселения) особей этих групп. Анализ динамики доли животных 1-ой возрастной группы по месяцам показывает, что расселение небольшой части особей данной группы происходит и в осенние месяцы (процесс расселения слепушонки будет рассматриваться более подробно в отдельном разделе).

Таблица 1.6. *Динамика сезонной возрастной структуры слепушонки, (в%)*

Возрастная группа	Время отлова						
	Апрель	Май	Июнь	Июль	Август	Сентябрь	Октябрь
1	24.7±4.6	24.7±3.6	44.1±3.7	60.5±2.9	67.71.9	60.0±3.5	56.2±5.8
2	40.5±5.2	16.9±3.2	15.8±2.7	15.2±2.2	11.9±1.3	13.5±2.4	13.7±4.1
3	19.1±4.2	28.9±3.8	19.8±3.0	12.0±2.0	11.8±1.3	12.5±2.3	13.7±4.1
4	7.9±2.7	19.7±3.3	11.3±2.5	8.0±1.6	7.9±1.1	10.0±2.1	12.3±3.9
5	5.6±2.4	6.3±2.0	7.3±2.0	3.6±1.1	0.7±0.4	3.5±1.3	4.1±2.3
6	2.2±1.6	2.1±1.2	1.7±0.9	0.7±0.5	-	0.5±0.5	-
7	-	1.4±1.0	-	-	-	-	-
n	89	142	177	276	586	200	73

Было проведено также сравнение возрастной структуры меченого населения куртамышского поселения с таковой кунашакской популяции (однора-

зовые сборы) в апреле-мае и августе-сентябре (по обобщенным семилетним данным) — табл. 1.7. Коэффициент корреляции весенней возрастной структуры, установленной мечением и по развитию корней зубов, составил 0.857, осенней — 0.981. Некоторые различия процентного соотношения возрастных групп и отсутствие в кунашакской популяции в весеннее время 7-й возрастной группы, а в осеннее — 6-й и 7-й групп, можно объяснить как хронографической изменчивостью (отловы слепушонки в том и другом случае проводились в разные годы), так и географической (кунашакская популяция находится на северо-западной границе ареала).

Основную массу населения слепушонки составляют животные первых четырех групп (90.7% — весной и 94.1% — осенью в куртамышском поселении, 87.1% — весной и 98.4% — осенью в кунашакской популяции), незначительную — четырехлетки (5.7% и 4.0%, 9.4% и 1.6%) и совсем небольшой процент — зверьки пяти и шестилетнего возраста. Последние две возрастные группы встречаются не каждый год (табл. 1.5).

Таблица 1.7. *Усредненное соотношение возрастных групп слепушонки, (в%)*

Возрастная группа	По мечению (1986 - 1997 гг.)		По одноразовым отловам (1974-76, 1980-87 гг.)	
	Весна	Осень	Весна	Осень
Сеголетки	19.0	54.5	24.6±2.8	65.0±1.6
Однолетки	40.3	20.1	26.0±2.9	12.5±1.1
Двухлетки	17.9	11.7	25.1±2.9	12.1±1.1
Трехлетки	10.5	6.5	15.1±2.4	8.7±1.0
Четырехлетки	6.9	4.3	6.1±1.6	1.6±0.4
Пятилетки	3.8	2.0	2.2±1.0	0.1±0.1
Шестилетки	1.6	0.9	0.9±0.6	-
n	768	909	231	859

В этом разделе не рассматриваются сезонные генерации слепушонки, т.к. данных для обоснованного анализа недостаточно (только трехлетнее исследование кунашакского поселения), хотя сезонные генерации имеют принципиальное значение для выявления всей сложности возрастной структуры и играют определенную роль в динамике популяционной структуры. Можно только сказать, что у нее за сезон размножения может быть до 3 генераций (ранне-весенняя, весенне-летняя и летняя), колебание по годам от 2 до 3. Этот вопрос еще требует дополнительных исследований, связанных со сложностями многократного отлова и мечения.

Возрастная структура обыкновенной слепушонки — довольно сложная. Если у наземных мелких грызунов, например у полевок рода Microtus, сложность возрастной структуры обусловлена большим количеством сезонных генераций (5–6), но небольшим числом возрастных групп (2–3), то у описываемого вида сложность возрастной структуры определяется большим количеством возрастных групп (5–7) и малым числом генераций (2–3).

Если, как отмечалось рядом авторов (Шварц, 1959; Большаков, 1972; Башенина, 1977 и др.), для мелких грызунов характерна сложная и лабильная возрастная структура популяции, то для слепушонки характерна — сложная и стабильная (понимая под этим динамическое равновесие). Сложность и стабильность возрастной структуры слепушонки определяется продолжительностью ее жизни до четырех, пяти и даже до шести с лишним лет (так долго из наземных мелких грызунов, соответствующих размеров, никто не живет). Динамическое равновесие возрастной структуры достигается за счет большой продолжительности жизни слепушонки и плавной смены поколений (табл. 1.5).

Гибель молодых особей (первых трех возрастных групп) происходит в основном во время расселений и подготовки убежищ. В это время гибнет от хищных зверей (волков, лис, хорьков) и птиц (особенно ночных) значительная часть расселяющихся животных. Естественная смерть является закономерным следствием старения организма, и гибель особей старших возрастных групп слепушонки, казалось бы, определяется этой закономерностью, но не в полной мере (коснемся этого ниже).

Таблица 1.8. *Смертность слепушонки по старшим возрастным группам*

Сезоны	Возрастная группа								Всего по сезонам и группам	
	4-я		5-я		6-я		7-я			
	n	%	n	%	n	%	n	%	n	%
Общее соотношение										
Весна	76	45.5	46	27.5	37	22.2	8	4.	167	59.2
Осень	57	49.6	36	31.3	16	13.9	6	5.2	115	40.8
Всего	133	47.2	82	29.1	53	18.9	14	4.9	282	100.0
Смертность										
Весна	20	46.5	12	27.9	8	18.6	3	7.0	43	43.9
Осень	26	47.3	17	30.9	10	18.2	2	3.6	55	56.1
Всего	46	46.9	29	29.6	18	18.4	5	5.1	98	100.0

Смертность животных четырех старших возрастных групп пропорциональна общей численности этих групп, а соотношение смертности по группам соответствует общему соотношению (табл. 1.8). Среднегодовая смерт-

ность слепушонки старших возрастных групп в куртамышском поселении составила 34.75% (98 погибших особей из четырех групп по отношению к 282 слепушонкам этих же групп). Самая высокая доля гибели отмечена среди животных четвертой возрастной группы (46.9% от общей смертности слепушонки старших возрастных групп), у пятой группы — 29.6, у шестой — 18.4, у седьмой — 5.1% (табл. 1.8). Осенью гибнет животных больше, чем весной.

3. Соотношение полов

На материале многочисленных сборов и по наблюдениям за мечеными животными было показано, что в составе населения слепушонки постоянно преобладают самцы (Евдокимов, Позмогова, 1984, 1992, 1993). По данным одноразовых сборов за ряд лет из различных частей ареала установлено, что из общего количества животных (2060 экземпляров) самцы составляют — 59.5±1.1%, но среди взрослых зверьков их доля равнялась 63.9±1.5% (687 особей), а среди сеголеток — 54.6±1.6% (538).

Для выяснения динамики изменения доли самцов с возрастом было проанализировано соотношение полов, в каждой возрастной группе, по выборкам из одноразовых сборов (с точно определенными возрастными группами) и у меченых животных в кунашакском и куртамышском поселениях (табл. 1.9).

Таблица 1.9. *Соотношение полов (% самцов) слепушонки по возрастным группам*

Возрастная группа	Поселения с мечеными животными				Одноразовые отловы (1974-76, 1980-87 гг.)	
	Кунашакское		Куртамышское			
	%	n	%	n	%	n
1	48.6	125	53.9	314	56.0 ± 1.7	488
2	49.1	82	56.4	194	55.1 ± 3.3	125
3	69.0	49	72.5	100	63.7 ± 3.3	137
4	74.1	20	66.7	54	67.6 ± 3.9	100
5	81.8	11	65.9	29	68.2 ± 8.0	30
6	-	-	81.2	13	71.4 ±12.6	10
7	-	-	75.0	6	-	-
Общее	53.6	287	58.5	710	58.6 ± 1.3	890

В кунашакском поселении в среднем доля самцов-сеголеток (1-я группа) и самцов 2-ой возрастной группы (младшая группа взрослых животных) была несколько ниже, чем в двух других выборках и даже не достигала 50%. Резкое увеличение доли самцов начинается с 3-ей возрастной группы (69.0% — в кунашакском поселении, 72.2% — в куртамышском и 63.7±3.3 — по данным од-

норазовых отловов). Процент взрослых самцов (старших возрастных групп, начиная с 3-ей и выше) составил соответственно 72.1, 70.4 и 65.8±2.3. В целом по всей выборке доля самцов в куртамышском поселении и по данным одноразовых отловов составила 58.5 и 58.6%, в кунашакском поселении эта величина была ниже (53.6) за счет незначительного преобладания самок в двух первых возрастных группах. Полученные данные о соотношении полов у молодых и взрослых слепушонок в выборках, добытых при одноразовых отловах, и наблюдаемых при мечении, показывают не столько отличия, сколько сходство, заключающееся в увеличении процента самцов в старших возрастных группах.

Причиной резкого увеличения числа самцов в 3-ей возрастной группе, возможно, является расселение (миграция) в основном животных 2-ой группы (и, в частности, преобладание среди них самок), а, возможно, и меньшая продолжительность жизни самок.

Соотношение полов внутри популяции обычно 1:1 и определяются эволюционными причинами (Fisher, 1930). В ходе эволюционного развития при переходе слепушонки от наземного к подземному образу жизни (Орлов, 1978), к более высокому классу социальной организации — к семье, к относительной изоляции этих семей, в которых в спаривании принимает участие только одна самка («матка»), для предотвращения ее яловости в семье находятся нередко два самца, участвующие в спаривании, т.е. у слепушонки наряду с моногамией наблюдается и полиандрия. Низкий процент самок старших возрастов объясняется также тем, что самка-«матка» изгоняет из семьи приходящих самок (иммигрантов), а дочери, достигшие половозрелости, сами покидают семью.

Меньший процент самок в популяциях слепушонки не свидетельствует об их дефиците. Так в куртамышском поселении за 12 лет из 256 взрослых самок участвовали в размножении только 39 (15.2%). Одна семья — одна «матка», а количество семей в поселении (популяции) жестко регламентировано. В куртамышском поселении, занимающем площадь около 8 га, больше 12 семей за все годы наблюдений не отмечалось (табл. 1.2).

4. Размножение

Размножение обыкновенной слепушонки в северо-западной части ареала начинается ранней весной, возможно, даже в конце зимы. Первые сеголетки (первой ранневесенней генерации) в Челябинской области отлавливались во второй половине апреля (вес от 26.3 до 28.5 г, длина тела 90–93 мм). Если считать, что возраст этих сеголеток около месяца [по Л.В.Лейн-Соколовой (1928), цит. по «Млекопитающим Казахстана», (1978), на 27–28 день в виварных условиях зверьки вырастают до 75 мм; по Е.П.Летицкой (1984), в месячном возрасте при содержании в лабораторных условиях слепушонка вырастает до 85 мм и имеет вес до 26 г], то время их рождения приходится на сере-

дину или даже первую половину марта. Но столь раннее размножение наблюдается только в старых семьях. Сеголетки второй весенней генерации (вес 33.6–34.7 г, длина тела 100–102 мм) ловились 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). Сеголетки третьей (летней) генерации (вес 31.2–42.5 г, длина тела 102–107 мм) попадались в августе-сентябре (время рождения — вторая половина июня), так как последние беременные самки в исследованной популяции встречались не позднее второй декады июня. Сходные сроки размножения слепушонки отмечаются и в Северном Казахстане (Млекопитающие Казахстана, 1978).

Таким образом, размножение слепушонки начинается ранней весной и заканчивается в начале лета. В остальные летние и осенние месяцы за время нашей многолетней работы беременные самки не встречались. О снижении половой активности в летнее время говорит и резкое снижение среднего веса семенников взрослых самцов: от 51 мг в апреле-мае до 32–22 мг — в июне-июле (табл. 1.10). Такая же тенденция отмечается и у самцов-сеголеток, подтверждая высказывание Н.В.Башениной о «потенциальной половой зрелости» (Башенина, 1977) некоторых генераций грызунов при отсутствии ювенильного размножения. С ростом и развитием сеголеток в весеннее время (апрель-май) увеличивается и средний вес семенников, причем, максимальный вес семенника у отдельных особей в это время достигает 50 мг. В июне средний вес семенников остается на прежнем уровне, максимальный вес снижается до 40 мг. В июле происходит довольно резкое снижение веса (с 29±1 мг до 18±1 мг), а затем, как и у взрослых самцов, идет незначительное постепенное снижение веса семенников (табл. 1.10).

Таблица 1.10. *Сезонная динамика веса семенника слепушонки (в мг)*

Время отловов	Взрослые самцы			Самцы сеголетки		
	Лимиты	M ± м	n	Лимиты	M ± m	n
Апрель	78-28	51 ± 3	20	50-14	23 ± 2	8
Май	70-30	51 ± 2	92	50-20	30 ± 2	20
Июнь	53-13	32 ± 1	84	40-16	29 ± 1	98
Июль	50- 8	22 ± 1	96	30- 8	18 ± 1	115
Август	30-.5	18 ± 1	122	30- 6	14 ± 1	149
Сентябрь	22-5	16 ± 1	33	20- 5	11 ± 1	86
Октябрь	20-5	14 ± 1	24	18- 4	10 ± 1	42

В каждой семье в размножении участвует только одна самка. Молодые самки приступают к размножению на следующую весну после отселения, по-

этому рожают детенышей позже взрослых самок и приносят всего один выводок. Проиллюстрируем это на самках кунашакского поселения (табл. 1.11).

Самки №№ 67, 76, 58, ? (немеченая самка) представляли в 1981 году самую старшую возрастную группу. В размножении участвовали все четыре самки: две самки принесли по два помета и две — по одному; к 1982 г. все вымерли. Самки №№ 41, 10, 46 в 1981 г. представляли более молодую (из старших) возрастную группу, в размножении участвовали две из трех (по одному помету); в 1982 — последний сезон размножения, участвовали все самки, но два выводка принесла только одна (№ 46); к 1983 г. вымерли.

Таблица 1.11. *Участие в размножении самок слепушонки кунашакского поселения*

№№ семей	№№ самок	Год рождения самки	1981				1982				1983		
			IV	VI	VIII	X	IV	V	VIII	X	IV	VI	IX
1.	> 10	197?	4	+	+	+	5	+	+				
	> 122	1982									+	3	+
4.	> 59	1981					+	3	+	+	6	5	+
5.	58	197?	5										
	> 41	197?			+	+	4	+	+				
	60	1981			+	+	+	+	+	+	5	+	+
6.	94	1980	4	+	+	+	4	3	+	+	5	4	+
7.	67	197?	5	4	+								
	> 70	1981						4	+	+	5	4	+
7a	> 126	1982							+	+	3	+	+
8.	76	197?	3	+	+								
	> 2	1980					+	4	+	+	4	3	+
9.	> 84	1980	5	+	+	+	5	+	+	+	5	4	+
10.	?	197?	4	3									
	> 20	1981						5	+	+	4	3	+
11.	46	197?	5	+	+	+	5	4	+	+			
	> 215	1982									+	4	+
Всего детенышей			42				46				67		

Примечание: *+ — наличие в семье самки («матки»); цифра в клетке — количество приносимых данной самкой детенышей; >10, >122 и т. д. — самки, мигрировавшие в данную семью из соседних семей или поселений; ? — немеченая самка; 197? — самки неизвестного года рождения.*

Из самок 1980 года рождения (№№ 94, 2, 84), которые представляли 2-ю возрастную группу, две участвовали в размножении в 1981 году и принесли по одному помету. В 1982 году они перешли в 3-ю группу. Вступила в размножение самка № 2 (один помет). Во второй сезон принимали участие в размножении самки № 84 (один помет) и № 94 (два помета). В 1983 г. все самки перешли в 4-ю группу и принесли по два помета.

Самки 1981 года рождения (№№ 59, 60, 70, 20) в 1981 году в размножении не участвовали (1-я группа, сеголетки); в 1982 г. перешли во 2-ю возрастную группу, принесли по одному помету (за исключением самки № 60); в 1983 г. перешли в 3-ю группу, принесли по два помета, самка № 60 — один.

Самки 1982 года рождения (№№ 122, 126, 215) в 1982 году в размножении не участвовали, в 1983 г. перешли во 2-ю возрастную группу и принесли по одному помету.

Таким образом, как молодые (№№ 59, 70, 20, 122, 126, 215), так и самки старших возрастов (№№ 41, 20, 60) в первый сезон размножения приносят по одному помету, во второй и далее — до двух (в зависимости от фазы численности и благоприятных условий). Каждый год в размножении участвуют самки различных возрастных групп (за исключением сеголеток).

17–25 апреля 1983 г. в кунашакской популяции были отловлены четыре вновь сформированные пары слепушонок. Из четырех самок только у одной были эмбрионы (5 штук, средний вес одного эмбриона 70 мг), у двух — набухшие матки. У самца в паре с беременной самкой вес семенника был 54 мг, у самцов в парах с самками на первой стадии беременности — 52 и 44 мг, а у самца с яловой самкой — 28 мг. Вероятно, задержка зачатия произошла из-за неполовозрелости самца.

Яловость самок бывает и при запоздалом формировании пар (на периферии поселений постоянно встречаются животные-одиночки). Так, в апреле 1983 г. в кунашакской популяции были обнаружены свежие норы, в которых были отловлены и помечены четыре слепушонки: в одном месте самец с беременной самкой, а в двух других — по одной самке. В июне у самки с самцом были дети (в ловушки они еще не шли, но самка была подсосная), две самки одиночки остались яловыми. К осени яловые самки куда-то мигрировали, а в сформированной семье были отловлены и помечены четыре сеголетки. Яловыми самки слепушонки могут оставаться не один сезон, такое явление наблюдалось и в куртамышском поселении у самок одиночек и даже в отдельных парах (после прохолостования такие пары распадались). Этим, вероятно, и объясняется то, что в пятой семье самка № 41, мигрировавшая в нее осенью 1981 г., участвовала в размножении только один сезон и скончалась; также один сезон участвовала в размножении самка № 76 в только что образовавшейся восьмой семье (табл. 1.11).

Самки, мигрировавшие из других семей (поселений) или оставшиеся в семье, приступают к размножению только после гибели «матки». Так, самка № 60, родившаяся в 1981 году в пятой семье и оставшаяся в ней, смогла участвовать в размножении только в 1983 году, после гибели самки № 41 (табл. 1.11).

***Таблица 1.12.** Участие в размножении самок (оседлых и мигрантов) разного возраста и цветовых морф*

№ семьи	Самки мигранты	№ "матки"	Год рождения	Цвет самки (морфа)	Годы наблюдений												
					85	86	87	88	89	90	91	92	93	94	95	96	97
1.		6	1984	Черная	1	6	*										
2.		4	1984	Бурая	4	*											
3.		5	1980	Черная	4												
	2 >	4	1984	Бурая		6	2	*									
4.		7	1981	Бурая	4	10	*										
5.		57	1984	Переходная	6	9	6	2	7								
	>	32	1986	Переходная						7	2						
	11>	154	1990	Бурая							4	8	2	1			
	>	110	1994	Черная											-	5	7
6.		30	1982	Переходная	4	8	10										
	>	76. 1	1987	Бурая					2	5	1	8	*				
7.		21	1984	Переходная	5	10	*										
8.		83	1985	Черная		6	6	4	6								
	15>	45. 1	1989	Черная						6	5	4	*				
9.		78	1984	Черная		3											
	>	144	1984	Бурая			2	4	9	6							
	15>	213	1988	Черная							4	9	*				
10.		169	1986	Переходная			5	*									
11.		134	1986	Переходная			3	2	12	11	2						
	>	191	1990	Бурая								4	3	*			
12.		130	1982	Черная			8										
	5 >	114	1987	Черная				2	10	5							
	11>	58.2	1989	Бурая							2	5	6	*			
13.	>	160	1986	Переходная			4	3	4	3	1						
	5 >	124	1990	Переходная								5	*				
14.		183	1984	Бурая				6	7								
	>	80.1	1989	Переходная						4	3	7	*				
15.		117	1987	Черная				3	7	9	5	12	2				
	>	65.2	1993	Черная										2	3	12	12
16.		4.2	1987	Бурая				4	6	9	4	2	7				
	17>	43.2	1993	Черная										-	3	2	5

Таблица 1.12. *Продолжение*

17.		140	1987	Черная				6	11	10	7	13	10				
	>	63.2	1993	Черная										2	4	3	8
18.		26.2	1988	Черная					2	5							
19.		170	1990	Бурая							4	5	3	*			
20.	>	73.3	1994	Черная											3	*	
21.	>	78.3	1994	Бурая											4	4	*
22.	>	79.3	1994	Бурая												1	3
23.	>	103.3	1995	Переходная												2	6

Примечание: *2 >, 5 > и т.д. — самки, мигрировавшие из меченых семей (из 2-й, 5-й и т.д.); > — самки, мигрировавшие из соседних поселений; цифра в клетке — количество приносимых данной самкой детенышей; * — исчезновение семей.*

Такие же закономерности наблюдались и при многолетних наблюдениях за мечеными слепушонками в куртамышском поселении (табл. 1.12). Причем, как в кунашакском, так и в куртамышском поселениях самки, пришедшие на смену погибшей «матке» из соседних семей или поселений, образуют пары и тройки с оставшимися в семье самцами (как со старыми, так и с молодыми), а к самкам, занявшим место матери («матки»), приходят самцы-производители со стороны (из соседних семей и поселений).

Так же происходит и смена самцов-производителей, место старого погибшего самца занимает молодой самец. Таким образом, в сформированных, существующих несколько лет, семьях при «матке» часто находятся два самца чаще всего разных возрастов, что приводит к «возрастному кроссу» и предотвращает яловость «маток».

Слепушонка приносит в помете от одного до семи детенышей. Средняя численность помета составляет 4.03±0.13 детеныша, но в разных популяциях она может колебаться от 3.1 до 4.9. Самки слепушонки в течение жизни могут участвовать в размножении до шести сезонов (табл.1.12, 1.13) и принести до 57 детенышей (см. табл. 1.12, самка № 140.1). Прирост населения слепушонки осуществляется главным образом за счет самок, участвующих в размножении в течение 3–6 сезонов, их вклад составляет 73.5% общего прироста за 13 лет, в то время как доля самих самок — 48.7% (табл. 1.13).

С возрастом, с одного до четырех лет (со 2-ой по 5-ю возрастную группу), средняя плодовитость слепушонки увеличивается, в старшем возрасте (6-я и 7-я группы) — намечается тенденция к ее снижению (табл. 1.14). Вклад размножающихся самок разных возрастных групп в общий прирост населения (в процентном отношении) подвержен значительным колебаниям: вторая

группа — от 6.8 до 20.0, третья — от 26.3 до 36.8, четвертая — от 21.6 до 38.2, пятая — от 18.0 до 23.4, шестая — от 4.1 до 12.9, седьмая — от 0.5 до 3.4% (табл. 1.14).

Таблица 1.13. *Плодовитость слепушонки в зависимости от продолжительности участия в размножении (куртамышское поселение, 1985–1997 гг.)*

Показатели	Участие в размножении (количество сезонов)						Всего
	1	2	3	4	5	6	
Количество рожавших самок	7	13	7	6	3	3	39
Процент самок	17.9	33.3	17.9	15.4	7.7	7.7	100.0
Количество детенышей	30	125	107	120	75	127	584
Процент детенышей	5.1	21.4	18.3	20.6	12.8	21.8	100.0
Средняя плодовитость	4.3	9.6	15.3	20.0	25.0	42.3	14.6

Таблица 1.14. *Взаимосвязь плодовитости слепушонки с возрастом самок*

Возрастная группа	Кунашакское поселение (1981-1983 гг.)				Куртамышское поселение (1986 -1997 гг.)				Данные по одноразовым сборам (1974-1976, 1980-1985, 1987 гг.)			
	рс	вп	% вп	свп	рс	вп	% вп	свп	рс	вп*	% вп	свп
2	8	31	20.0	3.9	20	69	12.4	3.45	13	52	6.8	4.0+0.4
3	9	57	36.8	6.3	28	146	26.3	5.21	47	240	31.5	5.1+0.3
4	6	39	25.2	6.5	22	120	21.6	5.45	47	291	38.2	6.2+0.4
5	4	28	18.0	7.0	21	130	23.4	6.19	21	143	18.8	6.8+0.6
6	-	-	-	-	11	72	12.9	6.55	5	31	4.1	6.3+0.6
7	-	-	-	-	3	19	3.4	6.33	1	4	0.5	4
Всего	27	155	100.0	5.7	105	556	100.0	5.30	134	761	100.0	5.7+0.2

Примечание: *рс — количество участвовавших в размножении самок, вп — приплод по количеству детенышей, вп* — приплод по количеству эмбрионов и плацентарных пятен, % вп — процент приплода по возрастным группам, свп — средняя величина приплода на одну самку.*

Исходя из этих данных, можно сказать, что восполнение численности популяций слепушонки осуществляется в основном за счет самок трех средневозрастных групп (с 3-й по 5-ю), вклад которых составляет 71.2% в куртамышской популяции, 80.0% в кунашакской и более 80% — по данным одноразовых отловов.

Ограниченность жизненного пространства (семейных участков) ограничивает и репродуктивный потенциал слепушонки. Это выражается в поздней

половозрелости животных (сеголетки не принимают участия в размножении), в том, что в каждой семье в размножении участвует только одна самка, но в течение нескольких сезонов. Наличие в семьях самки-«матки» сдерживает участие в размножении других самок и позволяет регулировать численность семьи в соответствии с общей численностью поселения (популяции).

5. Сезонные миграции (расселение) и состав мигрантов

Расселение — 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).

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

Расселения слепушонки начинаются ранней весной. В расселении принимают участие животные первых трех возрастных групп. Мигранты старших возрастов при наблюдениях за мечеными животными не встречались. Таким образом, мигрантами становятся животные с 1-ой по 3-ю возрастные группы. После третьей зимовки оставшиеся в семьях слепушонки ведут оседлый образ жизни и начинается их постепенное отмирание (см. табл. 1.5).

Таблица 1.15. *Динамика эмиграции генерационно-возрастных групп слепушонки (кунашакское поселение)*

Генерация	1981 г.				1982 г.				1983 г.			Всего		
	IV	VI	VIII	X	IV	V	VIII	X	IV	VI	IX	*	**	***
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
Всего	0	0	0	2	12	8	3	2	5	2	0	34	42	80.9
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
Всего					0	0	0	2	18	13	5	38	46	73.9
Первая									0	6	3	9	24	37.5
Вторая										0	1	1	22	4.5
Третья											0	0	21	0
Всего									0	6	4	10	67	14.9

Примечание: ** — все эмигранты, ** — исходное число животных данных генераций и возрастных групп, *** — процент эмигрантов.*

Расселение слепушонки происходит в определенной последовательности, по мере роста и созревания животные покидают семьи и поселения. Рассмотрим этот процесс на примере кунашакского поселения (табл. 1.15). В течение трех лет (1981–1983 гг.) в поселении каждый год нарождалось по три генерации (первая — ранне-весенняя, вторая — весенняя и третья — летняя).

Таблица 1.16. *Сезонная и годовая динамика веса тела слепушонки (самцы и самки вместе взятые) разных генераций (в дополнение к табл. 1.15)*

Генерация	1981 г.				1982 г.				1983 г.		
	IV	VI	VIII	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
n	2	16	16	14	9	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
n		1	14	14	8	5	4	3	1	1	1
Третья			34.4	36.5	42.4	39.8	39.3	41.1	44.4	43.4	44.3
n			6	10	10	8	7	6	3	1	1
Первая					42.4	43.3	40.4	43.3	50.4	48.0	47.9
n					7	13	13	11	7	6	5
Вторая						29.6	40.8	42.0	47.2	44.2	47.2
n						2	17	17	9	5	2
Третья							33.1	37.2	41.7	42.8	44.6
n							10	16	10	2	1
Первая									35.6	43.0	44.2
n									12	18	15
Вторая										36.9	43.0
n										6	21
Третья											41.7
n											21

Расселение первых эмигрантов из ранне-весенних генераций происходило два раза осенью (в октябре 1981 и 1982 гг.) и один раз — летом (июнь 1983 г.), по достижении среднего веса тела в 42–43 грамма (табл 1.15, 1.16), эмиграция продолжалась с ранней весны (после первой зимовки) в течение всей весны и лета, одна особь эмигрировала осенью 1983 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 грамм), 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 грамм) и продолжалось в течение

в течение всего первого года жизни, часть животных 1981 г. рождения мигрировала и на втором году жизни (после второй зимовки).

Таким образом, состав эмигрантов слепушонки каждый год может быть представлен несколькими сезонными генерациями животных 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 такой факт: процент эмигрантов среди исходного числа животных второй и третьей генераций составляет 91.5 (по учету численности эмигрантов 1981, 1982 годов рождения), по этим же данным процент эмигрантов первой генерации — 62.1. Значит, оседлая часть населения состоит на 75–80% из животных первых генераций. Это весьма многозначительный факт, играющий определенную роль в репродуктивности оседлой части населения слепушонки.

Большую часть расселяющихся слепушонок каждый год представляют особи 2-ой возрастной группы (три генерации). Так, в кунашакском поселении в 1982 году из 42 животных 1981 года рождения эмигрировали 57.1%, а в 1983 году из 46 животных 1982 года рождения — 76.1%. Доля эмигрантов 1-ой возрастной группы составила в среднем за три года от общего количества эмигрантов (82 особи) 18.3%, 2-ой группы за два года — 71.9%, 3-ей группы (1981 года рождения) — 9.8%. В целом же за три года в кунашакском поселении слепушонки эмигрировало 52.9% животных трех возрастных групп обоего пола (см. табл. 1.15). Такая же картина, но на более обширном материале, наблюдалась в куртамышском поселении (табл.1.17).

Динамика численности эмигрантов слепушонки подвержена значительной хронографической изменчивости. Доля эмигрантов 1-ой возрастной группы за 12 лет колебалась от 0 до 40.0% от общей численности эмигрантов (в среднем составила 15.5%), 2-ой группы — от 42.5% до 87.5% (в среднем — 66.7%) и 3-ей — 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 особей).

Самая высокая доля самок-эмигрантов в куртамышском поселении отмечается в 1-ой (в среднем — 52.7%) и 2-ой группах (56.0% — весной и 54.1%- осенью), в 3-ей группе происходит резкое снижение доли самок (32.1% — весной и 20.0% — осенью), в некоторые годы самки эмигранты этой группы отсутствуют. В среднем же соотношение самцов и самок среди эмигрантов равно 1:1 (241:240).

Самый большой процент среди расселяющихся самок составляют животные 2-й возрастной группы (73.8%), доля самок 1-ой и 3-ей -16.2% и 10.0% — соответственно (рис. 1.4). Таким образом, происходит эмиграция большого количества самок 2-ой возрастной группы, что приводит к резкому

уменьшению доли самок в составе последующих оседлых возрастных групп слепушонки (табл. 1.9).

Таблица 1.17. *Динамика численности эмигрантов по возрастным группам, полам, сезонам и годам*

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	2	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

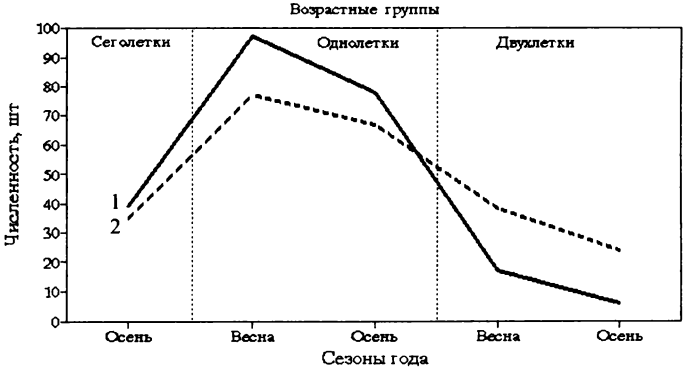


Рис. 1.4. *Динамика эмиграции самцов и самок слепушонки в зависимости от возраста и сезона года (куртамышское поселение). 1 — самки, 2 — самцы*

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 Коли (1979) называет кочевниками (табл. 1.18). Такие же группы мигрантов отмечались и в кунашакском поселении (Евдокимов, Позмогова, 1992, 1993), только в то время группа интермигрантов отдельно не выделялась.

Таблица 1.18. *Годовая динамика состава мигрантов слепушонки куртамышского поселения*

Годы наблюдений	Сравниваемые группы				Всего
	Эмигранты	Интермигранты	Иммигранты	Трансмигранты	
1986	30	2	1	1	34
1987	50	4	1	1	56
1988	40	1	1	1	43
1989	45	1	1	-	47
1990	58	7	2	3	70
1991	60	3	2	4	69
1992	42	3	1	3	49
1993	80	3	1	4	88
1994	30	2	1	1	34
1995	5	1	3	1	10
1996	16	-	4	2	22
1997	25	-	1	1	27
Всего	481	27	19	22	549

Иммигранты, интермигранты и трансмигранты, при всей их немногочисленности (12.4% от 549 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 каждой семье в размножении участвует только одна самка и один-два самца, а так как продолжительность их репродуктивного периода колеблется от 3 до 5 лет, то в соответствующее время 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 иммигрантами, 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 (табл. 1.12), из них 17 оседлые и 22 мигранты (8 — интермигранты, 14 — иммигранты); у 24 самцов мигрантов — наоборот (интермигрантов — 19, иммигрантов — 5). Таким образом видно, что равное общее соотношение полов эмигрантов (табл. 1.17) сохраняется и у иммигрантов и интермигрантов (вместе взятых) при обновлении репродуктивной части населения слепушонки, но при этом следует отметить, что в этих группах мигрантов соотношение самцов и самок обратно пропорциональное, своего рода «миграционный кросс» (по аналогии с «возрастным кроссом»).

Многие авторы отмечают, что между мигрантами и оседлыми особями мелких грызунов могут наблюдаться морфологические и морфофизиологические различия. В частности, вес мигрантов, как правило, меньше, чем таковой у оседлых особей того же пола и возраста (Kozakewicz, 1976). По нашим данным динамика роста (по весу тела) самок и самцов оседлых особей и мигрантов (под мигрантами подразумеваются как эмигранты, так и другие группы мигрантов) слепушонки имеет существенные отличия.

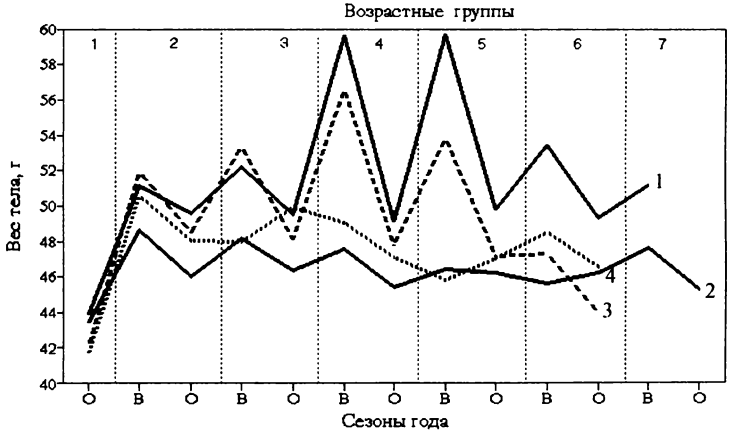


Рис. 1.5. *Вес тела (по возрстным группам) и продолжительность жизни оседлых и мигрантов (самцов и самок).*
1 — оседлые самки, 2 — оседлые самцы, 3 — самки мигранты, 4 — самцы мигранты

У оседлых самок и самок мигрантов динамика роста по возрастным группам и сезонам года синхронная (рис. 1.5). Вес тела самок мигрантов превышает немного вес оседлых во 2-ой и 3-ей группах (в весенние периоды), в

остальных возрастных группах он значительно ниже оседлых. Отличаются самки мигрантов и продолжительностью жизни, она короче на полгода жизни оседлых самок (рис. 1.5). 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 зависимость (рис. 1.5). Вес тела самцов мигрантов в большинстве случаев значительно превышает таковой оседлых самцов, за исключением осеннего периода 1-ой группы и весеннего периода 3-ей и 5-ой групп. Продолжительность жизни самцов мигрантов короче жизни оседлых самцов на целый год (рис. 1.5).

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 (рис. 1.5). 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).

Таблица 1.19. *Плодовитость самок-мигрантов и оседлых самок (куртамышское поселение)*

Возрастная группа	Оседлые				Мигранты				Средняя
	рс	кд	%	свп	рс	кд	%	свп	свп
2	7	32	9.8	4.57	14	43	16.7	3.07	3.57
3	11	61	18.7	5.55	17	80	31.0	4.71	5.04
4	8	62	19.0	7.75	14	60	23.3	4.29	5.55
5	14	92	28.2	6.57	10	63	24.4	6.30	6.46
6	11	60	18.4	5.45	3	12	4.6	4.0	5.47
7	3	19	5.8	6.33	-	-	-	-	-
Всего	54	326	100.0	6.04	58	258	100.0	4.45	5.21

Примечание: *рс — рожавшие самки, кд — количество детенышей, % — процент детенышей, свп — средняя величина приплода.*

Не исключено, что мигранты представляют собой животных, генетически отличающихся от оседлых (Myers, Krebs, 1971). Подтверждается это различием плодовитости самок-мигрантов и оседлых. Самки-мигранты отличаются более низким уровнем плодовитости (средняя величина приплода оседлых самок составляет 6.04 детеныша, мигрантов — 4.45), причем, эти отли-

чия отмечаются по всем возрастным группам, т.е. в течение всей жизни (табл. 1.19). Вполне возможна какая-то особая репродуктивная роль и самцов мигрантов (разных сезонных генераций и возрастных групп).

6. Рост и развитие слепушонки

Литературные данные по росту и развитию слепушонки относятся к самым начальным стадиям жизни животных (Лейн-Соколова, 1928; Зубко, Остряков, 1961; Летицкая, 1984). Детеныши слепушонки отличаются замедленными темпами развития в гнездовой период. В отличие от наземных мелких грызунов (полевок, мышей), детеныши которых открывают глаза в возрасте 8–14 дней, слепушонки прозревают на 21–23-й день (табл. 1.20).

Таблица 1.20. *Сроки формирования экстерьерных признаков у обыкновенной слепушонки (Летицкая, 1984)*

Признаки	Дни	Вес 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
	40	32	100
	45	35	100
Количество животных		13	13

Начало самостоятельного питания и первые попытки рытья земли у сеголеток в виварных условиях приходится на 20–25 день, в природных популяциях (Челябинская область) первые попадавшие в апреле в живоловки зверьки, начавшие самостоятельно рыть ходы и добывать корм, имели вес тела от 26.3 до 28.5 г, длину тела 90–93 мм, и возраст (согласно данным по росту детенышей в виварных условиях) — один с небольшим месяц (табл.

1.20). На основании имеющегося полевого материала, мы попытались провести некоторый общий анализ дальнейшего роста и развития слепушонки в природных условиях.

Рост и развитие самцов сеголеток слепушонки с апреля по октябрь (по усредненным данным кунашакской популяции за несколько лет) приводятся в таблице 1.21. С апреля по август происходит постепенное увеличение веса и длины тела, общих размеров черепа, веса сердца. Осенью (сентябрь-октябрь) эти показатели снижаются (за исключением веса сердца). Показатели веса почки и печени слабее коррелируют с ростом животных и подвержены, по-видимому, сезонной изменчивости, связанной, скорее всего, с сезонной сменой кормов и подготовкой к зимовке.

Таблица 1.21. *Сезонная динамика роста и развития самцов сеголеток (кунашакская популяция)*

Показатели (длина и ширина в *мм*, вес в *г*)	Время отлова						
	Апрель	Май	Июнь	Июль	Август	Сентябрь	Октябрь
Общая длина черепа	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
Скуловая ширина черепа	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
Длина тела	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
Вес тела	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
Вес сердца	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
Вес почки	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
Вес печени	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
Вес семенника	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
Количество животных	8	20	8	15	49	16	12

По данным некоторых авторов (Летицкая, 1984; Зубко, Остряков, 1961; и др.) сеголетки в возрасте 2–3 месяцев достигают размеров взрослых животных. Проведенный сравнительный анализ размеров черепа, тела и внутренних органов сеголеток и взрослых животных Южного Урала и Зауралья (табл.1.22) показал, что сеголетки даже 5–6 месячного возраста достоверно отличаются по всем этим параметрам от животных следующей возрастной

группы, не говоря уже о старших группах. После достижения полуторагодовалого возраста (2-я группа) слепушонка продолжает расти (данные по самцам из осенних выборок), достигая максимума в двухлетнем — трехлетнем возрасте (табл. 1.22).

Таблица 1.22. *Годовая динамика роста и развития самцов слепушонки (уральские популяции, август-сентябрь)*

Показатели (длина и ширина в *мм*, вес в *г*)	Возрастная группа / возраст				
	1-я группа	2-я группа	3-я группа	4-я группа	5-я группа
	Сеголетки	1 год +	2 года +	3 года +	4 года +
Общая длина черепа, мм	26.44±0.08	26.88±0.10	27.07±0.09	27.16±0.06	26.96±0.18
Скуловая ширина черепа	20.31±0.09	20.70±0.14	20.85±0.09	20.94±0.06	20.79±0.04
Верхний ряд зубов	6.64±0.03	6.69±0.04	6.71±0.04	6.60±0.04	6.53±0.05
Межглазничная ширина	5.48±0.03	5.43±0.04	5.42±0.06	5.42±0.03	5.47±0.06
Высота черепа	9.58±0.08	9.67±0.10	9.70±0.08	9.61±0.05	9.63±0.06
Ширина черепа	13.98±0.05	14.08±0.11	14.11±0.07	14.14±0.06	14.0±0.08
Длина тела	109.22±0.56	111.46±0.77	112.57±0.49	113.32±0.68	112.4±1.24
Вес тела, г	43.52±0.69	46.10±1.02	47.17±0.58	47.49±1.06	45.61±1.32
Вес сердца	0.231±0.004	0.253±0.004	0.260±0.004	0.263±0.005	0.260±0.007
Вес почки	0.218±0.007	0.228±0.004	0.235±0.009	0.252±0.007	0.253±0.005
Вес печени	3.114±0.125	3.519±0.199	3.423±0.106	3.490±0.117	3.592±0.047
Вес семенника	0.013±0.002	0.015±0.002	0.018±0.001	0.019±0.002	0.019±0.001
Количество животных	312	59	66	51	10

Вес тела взрослых слепушонок как самок, так и самцов увеличивается весной, особенно у самок в связи с беременностью, и снижается осенью (рис. 1.5), не исключая и сеголеток, у которых это наблюдается только в сравнении с летним весом, что подтверждается данными, приведенными в табл. 1.21. Нарастание веса тела самцов и самок слепушонки куртамышской популяции до годовалого возраста (2-я группа) идет с одинаковой скоростью при незначительном преобладании веса самок, затем наблюдаются синхронные сезонные колебания веса тела при большем весе самок не только весной, но и осенью. В старших возрастных группах сезонные различия по весу тела сглаживаются, а сам вес как самцов, так и самок — снижается.

Слепушонка относится к корнезубым грызунам, с относительно постоянным ростом корней коренных зубов. Динамика роста корней зубов слепушонки имеет ступенчатый характер (рис. 1.6). Поздней осенью (при подготовке к зимовке) рост корней замедляется, а затем во время зимнего периода прекращается совсем; замедляется рост корней и с возрастом слепушонки (Евдокимов, 1997а); соответственно тормозится рост и развитие животных.

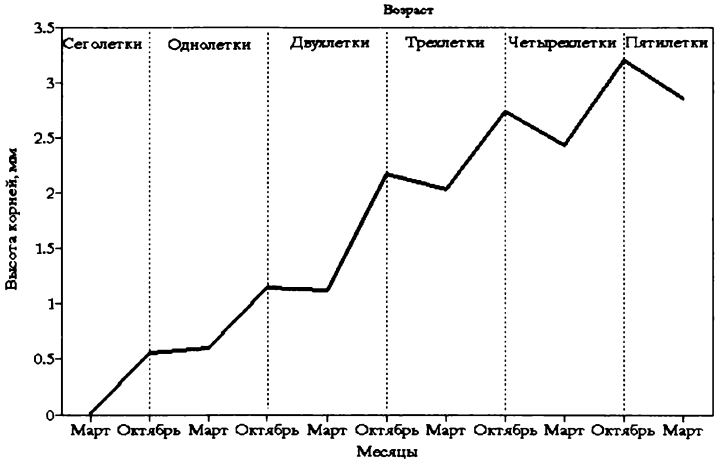


Рис. 1.6. *Возрастная и сезонная динамика роста корней первого правого нижнего коренного зуба обыкновенной слепушонки*

Скорость роста и развития слепушонки подвержена сезонной и географической изменчивости, примером которой могут служить морфофизиологические показатели самцов сеголеток слепушонки из трех, географически удаленных, популяций: 1) наурзумской (в песчано-ковыльной степи Наурзумского заповедника), 2) баймакской (в горной части Урала на восточном склоне хребта Уралтау в нагорно-лесном ланшафте) и 3) кунашакской (на северо-западной границе ареала в широколиственной лесостепи). Отлов животных проводили одновременно весной, летом и осенью 1980 года; весной и летом очередность отлова шла с юга на север, а осенью — с севера на юг.

Весной в наурзумской популяции скорость роста сеголеток была выше, чем у одновозрастных животных из баймакской и кунашакской популяций: вес тела 42.8 г, а длина тела 107.3 мм, 41.91 г и 106.2 мм, 38.41 г и 102.4 мм соответственно. Летом в наурзумской популяции рост молодняка замедляется, вес тела резко падает (по сравнению с весной) до 36.96 г, длина тела увеличивается незначительно (108.5 мм), в то время как в более северных популяциях наблюдается заметный прирост и веса, и длины тела — 46.48 г и 110.6 мм в баймакской, 43.3 г и111.3 мм в кунашакской популяциях. К осени вес тела самцов сеголеток в наурзумской популяции резко возрастает, продолжается рост тела; в баймакской и кунашакской популяциях вес тела самцов сеголеток остается на прежнем уровне, а длина тела даже снижается (табл. 1. 23).

***Таблица 1.23.** Географическая изменчивость скорости роста самцов сеголеток обыкновенной слепушонки*

Показатели	Популяция				
	Наурзумская (1)	p_{1-2}	Баймакская (2)	p_{2-3}	Кунашакская (3)
	M ± m		M ± m		M ± m
	Май				
Вес тела	42.80±1.25		41.91±1.74		38.41±1.60
Длина тела	107.30±0.86		106.20±1.54		102.40±2.24
Длина черепа	25.71±0.13		26.15±0.21		25.43±0.36
Вес сердца	0.211±0.015		0.220±0.013	0.001	0.187±0.011
Вес почки	0.194±0.006		0.202±0.007		0.221±0.021
Вес печени	3.281±0.237	0.02	2.441±0.106	0.05	2.832±0.140
Вес семенника	0.028±0.006		0.031±0.003		0.030±0.002
Количество животных	16		10		8
	Июль				
Вес тела	36.96±1.19	0.001	46.48±1.05	0.05	43.30±0.82
Длина тела	108.50±1.12		110.60±1.25		111.30±0.95
Длина черепа	25.79±0.20	0.001	27.16±0.10	0.05	26.69±0.17
Вес сердца	0.178±0.005	0.001	0.223±0.006		0.206±0.006
Вес почки	0.170±0.005	0.001	0.211±0.006		0.212±0.007
Вес печени	2.498±0.095		2.409±0.065	0.001	3.483±0.100
Вес семенника	0.012±0.002	0.002	0.021±0.001		0.025±0.003
Количество животных	12		18		6
	Сентябрь				
Вес тела	44.08±1.51		46.46±0.64		43.53±1.11
Длина тела	110.0 ±1.93		109.70±0.59		108.2±1.12
Длина черепа	26.38±0.23		26.84±0.11		26.56±0.17
Вес сердца	0.215±0.012	0.001	0.262±0.004	0.001	0.230±0.005
Вес почки	0.194±0.009		0.206±0.004	0.001	0.237±0.008
Вес печени	3.173±0.146	0.01	2.696±0.054	0.001	3.699±0.152
Вес семенника	0.009±0.002		0.009±0.001		0.012±0.001
Количество животных	6		21		9

Различия в сезонной скорости роста молодняка по популяциям хорошо прослеживается и на средних показателях длины черепа. С мая по июль в наурзумской популяции длина черепа сеголеток увеличилась в среднем всего лишь на 0.08 мм, в баймакской — на 1.01 мм и в кунашакской — на 1.26 мм. К осени рост черепа сеголеток наурзумской популяции резко возрос, а у сеголеток более северных популяций — приостановился. Такие же отличия наблюдаются и по весу сердца, почки и печени (табл. 1.23).

Все эти наблюдаемые межпопуляционные различия в скорости роста молодняка слепушонки связаны с условиями существования. В Казахстане вследствие раннего и бурного цветения растений (в основном эфемеров) расходуются питательные вещества клубней и корневищ, и в летнее время подземная фитомасса значительно уменьшается. К осени, когда возобновляется вегетация и происходит накопление подземной фитомассы, слепушонка начинает усиленно питаться. В северных районах в зоне горной лесостепи (баймакская популяция) и равнинной (кунашакская) в течение всего лета есть клубни, клубеньки и корневища, так как цветение разных видов растений происходит постепенно (за исключением редких эфемеров), и слепушонка постоянно обеспечена кормами.

С продвижением вида дальше на север и в высокогорье у слепушонки выработались определенные механизмы адаптации к новым условиям существования. Постоянная обеспеченность кормами, но более короткое по сравнению с южными районами теплое время года позволяют и заставляют увеличить скорость роста в весенне-летний период. За быстрый рост весной и летом приходится расплачиваться замедлением роста в осенний период и полным прекращением — в зимний период. Такая динамика роста и развития слепушонки отражает условия ее существования в разных климатогеографических зонах, к которым она адаптирована.

Рост и развитие слепушонки южных популяций разделено как бы на три фазы: весенний рост, летняя «диапауза» (возможно, эстивация) и продолжение роста осенью, с замедлением в зимний период. Для роста и развития слепушонки северных популяций характерен быстрый рост в весенне-летний период, замедленный — осенью и возможное впадение в спячку — зимой.

Анализ данных осенних одноразовых отловов (24 выборки по взрослым животным и 26 — по сеголеткам, из 16 популяций) показал наличие полового диморфизма по большинству морфологических и морфофизиологических показателей (табл. 1.24). Половой диморфизм хорошо выражен у взрослых животных (по 8 показателям из 11): у взрослых самок больше размеры черепа (за исключением длины верхнего ряда коренных зубов и ширины межглазничного промежутка); они превосходят взрослых самцов по весу и длине тела; у них больший вес печени, и особенно почек (уровень значимости — 0.0003). У сеголеток в возрасте 4–5 месяцев половой диморфизм выражен еще не так четко, как у взрослых (по 7 показателям из 11 и с более низким уровнем достоверности).

Кроме сезонной и географической изменчивости у обыкновенной слепушонки прослеживается и хронографическая (годовая) изменчивость. Данные по отловам слепушонки в кунашакской популяции позволили проследить хронографическую изменчивость отдельных морфологических показателей

(см. табл. 20–26 Приложения). В частности обращает на себя внимание изменчивость показателя относительной длины черепа сеголеток слепушонки (от 0.234 до 0.248), свидетельствующая о разной скорости роста, о наличии, как было показано в работе С.С.Шварца с соавторами (1968) на других видах грызунов, медленно и быстро растущих животных.

Таблица 1.24. *Краниологические и морфофизиологические показатели обыкновенной слепушонки по половым и возрастным группам*

Показатели	Взрослые самцы (1)	p_{1-2}	Взрослые самки (2)	Самцы сеголетки(3)	p_{3-4}	Самки сеголетки (4)
Общая длина черепа	26.89±0.07	0.019	27.14±0.08	26.22±0.09	< 0.1	26.29±0.12
Скуловая ширина	20.75±0.06	0.022	20.99±0.08	20.09±0.09		20.14±0.10
Верхний ряд зубов	6.64±0.03		6.64±0.03	6.60±0.03	< 0.1	6.59±0.03
Межглазничная ширина	5.39±0.03		5.34±0.03	5.44±0.02		5.44±0.02
Высота черепа	9.57±0.04	0.013	9.67±0.05	9.47±0.04	0.01	9.52±0.05
Ширина черепа	14.07±0.04	0.094	14.18±0.05	13.83±0.05	0.05	13.90±0.05
Вес тела	46.12±0.49	0.002	49.12±0.78	42.25±0.57	0.01	43.16±0.69
Длина тела	112.61±0.44	0.002	114.99±0.58	109.12±0.48		109.40±0.73
Вес сердца	0.251±0.006	0.093	0.270±0.009	0.219±0.005		0.217±0.005
Вес почки	0.228±0.004	0.0003	0.263±0.006	0.206±0.003	0.01	0.214±0.004
Вес печени	3.235±0.087	0.005	3.568±0.073	2.918±0.075	< 0.1	2.993±0.095
Количество выборок	24		24	26		26

Примечание: *p1–2 — уровень значимости различий между врослыми самцами и самками по критерию t, p3–4 — уровень значимости различий между самцами и самками сеголетками по критерию знаков (Рокицкий, 1967).*

По всем краниологическим показателям между медленно и быстро растущими животными (самцами и самками) отмечаются достоверные и близкие к ним различия. Достоверные различия наблюдаются и по морфофизиологическим показателям, таким как вес сердца, почки, печени и семенника. Показатели животных промежуточной третьей группы (замедленного роста) являются действительно промежуточными между показателями первой и второй группы (табл. 1.25).

При сравнении морфометрических данных за разные по динамике численности годы, на которые приходились животные с медленным и быстрым ростом, обнаружилось, 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, популяция находилась на стадии снижения численности (1975, 1981).

Таблица 1.25. *Краниологические и морфофизиологические показатели сеголеток слепушонки с разной скоростью роста (кунашакская популяция, по данным осенних сборов)*

Показатели	Скорость роста					
	Медленная(1)		Замедленная(2)		Быстрая(3)	
	M ± m	p_{1-2}	M ± m	p_{2-3}	M ± m	p_{3-1}
Общая длина черепа	26.66±0.05		26.45±0.11		26.17±0.12	0.001
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	0.001	20.0 ±0.04	0.001
Длина верхнего ряда зубов	6.55±0.04		6.53±0.04		6.45±0.02	0.05
Межглазничная ширина	5.52±0.03		5.47±0.03		5.45±0.04	
Высота черепа	9.43±0.04		9.55±0.05		9.49±0.05	
Ширина черепа	13.92±0.05		13.98±0.06		13.81±0.07	0.05
Вес тела	44.57±0.33		43.75±0.40	0.001	40.62±0.53	0.001
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	0.001	0.368±0.005	0.001
Вес сердца	0.229±0.002	0.001	0.202±0.005	0.05	0.217±0.006	0.01
Вес почки	0.232±0.002	0.02	0.219±0.003		0.212±0.004	0.001
Вес печени	3.546±0.049	0.05	3.389±0.052	0.02	3.115±0.097	0.001
Вес семенника	0.012±0.001	0.001	0.017±0.001	0.001	0.021±0.001	0.001
Количество животных	87		59		28	

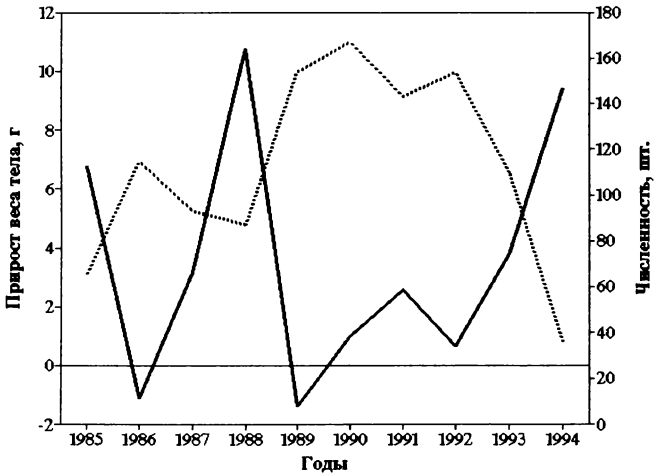


Рис. 1.7. *Взаимосвязь скорости роста (по весу тела) с динамикой численности.*
—— прирост веса тела, • • • • численность.

Для подтверждения отмеченных различий в скорости роста были проанализированы данные по весу тела самцов-сеголеток куртамышского поселения (средний вес тела по сезонам и годам приводится в табл. 28 Приложения) и динамике численности за 10 лет (1985–1994 гг.). Анализ показал, что в годы спада численности (1985, 1988, 1991, 1993, 1994 гг.) весной вес тела животных составлял (соответственно годам) 36.6 г, 31.8 г, 38.2 г, 36.45 г, 26.8 г (средний вес — 33. 97 г), скорость роста (прирост веса тела от весны до осени) самцов сеголеток увеличилась; с ростом численности (1986, 1989, 1992 гг.) вес тела увеличивался — 40.8 г, 43.3 г, 41.2 г (средний вес — 41.77 г), скорость роста — понижалась; в годы плавного понижения или повышения численности (1987, 1990 гг.) вес тела (39.77 г, 42.54 г, средний — 41.15 г) и скорость роста занимали промежуточное положение; то есть скорость роста сеголеток находится в обратно пропорциональной зависимости от роста или понижения численности (см. рис. 1.7), коэффициент корреляции составил -0.798.

7. Обыкновенная слепушонка — зимоспящий грызун?

Вопрос о причислении обыкновенной слепушонки к зимоспящим грызунам возник давно и до сих пор остается спорным. Одни исследователи (Лейн-Соколова, 1928; Мекленбурцев, 1937; Минин, 1938; Афанасьев, 1959) считали, что слепушонка зимой впадает в спячку; другие (Раков, 1954; Сластенина, 1961; Шубин, 1961; Давыдов, 1964; авторы монографии «Млекопитающие Казахстана», 1978) — отрицали наличие у слепушонки зимней спячки. Большинство исследований экологии обыкновенной слепушонки проводилось в южных частях ареала вида (в Каракумах, Таджикистане, Узбекистане, Киргизии, в южных районах Казахстана). Уход животных в спячку видоспецифичен и может быть вызван разными причинами, в частности такими как: 1) температура среды, 2) недоступность корма, 3) гипоксия (Калабухов, 1985).

Исследователи, занимавшиеся экологией слепушонки в Средней Азии и Казахстане (Раков, 1954; Сластенина, 1961; Шубин, 1961; Давыдов, 1964; авторы монографии «Млекопитающие Казахстана», 1978), отрицали наличие у нее зимней спячки, объясняя это частой встречаемостью в зимнее время свежих, нарытых этими зверьками кучек земли на поверхности невысокого снежного покрова, а весной — массой подснежных выбросов грунта в форме «колбасок». Такие проявления роющей деятельности наблюдались и в исследованных нами районах, но время их появления — поздняя осень или начало зимы, когда устанавливается ранний снежный покров, защищающий землю от быстрого промерзания. После промерзания почвы на глубину кормовых ходов (до 20 см) роющая деятельность слепушонки прекращается до весны (до оттаивания почвы). О прекращении роющей деятельности слепушонки в зимнее время говорят и наблюдения Ю.Г.Афанасьева (1959) в Алма-Атинской обла-

сти Казахстана. Наступление зимних холодов с промерзанием почвы на горизонтах основной подземной фитомассы, которой кормится слепушонка, приводит к недоступности корма в зимнее время. Среднемесячная температура почвы на глубине 20 см (где проходят основные кормовые ходы слепушонки) по данным метеостанций на Южном Урале и в Зауралье показана в табл. 1.26. В течение 4–5 месяцев на этой глубине отмечаются отрицательные температуры, что вынуждает слепушонку впадать на это время в настоящую зимнюю спячку (гибернацию) или в зимний сон (вопрос остается открытым).

Таблица 1.26. *Среднемесячная температура почвы по данным метеостанций (1–7) на Южном Урале и в Зауралье («Справочник по климату СССР», 1965)*

Температура на глубине 20 см, °С								Средняя температура (°С) почвы на глубине, см				
	Метеостанция											
Месяцы	1	2	3	4	5	6	7	20	40	80	120	160
Январь	-3.9	-5.7	-6.1	-3.7	-6.0	-4.2	-7.6	-4.9	-3.3	-0.7	1.1	2.2
Февраль	-4.0	-6.1	-6.6	-4.7	-6.0	-4.3	-7.2	-5.1	-3.8	-1.7	-0.3	1.1
Март	-2.1	-4.6	-4.6	-3.2	-4.9	-3.0	-4.5	-3.5	-3.0	-1.6	-0.1	0.5
Апрель	1.4	2.6	1.6	0.1	2.0	1.4	3.3	1.8	0.9	0.1	0.1	0.6
Май	7.4	11.4	10.7	7.5	9.2	10.5	10.9	9.7	7.9	5.2	2.7	2.7
Июнь	12.8	17.2	16.9	14.7	15.7	16.4	18.2	16.0	13.9	10.8	7.0	6.6
Июль	15.8	18.5	20.0	17.6	18.8	19.4	21.4	18.7	17.1	14.1	10.3	9.7
Август	15.5	17.8	18.1	16.4	16.7	17.9	19.8	17.5	16.6	14.9	11.7	11.5
Сентябрь	11.2	13.3	11.7	11.7	11.2	11.9	12.9	12.1	12.2	12.5	10.8	11.4
Октябрь	5.5	6.2	5.2	5.3	4.6	5.1	5.4	5.4	6.3	8.3	8.0	9.4
Ноябрь	0.1	-0.8	-0.1	0.7	-1.0	0.3	-0.3	0	1.5	3.9	4.7	6.4
Декабрь	-2.7	-4.8	-4.5	-3.0	-6.1	-3.1	-6.0	-3.9	-1.5	0.9	2.6	4.0

Метеостанции: 1 — Челябинск (1932–1950 гг.), 2 — Бреды (1931–1950 гг.), 3 — Троицк (1926–1933), 4 — Шадринск (1925–1932), 5 — Варгаши (1930–1940), 6 — Бирск (1895–1940), 7 — Кушнаренково (1930–1940).

Расчеты Д.В.Петровского (1998) свидетельствуют о необходимости почти двукратного увеличения энергетического обмена слепушонки для поддержания температурного гомеостаза зимой (29.8 мВт/г) по сравнению с летом (16.3 мВт/г). Для этого ей необходимо большое количество корма. С.В.Кириков (1952) и Н.В.Раков (1954) отмечали небольшую величину зимних запасов слепушонки (максимальный вес 2 кг). По нашим данным в Челябинской области зимние запасы корма не превышали 2–3 кг на семьи из 6–10 особей, что составляет в среднем на одного зверька на весь бескормный период — 312 г. В то же время по данным Кирикова (1952), при вольерном содер-

жании 4 слепушонки (из Башкирии) за 60 дней (октябрь-ноябрь 1940 г.) съели 16 кг картофеля, а за 66 дней (октябрь-декабрь 1941 г.) — 15 кг картофеля и 500 г моркови, что соответствует 59–67 г в день на каждого зверька. По Летицкой (1984) суточная норма растительной пищи, съедаемой одной слепушонкой (в Заунгузских Каракумах), составляла 30–40 г; в Алма-Атинской области 30–51, иногда до 70 г (Афанасьев, 1959). Таким образом, небольших запасов корма слепушонки недостаточно для переживания семьей долгого бескормного периода в активном состоянии.

Вполне вероятно, что впадению слепушонки в спячку может способствовать и гипоксия, связанная с нарушением поступления кислорода в организм и накоплением углекислоты в условиях подземного существования (Калабухов, 1985). Температура тела даже при умеренной гипоксии почти всегда снижается (Слоним, 1971). Возможно, что пусковым механизмом впадения слепушонки в спячку являются понижение температуры и недостаток кислорода (или избыток углекислоты).

Одним из доказательств возможной спячки слепушонки служит сезонный рост корней коренных зубов слепушонки (см. рис. 1.6). Средний прирост корней (нижнего правого первого коренного) зуба сеголеток с весны (март) и до осени (октябрь) составил 0.559 мм; с ноября до марта следующего года прироста практически не было (0.038 мм).В возрасте одного года, с весны до осени — прирост 0.543 мм, с осени до весны — прирост с отрицательным знаком (-0.024 мм). В возрасте двух лет, с весны до осени корни выросли в среднем на 1.054 мм, с осени до весны — прирост с отрицательным знаком (-0.141 мм). В возрасте трех лет, с весны до осени прирост составил — 0.704 мм, с осени до весны — (-0.300 мм). В возрасте четырех лет, с весны до осени — 0.767 мм, с осени до весны — (-0.350 мм).

Таким образом, корни зубов у слепушонки растут в период положительных температур почвы на глубине кормовых ходов (табл. 1.26) с весны до поздней осени, с осени до весны рост корней останавливается. Весной в старших возрастных группах даже происходит уменьшение средней длины корней, по сравнению с осенью, но причиной этого является гибель старых особей с более длинными корнями зубов.

Если бы слепушонка была активной в течение круглого года, то при приросте корней зуба на 0.1 мм в месяц, при максимальном росте корней до 3.6 мм (Евдокимов, 1997а), теоретически она должна была бы жить не более трех лет (3.6:0.1:12=3). При непродолжительном содержании (октябрь-декабрь) двух слепушонок, предназначенных для физиологического эксперимента, в виварных условиях отмечался постоянный рост резцов, особенно верхних (приходилось их подрезать); проследить рост корней моляров не было возможности.

Многолетними опытами на закавказских хомяках показано (Lyman at al., 1981), что впадавшие в спячку животные жили в два раза дольше тех, которые не спали. По нашим данным у обыкновенной слепушонки, обитающей на Южном Урале и в Зауралье, максимальная продолжительность жизни составляет более шести лет (Евдокимов, 1997а,б). Продолжительность жизни слепушонки намного превышает жизнь наземных полевок соответствующего размера. На этом основании можно предполагать, что такая продолжительность жизни слепушонки связана со спячкой. В таком случае, у слепушонки, обитающей на южной границе ареала и не впадающей в зимнюю спячку, продолжительность жизни должна быть короче. Действительно, в Киргизии и Каракумах особи старше двух лет не встречались (Сластенина, 1963; Летицкая, 1984).

Для зимоспящих грызунов характерна смена периодов сохранения высокой и низкой температур тела — гетеротермность. Неблагоприятный для слепушонки зимний период (4–5 месяцев) может окончиться благополучно только при условии, что животные должны как бы выключиться из жизни на длительный период, снизить до минимума протекание всех обменных процессов, а это возможно только при пониженной температуре тела.

Для зимоспящих норных грызунов (суслики, сурки, хомяки и др.) основным условием благополучного проведения спячки являются хорошие убежища, чаще всего под землей. Образ жизни слепушонки — это постоянное проживание и даже питание (в отличие от норников) под землей, за исключением короткого периода расселения (миграции). Зимовочные гнезда слепушонки в отличие от летних, находящихся на глубине кормовых ходов (Дубровский, 1965; Млекопитающие Казахстана, 1979; наши наблюдения), располагаются на большей глубине, в зависимости от географического местоположения: в Иссык-Кульской котловине — на глубине 50–100 см от поверхности (Дубровский, 1965), на юге Казахстана — 115–120 см (Раков, 1954; Афанасьев, 1959), в Челябинской области — 150–160 см (наши данные).

Для некоторых видов зимоспящих грызунов (сурки, сони) характерно во время спячки скучивание (нахождение нескольких зверьков в одном зимовочном убежище), что приводит к автоматическому понижению уровня обмена веществ, а также к меньшим тепловым потерям (Айрапетьянц, 1983). Обыкновенная слепушонка в социальном отношении ведет строго семейный образ жизни, и во время нахождения всей семьи в гнезде зверькам приходится располагаться в несколько «ярусов».

Как отмечает Калабухов (1985), некоторые зимоспящие грызуны (сурки, суслики, бурундуки) размножаются один раз в год, а у отдельных видов сурков и сусликов половое созревание наступает лишь весной третьего года их жизни. Обыкновенная слепушонка на северо-западной границе ареала также характеризуется низким репродуктивным потенциалом и большой растянутостью сро-

ков полового созревания. По нашим данным (Евдокимов, Позмогова, 1993; Евдокимов, 1997б) в семье в размножении участвует только одна самка («матка») 1–2 раза в год (в выводке 1–7 детенышей, в среднем — 4.0), причем в первый сезон размножения самка приносит только один выводок; сеголетки в размножении не участвуют. Низкий репродуктивный потенциал слепушонки отмечается и другими авторами (Раков, 1955; Шубин, 1961; Дубровский, 1965).

Таблица 1.27. *Сезонная динамика веса тела, абсолютного и относительного веса печени самцов слепушонки (кунашакская популяция)*

Показатели	Время отлова, месяцы						
	Апрель	Май	Июнь	Июль	Август	Сентябрь	Октябрь
Самцы сеголетки							
Вес тела, г	37.50 ±1.66	40.13 ±1.20	41.37 ±0.56	43.81 ±0.76	44.59 ±0.42	44.12 ±0.38	41.14 ±0.70
Вес печени, г	2.685 ±0.156	2.780 ±0.102	2.674 ±0.087	2.705 ±0.077	2.935 ±0.063	3.119 ±0.055	3.387 ±0.139
Относительный вес печени, о/оо	71.60 ±0.96	69.27 ±0.43	64.64 ±1.16	61.74 ±0.71	65.82 ±0.72	70.69 ±0.64	82.33 ±1.99
n	10	21	31	40	80	66	20
Взрослые самцы							
Вес тела, г	47.59 ±0.58	46.91 ±0.42	45.07 ±0.75	48.29 ±0.50	47.76 ±0.66	47.59 ±0.42	43.60 ±0.68
Вес печени, г	3.473 ±0.086	3.266 ±0.087	2.953 ±0.094	3.238 ±0.105	3.205 ±0.095	3.577 ±0.072	3.699 ±0.097
Относительный вес печени, о/оо	72.98 ±0.95	69.62 ±1.19	65.52 ±0.93	67.05 ±1.56	67.11 ±0.96	75.16 ±0.85	84.84 ±0.87
n	47	53	22	24	46	51	14

Известное «явление Денеля» (Денель, 1949) — уменьшение веса тела землероек в зимний период позволяет снижать абсолютное потребление пищи, что, в свою очередь, дает возможность противостоять недостаточной обеспеченности кормами. По данным В.А.Межжерина (1965) это явление проявляется сильнее с продвижением в более северные районы. Снижение веса тела к зимовке отмечается и у слепушонки, это хорошо прослеживается по сезонной динамике весовых характеристик взрослых особей и сеголеток (табл. 1.27). Резкое снижение веса тела происходит в октябре (у взрослых особей вес тела по сравнению с сентябрем уменьшился на 9.2%, у сеголеток — на 7.2%). Значительное снижение к периоду спячки веса тела способствует уменьшению энерготрат при обменных процессах во время спячки (в условиях гипоксии).

Таблица 1.28. *Величина относительного веса печени обыкновенной слепушонки по сравнению с другими млекопитающими, сопоставимыми по размерам со слепушонкой*

Класс Mammalia	Число видов	n	Относительный вес печени, о/оо
Rodentia *	20	38	60.20±0.55
Insectivora *	6	15	69.08±2.08
Ellobius talpinus **	1	100	70.99±0.73

Примечание: *n — количество выборок; * — по литературным данным (Шварц и др., 1968; Большаков, 1972; Башенина, 1977); ** — наши данные.*

Одни из зимоспящих грызунов перед спячкой накапливают жир (сурки, суслики, сони, тушканчики, мышовки), другие — запасают корм (отдельные виды сусликов, обыкновенный хомяк, бурундук, хомячки). Так как слепушонка не делает больших запасов корма, достаточных для прокормления всей семьи, и не накапливает жира, главным источником поддержания жизни в течение периода оцепенелого состояния и выхода из него («разогрева» организма — по определению Н.И.Калабухова) служит, на наш взгляд, печень, которая является «энергетическим депо», как трактуют одну из функций печени Шварц и др., (1968). Относительный вес печени слепушонки, в исследованных районах, довольно значительный по сравнению с другими грызунами, и по этому показателю слепушонка находится ближе к насекомоядным (табл. 1.28).

Сезонная динамика абсолютного и относительного веса печени показывает, как происходит увеличение этих показателей у сеголеток и взрослых от лета к осени (табл. 1.27). Особенно заметно увеличение относительного веса печени в октябре по сравнению с сентябрем (у сеголеток он увеличился на 16.4%, у взрослых — на 11.3%).

Одним из доводов против спячки слепушонки служит зимнее размножение, которое устанавливается по наличию весной разновозрастных детенышей (Шубин, 1961; Давыдов, 1964). Подснежное размножение — это специфическая черта экологии слепушонки, которая сохраняется и на северной границе ареала, в сочетании с зимним сном. Как уже было сказано выше, запасенного семьями слепушонки корма недостаточно для пропитания в течение зимы. Эти запасы, как нам кажется, предназначены главным образом для самок, приступающих к размножению в конце зимы — начале весны. Первых сеголеток (первой ранневесенней генерации) в Челябинской и Курганской областях отлавливали, начиная с середины апреля по первую половину мая (вес 26.3–28.5 г, длина тела 90–93 мм). Если считать, что возраст этих сеголеток около месяца (Летицкая, 1984), то время их рождения приходится на вторую половину марта — первую половину апреля. Беременность у слепушонки

длится около месяца, значит, спаривание происходит во второй половине февраля — первой половине марта. На период беременности и вскармливания детенышей необходимо питание. В это время земля еще покрыта снегом, почва на глубине кормовых ходов мерзлая (табл. 1.26) и добывание корма невозможно. Небольшой запас корма, заготовленный слепушонками с осени, предназначен для вынашивания и выкармливания детенышей. Исходя из такой предпосылки, 2 кг корма, деленные на 60 дней, составляют в среднем 33.3 г в сутки на самку-«матку». Еще нужно учесть, что в спаривании, которое длится до двух суток (Летицкая, 1984), принимает участие и самец, который также, возможно некоторое время, нуждается в питании. Таким образом, корма для остальных членов семьи практически не остается.

Следует отметить, что слепушонка поедает подземные части растений, содержащие большой запас питательных веществ (корневища, клубни и клубеньки). Наличие такого корма, особенно после зимней спячки, способствует восстановлению жизнедеятельности, быстрому нарастанию веса тела, возможности успешной подготовки к основному (весенне-летнему) репродуктивному периоду.

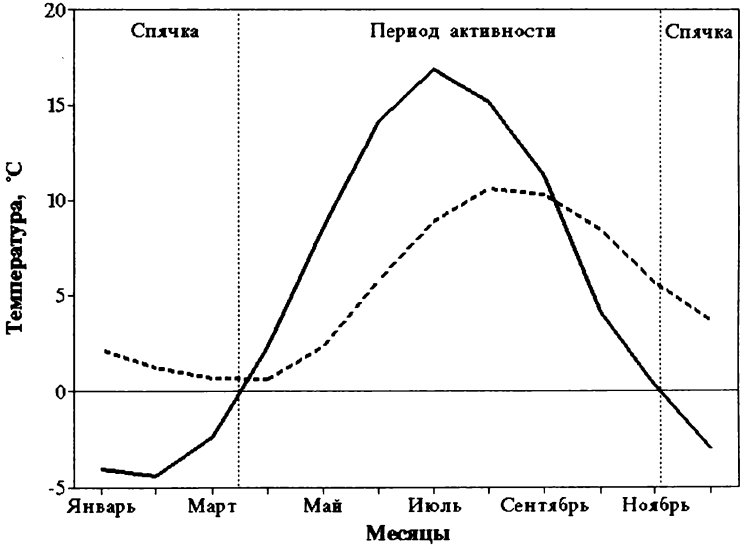


Рис. 1.8. *Гипотетическая схема периодов активности и зимней спячки обыкновенной слепушонки на Южном Урале и в Зауралье.*
Температура почвы: ——— *на глубине 20 см,* - - - *на глубине 160 см.*

Запасание корма на период выкармливания молодняка характерно для якутского и амурского сусликов, причем эти запасы делаются с осени; больше всего запасов корма у взрослых самок, у самцов — они отсутствуют (Калабухов, 1985).

Сроки впадения в спячку и выхода из нее у слепушонки, как почти у всех зимоспящих грызунов, зависят от погодных условий, а в частности от времени промерзания и оттаивания кормового горизонта почвы (табл.1.26).

Гипотетически это можно представить так (рис. 1.8). В ноябре-декабре (в зависимости от времени установления снежного покрова и его высоты) происходит промерзание почвы на уровне кормовых ходов (на рисунке — сплошная линия), в гнездовой камере (допустим, на глубине 160 см) к этому времени температура понижается до 5–4° (штриховая линия). В гнездовой камере к тому же должна понижаться концентрация кислорода и повышаться концентрация углекислоты (все выходы на поверхность почвы забиты землей).

Сигналом подготовки к зимней спячке у слепушонки служит понижение температуры в верхних слоях почвы (промерзание), что вынуждает ее проводить большую часть времени в зимовочных камерах на глубине 150–160 см, в условиях понижающейся температуры (рис. 1.8) и увеличивающейся гипоксии. Стимулом к впадению в спячку, по-видимому, являются неизвестные нам сочетания температуры окружающей среды (зимовочной камеры) и гипоксии. Сигналом к пробуждению зверьков, возможно, служит приближение температуры почвы на глубине нахождения зимовочного гнезда к нулю, например на глубине 160 см, на фоне повышения температуры поверхностных горизонтов на уровне кормовых ходов (рис. 1.8). Проснувшиеся зверьки в конце марта — начале апреля переселяются ближе к поверхности почвы, где намного теплее в отличие от зимних гнезд. В летних гнездах выводятся и последующие весенние и летние генерации слепушонки.

Глава II.
ДИНАМИКА ЧИСЛЕННОСТИ И ПОПУЛЯЦИОННОЙ СТРУКТУРЫ

1. Фазы численности

Для популяций некоторых долгоживущих животных характерны упорядоченные (циклические) колебания численности с чередованием подъемов и спадов через определенные интервалы — до трех и более лет. Выяснение механизмов, лежащих в основе таких колебаний численности — очень важная экологическая проблема, решение которой связано с большими трудностями.

Наличие упорядоченных (циклических) колебаний численности характерно для немногих видов млекопитающих (классический пример — циклические колебания численности 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 мелких грызунов, таких как лемминги и полевки, обитающие в высокоширотных зонах.

Попытки расчленить циклы популяций этих видов на отдельные звенья оказались малоэффективными, интенсивные исследования не смогли дать ясных объяснений упорядоченных колебаний численности (Krebs et al., 1973; Krebs, Myers, 1974).

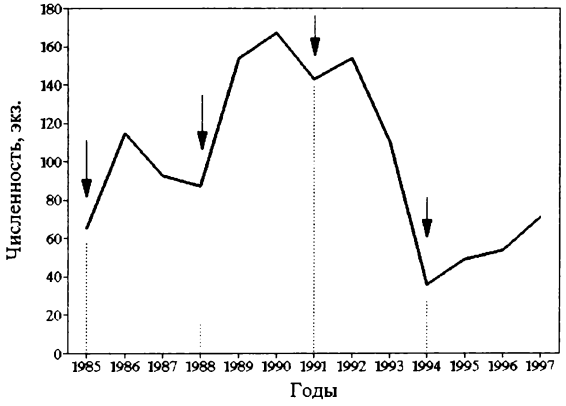


Рис. 2.1. *Динамика численности обыкновенной слепушонки куртамышской популяции*

Обыкновенная слепушонка, ведущая подземный образ жизни в относительно стабильной среде обитания, на постоянной территории, в форме долговременных семейный поселений, представляет собой удобную экспериментальную модель для изучения динамики численности и популяционной структуры.

В течение 1985–1994 гг. динамика численности обыкновенной слепушонки куртамышского поселения носила в какой-то мере циклический характер (рис. 2.1): годы спада (минимума) численности повторялись через каждые два года (1985, 1988, 1991, 1994). Подъемы (пики) численности (1986, 1990, 1992 гг.) такой периодичности не имели.

И тем не менее была сделана попытка проанализировать динамику численности слепушонки, расчленив ее первоначально на трехлетние циклы (1986–1988, 1989–1991, 1992–1994 гг.): первый год каждого цикла был назван фазой подъема численности, третий — фазой спада, а промежуточные годы — фазой снижения; затем повторяющиеся через два года фазы объединить в одно целое для получения средней значимости каждой фазы.

Колебания численности или ее динамика определяются динамикой популяционной структуры, ее компонентами. Как уже говорилось, основной определяющей компонентой численности являются семьи (их количество и количественный состав), которые в совокупности определяют возрастную структуру поселения (популяции), соотношение полов и другие элементы популяционной структуры, и которые сами находятся в зависимости от рождаемости, смертности, миграционных процессов, и гибели от неблагоприятных факторов.

Таблица 2.1. *Соотношение семей с различным количественным составом (в%) на разных фазах численности (куртамышское поселение, 1986–1994 гг.)*

Группа, состав семей данной группы	Фазы численности					
	Подъем		Снижение		Спад	
	Весна	Осень	Весна	Осень	Весна	Осень
1. От 2 до 3 членов	19.4	6.1	3.2	0	14.8	10.7
2. От 4 до 9 членов	48.4	42.4	77.4	63.0	66.7	60.7
3. От 10 до 14 членов	32.2	**36.4**	12.9	**33.3**	14.8	**28.6**
4. Более 14 членов	0	**15.1**	6.5	**3.7**	3.7	**0**
Количество семей	31	33	31	27	27	28

Рассмотрим на примере куртамышского поселения количественный состав семей на различных стадиях динамики. В табл. 2.1 приведены данные по количественному составу семей на фазах подъема, снижения и спада. Как видно из представленных в таблице материалов, каждая фаза имеет свои особенности в соотношении качественного состава семей.

Фаза подъема характеризуется весной большей долей (по сравнению с остальными фазами) не только семей 1-й группы — 19.4%, но и семей 3-й группы — 32.2%; осенью процент семей 1-й группы резко снизился, но еще более возросла доля семей 3-й группы, а доля семей 4-й группы была самой высокой — 15.1%. На этой фазе было и самое большее количество семей, которое повышалось от весны к осени.

Для фазы снижения весной характерен высокий процент семей 2-й группы — 77.4 и совсем незначительный — 1-й группы (3.2); осенью повысился процент семей 3-й группы, но совсем отсутствовали семьи 1-й группы. Количество семей снижалось от весны к осени.

На фазе спада весной вновь увеличилась доля семей 1-й группы — до 14.8% и оставалась высокой как весной, так и осенью доля семей 2-й группы (66.7% и 60.7%), семьи 4-й группы практически отсутствовали. Снижение количества семей от весны к осени остановилось и наметилось даже увеличение.

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). Хорошим показателем определения фазы численности слепушонки может служить доля семей 3-й и 4-й групп вместе взятых в осеннее время. Так на фазе подъема эта сборная группа составляла 51.5%, на снижении — 41.0%, на спаде — 28.6% (табл. 2.1).

Нами установлено, что слепушонка может жить до четырех, пяти и шести с лишним лет, в зависимости от года рождения, а вернее фазы численности. Слепушонки 1985 года рождения (фаза спада численности) дожили до середины 1989 года (четыре года жизни) и вымерли раньше предыдущей группы 1984 года рождения; слепушонки 1986 года рождения (фаза подъема) — до осени 1991 г. (пять с лишним лет); 1987 года рождения (фаза снижения) — до осени 1993 г. (шесть с лишним лет) — см. табл. 1.5.

На повторном цикле (со спадом численности в 1988 г.) наблюдалась та же закономерность: животные 1988 года рождения прожили четыре с половиной года (вымерли раньше предыдущей группы 1987 г. рождения), 1989 года рождения — дожили до осени 1985 г. (шесть с лишним лет), а 1990 г. рождения — до осени 1996 г. (также шесть с лишним лет) — см. табл. 1.5.

Животные, родившиеся на фазах спада численности, прожили не более четырех с половиной лет, родившиеся на фазах подъема жили до пяти с лишним лет и на фазах снижения — до шести с лишним (рис. 2.2). Последние слепушонки, родившиеся в годы спада, погибли в год подъема численности (спад-подъем-снижение-спад-подъем), родившиеся в годы подъема — в год спада (подъем-снижение-спад-подъем-снижение-спад) и в годы снижения — в год снижения численности (снижение-спад-подъем-снижение-спад-подъем-снижение).

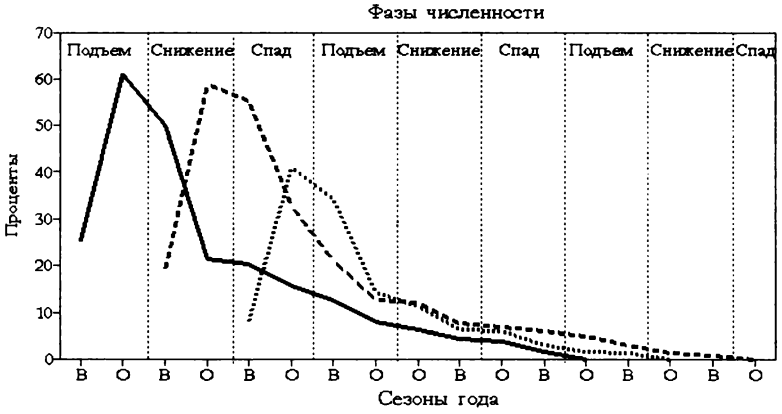


Рис. 2.2. *Динамика численности и максимальная продолжительность жизни слепушонок, родившихся на разных фазах численности. Родившиеся: на подъеме, снижении, спаде; В — весна, О — осень*

Таким образом, возрастной состав слепушонки определяется не только возрастными группами, но и генерациями животных родившихся на определенной фазе численности. Рассмотрим на примере куртамышского поселения обновление генерационно-возрастного состава населения слепушонки по фазам численности (табл. 2.2).

Таблица 2.2. *Динамика возрастной и генерационной структуры слепушонки (в%) по фазам численности (1985–1994 гг.)*

Возрастная группа	Фаза численности								
	Подъем			Снижение			Спад		
	Родившиеся на фазе	Весна	Осень	Родившиеся на фазе	Весна	Осень	Родившиеся на фазе	Весна	Осень
1	подъема	25.3	60.9	снижения	19.0	58.9	спада	8.0	41.1
2	спада	34.3	14.4	подъема	50.0	21.6	снижения	55.1	32.7
3	снижения	21.2	12.5	спада	11.2	6.5	подъема	20.3	15.8
4	подъема	12.7	8.0	снижения	12.0	7.7	спада	5.9	3.0
5	спада	1.6	1.3	подъема	6.5	4.5	снижения	7.0	5.9
6	снижения	4.9	2.9	спада	-	-	подъема	3.7	1.5
7	подъема	-	-	снижения	1.3	0.8	спада	-	-
n		245	312		232	246		187	202

На фазе подъема весной и осенью население представлено всеми тремя фазовыми генерациями (название фазовая генерация дается для того, чтобы не спутать с сезонными генерациями) разного возрастного состава. Весной доминируют слепушонки 2-ой возрастной группы (34.3%), родившиеся соответственно на предшествующей фазе (на спаде). Естественно, самую большую возрастную и генерационную группу осенью составляют сеголетки, родившиеся на фазе подъема (60.9%). На фазе снижения весной сохраняется преобладание этой группы животных (50.0%), перешедших во 2-ю возрастную группу, но к осени их процент значительно снижается как за счет расселения, так и за счет появления новой генерации животных, родившихся на фазе снижения (58.9%). На фазе спада весной доминирование зверьков этой генерации сохраняется (55.1%), к осени доля их снижается, появляется следующая генерация (41.1%), и круг замыкается.

Каждая фаза численности слепушонки отличается своеобразным сочетанием генераций разных возрастов и их количественным соотношением. Четко прослеживается уменьшение доли сеголеток (как весной, так и осенью) от фазы подъема до фазы спада, а соответственно увеличение доли животных 2-ой возрастной группы. В соотношениях остальных возрастных групп по фазам численности наблюдается некоторая обратная зависимость.

Соотношение самок на разных фазах численности подчиняется определенной закономерности, вытекающей из фазовой цикличности. На фазе подъема, естественно, наблюдается самый высокий процент самок (по соотношению между фазами) — 39.4, который немного превышает (на 1.8%) общее соотношение численности слепушонки на данной фазе (37.6%). На фазе снижения доля самок уменьшается — 32.3% (общее соотношение — 35.0%, разность в 2.7%); на фазе спада число самок снижается еще более — 28.3%, но уже немного превышает общее соотношение (27.4%).

В каждой фазе (по соотношению между фазами) доминирует самки, родившиеся на данной фазе (табл. 2.3, верхняя часть); по соотношению же внутри фаз (нижняя часть таблицы) на подъеме доминируют так же самки, родившиеся на подъеме, а на снижении и на спаде — родившиеся на снижении.

С падением общей численности уменьшается и общее число самок. Эти колебания общей численности самок происходят в основном за счет самок-сеголеток, а их численность находится в обратной зависимости от численности взрослых самок. С ростом числа взрослых самок от фазы подъема до фазы спада снижается количество самок-сеголеток (табл. 2.3). При этом следует отметить, что среди самок-сеголеток больший процент составляют самки, родившиеся на фазе подъема (47.5%), среди взрослых самок — самки, родившиеся на фазе снижения (41.3%).

Таблица 2.3. *Соотношение численности самок по фазам численности (1985–1994 гг.)*

Родившиеся	Фаза численности							
	Подъем		Снижение		Спад		Всего	
	n	%	n	%	n	%	N	%
Самки – сеголетки								
на подъеме	106		-		-		106	**47.5**
на снижении	-		70		-		70	31.4
на спаде	-		-		47		47	21.1
Всего	106	47.5	70	31.4	47	21.1	223	100.0
Взрослые самки								
на подъеме	14	17.1	55	67.1	13	15.8	82	33.2
на снижении	23	22.6	13	12.7	66	64.7	102	**41.3**
на спаде	42	66.7	14	22.2	7	11.1	63	25.5
Всего	79	32.0	82	33.2	86	34.8	247	100.0
Вместе взятые самки								
на подъеме	120	63.8	55	29.3	13	6.9	188	40.0
на снижении	23	13.4	83	48.2	66	38.4	172	36.6
на спаде	42	38.2	14	12.7	54	49.1	110	23.4
Всего	185	39.4	152	32.3	133	28.3	470	100.0

Различаются фазы численности и по плодовитости самок (табл. 2.4). На фазе подъема численности средняя величина приплода на одну самку составила 7.0 детеныша, на фазе снижения — 5.7 и на фазе спада — 3.4; соответствующим был и вклад самок в прирост населения: на подъеме — 45.1%, на снижении — 32.2%, на спаде — 22.7%. Сопоставляя данные, приведенные в табл. 2.4, нельзя не заметить, что на разных фазах численности меняется средняя величина помета, причем у одних и тех же животных. Например, группа самок, родившихся на фазе снижения, после зимовки (2-я возрастная группа) на фазе спада численности приносит в среднем 3.5 детеныша, 3-я группа на фазе подъема — 6.8, 4-я группа на фазе снижения — 5.0, 5-я (снова на фазе спада) — 3.7, 6-я (вновь на подъеме) — 6.6 и последняя 7-я группа (на повторной фазе снижения) — 4.5 (табл. 2.4). Такая же корреляция прослеживается и у самок, родившихся на фазах спада и подъема.

Соотношение средней величины приплода от самок каждой генерационно-возрастной группы имеет обратную зависимость (рис. 2.3А). Совсем иную картину представляют данные по общему количеству детенышей, принесенных самками разных возрастных групп и генераций, по фазам численности (рис. 2.3 Б). Корреляция плодовитости с фазами численности отмечается только у самок, родившихся на фазе снижения: 2-я возрастная группа самок

на фазе спада дает приплод из 39 детенышей, 3-я группа на фазе подъема — 82, 4-я на фазе снижения — 45, 5-я (снова на фазе спада) — 22, 6-я (вновь на подъеме) — 66 и последняя 7-я группа (на повторной фазе снижения) — 9 детенышей. У самок, родившихся на фазах подъема и спада численности, величина приплода связана в большей мере с возрастом (рис. 2.3 Б).

Таблица 2.4. *Плодовитость самок слепушонки, родившихся на разных фазах численности, по возрастным группам и фазам численности*

Возрастные группы и генерации		Фаза подъема				Возрастные группы и генерации		Фаза снижения			
		д	вк	кс	свп			д	вк	кс	свп
2.	На спаде	6	2.7	1	6	2.	На подъеме	17	10.7	4	4.2
3.	На снижении	82	36.8	12	**6.8**	3.	На спаде	10	6.3	2	5.0
4.	На подъеме	39	17.5	5	7.8	4.	На снижении	45	28.3	9	**5.0**
5.	На спаде	30	13.4	4	7.5	5.	На подъеме	78	49.0	11	7.1
6.	На снижении	66	29.6	10	**6.6**	6.	-	-	-	-	-
7.	-	-	-	-	-	7.	На снижении	9	5.7	2	**4.5**
Всего		223	45.1	32	7.0	Всего		159	32.2	28	5.7
Возрастные группы и генерации		Фаза спада				Возрастные группы		Всего по трем фазам			
		д	вк	кс	свп			д	вк	кс	Свп
2.	На снижении	39	34.8	11	**3.5**	2.		62	12.6	16	3.9
3.	На подъеме	21	18.8	7	3.0	3.		113	22.9	21	5.4
4.	На спаде	14	12.5	4	3.5	4.		98	19.8	18	5.4
5.	На снижении	22	19.6	6	**3.7**	5.		130	26.3	21	6.2
6.	На подъеме	16	14.3	5	3.2	6.		82	16.6	15	5.5
7.	На снижении	-	-	-	-	7.		9	1.8	2	4.5
Всего		112	22.7	33	3.4	Всего		494	100.0	93	5.3

Примечание: *д — количество детенышей, вк — вклад самок (в%) в прирост населения, кс — количество рожавших самок, свп — средняя величина приплода.*

На первом месте по вкладу в прирост населения слепушонки стоит генерация самок, родившихся на фазе снижения (их вклад — 53.2% всех детенышей), на втором — на фазе подъема (34.6%) и на третьем — на фазе спада (12.2%); средняя же величина помета на одну самку во всех трех генерациях практически одинакова (5.26, 5.34, 5.45). Большой вклад в прирост населения, вносимый самками, родившимися на фазе снижения, объясняется в первую очередь большим количеством участвующих в размножении самок (50 против 43 самок из остальных генераций) и их большей (по сравнению с самками других генераций) продолжительностью жизни и, как следствие, большим сроком участия в размножении.

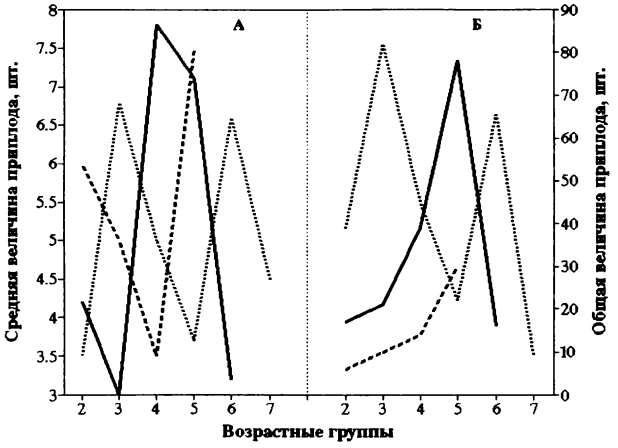


Рис. 2.3. *Динамика средней величины приплода (А) и общего приплода (Б) от самок, родившихся на разных фазах численности, по возрастным группам От самок, родившиеся: ——— на подъеме, • • • • снижении, – – – спаде.*

Как отмечалось в предыдущей главе, численность и соотношение возрастных и половых групп эмигрантов слепушонки колеблется значительно по годам (табл. 1.16), что вполне объяснимо, так как каждый год является определенной фазой численности.

Таблица 2.5. *Соотношение эмигрантов по фазам численности*

Родившиеся:	Подъем		Снижение		Спад		Всего	
	n	%	n	%	n	%	n	%
на подъеме	20 *	11.6	132 **	76.3	21 ***	12.1	173	100.0
на снижении	23 ***	16.4	15 *	10.7	102 **	72.9	140	100.0
на спаде	74 **	71.8	22 ***	21.4	7 *	6.8	103	100.0
Всего	117	28.1	169	40.6	130	31.3	416	100.0
на подъеме	20 *	17.1	132 **	78.1	21 ***	16.1	173	41.6
на снижении	23 ***	19.7	15 *	8.9	102 **	78.5	140	33.6
на спаде	74 **	63.2	22 ***	13.0	7 *	5.4	103	24.8
Всего	117	100.0	169	100.0	130	100.0	416	100.0

Примечание: ** — эмигранты 1-й возрастной группы, ** — эмигранты 2-й группы, *** — эмигранты 3-й группы.*

Обобщенные данные о соотношении эмигрантов по фазам численности показали, что на фазе подъема эмигрирует самое меньшее число животных — 28.1% от общего числа мигрантов, на фазе снижения — 40.6% и на фазе спада — 31.3% (табл. 2.5). Количество эмигрантов зависит в основном от года рождения на определенной фазе. Из животных, родившихся в годы подъема, число эмигрантов составило 41.6% от общего количества эмигрантов, в годы снижения — 33.6% и в годы спада — 24.8%, что не совсем соответствует соотношению общей численности этих генераций. По соотношению общей численности генераций слепушонки, родившиеся на подъеме, составляли 39.2%, родившиеся на снижении — 36.2 и родившиеся на спаде — 24.6. Процент эмигрантов среди животных трех генераций (по отношению к общей численности своей генерации) был следующий: родившиеся на подъеме — 39.2, на снижении — 34.4, на спаде — 37.3.

Таблица 2.6. *Соотношение самок эмигрантов по фазам численности*

Родившиеся:	Подъем		Снижение		Спад		Всего	
	n	%	n	%	n	%	n	%
на подъеме	11 *	12.5	73 **	83.0	4 ***	4.5	88	100.0
на снижении	12 ***	18.7	11 *	17.2	41 **	64.1	64	100.0
на спаде	26 **	51.0	9 ***	17.6	16 *	31.4	51	100.0
Всего	49	24.2	93	45.8	61	30.0	203	100.0
на подъеме	11 *	22.4	73 **	78.5	4 ***	6.6	88	43.4
на снижении	12 ***	24.5	11 *	11.8	41 **	67.2	64	31.5
на спаде	26 **	53.1	9 ***	9.7	16 *	26.2	51	25.1
Всего	49	100.0	93	100.0	61	100.0	203	100.0

Примечание: *Условные обозначения те же, что в табл. 2.5.*

Еще большее расхождение наблюдается между соотношением общей численности генераций слепушонок и соотношением самок эмигрантов этих генераций: процент самок-эмигрантов, родившихся на подъеме, составил 43.4, родившихся на снижении — 31.5, на спаде — 25.1 (табл. 2.6). Процент самок эмигрантов трех генераций (по отношению ко всем эмигрантам своей генерации) составлял соответственно: 50.9, 45.7, 49.5. Эти данные объясняют преобладание взрослых (оседлых) самок, рождающихся на фазе снижения.

Анализ миграционных процессов слепушонки показал, что на каждой фазе численности происходят упорядоченные расселения слепушонки, в основном предыдущего года рождения (второй возрастной группы) и частично — особями первой и третьей. Небольшое число эмигрантов в годы подъема объясняется тем, что в это время мигрируют в большинстве животные, родив-

шиеся в годы спада (71.8% всех эмигрантов данной генерации), а их численность самая низкая; в годы снижения большинство эмигрантов составляют особи, родившиеся на фазе подъема (76.3%), и численность их значительно выше; в годы спада мигрируют в основном слепушонки, родившиеся на фазе снижения (72.9%), их численность — средняя (табл. 2.5). Каждый год в расселениях участвуют слепушонки трех генерационно-возрастных групп в определенных комбинациях и с определенным половым составом (табл. 2.5, 2.6).

В таких же комбинациях, по всей очевидности, расселяются и другие мигранты (интермигранты, иммигранты и трансмигранты), а так как установить их принадлежность к той или иной генерационно-возрастной группе не было возможности, то анализ их численности по фазам численности приводится в упрощенном виде (табл. 2.7).

Таблица 2.7. *Соотношение мигрантов по фазам численности*

Мигранты	Подъем		Снижение		Спад		Всего	
	n	%	n	%	n	%	n	%
Интермигранты	6	23.1	14	53.8	6	23.1	26	100.0
Иммигранты	3	27.3	4	36.4	4	36.4	11	100.0
Трансмигранты	4	22.2	8	44.4	6	33.3	18	100.0
Всего	13	23.6	26	47.3	16	29.1	55	100.0
Интермигранты	6	46.1	14	53.8	6	37.5	26	47.3
Иммигранты	3	23.1	4	15.4	4	25.0	11	32.7
Трансмигранты	4	38.8	8	30.8	6	37.5	18	20.0
Всего	13	100.0	26	100.0	16	100.0	55	100.0

Динамика численности сборной группы мигрантов по фазам численности имеет ту же тенденцию, что и у эмигрантов: самая высокая — на фазе снижения (47.3%), самая низкая — на подъеме (23.6%). В общем составе мигрантов преобладают интермигранты (47.3%).

Как уже упоминалось в первой главе (раздел 6), скорость роста сеголеток взаимосвязана с динамикой численности. Наблюдения за слепушонкой в куртамышской популяции показали, что животные, родившиеся на разных фазах численности, отличаются и дальнейшей динамикой весового роста (рис. 2.4).

Таким образом, на каждой фазе динамики численности популяция слепушонки представляет собой структурированную систему, с жестко сбалансированными элементами этой структуры (табл. 2.8, верхняя часть). Фаза подъема характеризуется большим приростом населения за счет сеголеток (47.8% от общего количества сеголеток, родившихся в период 1986–1994 гг.), небольшим оттоком мигрантов (28.1% от общего числа эмигрантов) и невысокой

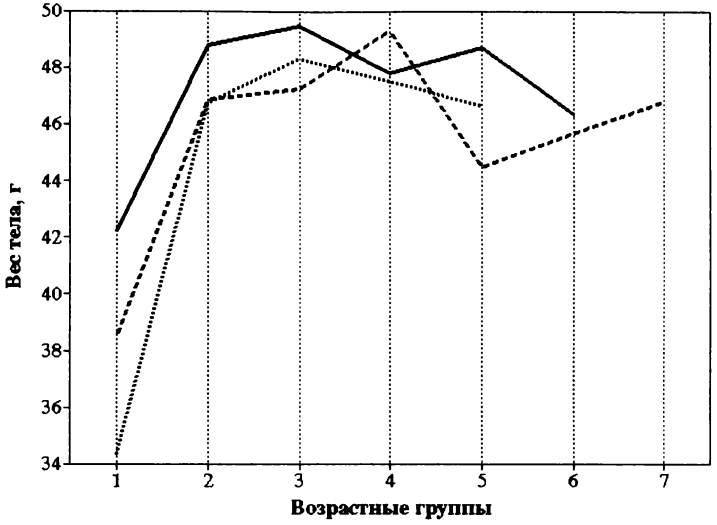


Рис. 2.4. *Динамика веса тела самцов слепушонки, родившихся на разных фазах численности (куртамышское поселение, 1985–1994 гг., по данным весенних отловов)*
Родившиеся: ——— на подъеме, – – – снижении, · · · · · спаде.

смертностью (17.4%) оседлых особей старших возрастных групп, что приводит к увеличению в следующей фазе взрослой части населения (35.6%). На фазе снижения прирост населения за счет сеголеток снижается (34.0%), отток эмигрантов увеличивается (40.6%), смертность оседлых взрослых особей резко повышается (51.2%), отчего в следующей фазе численности снижается доля взрослого населения (30.6%). На фазе спада доля сеголеток падает до 18.2%, но в тоже время снижается отток мигрантов (31.3%) и смертность взрослых особей (31.4%), что способствует в следующей фазе подъему численности взрослой части населения слепушонки.

За 9 лет наблюдений (1986–1994 гг.) за мечеными животными куртамышского поселения слепушонки определился и среднегодовой демографический состав населения (табл. 2.8, нижняя часть). Большую часть его составляют оседлые взрослые особи (36.6%) и оседлые сеголетки (28.9%), значительную — эмигранты (25.8%). Среднегодовая смертность оседлых особей старших возрастных групп довольно незначительная (5.3%). Все мигранты (за исключением эмигрантов) составляют самую малую долю (3.4%).

Таблица 2.8. *Динамика популяционной структуры слепушонки по фазам численности (куртамышское поселение, 1986–1994 гг.)*

Численность (количество)	Фаза численности							
	Подъем		Снижение		Спад		Всего	
	n	%	n	%	n	%	n	%
Взрослых	200	33.8	211	35.6	181	30.6	592	100.0
Сеголеток	223	47.8	159	34.0	85	18.2	467	100.0
Эмигрантов	117	28.1	169	40.6	130	31.3	416	100.0
Интермигрантов	6	23.1	14	53.8	6	23.1	26	100.0
Иммигрантов	3	27.2	4	36.4	4	36.4	11	100.0
Трансмигрантов	4	22.2	8	44.5	6	33.3	18	100.0
Погибших *	15	17.4	44	51.2	27	31.4	86	100.0
Всего	568	35.1	609	37.7	439	27.2	1616	100.0
Взрослых	200	35.2	211	34.6	181	41.2	592	36.6
Сеголеток	223	39.3	159	26.1	85	19.4	467	28.9
Эмигрантов	117	20.6	169	27.8	130	29.6	416	25.8
Интермигрантов	6	1.1	14	2.3	6	1.4	26	1.6
Иммигрантов	3	0.5	4	0.7	4	0.9	11	0.7
Трансмигрантов	4	0.7	8	1.3	6	1.4	18	1.1
Погибших *	15	2.7	44	7.2	27	6.1	86	5.3
Всего	568	100.0	609	100.0	439	100.0	1616	100.0

Примечание: ** — оседлые особи старших возрастных групп*

2. Колебания численности и популяционной структуры

Анализ популяционной структуры обыкновенной слепушонки на основе выделения трех фаз численности и генераций животных, родившихся на этих фазах, базировался на наблюдениях за мечеными зверьками куртамышского поселения в течение 1985–1994 гг. (Евдокимов, 1997). Дальнейшие наблюдения за этим поселением показали, что в 1995–1997 гг. периодичность фаз численности, наблюдавшаяся в предыдущие годы, изменилась.

В течение трех лет (1995–1997) происходило постепенное повышение численности (рис. 2.1). Такой характер динамики численности и некоторых показателей популяционной структуры навели на мысль о необходимости использования интегрального подхода при анализе этих процессов. Исследование особой жизненной (подземной) формы грызунов, каковой является обыкновенная слепушонка, требует и особых подходов.

Продолжительность жизни слепушонки в несколько раз больше продолжительности жизни мелких наземных грызунов (полевок) подобных же 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 занимает время до трех лет и более, то же самое происходит и с возрастным и половым составом. На три года растянуто у слепушонки и расселение животных каждого года (фазы) рождения.

Все это указывает на то, что для более точного выявления периодичности колебаний численности слепушонки за единицу времени следует брать три года, которые, по нашему мнению, представляют одну фазу численности. Анализ динамики численности слепушонки куртамышского поселения в течение всех лет наблюдений показал, что существующие «трехгодичные фазы» являются составной частью определенного периода (цикла): 1986–1988 гг. — это первая фаза численности, 1989–1991 гг. — вторая, 1992–1994 гг. — третья и 1995–1997 гг. — четвертая фаза. Так как материалов по повторности такой периодичности колебаний численности слепушонки пока недостаточно, будем называть «трехгодичные фазы» циклом численности (по общепринятой терминологии). В данном случае под термином «цикл численности» надо понимать следующие друг за другом три года, как единую совокупность, хотя в каждом трехлетнем цикле существуют годовые фазы, которые не всегда соответствуют трехгодовой циклике, что можно проследить на рис. 2.1. Такого рода трехлетнии колебания численности можно назвать квазициклами (Бигон и др., 1989).

Данные, представленные на рис. 2.5, наглядно отражают динамику численности слепушонки по трехлетним циклам за двенадцатилетний период. В течение первых трех суммированных лет (первого цикла) происходит нарастание численности (295 животных, присутствовавших на территории поселения в течение этих лет или 23.9% от всего населения слепушонки за 12 лет); в течение второго цикла — достижение пика численности (464 слепушонки или 37.6%); в течение третьего — снижение численности (300 особей, 24.3%); в течение четвертого — спад численности до минимума (отловлено всего 174 зверька, что составило 14.1% от общей численности). Эти показатели (по циклам численности) представляют собой часть синусоиды или S-образную кривую роста популяции. Каждый трехлетний цикл характеризуется различным чередованием годовых фаз численности.

В связи с новым взглядом на динамику численности и новым осмыслением связанных с этим популяционных процессов становятся понятными некоторые сбои в цикличности фаз численности, о которых говорилось в начале этой главы. Четвертый цикл 1995–1997 гг. (спад численности) не является каким-то исключением, нарушением фазовой цикличности. Попытаемся проанализировать динамику популяционной структуры слепушонки с новых позиций, используя данные по циклам численности за 1986–1994 гг., но с дополнительным материалом наблюдений за 1995–1997 гг.

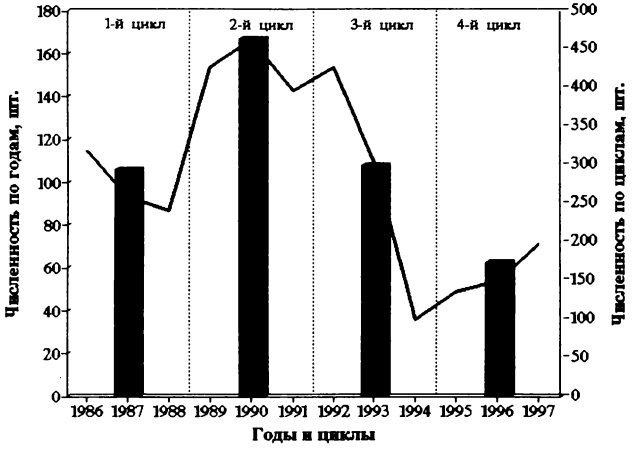


Рис. 2.5. *Динамика численности обыкновенной слепушонки куртамышского поселения по годам и трехлетним циклам.*
Динамика численности: ——— по годам, ■ по циклам численности.

Рассмотрим вначале качественный и количественный состав семей по циклам численности (табл. 2.9). Первый цикл (цикл 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.

Таблица 2.9. *Динамика количества и состава семей по циклам численности, (в %)*

Количественный состав семей	1-й цикл		2-й цикл		3-й цикл		4-й цикл	
	Весна	Осень	Весна	Осень	Весна	Осень	Весна	Осень
От 2 до 3 членов	23.1	13.3	5.6	2.8	10.7	-	16.7	5.3
От 4 до 9 членов	57.7	63.4	58.3	55.6	75.0	40.9	77.8	78.9
От 10 до 14 членов	15.4	20.0	30.6	36.1	14.3	45.5	5.5	-
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

Второй цикл (цикл пика численности) отличается снижением количества молодых семей (семей 1-ой группы), доминируют семьи 2-ой и 3-ей

групп; численность достигает максимального значения; количество семей больше, чем в предыдущей фазе, но их увеличения от весны к осени нет; происходит стабилизация качественного и количественного состава семей.

Третий цикл (цикл снижения численности) характеризуется резким снижением количества семей (см. табл. 1.2), что приводит к изменениям и резким перепадам качественного состава семей. Весной исчезают семьи с количеством членов более 14, осенью — семьи из 2–3 членов; одной из причин снижения численности в этом цикле является сокращение числа семей, их уменьшение происходит и от весны к осени.

Четвертый цикл (цикл минимальной численности) можно еще назвать и переходным циклом к следующему повторному циклу («фазе») подъема численности очередного двенадцатилетнего или девятилетнего (об этом судить еще нет возможности) периода. Весной возрастает число семей 1-й группы. Семьи с большим количеством членов являются популяционным резервом, из которого в годы низкой численности поставляются мигранты для создания новых молодых семей. Количество семей в этом цикле, как и сама численность, значительно снизилось, но снижение количества семей от весны к осени остановилось.

Возрастная структура имеет важное значение, как одно из качеств популяции, позволяющее поддерживать численность популяции на определенном уровне и является одним из механизмов приспособления животных к конкретным условиям среды обитания (Шварц, 1959; Chitty, 1960).

Таблица 2.10. *Динамика возрастной структуры по циклам численности, (в%)*

Возрастная группа	1-й цикл		2-й цикл		3-й цикл		4-й цикл	
	Весна	Осень	Весна	Осень	Весна	Осень	Весна	Осень
1	20.6	57.7	18.6	57.4	15.5	49.1	21.1	53.7
2	51.3	24.2	49.8	21.3	34.2	19.4	26.0	15.4
3	21.2	13.9	16.1	11.0	20.7	13.3	13.5	8.7
4	4.0	2.2	8.4	6.0	16.1	9.3	12.5	8.0
5	1.7	1.4	5.2	3.4	6.2	4.9	14.4	7.4
6	1.2	0.6	1.9	0.9	5.7	3.1	7.7	4.0
7	-	-	-	-	1.6	0.9	4.8	2.7
n	160	215	311	319	193	226	104	149

Данные, приведенные в табл. 2.10, четко показывают изменения и закономерности изменений возрастной структуры по циклам численности. Пер-

вый цикл характеризуется более молодым составом населения слепушонки, первые три возрастные группы составляли весной 93.1%, осенью — 95.8%; во втором цикле процент этих групп снизился (весной — 84.5%, осенью — 89.7%); в третьем — также произошло понижение (70.4% и 81.8%); в четвертом — дальнейшее понижение (60.6% и 77.8%). С уменьшением доли первых трех возрастных групп, соответственно, возрастает доля животных старших возрастов, а в третьем и четвертом циклах даже появляется самая старшая группа (шестилетки). Одним словом, население поселения постарело, особенно в четвертом цикле. Четвертый цикл — это, как уже говорилось, переходный цикл. И хотя в этом цикле самая низкая численность и более старое население, неизбежное отмирание старых особей и приход на смену молодых будет способствовать восстановлению в следующем цикле численности соответствующей возрастной структуры.

Это хорошо прослеживается и в соотношении взрослых самок и самок сеголеток по циклам численности. Больше всего самок во втором цикле (35.4% — самок сеголеток, 40.2% — взрослых самок) и меньше всего — в четвертом (16.7% и 11.3% — соответственно), то есть в четвертом цикле преобладают самки сеголетки (верхняя часть табл. 2.11). Такая же динамика свойственна и самкам, участвовавшим в размножении (процент самок-«маток» по отношению ко взрослым самкам), что соответствует динамике количества семей по циклам численности (табл. 2.9).

Таблица 2.11. *Соотношение взрослых самок и самок сеголеток по циклам численности (по отношению к общей численности самцов и самок)*

Численность	1-й цикл		2-й цикл		3-цикл		4-й цикл		Всего	
	n	%	n	%	n	%	n	%	n	%
Всех самцов	168	23.3	270	37.5	180	25.0	102	14.2	720	100.0
Всех самок	127	24.8	194	37.8	120	23.4	72	14.0	513	100.0
Самок сеголеток	66	25.7	91	35.4	57	22.2	43	16.7	257	100.0
Взрослых самок	61	23.8	103	40.2	63	24.6	29	11.2	256	100.0
Самок-"маток"	27	25.7	37	35.2	22	21.0	19	18.1	105	100.0
Всех самцов и самок	295	23.9	464	37.6	300	24.3	174	14.1	1233	100.0
Всех самцов	168	56.9	270	58.2	180	60.0	102	58.6	720	58.4
Всех самок	127	43.1	194	41.8	120	40.0	72	41.4	513	41.6
Самок сеголеток	66	22.4	91	19.6	57	19.0	43	24.7	257	20.8
Взрослых самок	61	20.7	103	22.2	63	21.0	29	16.7	256	20.7
Самок-"маток"	27	9.2	37	8.0	22	7.3	19	10.9	105	8.5
Всех самцов и самок	295	100.0	464	100.0	300	100.0	174	100.0	1233	100.0

Процент самок сеголеток по соотношению внутри циклов (нижняя часть табл. 2.12) с первого по третий цикл постепенно уменьшается, а в четвертом — возрастает на 5.7%. Доля взрослых самок в первом цикле несколько ниже доли самок сеголеток (20.7% и 22.4%), затем во втором и третьем циклах — немного превышает долю сеголеток, а в четвертом — значительно уступает сеголеткам (16.7% и 24.7%).

Если с первого по третий цикл процент самок, участвовавших в размножении, соответственно уменьшался — 9.2, 8.0, 7.3, то в четвертом — их доля увеличилась до 10.9%, и, причем среди них не было самок старших (6-й и 7-й) возрастных групп — табл. 2.12, рис. 2.6.

Каждый цикл численности характеризуется также и особенностями прироста населения: в первом цикле прирост составил 140 детенышей на 27 самок (средняя величина приплода — 5.19), во втором — 207 на 37 (6.68), в третьем — 120 на 22 (5.45) и в четвертом — 89 на 19 (4.68). Все это связано с возрастным и генерационным составом самок, участвовавших в размножении (табл. 2.12, рис. 2.6).

Таблица 2.12. *Приплод от самок слепушонки разных возрастных групп по циклам численности*

Возрастная группа	1-й цикл		2-й цикл		3-й цикл		4-й цикл		Всего	
	n	%	n	%	n	%	n	%	n	%
2	33	47.8	20	29.0	4	5.8	12	17.4	69	100.0
3	45	30.8	51	34.9	22	15.1	28	19.2	146	100.0
4	14	11.7	58	48.3	24	20.0	24	20.0	120	100.0
5	20	17.9	51	45.5	16	14.3	25	22.3	112	100.0
6	28	31.1	27	30.0	35	38.9	-	-	90	100.0
7	-	-	-	-	19	100.0	-	-	19	100.0
Всего	140	25.2	207	37.2	120	21.6	89	16.0	556	100.0
2	33	23.6	20	9.7	4	3.3	12	13.5	69	12.4
3	45	32.1	51	24.6	22	18.3	28	31.4	146	26.3
4	14	10.0	58	28.0	24	20.0	24	27.0	120	21.6
5	20	14.3	51	24.6	16	13.3	25	28.1	112	20.1
6	28	20.0	27	13.1	35	29.2	-	-	90	16.2
7	-	-	-	-	19	15.8	-	-	19	3.4
Всего	140	100.0	207	100.0	120	100.0	89	100.0	556	100.0

В первом цикле подъем численности осуществлялся в основном за счет самок, родившихся на фазах снижения (5 возрастных групп) и спада (5 групп); самок, родившихся на подъеме, представляли только две возрастные группы

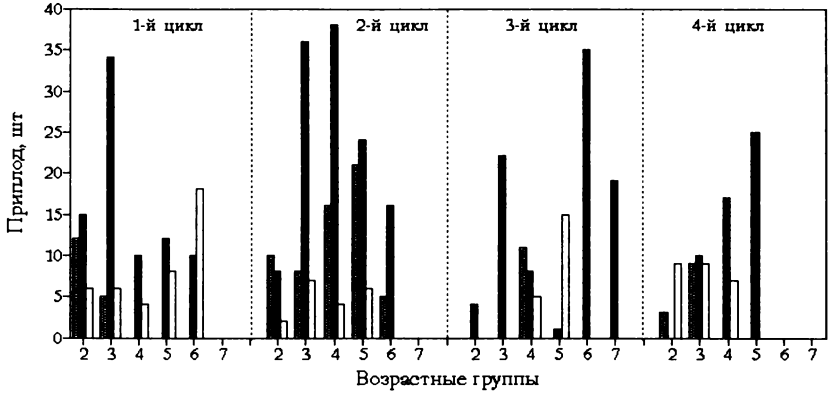


Рис. 2.6. *Приплод от самок слепушонки разных генерационно-возрастных групп по циклам численности. От самок, родившихся на фазах:*
подъема, снижения, спада;
2–7 — самки соответствующих возрастных групп, участвовавших в размножении.

(2-я и 3-я); всего в размножении участвовали самки 12-ти генерационно-возрастных групп.

Во втором цикле численность нарастала за счет участия в размножении самок всех трех генераций и возрастных групп (за исключением самок 7-ой возрастной группы), всего в размножении участвовали самки 14-ти групп.

В третьем цикле население слепушонки пополнялось в основном за счет самок, родившихся на фазе снижения (6 возрастных групп); самки, родившиеся на спаде, были представлены двумя возрастными группами (4-ой и 5-ой); родившиеся на подъеме — одной 4-ой группой; всего в размножении участвовали самки 9-ти групп.

В четвертом цикле численность слепушонки поддерживалась в большей мере за счет самок, родившихся на фазе снижения (3, 4, 5-я возрастные группы), и в меньшей — за счет самок, родившихся на спаде (2, 3, 4-я группы) и на подъеме (2, 3-я). Всего в размножении участвовали самки 8-ми генерационно-возрастных групп.

Самый большой вклад в прирост населения слепушонки внесли самки, родившиеся на фазах снижения численности. Их доля составила в первом цикле 57.9%, во втором — 61.8, в третьем — 74.1 и в четвертом — 58.4 (за 12 лет — в среднем 62.9%). Доля самок, родившихся на фазах подъема и спада по циклам численности, была следующей: 1-й цикл — 12.1 и 30.0%, 2-й — 29.0 и 9.2%, 3-й — 9.2 и 16.7%, 4-й — 13.5 и 28.1%, в среднем — 18.0 и 19.1%.

Основными факторами регуляции численности слепушонки являются плодовитость и эмиграции (расселения). Проанализируем динамику эмиграционного процесса по циклам численности (табл. 2.13, рис. 2.7). Цикл подъема численности в среднем характеризуется относительно невысокой численностью эмигрантов всех трех возрастных групп по сезонам года. Доля эмигрантов в первом цикле составила 24.9% по отношению к общему числу эмигрантов за 12 лет.

Во втором цикле (пик численности) значительно увеличилась численность эмигрантов группы однолеток в осенний период, это же, но в меньшей мере, отмечается и в группе двухлеток. Доля эмигрантов в этом цикле повысилась и достигла 33.9%.

Таблица 2.13. *Динамика численности эмигрантов трех возрастных групп по циклам численности*

Возраст эмигрантов	1-й цикл		2-й цикл		3-й цикл		4-й цикл		Всего	
	n	%	n	%	n	%	n	%	n	%
Сеголетки	31	41.9	22	29.7	14	18.9	7	9.5	74	100.0
Однолетки	67	20.9	120	37.4	100	31.1	34	10.6	321	100.0
Двухлетки	22	25.6	21	24.4	38	44.2	5	5.8	86	100.0
Всего	120	24.9	163	33.9	152	31.6	46	9.6	481	100.0
Сеголетки	31	25.8	22	13.5	14	9.2	7	15.2	74	15.4
Однолетки	67	55.8	120	73.6	100	65.8	34	73.9	321	66.7
Двухлетки	22	18.3	21	12.9	38	25.0	5	10.9	86	17.9
Всего	120	100.0	163	100.0	152	100.0	46	100.0	481	100.0

Для цикла снижения характерна обратная зависимость в сравнении с предыдущим циклом (сдвиг большего количества мигрантов на весенний период), доля эмигрантов чуть снизилась по сравнению с предыдущим циклом (31.6%). В цикле минимума характер эмиграций имеет некоторое сходство с первым циклом (циклом подъема) и с третьим (снижения), но на более низком уровне, доля эмигрантов этого цикла составила всего лишь 9.6%. Динамика эмиграций четвертого цикла имеет черты переходного цикла.

Каждый цикл отличается и половым составом эмигрантов: в первом цикле процент самок эмигрантов (по отношению ко всем самкам эмигрантам) составил 23.7, во втором — 34.6, в третьем — 30.0 и в четвертом — 11.7; процент самцов соответственно — 26.1, 33.2, 33.2 и 7.5. В динамике эмиграции самцов и самок по циклам численности отмечается обратная зависимость. Процент самок эмигрантов (по отношению к самцам эмигрантам) в первом цикле составил 47.5, во втором — 50.9, в третьем — 47.4 и в четвертом — 60.9.

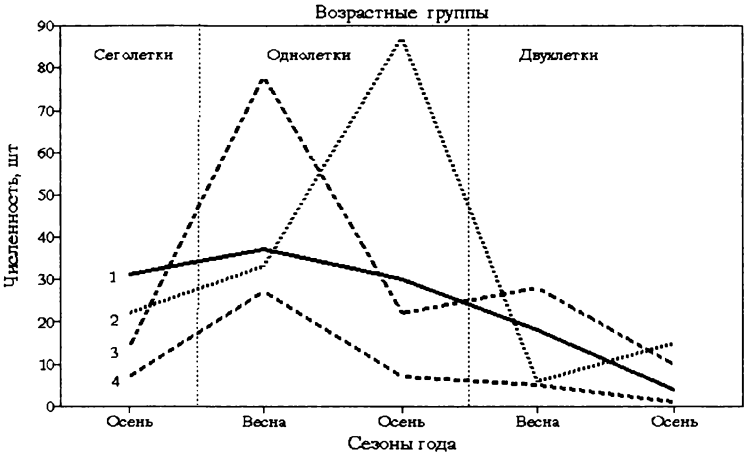


Рис. 2.7. *Численность эмигрантов слепушонки по возрастным группам, сезонам года и циклам численности.*
1-й цикл, 2-й цикл, 3-й цикл, 4-й цикл.

Иммигранты, интермигранты и трансмигранты, как уже отмечалось, играют важную роль в поддержании популяционного гомеостаза. Рассмотрим соотношение этих групп мигрантов по циклам численности (рис. 2.8). Общая численность мигрантов прямо пропорциональна общей численности населения слепушонки, но соотношение различных групп мигрантов по циклам численности имеет некоторые особенности.

Сходное соотношение интермигрантов, иммигрантов и трансмигрантов отмечается во втором и третьем циклах численности (периода относительной стабилизации популяционной структуры), соотношение же этих групп мигрантов в первом и четвертом циклах носит прямо противоположный характер. При подъеме численности обновление репродуктивного потенциала осуществляется в основном за счет интермигрантов (мигрирующих внутри одного и того же поселения), при спаде (минимальной) численности обновление репродуктивного потенциала происходит в большей мере за счет иммигрантов (приходящих из соседних поселений). В четвертом цикле закладывается основа генетической разнородности популяции и репродуктивных возможностей (или потенциала).

Рассмотрим это конкретно на участвовавших в размножении самках куртамышского поселения (см. табл. 1.12.). В первом цикле участвовали в

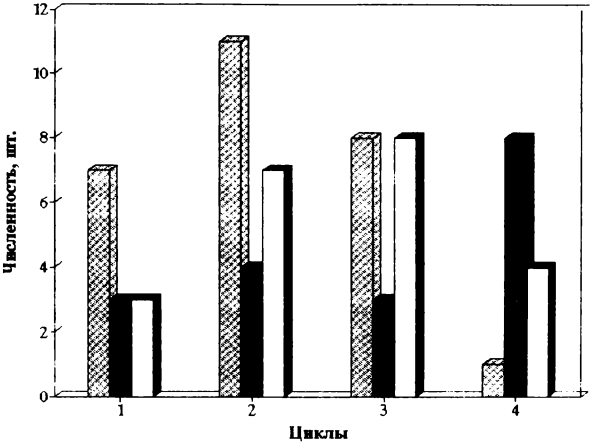


Рис. 2.8. Соотношение мигрантов по циклам численности.
интермигранты, иммигранты, трансмигранты.

размножении 15 самок, из них: 11 — оседлые[1], 2 — интермигранты и 3 — иммигранты; во втором цикле — 19 самок (12, 4, 3 — соответственно); в третьем — 14 самок (8, 1, 3); в четвертом — 9 самок (3, 0, 6).

Таким образом, видно, что количество, участвовавших в размножении самок, пропорционально численности соответствующего цикла, но состав самок-мигрантов по циклам численности имеет существенные различия. В первом цикле оседлых самок заменили 2 самки-интермигранты и 2 иммигранты, во втором — 4 интермигранты и 3 иммигранты, в третьем — 1 интермигрант и 3 иммигранта, в четвертом — только 6 иммигрантов.

У слепушонки преждевременная смерть наблюдается в молодом возрасте в основном во время миграций и подготовки убежищ. Естественная смертность является закономерным следствием старения организма, и гибель особей старших возрастных групп слепушонки определяется именно этой закономерностью, что приводит к постепенной смене поколений. Смертность животных четырех старших возрастных групп куртамышского поселения была пропорциональна общей численности этих групп (см. табл. 1.8), но смертность слепушонки по циклам численности имеет свои особенности.

В первом цикле (при росте численности) смертность составила 18.4%; во втором (на пике численности) — смертность немного увеличилась (22.5%);

---

[1] *Оседлыми в данном случае считаются самки, жившие в семье с предыдущего цикла*

в третьем (при снижении численности) — смертность резко возросла (46.9%) и в четвертом (при резком снижении численности) — резко снизилась до 12.2% (табл. 2.15, рис. 2.9). Такая динамика смертности слепушонки не соответствует динамике возрастной структуры (см. табл. 2.12), а связана, очевидно, с генерационно-возрастной структурой, с различной продолжительностью жизни животных разных генераций.

Таблица 2.14. *Смертность слепушонки старших возрастных групп по циклам численности (куртамышское поселение, 1986–1997 гг.)*

Циклы численности	Возрастные группы и сезоны года								Всего по сезонам года		Всего	
	4-я		5-я		6-я		7-я					
	Весна	Осень	Весна	Осень	Весна	Осень	Весна	Осень	Весна	Осень	n	%
1-й	4	5	2	3	2	2	-	-	8	10	18	18.4
2-й	3	6	3	4	3	3	-	-	9	13	22	22.5
3-й	10	12	6	8	3	4	2	1	21	25	46	46.9
4-й	3	3	1	2	0	1	1	1	5	7	12	12.2
Всего	20	26	12	17	8	10	3	2	43	55	98	100.0

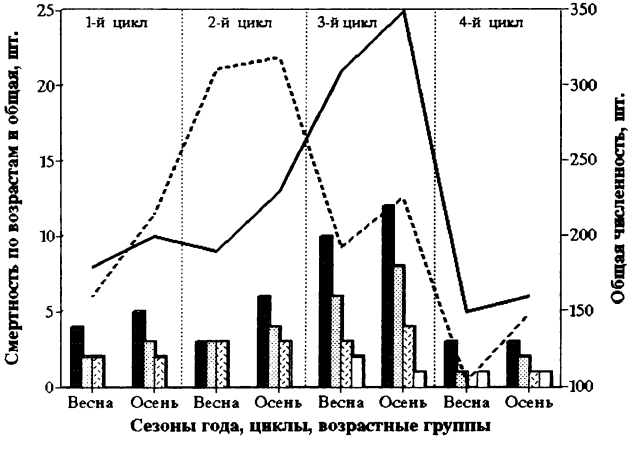


Рис. 2.9. *Соотношение смертности слепушонки старших возрастных групп, общей смертности и численности по сезонам года и циклам численности.*
—— общая смертность, - - - общая численность; смертность по группам:
4-я, 5-я, 6-я, 7-я

Анализ элементов популяционной структуры слепушонки (за 12 лет наблюдений) показал четкую сбалансированность этих структур. Прирост численности поселения (популяции) определяется главным образом количеством родившихся животных (сеголетки), но также и количеством оставшихся в поселении мигрантов (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 «приходом»), снижение численности («расход») и их разность можно выразить в конкретных числах в каждом цикле численности (табл. 2.15).

Так, в первом цикле эта разность составила (+9), во втором — (+31), в третьем — (-75) и в четвертом — (+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 первом и втором циклах, но и в четвертом, несмотря на относительно низкую численность слепушонки в этом цикле, то есть в четвертом цикле уже закладываются предпосылки роста численности в следующем цикле нового «периода».

Таблица 2.15. *«Баланс» элементов популяционной структуры по циклам численности*

Показатели		1-й цикл	2-й цикл	3-й цикл	4-й цикл	Всего
Сеголетки	+	140	207	120	89	556
Эмигранты	-	120	163	152	46	481
Погибшие	-	18	22	46	12	98
Интермигранты	+	7	11	8	1	27
Трансмигранты	-	3	7	8	4	22
Иммигранты	+	3	5	3	8	19
Всего		291	415	337	160	1203
Всего (приход)	+	150	223	131	98	602
Всего (расход)	-	141	192	206	62	601
Разность		+9	+31	-75	+36	+1

Примечание: *+ — группа, обеспечивающая «приход», — группа, создающая «расход». Пояснения см. в тексте.*

Таким образом, популяционная структура обыкновенной слепушонки представляет собой динамичную систему с прямыми и обратными связями (табл. 2.15). Первый цикл (цикл подъема) характеризуется приростом населения за счет сеголеток (25.2% от общего количества сеголеток, родившихся в период 1986–1997 гг.), небольшим оттоком 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 следующем цикле взрослой части населения.

Во втором цикле (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 следующем цикле численности снижается доля взрослых зверьков.

В третьем цикле вследствие снижения численности взрослых особей (26.6%) и рождаемости (сеголеток — 21.6%) происходит снижение численности населения. Способствует этому и резкое повышение смертности (46.9%). Процент эмигрантов немного снижается (31.6), по сравнению с предыдущим циклом, но остается на высоком уровне, и все это в целом значительно снижает численность взрослой части населения в следующем цикле.

В четвертом цикле (минимум численности) низкая численность является следствием резкого снижения численности взрослых (12.6%) и сеголеток (16.0%), но в то же время происходит резкое снижение числа погибших (12.4%) и эмигрантов (9.6%), способствующее увеличению численности взрослой части населения слепушонки в следующем цикле, что и наблюдается в первом цикле.

Таблица 2.16. *Соотношение элементов популяционной структуры (демографический состав) населения слепушонки по циклам численности и за весь период 1986–1997 гг.*

Численность	1-й цикл		2-й цикл		3-й цикл		4-й цикл		Всего	
	n	%	n	%	n	%	n	%	n	%
Взрослых особей *	155	34.8	257	38.2	180	34.8	85	34.7	677	36.0
Сеголеток *	140	31.4	207	30.8	120	23.2	89	36.3	556	29.6
Всех самок	127	28.5	194	28.9	120	23.2	72	29.4	513	27.3
Взрослых самок	61	13.7	103	15.3	63	12.2	29	11.8	256	13.6
Самок сеголеток	66	14.8	91	13.5	57	11.0	43	17.6	257	13.7
Самок-"маток"	27	6.1	37	5.5	22	4.3	19	7.8	105	5.6
Эмигрантов *	120	26.9	163	24.3	152	29.4	46	18.8	481	25.6
Самок эмигрантов	57	12.8	83	12.4	72	13.9	28	11.4	240	12.8
Мигрантов *	13	2.9	23	3.3	19	3.7	13	5.3	68	3.6
Интермигрантов	7	1.6	11	1.6	8	1.5	1	0.4	27	1.4
Иммигрантов	3	0.7	5	0.7	3	0.6	8	3.3	19	1.0
Трансмигрантов	3	0.7	7	1.0	8	1.5	4	1.6	22	1.2
Погибших *	18	4.0	22	3.3	46	8.9	12	4.9	98	5.2
По отловам	295	66.1	464	69.0	300	58.0	174	71.0	1233	65.6
Общая	446	100.0	672	100.0	517	100.0	245	100.0	1880	100.0

Примечание: ** — слагаемые общей численности.*

А теперь рассмотрим соотношение элементов популяционной структуры не по циклам (или между циклами), а внутри циклов численности (табл. 2.16) и в среднем за весь 12-ти летний период (по отношению к общей численности). Такой анализ позволяет проследить соотношение элементов популяционной структуры в каждом цикле и вычислить их средние показатели, характерные для данной популяции и отражающие ее популяционный гомеостаз (в экологическом смысле).

Процент взрослых особей в первом, третьем и четвертом циклах 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. Соотношение взрослой части населения слепушонки внутри циклов довольно стабильно, за исключением цикла пика численности. Доля сеголеток в первом и втором циклах была практически равной (31.4%, 30.8%), в третьем снизилась до 23.2%, а в четвертом повысилась до 36.3%; за весь период составила 29.6%. Соотношение сеголеток внутри циклов не соответствует общей динамике численности, а зависит в большей мере от численности взрослых особей.

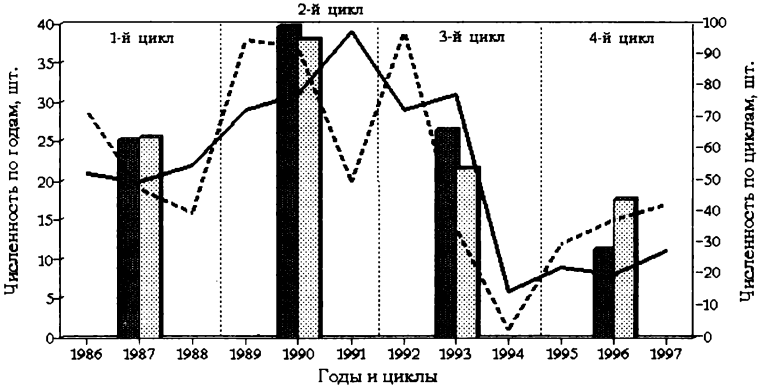


Рис. 2.10. *Динамика численности взрослых самок и самок-сеголеток по годам и циклам численности.*
По годам: ——— *взрослые самки,* - - - *самки сеголетки;*
по циклам численности: ■ *взрослые самки,* □ *самки сеголетки.*

Соотношения взрослых самок и самок сеголеток во всех циклах имели обратную зависимость, что подтверждается годовой динамикой их численности (рис. 2.10); 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 циклов имеет такую же закономерность, как у взрослых и сеголеток, но еще большую зависимость самок сеголеток от взрослых самок.

Доля самок-«маток» за весь период составила в среднем 5.6% (или 20.5% от общего числа самок). Их относительная доля снижается с первого по третий цикл (6.1%, 5.5%, 4.3%), затем в четвертом — повышается до 7.8%. Это говорит о том, что относительный репродуктивный потенциал слепушонки выше на циклах низкой численности (четвертый цикл — минимум численности, первый — начало подъема численности). Подтверждением этому служит и относительное увеличение количества сеголеток в четвертом цикле.

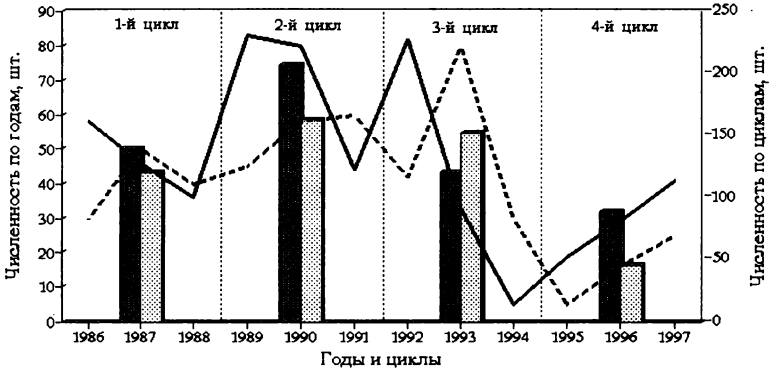


Рис. 2.11. *Соотношение сеголеток и эмигрантов по годам и циклам численности.*
По годам: ——— сеголетки, - - - эмигранты;
по циклам численности: ■ сеголетки, □ эмигранты.

Относительная доля эмигрантов внутри циклов не соответствует динамике численности по циклам, потому что зависит от численности сеголеток (рис. 2.11), соотношение которых внутри фаз так же не соответствует динамике численности; доля эмигрантов за весь период составила в среднем 25.6%.

Доля других мигрантов — интермигрантов в первых трех циклах была на одном уровне, снизилась в четвертом цикле; доля иммигрантов тоже была в течение трех циклов почти равной, а в четвертом — повысилась; доля трансмигрантов понемногу повышалась от первого до четвертого цикла.

Как уже отмечалось, продолжительность жизни слепушонки связана с рождением на определенной фазе численности (см. рис. 2.2), но при этом продолжительность жизни зависит также от пола и рождения на определен-

ном цикле численности. Наблюдения за мечеными слепушонками показали, что продолжительность жизни самцов намного превышает таковую самок (72 месяца — средняя продолжительность самцов и 49.8 месяца — самок). Отличаются самцы и самки продолжительностью жизни не только в зависимости от рождения на определенной фазе численности, но и от цикла численности (табл. 2.17). Самая высокая продолжительность жизни наблюдается у самцов и самок, родившихся на фазе снижения численности (80.0 и 72.0 месяца), самая низкая, у родившихся на фазе спада (63.0 и 43.5 месяца).

Таблица 2.17. *Продолжительность жизни (в месяцах) самцов и самок слепушонки в зависимости от года (фазы, цикла) рождения*

Год (цикл) рождения											Родившиеся на фазе:			Средняя
Пол	1985	1986	1987	1988	1989	1990	1991	1992	1993	1994				
Самцы	54	72	84	60	84	84	84	72	72	54	подъема	снижения	спада	
Самки	42	54	66	60	48	66	36	36	54	36				
		1-й цикл			2-й цикл			3-й цикл						
Самцы		72			84			66			76.0	80.0	63.0	72.0
Самки		60			50			42			46.0	62.0	43.5	49.8

Средняя продолжительность жизни самцов, родившихся в первом цикле, составила 72 месяца, самок — 60 месяцев; во втором — 84 и 50 соответственно; в третьем — 66 и 42. Продолжительность жизни слепушонки в четвертом цикле до конца не установлена, но, без сомнения, она имеет также свои особенности. Таким образом, самцы в среднем живут шесть лет (по данным наблюдений за 14 лет), а самки — четыре с небольшим года. Продолжительность жизни слепушонки снижается от первого цикла до третьего (по имеющимся данным) как у самок, так и у самцов.

Рассмотрим схематично динамику половозрастного состава слепушонки и продолжительности ее жизни по циклам численности на примере куртамышского поселения (табл. 2.18). Первый цикл был представлен шестью группами самцов и самок, родившихся в 1983 -1988 гг. К концу цикла из группы слепушонок, родившихся в 1985 г. остались только самцы. Во втором цикле было семь групп самцов и самок (1985–1991 гг. рождения), в середине цикла из группы слепушонок, родившихся в 1986 г. остались только самцы. В третьем цикле из восьми групп самцов и самок (1987–1994 гг. рождения) до конца этого цикла не дожили самки трех групп (1987, 1989, 1990 годов рождения). В течение четвертого цикла в поселении жили самцы и самки девяти групп (1989–1997 гг. рождения), но только в пяти группах присутствовали самки (табл. 2.18). Пятый цикл (или, вероятно, первый цикл нового двенадцатилетнего периода) характеризуется более молодым составом самцов и самок

слепушонки, что может способствовать незначительному подъему численности. Таким образом, различная продолжительность жизни слепушонки способствует формированию определенного полового состава и возрастной структуры в каждом цикле численности.

Таблица 2.18. *Схема динамики возрастного и полового состава населения слепушонки по годам и циклам численности в зависимости от продолжительности жизни самцов и самок*

Год рождения группы	Годы наблюдений																											
	1985		1986		1987		1988		1989		1990		1991		1992		1993		1994		1995		1996		1997		1998	
	в	о	в	о	в	о	в	о	в	о	в	о	в	о	в	о	в	о	в	о	в	о	в	о	в	о	в	о
1985																												
1986																												
1987																												
1988																												
1989																												
1990																												
1991																												
1992																												
1993																												
1994																												
1995 *																												
1996 *																												
1997 *																												
1998 *																												

Примечание: *продолжительность жизни самцов и самок, * продолжительность жизни не установлена; в — весна, о — осень.*

Глава III.
ОКРАСОЧНЫЙ ПОЛИМОРФИЗМ СЛЕПУШОНКИ И ЕГО ЗНАЧЕНИЕ

1. Окрасочный полиморфизм слепушонки

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

Таблица 3.1. *Окрасочный полиморфизм обыкновенной слепушонки (частота встречаемости цветовых морф, в %)*

№№*	Популяция	Морфа			
		Черная	Бурая	Переходная	n
1	Кувандыкская	-	100.0	-	276
24	Юлдыбаевская	-	100.0	-	48
22	Байрамгуловская	3.7	77.8	18.5	54
7	Баймакская	12.8	84.0	3.2	125
23	Учалинская	14.0	29.7	56.3	64
16	Троицкая	50.0	19.2	30.8	52
17	Красноармейская	72.0	-	28.0	25
3	Кунашакская	100.0	-	-	850
4	Пластовская	13.0	76.2	13.0	46
15	Притобольская	-	88.2	11.8	51
14	Куртамышская	45.4	37.3	17.3	1138
8	Каргапольская	83.8	16.2	-	74
11	Шадринская	45.3	54.7	-	86
19	Соколовская	-	100.0	-	36
20	Бишкульская	-	100.0	-	39
21	Москаленская	-	100.0	-	38

Примечание: *№№* — номера популяций, соответствующие номерам на рис. 3.1 и номерам в таблицах Приложения.*

По окраске меха слепушонка относится к одному из немногих видов млекопитающих нашей фауны, имеющих географическую изменчивость по этому

этому признаку. Цветовой полиморфизм обыкновенной слепушонки горной части Южного Урала отмечался еще Кириковым (1952). В пределах Уральского региона наблюдается четко выраженная популяционная изменчивость слепушонки по цветовым морфам, от светло-бурой до абсолютно черной (табл. 3.1).

Каждая такая популяция обладает своим, характерным для нее, соотношением морфотипов (морф). Стопроцентный меланизм слепушонки отмечается на северо-западной границе ареала (в мономорфной кунашакской популяции, № 3), Челябинской области. Дальше к востоку по северной границе ареала, на севере Казахстана и в Омской области, популяции слепушонки (№№ 19, 20, 21) также имеют мономорфный характер.

В 1984 году в пойме реки Юргамыш (возле деревни Галаево Кетовского района Курганской области) было начато первое исследование хронографической изменчивости окраски обыкновенной слепушонки. В июне этого года галаевское поселение слепушонки (9 семей, состоящих из 39 животных) было представлено следующей частотой морф: зверьков бурой окраски 56.4%, черной — 25.6, чепрачной (переходной) — 18.0 (табл. 3.2). При повторном отлове и мечении в августе того же года (42 особи из тех же семей) бурые составляли 50.0%, черные — 32.5 и чепрачные 17.5; причем, четыре семьи состояли только из бурых зверьков, одна — из черных, одна — из бурых и черных, одна — из бурых и переходных и одна — из черных и переходных.

Таблица 3.2. *Соотношение цветовых морф слепушонки галаевского поселения, (в %)*

Цветовая морфа	1984 г.		1985 г.	1986 г.	
	июнь	август	май	апрель	август
Черная	25.6	32.5	-	5.6	3.2
Бурая	56.4	50.0	100.0	86.1	88.9
Переходная	18.0	17.5	-	8.3	7.9
n	39	42	15	36	63

В мае 1985 г. от прошлогодних 42 слепушонок осталось только 9 (суровая зима 1984–1985 гг. и высокий весенний паводок 1985 г.). Полностью погибли три семьи (семья, состоявшая из одних черных животных, семья — из черных и чепрачных и семья — из одних бурых), в оставшихся пяти семьях число членов семьи, переживших зиму и часть весны, составляло от одного до трех; причем, все, оставшиеся в живых, были бурого цвета. Вновь было помечено шесть слепушонок (мигрантов) также бурого цвета.

В апреле 1986 г. частота цветовых морф была представлена следующим образом: бурая — 86.1%, черная — 5.6, чепрачная — 8.3 (36 животных); к августу (численность за счет появления молодняка возросла до 63 особей)

частота морф осталась практически на прежнем уровне (88.9, 3.2 и 7.9%). Весной 1987 г. паводок был еще выше, чем в 1985 г., все поселение было затоплено; из 63 прошлогодних слепушонок осталось только две (бурого цвета).

Сезонные изменения генетической структуры полиморфных популяций отмечали многие авторы (Гершензон, 1945; Шварц, 1959; Тимофеев-Ресовский, Свирежев, 1966 и др.), но такие изменения происходят как по сезонам, так и по годам («хронографическая изменчивость» — Шварц, 1963). Н.В.Тимофеев-Ресовский (1964) по этому поводу писал: «Необходимой основой любой формы полиморфизма является длительное состояние динамического отборного равновесия между двумя или несколькими генотипами. Такое равновесие в свою очередь всегда основано на разном и конкурирующем давлении отбора трех существующих в популяциях мутантных форм одного и того же гена или хромосомы (гетерозигота и две разные гомозиготы); или же конкурентные и разнонаправленные давления отбора двух или нескольких разных генотипов (из общей гетерогенной массы индивидов популяции) в различных (в пространстве или во времени) микроусловиях, наличествующих в пределах территории, занятой популяцией» (цит. по Шварцу, 1980).

В галаевском поселении, находившемся в зоне паводковых вод р. Юргамыш, удалось выяснить только то, что изменения соотношения цветовых морф под воздействием природных катаклизмов происходят очень резко, возможно, вследствие избирательной элиминации.

С мая 1985 г. для контроля проводились отловы и мечение слепушонки на втором экспериментальном участке (незатопляемые покосные угодья среди березово-осиновых колков) в 25 км к югу от первого участка (в Куртамышском районе), которые продолжались до 1997 года. Еще раньше, в августе 1983 г. здесь был произведен разведочный одноразовый отлов слепушонки, из 50 животных бурая морфа составляла 30.0%, черная — 54.0 и переходная — 16.0. За два прошедших года произошли некоторые изменения: на 9.4% уменьшилась доля черной морфы и на 8.5 — увеличилась доля бурой морфы. Дальнейшие наблюдения за населением куртамышского поселения показали, что соотношение цветовых морф подвержено хронографической изменчивости (табл. 3.3).

Таблица 3.3. *Хронографическая изменчивость окраски слепушонки куртамышского поселения, (в %)*

Морфа	Время отловов, годы													
	1983	1985	1986	1987	1988	1989	1990	1991	1992	1993	1994	1995	1996	1997
Черная	54.0	44.6	34.8	38.7	42.5	44.1	47.3	51.7	50.0	45.4	58.3	49.0	61.1	59.2
Бурая	30.0	38.5	40.9	41.9	40.2	37.7	35.9	30.8	37.7	39.1	19.5	34.7	24.1	18.3
Переходная	16.0	16.9	24.3	19.4	17.3	18.2	16.8	17.5	12.3	15.5	22.2	16.3	14.8	22.5
n	50	65	115	93	87	154	167	143	154	110	36	49	54	71

Соотношение цветовых морф слепушонки определяется генетическими факторами. Многолетние наблюдения за мечеными слепушонками показали, что от черных (по окраске) родителей рождаются черные детеныши, от бурых — в основном бурые, от переходных — большая часть бурых и переходных. Комбинации родительских пар могут быть различными (табл. 3.4).

Таблица 3.4. *Наследование окраски меха детенышами слепушонки от разных по цвету родителей (по данным мечения в куртамышском поселении)*

Родители		Потомство					
Окраска самки	Окраска самца	Черные		Бурые		Переходные	
		n	%	n	%	n	%
черная	черная	185	100.0	-	-	-	-
черная	бурая	-	-	-	-	2	100.0
черная	переходная	16	61.5	-	-	10	38.5
бурая	бурая	-	-	49	92.5	4	7.5
бурая	черная	37	35.9	49	47.6	17	16.5
бурая	переходная	1	9.1	7	63.6	3	27.3
переходная	переходная	4	17.4	13	56.5	6	26.1
переходная	черная	13	62.0	4	19.0	4	19.0
переходная	бурая	1	1.5	55	84.6	9	13.9
Всего		257	52.6	177	36.2	55	11.2

В куртамышском поселении процентное соотношение детенышей слепушонки трех цветовых морф было представлено в среднем таким образом: черная морфа — 52.6, бурая — 36.2 и переходная — 11.2 (табл. 3.4). Соотношение этих же морф по общему составу населения слепушонки (см. табл.3.3) имело некоторые отличия: черная морфа — 47.3% (637 особей), бурая — 35.1% (473), переходная — 17.7% (238).

Различия в соотношении трех цветовых морф у новорожденных и взрослого населения заключаются в основном в снижении доли черной морфы (при рождении — 52.6%, по общим отловам — 47.3%), и повышении доли животных переходной морфы (с 11.2 до 17.7%). Такое несоответствие связано скорей всего с неполным установлением родителей (в основном самцов), а, соответственно, и потомства (установленных — 435 детенышей, не установленных — 121).

Наблюдается сходное соотношение цветовых морф слепушонки по суммированным данным (наследования окраски меха) слепушонки из разных уральских популяций (табл. 3.5) и куртамышской популяции (табл. 3.3). Именно этот факт и есть проявление сбалансированности между внутри- и межпопуляционными уровнями.

Таблица 3.5. *Наследование слепушонкой окраски меха (по данным одноразовых отловов в уральских популяциях, приведенных в табл. 3.1)*

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

2. Сравнительная характеристика цветовых морф

Анализ географической изменчивости животных определяется наличием материала из разных точек ареала собранного в одно и то же время. По имеющимся разрозненным данным была сделана попытка проведения сравнительного анализа географической и хронографической изменчивости в связи с некоторыми факторами. Частота встречаемости цветовых морф в исследованных популяциях при ранжировке их от южных степей Оренбуржья и Казахстана до лесостепной зоны Южного Урала и Зауралья не имеет определенной закономерности (см. табл. 3.1), поэтому для ее выявления, возможно, лучше использовать группы популяций, что позволяет в какой-то мере перевести случайные явления в закономерные.

Взглянув на карту (рис. 3.1), можно заметить, что исследованные популяции слепушонки представляют собой как бы отдельные группы, отстоящие друг от друга в меридиональном направлении. Это позволяет объединить данные популяции в отдельные группы в соответствии с их географическим положением.

Первая группа из горной части Южного Урала состоит из пяти популяций (кувандыкская, юлдыбаевская, байрамгуловская, баймакская и учалинская), назовем эту группу — горной. Вторая группа (троицкая, пластовская, красноармейская и кунашакская) — равнинная южноуральская. Третья группа (притобольская, куртамышская, каргапольская и шадринская) — равнинная зауральская. Четвертая (соколовская, бишкульская и москаленская) — равнинная западносибирская.

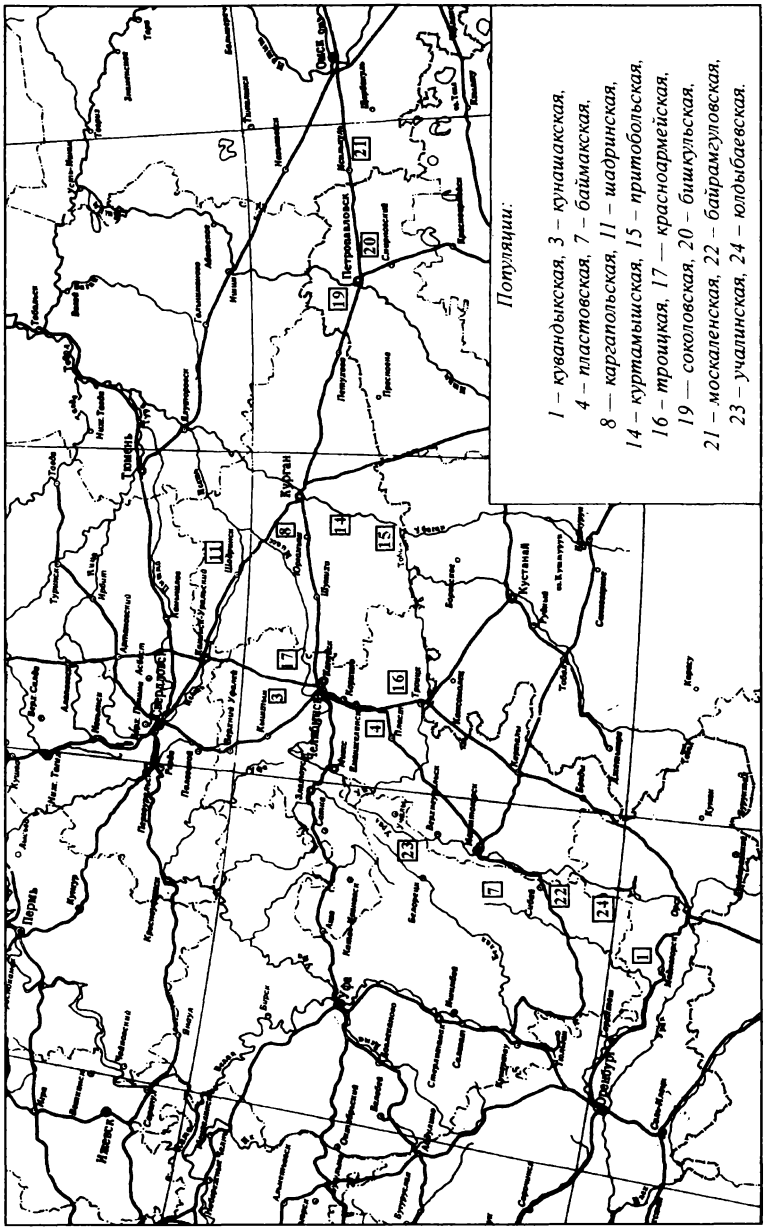


Рис. 3.1. Местонахождение исследованых популяций.

Как видно из таблицы 3.1, с продвижением с юга на север в горных популяциях происходит постепенное увеличение доли черной морфы (с 0 до 14.0%). С бурой и переходной морфой дело обстоит сложнее, происходят скачкообразные изменения долевого участия этих морф в составе популяций. В среднем в горной группе доминирует бурая морфа — 78.3%.

В южноуральской равнинной группе популяций с продвижением с юга на север в пределах Челябинской области (от Троицкого до Кунашакского района) идет неравномерная встречаемость черной морфы (с 13.0% в пластовской популяции до 100.0% — в кунашакской популяции), а соответственно уменьшение доли бурой и переходной морф, до полного исчезновения их в Кунашакском районе. В южноуральской равнинной группе в среднем доминирует черная морфа — 70.2%.

Во второй группе равнинных популяций (от юга до севера Курганской области), как и в горных популяциях, происходят скачкообразные изменения соотношения цветовых морф. На юге области появляются переходная и черная морфы, на севере области переходная морфа исчезает и снижается доля меланистов (в шадринской по сравнению с каргапольской). В зауральской группе доминируют в среднем как бурая, так и черная морфы — 49.1 и 43.6%.

В третьей группе равнинных (западносибирских) популяций переходной и черной морфы не отмечалось. По своей окраске животные этих популяций ближе к бурой морфе слепушонки шадринской и каргапольской популяций.

Таким образом, с продвижением с юга на север по Уральскому хребту и вдоль него в популяциях слепушонки увеличивается доля меланистов, достигая 100% на северо-западной границе ареала. При движении с запада на восток, от Зауралья до Северного Казахстана и Западной Сибири в равнинных популяциях наоборот возрастает процент бурой морфы, достигая на востоке стопроцентного уровня (см. табл. 3.1).

По такому же принципу (по группам популяций) были составлены таблицы краниологических и морфофизиологических показателей взрослых самцов и самцов сеголеток слепушонки (табл. 3.6). Общий сравнительный анализ этих показателей не выявил особых отличий между группами популяций. Можно отметить небольшой тренд увеличения общей длины черепа с запада на восток (от горной группы до сибирской). От южно-уральской группы до сибирской — увеличение веса сердца и возможный тренд — уменьшения длины тела.

Таким образом, общий сравнительный анализ весоразмерных характеристик групп популяций (с различной частотой встречаемости цветовых морф) показал не столько различия, сколько сходство. По всей видимости, различия нивелируются суммированными показателями популяций каждой группы, а величина показателей складывается из материала случайных выборок слепушонки, добытых из разных мест и в разные годы. Такое сходство

весоразмерных характеристик групп популяций слепушонки можно рассматривать как адаптацию вида к различным условиям существования.

Таблица 3.6. *Краниологические и морфофизиологические показатели обыкновенной слепушонки горных и равнинных групп популяций (по данным осенних отловов)*

Группы популяций								
Показатели	Горные-1	p_{1-2}	Равнинные-2	p_{2-3}	Равнинные-3	p_{3-4}	Равнинные-4	p_{4-1}
Самцы сеголетки								
Общая длина черепа	25.91 ± 0.24		26.34 ± 0.09		26.41± 0.07		26.54 ± 0.39	
Скуловая ширина	19.90 ± 0.15		20.19 ± 0.13		20.42 ± 0.11		20.03 ± 0.23	
Верхний ряд зубов	6.58 ± 0.10		6.57 ± 0.04		6.70 ± 0.07		6.61 ± 0.03	
Межглазн. ширина	5.44 ± 0.03		5.47 ± 0.04		5.38 ± 0.08		5.47 ± 0.01	
Высота черепа	9.60 ± 0.06	*	9.40 ± 0.07		9.44 ± 0.13		9.56 ± 0.04	
Ширина черепа	13.82 ± 0.12		13.83 ± 0.09		14.0 ± 0.08		13.84 ± 0.15	
Вес тела	42.19 ± 1.40		42.23 ± 0.93		44.12 ± 0.85	*	41.76 ± 0.43	
Длина тела	109.46 ± 1.83		109.19 ± 0.58		109.51 ± 0.98		108.43± 0.67	
Вес сердца	0.215 ± 0.008		0.219 ± 0.007		0.225 ± 0.004		0.233 ± 0.013	
Вес почки	0.198 ± 0.005	*	0.214 ± 0.005		0.209 ± 0.005		0.209 ± 0.003	
Вес печени	2.687 ± 0.128	*	3.140 ± 0.112	*	2.828 ± 0.067		3.045 ± 0.203	
Вес семенника	0.017 ± 0.002		0.016 ± 0.002		0.017 ± 0.001		0.015 ± 0.003	
Количество выборок	7		10		5		3	
Взрослые самцы								
Общая длина черепа	26.76 ± 0.17		26.95 ± 0.10		26.94 ± 0.08		27.13 ± 0.29	
Скуловая ширина	20.78 ± 0.07		20.73 ± 0.10		20.92 ± 0.10		20.74 ± 0.16	
Верхний ряд зубов	6.64 ± 0.06		6.54 ± 0.03	*	6.76 ± 0.05		6.72 ± 0.05	
Межглазн. ширина	5.35 ± 0.05		5.41 ± 0.04		5.33 ± 0.11		5.52 ± 0.10	
Высота черепа	9.70 ± 0.04		9.52 ± 0.06		9.54 ± 0.18		9.61 ± 0.03	
Ширина черепа	14.16 ± 0.06		14.05 ± 0.07		14.14 ± 0.12		13.98 ± 0.08	
Вес тела	47.10 ± 0.93		44.74 ± 0.91	*	47.80 ± 0.80		46.12 ± 0.58	
Длина тела	114.23 ± 1.13		112.28± 0.53		111.85 ± 1.20		111.70± 0.60	
Вес сердца	0.264 ± 0.009	*	0.235 ± 0.009		0.256 ± 0.009		0.271 ± 0.033	
Вес почки	0.221 ± 0.009		0.235 ± 0.006		0.222 ± 0.009		0.238 ± 0.014	
Вес печени	3.034 ± 0.190		3.413 ± 0.118		3.062 ± 0.178		3.463 ± 0.231	
Вес семенника	0.024 ± 0.002		0.019 ± 0.002		0.024 ± 0.004		0.016 ± 0.002	*
Количество выборок	6		9		5		3	

Примечание: * *— различия статистически достоверны.*

Так как общий анализ некоторых показателей взрослых самцов и самцов сеголеток из четырех популяционных групп (с различной частотой встречаемости цветовых морф) не выявил существенных различий (табл. 3.6),

было решено использовать для анализа только самцов сеголеток определенной морфы и одного года рождения. Для этого было проведено сравнение краниологических и морфофизиологических показателей самцов сеголеток 1983 года рождения из шадринской, куртамышской, каргапольской и троицкой популяций (табл. 3.7) и сеголеток 1985 года рождения — из юлдыбаевской, байрамгуловской и учалинской (табл. 3.8). Отбор животных из разных популяций определялся необходимостью репрезентативных выборок.

Таблица 3.7. *Краниологические и морфофизиологические показатели самцов сеголеток слепушонки трех цветовых морф, родившихся в 1983 г.*

Показатели	Цветовые морфы					
	Черная-1	p_{1-2}	Бурая-2	p_{2-3}	Переходная-3	p_{3-1}
Общая длина черепа	26.49±0.08		26.35±0.09		26.08±0.12	< 0.01
Скуловая ширина	20.31±0.07	< 0.05	20.56±0.09	< 0.02	20.14±0.13	
Верхний ряд зубов	6.52±0.02	0.001	6.76±0.04		6.72±0.06	< 0.01
Межглазн. ширина	5.35±0.02		5.30±0.03		5.31±0.05	
Высота черепа	9.42±0.03	< 0.01	9.22±0.05		9.26±0.06	0.02
Ширина черепа	13.92±0.05		14.01±0.06		13.94±0.08	
Вес тела	43.78±0.48	< 0.05	45.01±0.32	< 0.1	43.82±0.58	
Длина тела	109.65±0.47		110.51±0.29		109.80±0.60	
Вес сердца	0.230±0.004	< 0.05	0.219±0.003		0.219±0.006	
Вес почки	0.214±0.003	0.05	0.206±0.003		0.213±0.007	
Вес печени	3.177±0.071	0.001	2.763±0.052		2.789±0.074	0.001
Вес семенника	0.015±0.001		0.014±0.001	< 0.01	0.021±0.002	< 0.01
Количество животных	27		41		15	

Примечание: *p_{1-2}, p_{2-3}, p_{3-1} — уровень значимости по критерию t.*

В 1983 г. сеголетки бурой морфы отличались от сеголеток черной морфы большими показателями скуловой ширины черепа, длины верхнего ряда зубов, веса тела; меньшими показателями высоты черепа, веса сердца, почки и печени. Отличия между этими морфами выразились по семи показателям из 12, что составило 58.3%.

Сеголетки переходной морфы отличались от сеголеток бурой морфы меньшими показателями скуловой ширины черепа и веса тела, но большим весом семенника. Отличия между этими морфами были только по трем показателям, что составило 25.0%. Сеголетки черной морфы отличались от сеголеток переходной морфы большими показателями длины и высоты черепа, веса печени, но меньшими показателями длины верхнего ряда зубов и веса семенника. Отличия между морфами (5 из 12) составили 41.7%. Достоверные

различия между тремя морфами в 1983 г. отсутствовали только по трем показателям: межглазничная ширина, ширина черепа и длина тела (табл. 3.6), что составило 25.0%.

Таблица 3.8. *Краниологические и морфофизиологические показатели самцов сеголеток слепушонки трех цветовых морф, родившихся в 1985 г.*

Показатели	Цветовые морфы					
	Черная-1	p_{1-2}	Бурая-2	p_{2-3}	Переходная-3	p_{3-1}
Общая длина черепа	25.82± 0.18		26.04 ± 0.12		25.81 ± 0.13	
Скуловая ширина	19.70 ± 0.15		19.95 ± 0.12		19.81 ± 0.14	
Верхний ряд зубов	6.41 ± 0.03	< 0.05	6.49 ± 0.03		6.57 ± 0.04	0.01
Межглазничная ширина	5.44 ± 0.07		5.52 ± 0.03		5.46 ± 0.03	
Высота черепа	9.37 ± 0.06	0.001	9.76 ± 0.05	< 0.05	9.58 ± 0.06	0.02
Ширина черепа	13.61 ± 0.12	< 0.1	13.85 ± 0.07		13.72 ± 0.08	
Вес тела	39.26 ± 1.23	< 0.05	42.44 ± 0.76		41.98 ± 0.78	0.1
Длина тела	110.37 ± 1.12		110.93 ± 0.75		108.96 ± 1.07	
Вес сердца	0.202 ± 0.008	< 0.1	0.221 ± 0.007		0.220 ± 0.006	0.1
Вес почки	0.209 ± 0.009	< 0.1	0.189 ± 0.005	< 0.01	0.209 ± 0.004	
Вес печени	2.767 ± 0.168		2.623 ± 0.102		2.800 ± 0.112	
Вес семенника	0.019 ±0.002		0.018 ± 0.001	< 0.05	0.021 ± 0.001	
Количество животных	8		27		24	

В 1985 году сеголетки бурой морфы отличались от сеголеток черной морфы по шести показателям, то есть отличия составили 50.0%. Сеголетки переходной морфы отличались от сеголеток бурой морфы меньшим показателем высоты черепа, но большим весом почки и семенника. Отличия между этими морфами были только по трем показателям (25.0%). Сеголетки черной морфы отличались от сеголеток переходной морфы меньшими показателями длины зубного ряда и высоты черепа. Отличия — только по двум показателям (16.7%). Достоверные различия между тремя морфами в 1985 г. отсутствовали по семи показателям: длина и ширина черепа, скуловая и межглазничная ширина, длина тела, вес сердца и печени (табл. 3.8), что составило 58.3%.

Таким образом, каждая цветовая морфа слепушонки имеет свои краниологические и морфофизиологические особенности, но в то же время своеобразие каждой морфы проявляется и в хронографической (генерационной) изменчивости. Хронографическая изменчивость слепушонки (по ряду показателей у самцов и самок, взрослых и сеголеток) хорошо прослеживается на серии выборок мономорфной (меланистской) кунашакской популяции (см. табл. 20–26 Приложения).

Таблица 3.9. *Краниологические и морфофизиологические показатели самцов сеголеток слепушонки черной морфы из моно- и полиморфных популяций*

Показатели	Популяции, годы					
	1983 г.			1985 г.		
	Сборные	p	Мономорфная	Сборные	p	Мономорфная
Общая длина черепа	26.49 ± 0.08		26.58 ± 0.08	25.82 ± 0.18		25.89 ± 0.18
Скуловая ширина	20.31 ± 0.07	*	20.47 ± 0.06	19.70 ± 0.15		19.77 ± 0.13
Верхний ряд зубов	6.52 ± 0.02		6.48 ± 0.03	6.41 ± 0.03		6.42 ± 0.03
Межглазничная ширина	5.35 ± 0.02	*	5.45 ± 0.02	5.44 ± 0.07		5.39 ± 0.06
Высота черепа	9.42 ± 0.03	*	9.51± 0.03	9.37 ± 0.06		9.44 ± 0.11
Ширина черепа	13.92 ± 0.05		13.94 ± 0.05	13.61 ± 0.12		13.65 ± 0.09
Вес тела	43.78 ± 0.48		43.77 ± 0.42	39.26 ± 1.63		40.13 ± 2.07
Длина тела	109.65 ± 0.47	*	108.5 ± 0.37	110.3 ± 1.12		110.8 ± 0.90
Вес сердца	0.230 ± 0.004		0.230 ± 0.004	0.202 ± 0.008	*	0.234 ± 0.002
Вес почки	0.214 ± 0.003		0.221 ± 0.004	0.209 ± 0.009		0.209 ± 0.007
Вес печени	3.177 ± 0.071		3.222 ± 0.075	2.767 ± 0.168		2.871 ± 0.187
Вес семенника	0.015 ± 0.001	*	0.012 ± 0.001	0.019 ± 0.002		0.019 ± 0.002
Количество животных	27		41	8		9

Примечание: * *— различия статистически достоверны.*

Сравнительный анализ краниологических и морфофизиологических показателей животных этой популяции и особей черной морфы сборных популяций в 1983 и 1985 гг. выявил сходный характер изменчивости показателей в зависимости от численности популяций (табл. 3.9). Известно, что 1983 год — был годом (фазой) подъема численности, 1984 — годом снижения (к сожалению, по этому году не набралось достаточного материала для анализа) и 1985 — годом спада численности (см. рис. 1.3). Годы подъема (максимальной численности) характеризуются высоким репродуктивным потенциалом популяций с большим числом сезонных генераций, высокой миграционной активностью, что приводит к большой разнородности, а, соответственно, и большей изменчивости сеголеток. В годы спада (минимальной численности) разнородность и изменчивость снижаются (низкий репродуктивный потенциал с небольшим количеством сезонных генераций, низкая миграционная активность).

По данным табл. 3.9 видно, что в 1983 г. отличия между сеголетками черной морфы из разных популяций достигали 41.7%, а в 1985 г. — всего лишь 8.3%. Такая же тенденция наблюдалась и по изменчивости животных трех цветовых морф в 1983 и 1985 гг. (см. табл. 3.6 и 3.7). Если в 1983 г. отличия между сеголетками трех морф составляли 75.0%, то в 1985 г. — снизились до 41.7%.

3. Популяционное значение окрасочного полиморфизма

По определению Ю.П.Алтухова (1983) «генетический полиморфизм популяций 1) представляет собой относительно редкое явление, которое благодаря «капризу» природы промаркировало серии менделирующих генов у весьма небольшой группы «избранных» видов на фоне огромного числа внешне единообразных; 2) имеет очевидное приспособительное значение, 3) во многих случаях поддерживается в сбалансированной форме за счет адаптивного преимущества гетерозигот со столь значительными коэффициентами отбора, которые практически не оставляют места эффектам случайного дрейфа генов; 4) в ряде случаев должен рассматриваться (вследствие ограниченности фазы стабильности) как свидетельство прошедшей и продолжающейся на наших глазах дивергенции популяций к статусу новых видов; 5) гетерозиготность как мера генетического разнообразия популяций отражает запас их экологической пластичности за счет постоянного выщепления и комбинации различных генотипов, относительная приспособленность которых способна меняться в разных условиях существования особей» (стр. 45).

До сих пор куртамышская популяция (поселение) слепушонки рассматривалась как модельный объект изучения динамики популяционной структуры, без учета наличия трех цветовых морф. Попытаемся выяснить и их роль в динамике численности и популяционной структуры.

Годовая динамика соотношения трех цветовых морф (черная, бурая и переходная) данного поселения уже приводилась выше (см. табл. 3.3), но сама по себе годовая динамика представляет интерес только в отношении хронографической изменчивости. Соотношение цветовых морф приобретает определенный смысл при анализе годовой динамики численности и численности по циклам (рис. 3.2).

Динамика численности каждой цветовой морфы не является уменьшенной по величине кривой общей численности, а носит индивидуальный характер. Суммарной численностью слепушонки трех цветовых морф определяется общая численность. Становятся понятными подъемы и снижения численности, в частности небольшое снижение численности слепушонки в 1991 году. Еще более индивидуальна динамика численности взрослых особей и сеголеток разных цветовых морф слепушонки.

Амплитуда колебаний численности взрослых особей трех цветовых морф пропорциональна численности самих морф, но фазы колебаний имеют свои особенности. Динамика численности взрослых особей слепушонки черной и переходной морф имеет довольно много общих черт: пик численности в 1991 году, снижение численности до минимума в 1988 и 1996 гг.. Взрослые особи бурой морфы в этом отношении отличаются от них: два пика численности (1990 и 1993 гг.), четыре года снижения численности (1987, 1992, 1994 и 1997

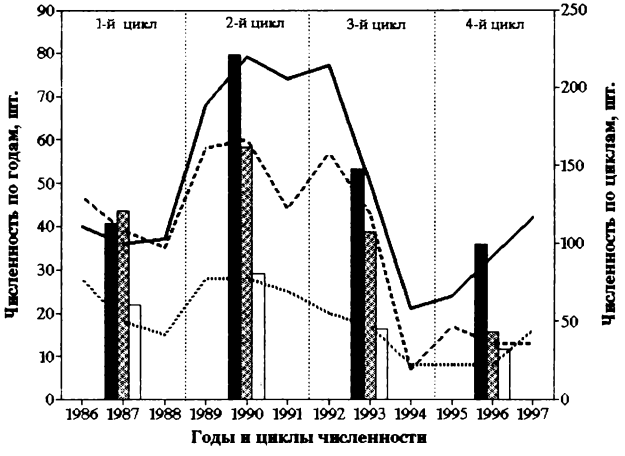


Рис. 3.2. *Динамика численности слепушонки трех цветовых морф по годам и циклам численности.*

По годам: ——— *черная морфа,* - - - *бурая,* · · · · *переходная;*
по циклам численности: ■ *черная морфа,* ▒ *бурая,* □ *переходная*

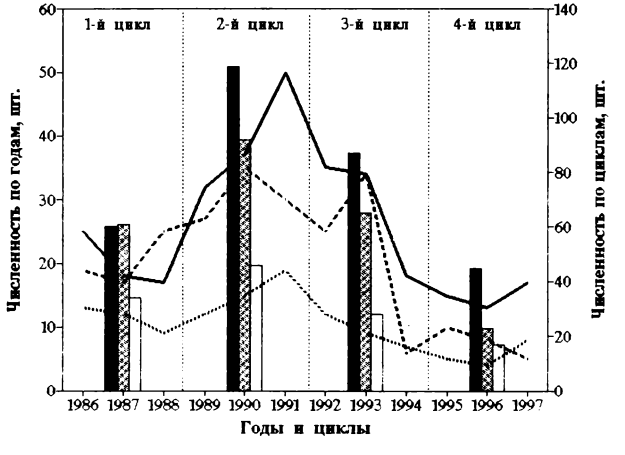


Рис. 3.3. *Динамика численности взрослых особей слепушонки трех цветовых морф по годам и циклам численности.*

По годам: ——— *черная морфа,* - - - *бурая,* · · · · *переходная:*
по циклам численности: ■ *черная морфа,* ▒ *бурая,* □ *переходная*

гг.). В годы подъема и стабилизации численности слепушонки куртамышского поселения (1989–1992 гг.) численности взрослых особей черной и бурой морф находятся в обратной зависимости (рис.3.3). В годы снижения и низкой численности (1993–1996 гг.) динамика их численности имеет в какой-то мере общие черты. Наблюдаемый подъем численности слепушонки в конце четвертого цикла отразился и на соотношении взрослых особей этих морф (рис. 3.3).

По динамике численности (1985–1991 гг.) сеголетки переходной цветовой морфы имеют сходство с сеголетками бурой морфы (один год подъема численности, два года — снижения), в последние годы (1985–1997) — с сеголетками черной морфы. Динамика численности сеголеток черной морфы имеет как общие черты с первыми (снижение численности в 1985, 1991,1994 гг.), так и отличия (подъем численности в течение 1986–1990 гг.) — см. рис. 3.4.

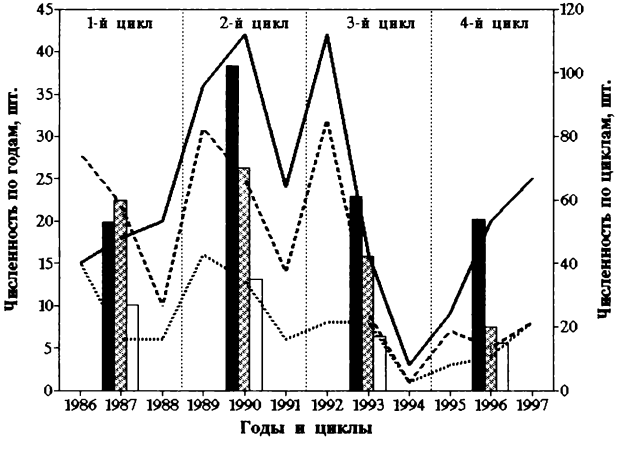


Рис. 3.4. *Динамика численности сеголеток трех цветовых морф слепушонки по годам и циклам численности.*

По годам: ——— черная морфа, - - - бурая, ... переходная;
по циклам численности: ■ черная морфа, ▒ бурая, □ переходная

Рассмотрим элементы популяционной структуры куртамышского поселения слепушонки по циклам численности с учетом цветовых морф. Процент животных каждой морфы (по отношению к ее общему количеству за 12 лет) соответствовал в основном циклам численности, но с некоторыми отклонениями. В первом цикле черная морфа составляла 19.5%, что ниже процентов бурой и переходной морф. В четвертом цикле доля животных бурой морфы была ниже, чем черной и переходной. В третьем цикле процент переходной

морфы ниже, чем черной и бурой. Только второй цикл отличался одинаковыми процентами всех трех морф (табл. 3.10, верхняя часть).

Таблица 3.10. *Соотношение численности трех цветовых морф слепушонки по циклам численности (куртамышское поселение, 1986–1997 гг.)*

Морфа	1-й цикл		2-й цикл		3-й цикл		4-й цикл		Всего	
	n	%	n	%	n	%	n	%	n	%
Черная	113	19.5	221	38.0	148	25.5	99	17.0	581	100.0
Бурая	121	28.0	162	37.4	107	24.7	43	9.9	433	100.0
Переходная	61	27.9	81	37.0	45	20.5	32	14.6	219	100.0
Всего	295	23.9	464	37.6	300	24.3	174	14.1	1233	100.0
Черная	113	38.3	221	47.6	148	49.3	99	56.9	581	47.1
Бурая	121	41.0	162	34.9	107	35.7	43	24.7	433	35.1
Переходная	61	20.7	81	17.5	45	15.0	32	18.4	219	17.8
Всего	295	100.0	464	100.0	300	100.0	174	100.0	1233	100.0

А теперь рассмотрим соотношение цветовых морф в каждом отдельном цикле. В первом цикле бурая морфа составила 41.0%, черная — 38.3; затем, в последующих циклах процент бурой морфы снижается до 24.7%, а черной, соответственно, повышается до 56.9%; доля переходной морфы снижается от первого до третьего цикла (от 20.7 до 15.0%), в четвертом цикле — происходит повышение (18.4%). Следует отметить соотношение цветовых морф во втором цикле, которое является средним показателем соотношения цветовых морф за 12 лет (см. нижнюю часть табл. 3.10).

Численность сеголеток трех цветовых морф полностью соответствует как общему соотношению этих морф, так и их соотношению по циклам численности (табл. 3.11). И в данном случае второй цикл служит показателем общего соотношения цветовых морф. Общее процентное соотношение всех сеголеток по циклам численности пропорционально общему соотношению населения по циклам численности с небольшими отклонениями, которые указывают на повышение или понижение доли сеголеток в том или ином цикле.

Динамика численности самок разных цветовых морф и их соотношение по циклам численности (табл. 3.12) в основном соответствует общему соотношению этих морф (см. табл. 3.10). У черной морфы процент самок снижается в третьем цикле, в четвертом — повышается; у бурой в первых трех циклах держится практически на одном уровне, в четвертом — понижается; у переходной понижается во втором цикле и повышается — в третьем и четвертом (см. табл. 3.12).

Таблица 3.11. *Соотношение численности сеголеток трех цветовых морф по циклам численности*

Морфа	1-й цикл		2-й цикл		3-й цикл		4-й цикл		Всего	
	n	%	n	%	n	%	n	%	n	%
Черная	53	19.6	102	37.8	61	22.6	54	20.0	270	100.0
Бурая	60	31.2	70	36.5	42	21.9	20	10.4	192	100.0
Переходная	27	28.7	35	37.2	17	18.1	15	16.0	94	100.0
Всего	140	25.2	207	37.2	120	21.6	89	16.0	556	100.0
Черная	53	37.8	102	49.3	61	50.8	54	60.7	270	48.6
Бурая	60	42.9	70	33.8	42	35.0	20	22.5	192	34.5
Переходная	27	19.3	35	16.9	17	14.2	15	16.8	94	16.9
Всего	140	100.0	207	100.0	120	100.0	89	100.0	556	100.0

Таблица 3.12. *Соотношение численности всех самок трех цветовых морф по циклам численности и по отношению к самцам*

Морфа	1-й цикл		2-й цикл		3-й цикл		4-й цикл		Всего	
	n	%	n	%	n	%	n	%	n	%
Черная	50	21.3	95	40.4	51	21.7	39	16.6	235	100.0
Бурая	54	27.8	73	37.6	49	25.3	18	9.3	194	100.0
Переходная	23	27.4	26	30.9	20	23.8	15	17.9	84	100.0
Всего	127	24.8	194	37.8	120	23.4	72	14.0	513	100.0
Черная	50	39.4	95	49.0	51	42.5	39	54.2	235	45.8
Бурая	54	42.5	73	37.6	49	40.8	18	25.0	194	37.8
Переходная	23	18.1	26	13.4	20	16.7	15	20.8	84	16.4
Всего	127	100.0	194	100.0	120	100.0	72	100.0	513	100.0
Процент самок по отношению к самцам										
Черная	50	44.2	95	43.0	51	34.5	39	39.4	235	40.4
Бурая	54	44.6	73	45.1	49	45.8	18	41.9	194	44.8
Переходная	23	37.7	26	32.1	20	44.4	15	46.9	84	38.4

Доля самок (по отношению ко всему населению слепушонки куртамышского поселения) составляет в среднем 41.6%, но цветовые морфы различаются общим соотношением самок и самцов (табл. 3.12): самый высокий процент самок у бурой морфы (44.8), самый низкий — у переходной (38.4), у черной — промежуточный (40.4).

Различаются цветовые морфы и количеством (соотношением) самок, участвующих в размножении (табл. 3.13, верхняя часть). Первый цикл (по соотношению между циклами) характеризуется высоким процентом (42.3) уча-

ствующих в размножении самок переходной морфы. Во втором цикле повышается процент самок бурой и черной морф (33.3 и 32.6), но остается на прежнем уровне процент самок переходной морфы. В третьем цикле преобладают самки бурой морфы (33.3), снижается процент самок черной (18.6) и переходной (7.7) морф. В четвертом цикле увеличивается процент самок черной морфы (27.9), снижается — бурой (13.9) и остается на том же низком уровне процент самок переходной морфы, участвовавших в размножении. Прослеживается четкая обратная зависимость между самками черной и бурой морф.

Таблица 3.13. *Соотношение численности самок трех цветовых морф, участвовавших в размножении, по циклам численности*

Морфа	1-й цикл		2-й цикл		3-й цикл		4-й цикл		Всего	
	n	%	n	%	n	%	n	%	n	%
Черная	9	20.9	14	32.6	8	18.6	12	27.9	43	100.0
Бурая	7	19.5	12	33.3	12	33.3	5	13.9	36	100.0
Переходная	11	42.3	11	42.3	2	7.7	2	7.7	26	100.0
Всего	27	25.7	37	35.2	22	22.	19	14.0	105	100.0
Черная	9	33.3	14	37.8	8	36.4	12	63.2	43	40.9
Бурая	7	25.9	12	32.4	12	54.5	5	26.3	36	34.3
Переходная	11	40.7	11	29.7	2	9.1	2	10.5	26	24.8
Всего	27	100.0	37	100.0	22	100.0	19	100.0	105	100.0

По соотношению внутри циклов (табл. 3.13, нижняя часть) наблюдаются те же самые изменения соотношений, что и между циклами. Участие в размножении принимали 40.9% самок черной морфы, 34.3 — бурой и 24.8 — переходной. Если посчитать процент участия в размножении самок этих морф (по отношению ко всем самкам данных морф), то получаются следующие цифры: у черной морфы — 18.3, у бурой — 18.6, у переходной — 31.0.

Различаются циклы численности и количеством приплода (детенышей) от самок разных цветовых морф. Наибольшее количество детенышей самки черной морфы принесли во втором и четвертом циклах, самки бурой морфы — во втором и третьем, самки переходной — первом и втором, что составило львиную долю (88.0%) от общего приплода самок этой морфы за 12 лет (см. табл. 3.14, верхняя часть).

Рассмотрим также вклад самок каждой морфы в прирост населения слепушонки внутри циклов численности (табл. 3.14, нижняя часть). В первом цикле прирост населения осуществлялся почти наполовину (44.3%) за счет приплода от самок переходной морфы, затем в последующих циклах их вклад все уменьшался и в последнем составлял всего лишь 4.5%. Существенный вклад в прирост населения вносили самки черной морфы, особенно это про-

явилось в четвертом цикле (74.2%). Самый большой приплод (45.0%) самки бурой морфы принесли в третьем цикле. Отличаются самки трех цветовых морф и средней величиной приплода: у черных самок 5.52, у бурых — 4.79, у переходных — 5.22.

Таблица 3.14. *Соотношение численности приплода от самок трех цветовых морф по циклам численности*

Морфа	1-й цикл		2-й цикл		3-й цикл		4-й цикл		Всего	
	n	%	n	%	n	%	n	%	n	%
Черная	44	17.2	92	35.9	54	21.1	66	25.8	256	100.0
Бурая	34	20.5	59	35.5	54	22.5	19	11.4	166	100.0
Переходная	62	46.2	56	41.8	12	9.0	4	3.0	134	100.0
Всего	140	25.2	207	37.2	120	21.6	89	16.0	556	100.0
Черная	44	31.4	92	44.4	54	45.8	66	74.2	256	46.0
Бурая	34	24.3	59	28.5	54	45.0	19	21.3	166	29.9
Переходная	62	44.3	56	27.1	12	10.0	4	4.5	134	24.1
Всего	140	100.0	207	100.0	120	100.0	89	100.0	556	100.0

Таким образом, в первом и втором циклах подъем численности до максимума достигался за счет интенсивного размножения самок всех трех цветовых морф, в третьем и четвертом (снижение до минимума) — пополнение и поддержание численности населения на оптимальном уровне в основном за счет приплода самок черной и бурой морф (см. рис.3.5). Общий вклад в прирост населения слепушонки за 12 лет от самок черной морфы составил 46.0%, от бурой — 29.9% и от переходной — 24.1%.

Соотношение эмигрантов трех цветовых морф (табл. 3.15) жестко сбалансировано с общим соотношением животных этих морф. Так, по общему соотношению морф процент черной составляет 47.1, бурой — 35.1, переходной — 17.8; процент эмигрантов этих же морф — соответственно 47.0, 35.8, 17.2. Соотношение же эмигрантов в каждом цикле имеет свои особенности. За весь 12-ти летний период наибольшее количество эмигрантов черной морфы (по отношению ко всем эмигрантам этой морфы) было во втором и третьем циклах, бурой — во втором, переходной — в равной мере в первых трех циклах (см. табл. 3.15, верхняя часть).

По соотношению эмигрантов внутри циклов наблюдается обратно пропорциональная зависимость между эмигрантами черной и бурой морф. Процент черных эмигрантов возрастает с первого по четвертый цикл, а процент бурых — снижается (см. табл. 3.15, нижняя часть). Доля эмигрантов переходной морфы во всех циклах имеет незначительные колебания (от 13.1% до

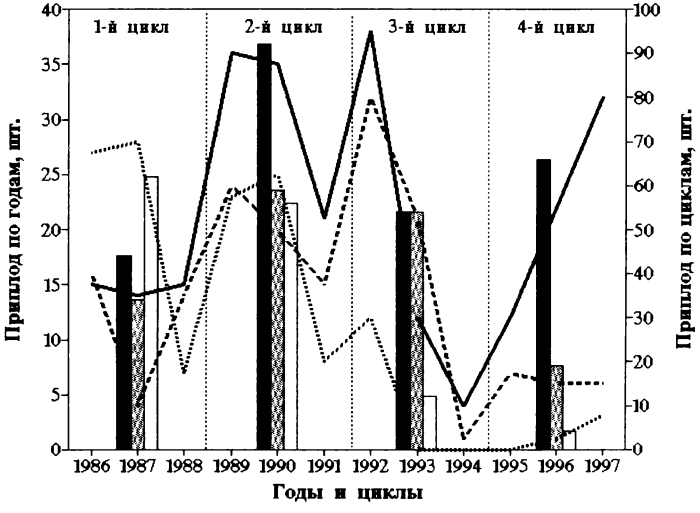


Рис. 3.5. *Соотношение численности приплода от самок трех цветовых морф по годам и циклам численности.*
По годам: ——— от черных самок, - - - бурых, · · · · переходных;
по циклам численности: ■ от черных, ▒ бурых, □ переходных.

20.8%), в то время как у черных и бурых эти колебания довольно значительные (37.5–65.2% и 21.7 — 41.7%).

Таблица 3.15. *Соотношение численности эмигрантов слепушонки трех цветовых морф по циклам численности*

Морфа	1-й цикл		2-й цикл		3-й цикл		4-й цикл		Всего	
	n	%	n	%	n	%	n	%	n	%
Черная	45	19.9	74	32.7	77	34.1	30	13.3	226	100.0
Бурая	50	29.1	63	36.6	49	28.5	10	5.8	172	100.0
Переходная	25	30.1	26	31.3	26	31.3	6	7.2	83	100.0
Всего	120	24.9	163	33.9	152	31.6	46	9.6	481	100.0
Черная	45	37.5	74	45.4	77	50.7	30	65.2	226	47.0
Бурая	50	41.7	63	38.6	49	32.2	10	21.7	172	35.8
Переходная	25	20.8	26	16.0	26	17.1	6	13.1	83	17.2
Всего	120	100.0	163	100.0	152	100.0	46	100.0	481	100.0

Смертность слепушонки старших возрастных групп (без разделения на отдельные группы) трех цветовых морф (табл. 3.16) пропорциональна общему соотношению этих морф (см. табл. 3.10), но соотношение погибших животных этих морф по циклам численности имеет свои особенности. По соотношению между циклами смертность животных трех цветовых морф повышается с первого по третий цикл (особенно в третьем цикле). В четвертом цикле смертность резко снижается (по сравнению с третьим циклом) особенно у животных черной морфы (табл. 3.16, верхняя часть).

Таблица 3.16. *Соотношение численности погибших особей (старших возрастных групп) трех цветовых морф по циклам численности*

Морфа	1-й цикл		2-й цикл		3-й цикл		4-й цикл		Всего	
	n	%	n	%	n	%	n	%	n	%
Черная	10	21.3	11	23.4	23	48.9	3	6.4	47	100.0
Бурая	6	17.6	8	23.5	14	41.2	6	17.6	34	100.0
Переходная	2	11.8	3	17.6	9	52.9	3	17.6	17	100.0
Всего	18	18.4	22	22.5	46	46.9	12	12.2	98	100.0
Черная	10	55.6	11	50.0	23	50.0	3	25.0	47	47.0
Бурая	6	33.3	8	36.4	14	30.4	6	50.0	34	35.8
Переходная	2	11.1	3	13.6	9	19.6	3	25.0	17	17.2
Всего	18	100.0	22	100.0	46	100.0	12	100.0	98	100.0

По соотношению внутри циклов можно отметить тот факт, что в течение трех циклов смертность слепушонок черной морфы превышала процент средней смертности за 12 лет, а в четвертом цикле резко снизилась. Смертность животных бурой морфы была почти на одном уровне в течение трех циклов и значительно возросла в четвертом цикле. Смертность зверьков переходной морфы возрастала постепенно с первого по четвертый цикл. Данные, приведенные в табл. 3.16 свидетельствуют о том, что в четвертом цикле выживает больший процент слепушонок черной и переходной морфы. Все это свидетельствует о том, что в следующем цикле (фазе) будут преобладать животные черной и переходной морф, которые обладают высоким репродуктивным потенциалом (большим числом размножающихся самок с высокой плодовитостью).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Одной из форм естественного отбора в популяциях является стратегия размножения: или короткая продолжительность жизни с ранней половой зрелостью и большим числом потомков, или продолжительная жизнь с поздней половой зрелостью и небольшим числом потомков, что в первом случае называют r-стратегией и, соответственно, r-отбором, а во втором — K-стратегией и K-отбором (Pianka, 1970). K-отбор действует в условиях, когда ресурсы резко ограничены и соответственно резко ограничены возможности роста популяции. Популяции обыкновенной слепушонки, несомненно, подвергаются K-отбору.

Приспособительная особенность популяции заключается в специальных механизмах поддержания низкой численности (Klamp, 1966). Существование относительно изолированных семей слепушонки на ограниченной территории (семейном участке) с ограниченным запасом кормов требует сдерживания неконтролируемой рождаемости. Для этого у слепушонки выработаны соответствующие механизмы: 1) поздняя половозрелость (сеголетки не принимают участия в размножении), 2) участие в размножении в каждой семье только одной самки, 3) относительно небольшое количество потомков (за один сезон), 4) ежегодные упорядоченные миграции (расселения) избыточной (до четверти населения) части популяции.

В то же время в популяциях слепушонки необходимо поддерживать динамическую устойчивость численности. Это осуществляется с помощью: 1) долговременного существования семей (с естественной сменой поколений) в пространстве и времени, 2) более продолжительной жизни (по сравнению с другими мелкими наземными грызунами такого же размера), способствующей стабильности возрастной структуры и соотношения полов, 3) контролируемой плодовитости самок (по возрастным группам и генерациям), 4) предотвращения яловости самок-маток преобладанием в популяции самцов.

На первый взгляд механизмы регуляции численности слепушонки кажутся довольно простыми: при низкой плотности популяции возрастает число молодых семей, а соответственно и число самок «маток», увеличивается рождаемость, в то же время снижается смертность и эмиграция животных; при высокой плотности — число семей и рождаемость снижается, а смертность и эмиграция возрастают. Но это только схема регуляции численности. Сам процесс представляет собой сложную систему с различными каналами прямой и обратной связи. Стратегия размножения (роста популяции или его снижения) определяется соотношением различных возрастных групп.

Общеизвестно, что в быстро растущих популяциях значительную часть населения составляют молодые особи, в стабильных — распределение возрастных групп более равномерно, а в популяциях с уменьшающейся численностью — больше старых особей. Комбинации генерационно-возрастных групп

на разных фазах (циклах) численности в популяциях слепушонки создает различный уровень плодовитости самок. Остается неясной изменчивость плодовитости самок различных генерационно-возрастных групп, которая может зависеть как от возраста самок, так и от рождения их на определенной фазе численности (плотности).

Все мигранты (не исключая эмигрантов) 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. Возможно, это является также одним из приспособительных механизмов, сдерживающих рост популяции. Иммигранты, интермигранты и трансмигранты, при всей их немногочисленности, играют очень важную роль в постоянном обновлении репродуктивной части населения слепушонки и поддержании популяционного гомеостаза. Расселение у слепушонки является одним из главных факторов регуляции численности (цикличности).

Различная продолжительность жизни слепушонки (самцов и самок) на разных фазах и циклах численности, вероятно, является одной из причин колебания численности популяции или ее следствием.

Рассмотренные циклы численности обыкновенной слепушонки представляют собой как бы трехлетние фазы девяти или большого двенадцатилетнего цикла численности. Каждая такая трехлетняя фаза (цикл) имеет черты сходные с определенными годовыми фазами (по возрастной структуре, плодовитости, скорости роста животных, продолжительности жизни, миграциям и т.д.), но в суммарном виде эти фазы (циклы), возможно, выявят действительно циклические колебания численности слепушонки.

Подземный образ жизни слепушонки, казалось, должен был бы приводить к инбридингу, но в процессе эволюции, для предохранения от вырождения, у нее выработались определенные защитные механизмы. Во-первых, у слепушонки практически исключается близкородственное скрещивание: самка, участвующая в размножении (в сформированной семье), приходит в эту семью из соседних семей или поселений; в случае, когда «матка» происходит из этой же семьи, со стороны приходят самцы; молодые семьи начинаются с разнородной пары. Во-вторых, при относительно высокой продолжительности жизни слепушонки в поселении (популяции) существует несколько разновозрастных групп, что приводит к «возрастному кроссу» и в значительной мере повышает гетерогенность поселения (популяции) слепушонки. В значительной мере всему этому способствует большое количество мигрантов разных генераций и возрастных групп (в этом, по-видимому, заключается и еще одно назначение мигрантов).

Динамика качества (структуры) популяции столь же характерное ее свойство, как и динамика численности. В результате многолетних экологических исследований выявлены колебания численности (годовые фазы и трехлетние циклы численности) слепушонки, их взаимосвязь с количеством семей и

членов семьи, с продолжительностью жизни, возрастным и половым составом, плодовитостью, смертностью, характером миграций. В ходе эволюции и естественного отбора слепушонка достигла довольно совершенного состояния саморегуляции. Анализ популяционной структуры слепушонки показал четкую сбалансированность и взаимосвязь элементов этой структуры.

Подземные грызуны представлены видами от строго одиночных и семейных форм до форм с высокой степенью социальности. Среди форм с разной выраженностью социальной иерархии слепушонку можно отнести к виду с семейной организацией поселений. Несмотря на, то, что слепушонка имеет узкую специализацию к подземному образу жизни, она может широко расселяться и осваивать самые разные биотопы благодаря особенностям своей социальной организации. Это, вопреки традиционным представлениям, позволяет ее отнести к категории широкораспространенных и экологически пластичных видов.

Еще одним показателем приспособленности и пластичности слепушонки служит ее популяционный полиморфизм. Каждая цветовая морфа слепушонки имеет свои краниологические и морфофизиологические особенности, свою динамику численности, популяционной структуры и плодовитости, которые обеспечивают широкий спектр адаптивных возможностей локальных популяций. Различные свойства зверьков разных морф позволили виду заселить различные в ландшафтно-климатическом отношении зоны Зауралья и Западной Сибири. На севере Челябинской и Курганской областей преобладают популяции, представленные черной морфой, а на севере Северо-Казахстанской и Омской областей до зоны южной тайги встречаются зверьки с бурой и сероватой окраской.

Мной в книге приведены аргументы, позволяющие с большой вероятностью считать реальным впадение слепушонки в спячку зимой. Можно предположить также, что процесс освоения видом северной части его ареала мог осуществиться благодаря возможности слепушонки впадать в зимнюю спячку.

Таким образом, приведенные нами результаты многолетних исследований популяционной экологии обыкновенной слепушонки, позволяют существенно дополнить представления об экологии вида на Южном Урале и в Зауралье. В итоге проведенной работы автор полагает, что, благодаря уникальному сочетанию таких свойств как низкая подвижность, полиморфизм окраски, относительная изолированность семей, большая продолжительность жизни, возможность проведения многолетнего слежения за особями и семьями, данный вид можно рекомендовать в качестве удобного модельного объекта при проведении различных популяционных экологических, этологических, физиологических, морфологических и генетических исследований. Если специалисты, которые интересуются экологией вида, а также планируют изучать слепушонку в данном регионе или в других частях ареала, найдут для себя полезные материалы в данной книге, то автор будет считать свою задачу выполненной.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Айрапетьянц А.Э. Сони. Л.: Изд-во Ленингр. ун-та, 1983. 192 с. (Сер.: Жизнь наших птиц и зверей; вып.5).

Алтухов Ю.П. Генетические процессы в популяциях. М.: Наука, 1983. 279 с.

Аргиропуло А.И. Определитель грызунов Уральской области и соседних районов. М.; Л.: Сельхозгиз, 1931. 86 с.

Афанасьев Ю.Г. Грызуны — вредители сельского хозяйства подгорной культурной зоны Алма-Атинской области // Тр. Ин-та зоол. КазССР. 1959. Т. 10. С. 133–185.

Афанасьев А.В., Бажанов В.С., Корелов М.Н., Слудский А.А. Страутман Е.И. Звери Казахстана. Алма-Ата: Изд-во АН КазССР, 1953. 536 с.

Банников А.Г. Млекопитающие Монгольской Народной Республики. М.: Изд-во АН СССР, 1954. 669 с. Тр. Монгол. комис.; вып. 53.

Башенина Н.В. Пути адаптаций мышевидных грызунов. М.: Наука, 1977. 355 с.

Беляев А.М. Вредные грызуны в Казахстане и меры борьба с ними. Алма-Ата: Казгосиздат, 1957. 71 с.

Бигон М., Харпер Дж., Таунсенд К. Экология. Особи, популяции и сообщества: В 2-х т. М.: Мир, 1989. Т. 2. 477 с.

Бихнер Е.А. Научные результаты путешествий Н.М.Пржевальского по Центральной Азии. Отд. зоол. СПб.: Изд-во Акад. Наук, 1888–1889. Т. 1. Млекопитающие. Вып. 1–2. 88 с.

Бобринский Н.А., Кузнецов Б.А., Кузякин А.П. Определитель млекопитающих СССР. М.: Сов. наука, 1965. 362 с.

Большаков В.Н. Пути приспособления мелких млекопитающих к горным условиям. М.: Наука, 1972. 200 с.

Большаков В.Н., Мазина Н.К., Евдокимов Н.Г. Особенности интерьерных показателей и энергетики тканевого окислительного обмена у черной и бурой морф слепушонки обыкновенной // Докл. АН СССР. 1982. Т. 263, № 1. С. 244–246.

Большаков В.Н., Евдокимов Н.Г., Мошкин М.П., Позмогова В.П. Окрасочный полиморфизм и его связь со стресс-реактивностью у обыкновенной слепушонки (Ellobius talpinus Pallas)// Доклады АН СССР. 1989. Т. 308, № 2. С. 500–502.

Васильев А.Г., Евдокимов Н.Г., Позмогова В.П. Популяционная структура обыкновенной слепушонки: многомерный морфометрический и фене-

тический аспекты сравнения поселений вида в Южном Зауралье // Морфологическая и хромосомная изменчивость мелких млекопитающих. Екатеринбург, 1992. С. 37–51.

Виноградов Б.С. Заметка о распространении некоторых грызунов в Забайкалье и других районах Южной Сибири // Докл. АН СССР. Сер. А, 1926. С. 91–94.

Виноградов Б.С. Грызуны. Л.: Изд-во АН СССР, 1933. 87 с.

Виноградов Б.С., Громов И.М. Грызуны фауны СССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1952. 298 с.

Гальков В.П. Грызуны на Урале и борьба с ними. Свердловск, 1932. 137 с.

Гершензон С.М. Сезонные изменения частоты встречаемости черных хомяков // Докл. АН СССР. 1945. Т. 18. № 19. С. 709–712.

Голов Б.А. Ловушка-живоловка на слепушонку // Бюл.МОИП. Отд.биол. 1954. Т.59, вып. 5. С. 95–96.

Давыдов Г.С. Грызуны Северного Таджикистана. Душанбе: Изд-во АН ТаджССР, 1964. 272 с.

Данини К.С., Ольшванг Н.А. Материалы по экологии и биологии грызунов Троицкого района б. Уральской области //Изв. Перм. биол. НИИ, 1936. Т. 10, вып. 3. С. 115–124.

Дубровский Ю.А. Слепушонка Иссык-Кульской котловины и влияние ее деятельности на растительность и почвы. — Фауна и экология грызунов. М., 1965. Вып. 7. С. 121–144.

Дукельская Н.М. Материалы к познанию фауны млекопитающих Средней Азии // Вып. Ср.-Азиат. гос. ун-та. 1926. № 15.

Евдокимов Н.Г. Методика определения возраста обыкновенной слепушонки Ellobius talpinus (Rodentia, Cricetidae) // Зоол. журн. 1997а. Т. 76, № 9. С. 1094–1101.

Евдокимов Н.Г. Динамика популяционной структуры обыкновенной слепушонки (Ellobius talpinus Pall.) // Экология. 1997б. № 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. Сравнительная характеристика трех популяций обыкновенной слепушонки (Южный Урал, Зауралье, Сев.Казахстан) // Популяционная экология и морфология млекопитающих. Свердловск, 1984. С. 103–112.

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.

Евдокимов Н.Г., Позмогова В.П. Структура популяции обыкновенной слепушонки // Экология. 1993. № 5. С. 53–60.

Евдокимов Н.Г., Позмогова В.П. Методика посемейного отлова и учета численности обыкновенной слепушонки (Ellobius talpinus) // Экология. 1998. № 5. С. 396–399.

Зарудный Н.А. Заметки по фауне млекопитающих Оренбургского края // Материалы к познанию флоры и фауны Российской империи. СПб, 1897. Вып. 3. С. 1–12.

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

Калабухов Н.И. Спячка животных. М.: Наука, 1985. 264 с.

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

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

Кошкина Т.В. Метод определения возраста рыжих полевок и опыт его применения // Зоол. журн. 1955. Т. 34, вып. 3. С. 631–639.

Кузнецов Б.А. Млекопитающие степной полосы Южного Урала // Бюлл. МОИП. Нов. сер., отд. биол. 1928. Т. 37, вып. 3–4. С. 250–311.

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.

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. ... д-ра биол. наук. Екатеринбург, 1997. 46 с.

Лэк Д. Численность животных и ее регуляция в природе. М.: Изд-во иностр. лит., 1957. 404 с.

Марвин М.Я. Определитель грызунов Урала. Свердловск: УрГУ, 1968. 96 с.

Марвин М.Я. Фауна наземных позвоночных Урала. Свердловск: УрГУ, 1969. Вып. 1. Млекопитающие. 156 с.

Межжерин В.А. Особенности сезонной и географической изменчивости землероек-бурозубок (P. Sorex) и их значение в эволюции данной группы / / Внутривидовая изменчивость наземных позвоночных животных и микроэволюция. Свердловск, 1965. С. 279–285.

Мекленбурцев Р.Н. К биологии и сельскохозяйственному значению слепушонки в окрестностях Ташкента // Бюл. Среднеазиат. ун-та. 1937. Вып. 22, № 32. С. 269–283.

Минин Н.В. Эколого-географический очерк грызунов Средней Азии: Дис. ... канд. биол. наук. Л., 1938. 184 с.

Млекопитающие Казахстана. Алма-Ата: Изд-во Наука КазССР, 1978. Т. 1, ч. 3. 492 с.

Мошкин М.П. Роль стресса в поддержании популяционного гомеостаза млекопитающих: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Свердловск, 1989. 32 с.

Мошкин М.П., Евдокимов Н.Г., Позмогова В.П. Стресс-реактивность окрасочных фенотипов обыкновенной слепушонки // Экология популяций: Тез. докл. Всесоюз. совещ. (4–6 окт. 1988 г., Новосибирск). М., 1988. Ч. 1. С. 130–132.

Мошкин М.П., Евдокимов Н.Г., Мирошниченко В.Н., Позмогова В.П. Изменчивость кортикостероидной функции в популяциях обыкновенной слепушонки (Ellobius talpinus) // Успехи современной биологии. 1991. Т. 111, вып. 1. С. 95–100.

Наумов Н.П. Очерки сравнительной экологии мышевидных грызунов. М.: Изд-во АН СССР, 1948. 203 с.

Новиков Г.А. Полевые исследования экологии позвоночных животных. М.: Сов. наука, 1949. 502 с.

Новиков Г.А. Полевые исследования по экологии наземных позвоночных. М.: Сов. наука, 1953. 502 с.

Оболенский С.И. Заметки по биологии слепушонки (Ellobius talpinus Pall.) и способы борьбы с нею // Бюлл. МОИП. Отд. биол. 1945. Т. 50, вып 5–6. С. 65–70.

Огнев С.И. Млекопитающие Таврической губернии, преимущественно крымского полуострова. 4.1. Грызуны // Записки Общества естествоиспытателей. Симферополь, 1916. Вып. 5. С. 51–111.

Огнев С.И. Звери СССР и прилежащих стран. М.; Л.: АН СССР, 1950. Т. 7 (Грызуны). 706 с.

Орлов Г.И. Биологические особенности и возможный путь происхождения грызунов, ведущих подземный образ жизни // Зоол. журн., 1978. Т. 57, вып. 11. С. 1706–1714.

Павлинин В.Н., Шварц С.С. К вопросу о границах распространения некоторых видов грызунов на Урале // Грызуны Урала. Свердловск, 1957. С. 15–18.

Палваниязов М. Вредная деятельность некоторых видов грызунов Устюрта // Экология важнейших млекопитающих и птиц Каракалпакии. Ташкент, 1972. С. 66–80.

Паллас П.С. Путешествие по разным местам Российского государства. СПб.: Изд-во АН, 1786. Ч. 2, кн. 2. 571 с.

Паллас П.С. Путешествие по разным провинциям Российского государства. СПб.: Изд-во АН, 1788. Ч. 3, кн. 1–2.

Петровский Д.В. Изменчивость терморегуляторных реакций грызунов разной экологической специализации. На примере обыкновенной слепушонки (Ellobius talpinus Pall.) и водяной полевки (Arvicola terrestris L.). Автореф. канд. дисс. Новосибирск, 1998. 19 с.

Положенцев П.А., Никифорук К.С. Животный мир Башкирии. Уфа: Баш. гос. изд-во, 1949. 362 с.

Попов В.А. Млекопитающие Волжско-Камского края. Насекомоядные, рукокрылые, грызуны. Казань: Каз. фил. АН СССР, 1960. 468 с.

Постников Г.Б. Способы ловли обыкновенной слепушонки Ellobius talpinus Pall. // Грызуны и борьба с ними. Саратов, 1955. — вып. 4. — С. 281–283.

Раков Н.В. Слепушонка (Ellobius talpinus Pall.) в южном и юго-восточном Казахстане и борьба с ней: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Алма-Ата, 1952. 11 с.

Раков Н.В. Материалы по экологии слепушонки в юго-восточном Казахстане и способы борьбы с ней // Тр. республ. станц. защиты растений Казах. фил. ВАСХНИЛ. 1954. Т. 2. С. 103–130.

Раков Н.В. Новое орудие отлова слепушонки // Зоол. журн. 1959. Т. 38. Вып. 5. С. 783–785.

Ралль Ю.М. Фаунистические исследования в Волжско-Уральских песках // Докл. АН СССР. 1935. Т. 3, вып. 7. С. 329–332.

Сабанеев Л.П. Позвоночные Среднего Урала и географическое распространение их в Пермской и Оренбургской губерниях. М.: Моск. Импер. об-во испытателей природы, 1874. 204 с.

Серебренников М.К. Материалы по систематике и экологии грызунов Самарской губернии // Ежегодн. Зоол. музея АН СССР. 1927. Т. 27, вып. 4. С. 338–346.

Серебренников М.К. Материалы по систематике и экологии грызунов (Mammalia, Rodentia) Южного Зауралья // Ежегодн. Зоол. музея АН СССР. 1929. т. 30, вып. 2. С. 251–284.

Сильверстов В.Б., Гершкович Н.Л. Новый способ отлова живых слепушонок для полных сборов эктопаразитов // Зоол. журн. 1962. Т. 41, вып. 11. С. 1751–1752.

Сластенина Е.С. Вопросы экологии и хозяйственного значения слепушонки в долине р. Чу // Вопросы экологии животных. Новосибирск, 1959. Вып. 5. С. 117–120.

Сластенина Е.С. Экология и вредная деятельность слепушонки обыкновенной на полях и пастбищах Киргизии: Автореф. дисс. ... канд. биол. наук. Фрунзе. 1963. 19 с.

Слоним А.Д. Экологическая физиология животных. М.: Высш. шк., 1971. 448 с.

Смирин Ю.М. Особенности терморегуляции мышевидных грызунов, обитающих в различных типах леса Подмосковья // Первое Всесоюз. Совещ. по млекопитающим. М., 1961. Ч. 2. С. 87–88.

Смирнов В.П. Новая методика добычи слепушонки Ellobius talpinus Pal. // Сб. научн. работ приволж. противоэпид. станции. 1953. Вып. 1. С. 152–153.

Справочник по климату СССР. Л.: Гидрометеоиздат, 1965. Вып. 9, ч. 2. 362 с.

Снегиревская Е.М. Грызуны Башкирского заповедника // Тр. Башк. гос. зап-ка, 1947. Вып. 1. С. 3–28.

Соколов В.Е. Систематика млекопитающих. М.: Высшая школа, 1977. 494 с.

Стариков В.П. Биология грызунов на границе их ареалов в Южном Зауралье: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Екатеринбург, 1997. 48 с.

Темботов А.К. География млекопитающих Северного Кавказа. Нальчик: Эльбрус, 1972. 245 с.

Тимофеев-Ресовский Н.В. О полиморфизме // Вопросы внутривидовой изменчивости наземных позвоночных животных и микроэволюция: Тез. докл. Свердловск, 1964. С. 134–135.

Тимофеев-Ресовский Н.В., Свирежев Ю.М. Об адаптационном полиморфизме в популяциях Adalia bipunctata // Проблемы кибернетики. М., 1966. Вып. 16. С. 137–146.

Тупикова Н.В., Сидорова Г.А., Коновалова З.А. Определитель возраста лесных полевок // Фауна и экология грызунов. М., 1970. Вып.9. С. 160–167.

Угаров А.А. К систематике рода Ellobius Fisher в Узбекистане // Тр. САГУ. Сер. 8. Зоология. 1928. Вып. 14.

Угрюмый В.С. Биология бурого землероя (слепушонки — Ellobius talpinus Pallas) и его роль в изменении почвы // Вопросы экологии и биоценологии. Л., 1934. № 1. С. 115–137.

Формозов А.Н. Млекопитающие Северной Монголии, по сборам экспедиции 1926 г. // Материалы комиссии по исследованию Монгольской и Танну-Тувинской народных республик и Бурят-Монгольской АССР. Л., 1929. Вып. 3. С. 1–144.

Формозов А.Н. Биологические формы животных в аридных и полуаридных областях Средней и Центральной Азии // Вопросы географии: (Сб. ст. 18 Междунар. геогр. конгр.). М.; Л. 1956. С. 238–248.

Формозов А.Н. 1976. Звери, птицы и их взаимосвязи со средой обитания. М.: Наука, 1976. 310 с.

Хляп Л.А., Карулин Б.Е., Альбов С.А., Никитина Н.А. Слепыши и слепушонка // Вопросы териологии: Итоги мечения млекопитающих. М., 1980. С. 154–156.

Черногаев Е.А. Опыт абсолютного учета обыкновенной слепушонки // Экология некоторых видов млекопитающих и птиц равнин и гор Узбекистана. Ташкент, 1981. С. 53–57.

Шварц С.С. О возрастной структуре популяций млекопитающих // Тр. Урал. отд. МОИП. Свердловск, 1959. Вып. 2. С. 3–22.

Шварц С.С. Внутривидовая изменчивость млекопитающих и методы ее изучения // Зоол. журн. 1963. Т. 42, вып. 3. С. 417–433.

Шварц С.С. Возрастная структура популяций животных и проблемы эволюции // Зоол. журн. 1965. Т. 46, вып. 10. С. 1456–1469.

Шварц С.С. Популяционная структура вида // Зоол. журн. 1967. Т. 46, вып. 10. С. 1456–1469.

Шварц С.С. Экологические закономерности эволюции. М.: Наука, 1980. 278 с.

Шварц С.С., Павлинин В.Н., Данилов Н.Н. Животный мир Урала. Свердловск: Облгиз, 1951. 174 с.

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

Шнитников В.Н. Млекопитающие Семиречья. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1936. 323 с.

Шубин И.Г. Об экологии слепушонки в Центральном Казахстане // Зоол. журн. 1961. Т. 40, вып. 10. С. 1543–1551.

Эверсманн Э.А. Естественная история Оренбургского края. Казань, 1850. Ч. Естественная история млекопитающих животных Оренбургского края, их образ жизни, способы ловли и отношение к промышленности. 294 с.

Chitty D. Population processes in the vole and their relevance to general theory // Canad. J. of Zoology. 1960. Vol.38. P. 99–113.

Dehnel A. Studies on the genus *Sorex* L. // Ann. Univ. M. CurieSklod. Sect. C. 1949. V.4. № 2. P.17–102.

Fisher R.A. The genetical theory of natural selection. Oxford: Clarendon press, 1930. 272 p.

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

Klamp H. The dynamics of field population of the pine looper *Bupalus piniarius* // Adv. Ecol. Res. Lond., N.-Y., 1966. Vol. 3.

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

Krebs C.J., Keller B.L., Tamarin R.H. Microtus population biology: demographic changes in fluctuating populations of *M. ochrogaster* and *M. pennsylvanicus* in southern Indiana // Ecology. 1969. Vol. 50. P. 587–607.

Krebs C.J., Gaines M.S., Keller B.L., Myers J.H., Tamarin R.H. Population cycles in small rodents // Sci. 1973. Vol. 179. P. 35–41.

Lack D. Natural selection and family size in the starling // Evolution. 1948. Vol. 2. P. 95–110.

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 Sci. 1985. Suppl. 1. P. 369–385.

Lyman C.P., O,Brien R., Greene G.C., Papafrangos E.D. Hibernation and longevity in the turkish hamsters *(Mesocricetus brandti)* // Science. 1981. Vol. 212. P. 668–670.

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

Pearson T. The Tasmanian Brush opossum, its distribution and colour varieties // Pap. Proc. Soc. Tasmania. 1938. V. 21.

Pianka E.R. On r- and K-selection // American Naturalist. 1970. Vol. 104. P. 592–597.

Tamarin R.H. Dispersal in island and mainland voles // Ecology, 1977. Vol. 58. P. 1044–1054.

Walker E.P., Warnick F., Lange K.I., Vible H.E., Hamlet S.E., Davis M.A., Wright P.F. Mammals of the World. Baltimore: John Hopkins Press, 1964. Vol. 2. P. 647–1500.

ПРИЛОЖЕНИЕ

Сводные таблицы, содержащие информацию о краниометрических и морфофизиологических характеристиках, динамике численности и популяционной структуре в изученных группировках обыкновенной слепушонки. Все данные, приведенные в таблицах 1–26, получены по выборкам, собранным в конце лета (август-сентябрь).

Таблица 1. *Кувандыкская популяция, 1974 г. (№ 1)*

Показатели	Взрослые самцы	Взрослые самки	Самцы сеголетки	Самки сеголетки
Общая длина черепа	26.49±0.30	27.10±0.14	26.25±0.25	26.24±0.15
Индекс длины черепа	0.238±0.002	0.230±0.005	0.241±0.002	0.236±0.003
Скуловая ширина	20.76±0.20	21.06±0.09	20.30±0.15	20.48±0.10
Верхний ряд зубов	6.42±0.11	6.49±0.08	6.25±0.06	6.37±0.07
Межглазн. ширина	5.30±0.05	5.24±0.08	5.320.05	5.22±0.04
Высота черепа	9.82±0.10	9.91±0.10	9.72±0.14	9.61±0.09
Ширина черепа	14.12±0.22	14.34±0.11	13.91±0.14	13.94±0.10
Вес тела	44.32±2.62	50.29±2.47	42.64±1.91	42.73±1.0
Длина тела	11.50±2.25	117.9±2.81	108.8±1.29	111.4±1.12
Вес сердца	0.243±0.014	0.264±0.024	0.226±0.015	0.217±0.010
Вес почки	0.214±0.014	0.270±0.015	0.202±0.006	0.206±0.018
Вес печени	2.622±0.333	3.519±0.204	2.878±0.341	2.788±0.213
Вес семенника	-		-	
n	6	6	9	8

Таблица 2. *Кувандыкская популяция, 1975 г. (№ 1)*

Показатели	Взрослые самцы	Взрослые самки	Самцы сеголетки	Самки сеголетки
Общая длина черепа	Нет данных	Нет данных	24.97±0.28	24.73±0.16
Индекс длины черепа			0.240±0.002	0.254±0.003
Скуловая ширина			19.24±0.26	19.21±0.16
Верхний ряд зубов			6.59±0.05	6.45±0.06
Межглазн. ширина			5.31±0.05	5.39±0.05
Высота черепа			9.31±0.04	9.56±0.06
Ширина черепа			13.39±0.17	13.47±0.07
Вес тела			37.16±1.44	35.97±1.18
Длина тела			104.0±2.53	97.2±2.12
Вес сердца			0.178±0.006	0.176±0.012
Вес почки			0.173±0.017	0.146±0.005
Вес печени			2.198±0.118	2.142±0.102
Вес семенника			0.007±0.001	-
n			7	5

Таблица 3. *Кувандыкская популяция, 1976 г. (№ 1)*

Показатели	Взрослые самцы	Взрослые самки	Самцы сеголетки	Самки сеголетки
Общая длина черепа	26.30+0.20	26.83+0.27	26.01+0.18	26.34+0.22
Индекс длины черепа	0.222+0.003	0.221+0.002	0.222+0.001	0.227+0.002
Скуловая ширина	20.98 + 0.14	21.02+0.24	20.13+0.24	20.12+0.29
Верхний ряд зубов	6.71+0.07	6.71+0.10	6.72+0.06	6.73+0.03
Межглазн. ширина	5,25+0.11	5.38+0.10	5.42+0.04	5.44+0.05
Высота черепа	9.66+0.06	9.87+0.08	9.53+0.07	9.60+0.10
Ширина черепа	14.19+0.16	13.95+0.18	13.85+0.16	14.02+0.17
Вес тела	50.11+1.38	54.02+1.87	47.14+1.30	46.62+1.73
Длина тела	118.5+1.24	121.7+1.13	117.0+0.89	116.0+1.12
Вес сердца	0.268+0.010	0.248+0.012	0.225+0.010	0.226+0.013
Вес почки	0.241+0.008	0.294+0.018	0.207+0.008	0.214+0.008
Вес печени	3.324+0.227	3.597+0.176	3.111+0.208	3.141+0.218
Вес семенника	0.022+0.002	-	0.016+0.001	-
n	8	6	12	9

Таблица 4. *Пластовская популяция, 1976 г. (№ 4)*

Показатели	Взрослые самцы	Взрослые самки	Самцы сеголетки	Самки сеголетки
Общая длина черепа	26.67±0.17	26.74±0.18	25.90±0.16	25.44±0.16
Индекс длины черепа	0.234±0.001	0.234±0.002	0.236±0.002	0.239±0.003
Скуловая ширина	20.44±0.07	20.58±0.13	19.72±0.20	19.35±0.34
Верхний ряд зубов	6.55±0.05	6.55±0.07	6.62±0.05	6.58±0.06
Межглазн. ширина	5.21±0.03	5.28±0.04	5.41±0.04	5.45±0.07
Высота черепа	9.39±0.06	9.35±0.04	9.44±0.07	9.52±0.04
Ширина черепа	13.68±0.08	13.82±0.09	13.40±0.12	13.48±0.22
Вес тела	44.39±0.54	45.69±0.82	40.96±0.83	40.38±1.42
Длина тела	113.80±0.66	114.30±1.62	108.0 ±1.35	107.0 ±1.47
Вес сердца	0.213±0.004	0.220±0.011	0.191±0.006	0.166±0.004
Вес почки	0.213±0.005	0.231±0.009	0.195±0.004	0.195±0.006
Вес печени	3.096±0.108	2.916±0.078	2.707±0.143	2.535±0.095
Вес семенника	0.021±0.001	-	0.016±0.002	-
n	20	11	9	6

Таблица 5. *Наурзумская популяция, 1980 г. (№ 6)*

Показатели	Взрослые самцы	Взрослые самки	Самцы сеголетки	Самки сеголетки
Общая длина черепа	26.13±0.24	26.81±0.21	25.32±0.26	25.67±0.38
Индекс длины черепа	0.232±0.002	0.236±0.003	0.239±0.003	0.239±0.004
Скуловая ширина	19.89±0.18	20.51±0.18	18.97±0.19	19.05±0.35
Верхний ряд зубов	6.68±0.06	6.62±0.10	6.66±0.06	6.59±0.06
Межглазн. ширина	5.39±0.05	5.33±0.05	5.39±0.07	5.36±0.07
Высота черепа	9.36±0.06	9.59±0.17	9.11±0.04	9.13±0.10
Ширина черепа	13.61±0.16	14.01±0.17	13.25±0.15	13.33±0.22
Вес тела	44.25±0.84	46.85±0.81	34.97±1.28	36.63±2.06
Длина тела	112.50±0.64	113.70±1.23	106.10±1.12	107.30±2.42
Вес сердца	0.231±0.006	0.246±0.005	0.170±0.006	0.172±0.010
Вес почки	0.210±0.006	0.234±0.008	0.163±0.005	0.176±0.011
Вес печени	3.012±0.102	3.359±0.179	2.365±0.092	2.370±0.174
Вес семенника	0.017±0.001	-	0.011±0.002	-
n	32	18	15	6

Таблица 6. *Баймакская популяция, 1980 г. (№ 7)*

Показатели	Взрослые самцы	Взрослые самки	Самцы сеголетки	Самки сеголетки
Общая длина черепа	27.33±0.08	27.36±0.13	26.70±0.17	26.65±0.18
Индекс длины черепа	0.239±0.001	0.236±0.001	0.244±0.002	0.243±0.003
Скуловая ширина	20.81±0.07	21.14±0.13	20.13±0.19	20.06±0.21
Верхний ряд зубов	6.79±0.03	6 86±0.07	6.96±0.04	6.90±0.06
Межглазн. ширина	5.35±0.02	5.30±0.11	5.55±0.04	5.49±0.08
Высота черепа	9.60±0.05	9.65±0.08	9.61±0.04	9.49±0.04
Ширина черепа	14.38±0.05	14.34±0.09	14.27±0.07	14.06±0.12
Вес тела	47.91±0.42	53.17±1.11	43.58±1.19	43.53±1.55
Длина тела	113.70±0.53	115.90±0.66	109.50±1.20	109.60±1.33
Вес сердца	0.267±0.004	0.297±0.008	0.213±0.005	0.213±0.008
Вес почки	0.216±0.004	0.256±0.006	0.206±0.004	0.220±0.009
Вес печени	2.775±0.053	3.202±0.083	2.425±0.073	2.275±0.095
Вес семенника	0.030±0.001	-	0.020±0.001	-
n	34	20	20	13

Таблица 7. *Шадринская популяция, 1982 г. (№ 11)*

Показатели	Взрослые самцы	Взрослые самки	Самцы сеголетки	Самки сеголетки
Общая длина черепа	27.08±0.12	27.50±0.13	26.47±0.20	26.61±0.18
Индекс длины черепа	0.242±0.002	0.241±0.002	0.242±0.002	0.243±0.002
Скуловая ширина	21.11±0.12	21.52±0.15	20.51±0.19	20.57±0.16
Верхний ряд зубов	6.77±0.12	6.85±0.12	6.77±0.04	6.65±0.04
Межглазн. ширина	5.18±0.02	5.24±0.07	5.32±0.05	5.48±0.03
Высота черепа	10.15±0.08	10.05±0.13	9.83±0.10	9.95±0.09
Ширина черепа	14.29±0.11	14.56±0.16	14.03±0.08	14.25±0.13
Вес тела	47.27±0.88	51.30±2.15	43.51±1.10	45.50±0.97
Длина тела	111.29±0.28	114.20±2.12	109.25±0.98	109.33±0.96
Вес сердца	0.257±0.008	0.260±0.004	0.228±0.006	0.235±0.005
Вес почки	0.190±0.002	0.226±0.013	0.190±0.003	0.210±0.003
Вес печени	2.967±0.094	3.162±0.250	2.747±0.128	2.789±0.082
Вес семенника	-	-	-	-
N	7	5	12	15

Таблица 8. *Шадринская популяция, 1983 г. (№ 11)*

Показатели	Взрослые самцы	Взрослые самки	Самцы сеголетки	Самки сеголетки
Общая длина черепа	27.12±0.22	27.29±0.22	26.54±0.17	26.21±0.16
Индекс длины черепа	0.241±0.001	0.239±0.003	0.240±0.002	0.243±0.003
Скуловая ширина	21.02±0.13	21.13±0.16	20.39±0.13	20.03±0.22
Верхний ряд зубов	6.86±0.08	6.75±0.10	6.61±0.04	6.59±0.03
Межглазн. ширина	5.24±0.08	5.11±0.04	5.24±0.03	5.36±0.03
Высота черепа	9.75±0.07	9.68±0.07	9.65±0.06	9.51±0.04
Ширина черепа	14.24±0.08	14.24±0.05	14.07±0.09	14.07±0.09
Вес тела	49.71±0.76	52.33±2.09	44.82±0.91	44.94±1.03
Длина тела	112.6±1.13	114.3±1.21	110.8±0.81	108.2±1.06
Вес сердца	0.274±0.013	0.248±0.007	0.220±0.007	0.214±0.007
Вес почки	0.239±0.008	0.233±0.017	0.212±0.004	0.224±0.007
Вес печени	3.374±0.086	3.900±0.121	3.043±0.093	2.875±0.071
Вес семенника	0.027±0.002	-	0.018±0.001	-
n	7	4	18	18

Таблица 9. *Каргапольская популяция, 1983 г. (№ 8)*

Показатели	Взрослые самцы	Взрослые самки	Самцы сеголетки	Самки сеголетки
Общая длина черепа	26.69±0.10	26.89±0.11	26.33±0.20	26.38±0.30
Индекс длины черепа	0.248±0.002	0.247±0.004	0.248±0.008	0.243±0.002
Скуловая ширина	20.60±0.08	20.97±0.15	20.32±0.10	20.50±0.23
Верхний ряд зубов	6.59±0.04	6.65±.04	6.50±0.01	6.49±0.11
Межглазн. ширина	5.73±0.05	5.73±.05	5.64±0.03	5.62±0.05
Высота черепа	9.29±0.03	9.32±0.09	9.39±0.08	9.21±0.05
Ширина черепа	13.72±0.08	13.88±0.15	13.69±0.05	13.83±0.13
Вес тела	45.55±0.87	47.57±1.40	42.18±1.42	44.01±0.97
Длина тела	107.66±1.28	109.0 ±1.93	106.10±0.89	108.50±1.13
Вес сердца	0.263±.005	0.275±0.003	0.233±0.006	0.230±0.008
Вес почки	0.225±0.007	0.250±0.011	0.213±0.006	0.218±0.008
Вес печени	2.933±0.069	3.0950.209	2.699±0.083	2.820±0.121
Вес семенника	0.018±0.001	-	0.015±0.002	-
n	20	6	12	6

Таблица 10. *Куртамышская популяция, 1983 г. (№ 14)*

Показатели	Взрослые самцы	Взрослые самки	Самцы сеголетки	Самки сеголетки
Общая длина черепа	26.99±0.32	27.20±0.31	26.54±0.16	26.80±0.16
Индекс длины черепа	0.237±0.002	0.235±0.002	0.241±0.001	0.242±0.001
Скуловая ширина	20.75±0.20	21.03±0.10	20.15±0.14	20.11±0.16
Верхний ряд зубов	6.76±0.08	6.75±0.07	6.73±.06	6.78±.03
Межглазн. ширина	5.21±0.03	5.18±0.06	5.28±0.03	5.38±.02
Высота черепа	9.23±0.09	9.38±0.08	9.18±0.05	9.29±.05
Ширина черепа	14.12±0.20	14.08±0.13	13.94±0.11	14.06±0.12
Вес тела	46.73±1.70	49.40±1.13	43.52±1.09	45.32±1.07
Длина тела	113.90±1.70	115.80±1.60	110.20±1.04	110.80±1.22
Вес сердца	0.258±0.016	0.265±0.010	0.231±0.008	0.235±0.011
Вес почки	0.231±0.012	0.265±0.019	0.218±0.006	0.225±0.007
Вес печени	3.480±0.389	3.837±0.433	2.956±0.179	3.579±0.159
Вес семенника	0.034±0.003	-	0.024±0.002	-
n	9	6	18	17

Таблица 11. *Притобольская популяция, 1983 г. (№ 15)*

Показатели	Взрослые самцы	Взрослые самки	Самцы сеголетки	Самки сеголетки
Общая длина черепа	26.81±0.17	27.04±0.21	26.15±0.18	26.58±0.18
Индекс длины черепа	0.236±0.002	0.228±0.003	0.235±0.001	0.238±0.002
Скуловая ширина	21.13±0.17	21.73±0.09	20.72±0.12	21.0 ±0.10
Верхний ряд зубов	6.84±0.08	6.86±0.10	6.87±0.05	6.83±0.09
Межглазн. ширина	5.28±0.08	5.34±0.02	5.40±0.03	5.36±0.03
Высота черепа	9.28±0.10	9.41±0.04	9.150.04	9.27±0.05
Ширина черепа	14.34±0.09	14.45±0.07	14.10±0.07	14.24±0.08
Вес тела	49.73±1.12	57.44±2.02	46.59±0.83	49.12±1.10
Длина тела	113.80±0.90	118.80±1.15	111.20±0.74	111.90±1.12
Вес сердца	0.229±0.007	0.280±0.012	0.214±0.006	0.216±0.009
Вес почки	0.225±0.006	0.314±0.017	0.213±0.005	0.221±0.010
Вес печени	2.555±0.083	3.662±0.290	2.695±0.063	2.890±0.174
Вес семенника	0.017±0.003	-	0.012±0.001	-
n	9	5	24	9

Таблица 12. *Троицкая популяция, 1983 г. (№ 16)*

Показатели	Взрослые самцы	Взрослые самки	Самцы сеголетки	Самки сеголетки
Общая длина черепа	26.68±0.18	26.50±0.27	26.03±0.11	26.38±0.12
Индекс длины черепа	0.237±0.002	0.232±0.004	0.236±0.002	0.240±0.002
Скуловая ширина	20.49±0.22	20.40±0.15	19.90±0.11	19.95±0.11
Верхний ряд зубов	6.53±0.07	6.46±0.08	6.46±0.04	6.44±0.04
Межглазн. ширина	5.20±0.04	5.22±0.09	5.17±0.04	5.26±0.04
Высота черепа	9.25±0.09	9.25±0.08	9.05±0.05	9.08±0.04
Ширина черепа	13.84±0.14	13.84±0.19	13.66±0.08	13.73±0.08
Вес тела	45.54±1.22	46.70±1.15	42.23±0.71	42.30±0.45
Длина тела	112.60±1.12	114.0 ±2.31	110.30±0.65	109.80±0.64
Вес сердца	0.269±0.011	0.266±0.008	0.223±0.004	0.225±0.006
Вес почки	0.229±0.013	0.226±0.010	0.191±0.003	0.202±0.005
Вес печени	2.907±0.138	3.258±0.138	2.805±0.077	2.797±0.062
Вес семенника	0.022±0.003	-	0.015±0.001	-
n	9	5	23	16

Таблица 13. *Красноармейская популяция, 1984 г. (№ 17)*

Показатели	Взрослые самцы	Взрослые самки	Самцы сеголетки	Самки сеголетки
Общая длина черепа	Нет данных	27.26±0.47	26.76±0.31	26.56
Индекс длины черепа		0.241±0.008	0.243±0.002	0.245
Скуловая ширина		21.16±0.27	20.55±0.33	20.20
Верхний ряд зубов		6.46±0.18	6.78±0.08	6.68
Межглазн. ширина		5.48±0.08	5.52±0.04	5.52
Высота черепа		9.55±0.22	9.43±0.08	9.55
Ширина черепа		14.23±0.34	14.23±0.16	14.06
Вес тела		48.37±3.52	46.17±1.82	45.44±2.32
Длина тела		113.30±5.09	110.20±2.02	108.30±1.24
Вес сердца		0.267±0.017	0.250±0.016	0.240±0.011
Вес почки		0.250±0.024	0.229±0.008	0.226±0.005
Вес печени		3.332±0.374	3.008±0.122	2.914±0.156
Вес семенника		-	0.023±0.003	-
n		4	9	2/8

Таблица 14. *Соколовская популяция, 1984 г. (№ 19)*

Показатели	Взрослые самцы	Взрослые самки	Самцы сеголетки	Самки сеголетки
Общая длина черепа	27.25±0.30	28.01±0.14	26.98±0.24	27.14±0.23
Индекс длины черепа	0.245±0.003	0.240±0.002	0.250±0.002	0.248±0.003
Скуловая ширина	20.80±0.27	21.57±0.12	20.47±0.20	20.52±0.19
Верхний ряд зубов	6.73±0.08	6.78±0.08	6.58±0.07	6.65±0.05
Межглазн. ширина	5.52±0.02	5.42±0.08	5.46±0.03	5.47±0.03
Высота черепа	9.65±0.08	9.93±0.09	9.63±0.06	9.67±0.04
Ширина черепа	13.90±0.10	14.39±0.09	14.05±0.10	14.02±0.11
Вес тела	45.0 ±1.93	50.30±1.58	41.89±1.22	42.63±0.96
Длина тела	111.30±1.33	116.80±0.58	107.70±1.04	109.30±1.75
Вес сердца	0.220±0.013	0.258±0.013	0.2040.010	0.210±0.008
Вес почки	0.217±0.010	0.256±0.010	0.212±0.008	0.215±0.007
Вес печени	2.973±0.140	3.672±0.236	2.850±0.097	2.897±0.095
Вес семенника	0.012±0.002	-	0.013±0.002	-
n	3	5	15	13

Таблица 15. *Бишкульская популяция, 1984 г. (№ 20)*

Показатели	Взрослые самцы	Взрослые самки	Самцы сеголетки	Самки сеголетки
Общая длина черепа	27.50±0.19	27.48±0.29	26.84±0.17	26.73±0.27
Индекс длины черепа	0.244±0.002	0.235±0.002	0.245±0.001	0.245±0.002
Скуловая ширина	20.48±0.14	20.70±0.18	19.83±0.11	20.06±0.19
Верхний ряд зубов	6.64±0.05	6.48±0.19	6.68±0.04	6.74±0.07
Межглазн. ширина	5.39±0.09	5.31±0.06	5.46±0.04	5.39±0.04
Высота черепа	9.63±0.08	9.84±0.10	9.53±0.04	9.62±0.09
Ширина черепа	14.14±0.09	14.13±0.17	13.86±0.09	13.95±0.12
Вес тела	46.62±1.36	50.72±1.17	42.34±0.65	43.51±1.34
Длина тела	112.80±0.72	116.80±0.58	109.70±0.99	109.0 ±0.99
Вес сердца	0.274±0.012	0.288±0.019	0.240±0.006	0.248±0.012
Вес почки	0.236±0.007	0.262±0.019	0.212±0.005	0.216±0.006
Вес печени	3.667±0.110	3.976±0.327	3.446±0.104	3.500±0.161
Вес семенника	0.016±0.002	-	0.012±0.001	-
n	10	5	16	8

Таблица 16. *Москаленская популяция, 1984 г. (№ 21)*

Показатели	Взрослые самцы	Взрослые самки	Самцы сеголетки	Самки сеголетки
Общая длина черепа	26.63	27.56±0.19	25.80±0.13	25.41±0.22
Индекс длины черепа	0.240	0.235±0.003	0.239±0.001	0.237±0.002
Скуловая ширина	20.95	21.55±0.06	19.79±0.12	19.53±0.20
Верхний ряд зубов	6.80	6.74±0.25	6.58±0.04	6.55±0.05
Межглазн. ширина	5.70	5.62±0.07	5.49±0.02	5.55±0.03
Высота черепа	9.55	10.06±0.10	9.51±0.04	9.64±0.07
Ширина черепа	13.90	14.39±0.16	13.60±0.06	13.43±0.10
Вес тела	46.75	51.81±2.22	41.06±0.64	39.36±1.04
Длина тела	111.0	117.20±1.21	107.90±0.37	107.0 ±0.42
Вес сердца	0.320	0.353±0.007	0.255±0.005	0.234±0.005
Вес почки	0.260	0.335±0.012	0.202±0.002	0.198±0.003
Вес печени	3.750	3.756±0.279	2.838±0.088	2.635±0.100
Вес семенника	0.019	-	0.021±0.001	-
n	2	4	19	13

Таблица 17. *Баирамгуловская популяция, 1985 г. (№ 22)*

Показатели	Взрослые самцы	Взрослые самки	Самцы сеголетки	Самки сеголетки
Общая длина черепа	26.63±0.12	27.54±0.41	25.77±0.08	25.83±0.28
Индекс длины черепа	0.234±0.002	0.237±0.002	0.233±0.001	0.234±0.002
Скуловая ширина	20.54±0.05	20.73±0.27	19.69±0.09	19.77±0.23
Верхний ряд зубов	6.51±0.03	6.42±0.06	6.49±0.03	6.41±0.03
Межглазн. ширина	5.35±0.06	5.32±0.20	5.52±0.02	5.36±0.06
Высота черепа	9.66±0.07	9.60±0.18	9.69±0.07	9.64±0.08
Ширина черепа	13.98±0.06	14.07±0.23	13.65±0.05	13.59±0.14
Вес тела	45.18±0.77	47.10±2.50	41.10±0.61	42.09±0.85
Длина тела	114.0 ±0.83	116.40±1.92	110.54±0.64	110.30±0.93
Вес сердца	0.244±0.006	0.258±0.011	0.203±0.005	0.204±0.003
Вес почки	0.193±0.005	0.234±0.019	0.185±0.004	0.196±0.005
Вес печени	2.722±0.085	3.162±0.238	2.422±0.061	2.526±0.074
Вес семенника	0.019±0.001	-	0.018±0.001	-
n	13	5	26	10

Таблица 18. *Учалинская популяция, 1985 г. (№ 23)*

Показатели	Взрослые самцы	Взрослые самки	Самцы сеголетки	Самки сеголетки
Общая длина черепа	27.17±0.17	27.23±0.18	25.91±0.22	26.18±0.25
Индекс длины черепа	0.243±0.001	0.236±0.00	2 0.241±0.001	0.241±0.002
Скуловая ширина	20.97±0.13	21.27±0.19	20.02±0.22	19.97±0.23
Верхний ряд зубов	6.73±0.07	6.73±0.09	6.58±0.05	6.63±0.06
Межглазн. ширина	5.26±0.08	5.26±0.04	5.42±0.03	5.45±0.04
Высота черепа	9.72±0.08	9.81±0.09	9.73±0.08	9.79±0.08
Ширина черепа	14.13±0.14	14.32±0.12	13.89±0.14	13.94±0.12
Вес тела	45.54±1.03	51.75±1.39	41.89±1.56	42.82±1.18
Длина тела	111.80±0.79	115.40±1.20	107.40±1.62	108.70±1.63
Вес сердца	0.266±0.009	0.294±0.011	0.233±0.011	0.225±0.012
Вес почки	0.213±0.009	0.264±0.012	0.203±0.005	0.216±0.009
Вес печени	2.960±0.148	3.614±0.157	2.682±0.125	2.864±0.108
Вес семенника	0.025±0.002	-	0.023±0.002	-
n	14	11	18	16

Таблица 19. *Юлдыбаевская популяция, 1985 г. (№ 24)*

Показатели	Взрослые самцы	Взрослые самки	Самцы сеголетки	Самки сеголетки
Общая длина черепа	26.67±0.22	27.21±0.30	25.77±0.23	26.06±0.29
Индекс длины черепа	0.230±0.001	0.230±0.002	0.236±0.002	0.236±0.002
Скуловая ширина	20.65±0.17	21.13±0.17	19.80±0.17	20.04±0.21
Верхний ряд зубов	6.67±0.08	6.76±0.10	6.49±0.06	6.64±0.07
Межглазн. ширина	5.59±0.06	5.41±0.10	5.54±0.06	5.50±0.06
Высота черепа	9.75±0.06	9.91±0.08	9.60±0.05	9.65±0.07
Ширина черепа	14.19±0.17	14.61±0.15	13.79±0.12	14.05±0.15
Вес тела	49.54±1.33	52.88±1.29	41.83±1.28	43.44±1.57
Длина тела	115.90±1.14	118.40±1.27	109.0±1.25	110.64±1.42
Вес сердца	0.298±0.01	0.300±0.008	0.226±0.008	0.231±0.011
Вес почки	0.252±0.00	0.323±0.015	0.211±0.010	0.229±0.011
Вес печени	3.800±0.198	4.094±0.395	3.096±0.177	3.315±0.219
Вес семенника	0.024±0.002	-	0.017±0.002	-
n	12	7	13	14

Таблица 20. *Кунашакская популяция, 1975 г. (№ 3)*

Показатели	Взрослые самцы	Взрослые самки	Самцы сеголетки	Самки сеголетки
Общая длина черепа	27.07±0.17	27.40±0.12	26.27±0.11	26.18±0.18
Индекс длины черепа	0.242±0.002	0.242±0.002	0.243±0.001	0.241±0.002
Скуловая ширина	20.90±0.09	21.16±0.12	20.0 ±0.10	20.10±0.10
Верхний ряд зубов	6.50±0.07	6.45±0.08	6.45±0.04	6.47±0.06
Межглазн. ширина	5.37±0.06	5.25±0.07	5.50±0.03	5.48±0.04
Высота черепа	9.56±0.07	9.68±0.05	9.36±0.05	9.36±0.06
Ширина черепа	14.29±0.05	14.15±0.09	13.94±0.06	13.86±0.08
Вес тела	43.20±1.25	44.61±1.07	37.84±0.31	39.33±0.68
Длина тела	112.1±1.28	113.4±0.72	108.0±0.61	108.5±0.88
Вес сердца	0.186±0.007	0.204±0.006	0.167±0.005	0.175±0.005
Вес почки	0.230±0.008	0.242±0.010	0.200±0.005	0.213±0.005
Вес печени	3.357±0.232	3.421±0.180	2.794±0.090	2.876±0.114
Вес семенника	0.024±0.003	-	0.017±0.001	-
n	16	10	25	17

Таблица 21. *Кунашакская популяция, 1976 г. (№ 3)*

Показатели	Взрослые самцы	Взрослые самки	Самцы сеголетки	Самки сеголетки
Общая длина черепа	27.08	26.18	26.39±0.38	26.07±0.26
Индекс длины черепа	0.238	0.233	0.238±0.002	0.239±0.002
Скуловая ширина	20.60	20.13	20.12±0.31	19.85±0.16
Верхний ряд зубов	6.63	6.48	6.51±0.12	6.49±0.11
Межглазн. ширина	5.40	5.35	5.57±0.06	5.54±0.05
Высота черепа	9.35	9.43	9.37±0.09	9.53±0.09
Ширина черепа	-	-	-	-
Вес тела	42.43	41.17	40.94±1.63	39.15±1.38
Длина тела	114.0	112.3	110.9±1.55	109.0±1.77
Вес сердца	0.222	0.195	0.204±0.009	0.191±0.010
Вес почки	0.225	0.223	0.206±0.011	0.210±0.009
Вес печени	3.602	3.442	3.396±0.152	3.162±0.127
Вес семенника	0.026	-	0.024±0.006	-
n	3	3	7	6

Таблица 22. *Кунашакская популяция, 1980 г. (№ 3)*

Показатели	Взрослые самцы	Взрослые самки	Самцы сеголетки	Самки сеголетки
Общая длина черепа	27.39±0.16	27.21±0.19	26.56±0.17	26.65±0.25
Индекс длины черепа	0.248±0.001	0.238±0.003	0.245±0.002	0.244±0.001
Скуловая ширина	20.74±0.15	20.80±0.30	20.32±0.17	20.47±0.20
Верхний ряд зубов	6.56±0.03	6.66±0.15	6.63±0.08	6.61±0.10
Межглазн. ширина	5.57±0.05	5.50±0.08	5.58±0:04	5.590.05
Высота черепа	9.54±0.06	9.81±0.12	9.22±0.06	9.39±0.11
Ширина черепа	14.03±0.07	14.03±0.12	13.71±0.09	13.84±0.14
Вес тела	46.57±0.88	50.11±2.85	43.53±1.11	44.62±1.59
Длина тела	110.4±0.93	114.5±4.43	108.2±1.12	109.4±1.37
Вес сердца	0.240±0.004	0.261±0.007	0.223±0.006	0.228±0.009
Вес почки	0.247±0.006	0.281±0.016	0.237±0.008	0.241±0.012
Вес печени	3.957±0.091	4.417±0.555	3.699±0.152	3.866±0.166
Вес семенника	0.016±0.001	-	0.012±0.001	-
n	14	4	9	8

Таблица 23. *Кунашакская популяция, 1981 г. (№ 3)*

Показатели	Взрослые самцы	Взрослые самки	Самцы сеголетки	Самки сеголетки
Общая длина черепа	27.23±0.15	27.28±0.21	26.74±0.13	26.59±0.15
Индекс длины черепа	0.237±0.001	0.238±0.003	0.240±0.001	0.239±0.003
Скуловая ширина	21.30±0.13	21.23±0.27	20.96±0.14	20.95±0.20
Верхний ряд зубов	6.52±0.09	6.66±0.07	6.62±0.07	6.61±0.06
Межглазн. ширина	5.45±0.04	5.40±0.06	5.54±0.07	5.32±0.05
Высота черепа	9.75±0.08	9.86±0.15	9.77±0.05	9.73±0.08
Ширина черепа	14.26±0.12	14.26±0.11	14.04±0.10	14.09±0.08
Вес тела	48.99±1.32	47.63±2.79	46.88±1.12	51.71±1.01
Длина тела	115.0±0.89	114.8±2.43	111.3±1.12	111.2±0.67
Вес сердца	0.234±0.006	0.261±0.013	0.236±0.008	0.232±0.011
Вес почки	0.266±0.014	0.287±0.014	0.221±0.006	0.247±0.008
Вес печени	3.904±0.183	3.867±0.194	3.794±0.062	4.144±0.219
Вес семенника	0.020±0.003	-	0.018±0.004	-
n	12	4	8	9

Таблица 24. *Кунашакская популяция, 1983 г. (№ 3)*

Показатели	Взрослые самцы	Взрослые самки	Самцы сеголетки	Самки сеголетки
Общая длина черепа	26.78±0.15	27.27±0.18	26.58±0.08	26.93±0.11
Индекс длины черепа	0.240±0.001	0.241±0.002	0.245±0.001	0.244±0.001
Скуловая ширина	20.86±0.09	21.06±0.19	20.47±0.06	20.86±0.09
Верхний ряд зубов	6.44±0.06	6.54±0.10	6.48±0.03	6.49±0.03
Межглазн. ширина	5.43±0.05	5.42±0.07	5.45±0.02	5.50±0.02
Высота черепа	9.58±0.06	9.72±0.08	9.51±0.03	9.65±0.05
Ширина черепа	14.15±0.07	14.31±0.14	13.94±0.05	14.26±0.06
Вес тела	46.60±0.76	48.89±0.79	43.77±0.42	47.01±0.64
Длина тела	111.6±0.87	113.0±0.45	108.5±0.37	110.6±0.50
Вес сердца	0.248±0.007	0.258±0.009	0.230±0.004	0.239±0.003
Вес почки	0.250±0.011	0.279±0.010	0.221±0.004	0.231±0.004
Вес печени	3.547±0.173	3.846±0.166	3.222±0.075	3.459±0.071
Вес семенника	0.014±0.002	-	0.012±0.001	-
n	14	9	41	29

Таблица 25. *Кунашакская популяция, 1985 г. (№ 3)*

Показатели	Взрослые самцы	Взрослые самки	Самцы сеголетки	Самки сеголетки
Общая длина черепа	26.53	26.72	25.89±0.18	26.38±0.16
Индекс длины черепа	0.240	0.242	0.234±0.001	0.238±0.003
Скуловая ширина	20.50	20.60	19.77±0.13	20.33±0.13
Верхний ряд зубов	6.43	6.50	6.42±0.03	6.38±0.07
Межглазн. ширина	5.47	5.18	5.39±0.06	5.31±0.10
Высота черепа	9.68	9.60	9.44±0.11	9.68±0.06
Ширина черепа	14.12	13.98	13.65±0.09	14.02±0.13
Вес тела	40.93	44.20	40.13±2.07	42.35±2.59
Длина тела	110.7	110.3	110.8±0.90	111.0±1.45
Вес сердца	0.240	0.242	0.234±0.001	0.238±0.003
Вес почки	0.210	0.257	0.209±0.007	0.226±0.008
Вес печени	2.777	3.383	2.871±0.187	3.023±0.253
Вес семенника	0.019	-	0.019±0.002	-
n	3	3	9	6

Таблица 26. *Кунашакская популяция, 1987 г. (№ 3)*

Показатели	Взрослые самцы	Взрослые самки	Самцы сеголетки	Самки сеголетки
Общая длина черепа	27.10±0.14	27.21±0.07	26.27±0.29	26.70±0.20
Индекс длины черепа	0.246±0.001	0.246±0.002	0.249±0.001	0.248+0.001
Скуловая ширина	20.72±0.11	20.71±0.15	20.13±0.17	20.43±0.17
Верхний ряд зубов	6.68±.07	6.53±0.12	6.70±0.06	6.64±0.05
Межглазн. ширина	5.59+0.06	5.39±0.06	5.57±0.04	5.59±0.04
Высота черепа	9.59±0.07	9.46±0.08	9.42±0.12	9.47±0.07
Ширина черепа	14.01±0.11	13.93±0.04	13.87±0.08	14.02±0.12
Вес тела	43.99±0.73	42.90±1.31	39.81±1.17	41.52±0.87
Длина тела	110.3±0.37	110.8±0.73	105.7±1.24	107.5±0.97
Вес сердца	0.259±0.009	0.255±0.010	0.231±0.008	0.224±0.006
Вес почки	0.245±0.005	0.273±0.002	0.235±0.006	0.251±0.007
Вес печени	3.568±0.084	3.483±0.209	3.109±0.117	3.648±0.099
Вес семенника	0.012±0.002	-	0.008±0.001	-
n	8	4	9	15

Таблица 27. *Плодовитость самок слепушонки разных генераций и возрастных групп по циклам численности*

*	Родившиеся	1-й цикл			2-й цикл			3-й цикл			4-й цикл			Всего		
		рс	кд	свп	рс	кд	свп	рс	кд	свп	рс	кд	свп	рс	кд	свп
2	на подъеме	3	12	4.0	2	10	5.0	-	-	-	2	3	1.5	7	25	3.57
2	на снижении	4	15	3.75	2	8	4.0	2	4	2.0	-	-	-	8	27	3.37
2	на спаде	1	6	6	1	2	2	-	-	-	3	9	3.0	5	17	3.40
	Всего	8	33	4.12	5	20	4.0	2	4	2.0	5	12	2.40	20	69	3.45
3	на подъеме	2	5	2.50	2	8	4.0	-	-	-	2	9	4.5	6	22	3.67
3	на снижении	5	34	6.80	5	36	7.2	4	22	5.50	3	10	3.33	17	102	6.0
3	на спаде	1	6	6	2	7	3.5	-	-	-	2	9	4.50	5	22	4.40
	Всего	8	45	5.62	9	51	5.67	4	22	5.5	7	28	4.0	28	146	5.21
4	на подъеме	-	-	-	2	16	8.0	2	11	5.50	-	-	-	4	27	6.75
4	на снижении	3	10	3.33	5	38	7.60	3	8	2.67	3	17	5.67	14	73	5.21
4	на спаде	1	4	4	1	4	4	1	5	5	1	7	7	4	20	5.0
	Всего	4	14	3.5	8	58	7.25	6	24	4.0	4	24	6.0	22	120	5.45
5	на подъеме	-	-	-	3	21	7.0	-	-	-	-	-	-	3	21	7.0
5	на снижении	3	12	4.0	5	24	4.80	1	1	1	3	25	8.33	12	62	5.80.
5	на спаде	3	26	8.67	1	6	6	2	15	7.50	-	-	-	6	47	7.25
	Всего	6	38	6.33	9	51	5.67	3	16	5.33	3	25	8.33	21	130	6.19
6	на подъеме	-	-	-	3	5	1.67	-	-	-	-	-	-	3	5	1.67
6	на снижении	1	10	10	3	22	7.33	4	35	8.75	-	-	-	8	67	8.37
	Всего	1	10	10	6	27	4.5	4	35	8.75	-	-	-	11	72	6.55
7	на снижении	-	-	-	-	-	-	3	19	6.33	-	-	-	3	19	6.33
Всего		**27**	**140**	**5.19**	**37**	**207**	**5.59**	**22**	**120**	**5.45**	**19**	**89**	**4.68**	**105**	**556**	**5.30**

Примечание: ** — возрастная группа, рс — количество участвовавших в размножении самок, кд — количество детенышей, свп — средняя величина приплода*

Таблица 28. *Годовая динамика численности и популяционной структуры куртамышского полиморфного поселения обыкновенной слепушонки (1986-1997 гг.)*

Численность	Годы наблюдений												Всего
	1986	1987	1988	1989	1990	1991	1992	1993	1994	1995	1996	1997	
По отловам	115	93	87	154	167	143	154	110	36	49	54	71	1233
Общая	152	160	134	206	245	221	210	223	84	62	80	103	1880
Взрослых *	57	47	51	71	87	99	72	77	31	30	25	30	677
Черных	25	18	17	32	37	50	35	34	18	15	13	17	311
Бурых	19	17	25	27	35	30	25	34	6	10	8	5	241
Переходных	13	12	9	12	15	19	12	9	7	5	4	8	125
Сеголеток *	58	46	36	83	80	44	82	33	5	19	29	41	556
Черных	15	18	20	36	42	24	42	16	3	9	20	25	270
Бурых	28	22	10	31	25	14	32	9	1	7	5	8	192
Переходных	15	6	6	16	13	6	8	8	1	3	4	8	94
Черной морфы	40	36	37	68	79	74	77	50	21	24	33	42	581
Бурой морфы	47	39	35	58	60	44	57	43	7	17	13	13	433
Переходной	28	18	15	28	28	25	20	17	8	8	8	16	219
Всех самок	50	39	38	67	68	59	68	45	7	21	23	28	513
Черных	16	17	17	30	33	32	29	18	4	8	13	18	235
Бурых	24	15	15	25	27	21	30	17	2	10	6	2	194
Переходных	10	7	6	12	8	6	9	10	1	3	4	8	84
Взрослых самок	21	20	22	29	31	39	29	31	6	9	8	11	256
Черных	8	7	10	13	15	21	11	12	3	4	4	6	114
Бурых	9	8	9	11	12	14	15	12	2	4	2	1	99
Переходных	4	5	3	5	4	4	3	7	1	1	2	4	43
Самок-сеголеток	29	19	16	38	37	20	39	14	1	12	15	17	257
Черных	8	10	7	17	18	11	18	6	1	4	9	12	121
Бурых	15	7	6	14	15	7	15	5	0	6	4	1	96
Переходных	6	2	3	7	4	2	6	3	0	2	2	4	41

Самок-маток	8	9	10	12	12	13	12	7	3	6	7	6	105
Черных	3	2	4	5	5	4	4	2	2	4	4	4	43
Бурых	2	2	3	4	3	5	6	5	1	2	2	1	36
Переходных	3	5	3	3	4	4	2	0	0	0	1	1	26
Эмигрантов *	30	50	40	45	58	60	42	80	30	5	16	25	481
Черных	13	16	16	17	30	27	19	44	14	3	7	20	226
Бурых	12	21	17	21	17	25	12	28	9	1	6	3	172
Переходных	5	13	7	7	11	8	11	8	7	1	3	2	83
Мигрантов *	4	6	3	2	12	9	7	8	4	5	6	2	68
Интермигрантов	2	4	1	1	7	3	3	3	2	1	0	0	27
Иммигрантов	1	1	1	1	2	2	1	1	1	3	4	1	19
Трансмигрантов	1	1	1	0	3	4	3	4	1	1	2	1	22
Приплод от													
черных самок	15	14	15	36	35	21	38	12	4	12	22	32	256
бурых	16	4	14	24	20	15	32	21	1	7	6	6	166
переходных	27	28	7	23	25	8	12	-	-	-	1	1	134
Погибших *	3	11	4	5	8	9	7	25	14	3	4	5	98
Черных	2	6	2	2	4	4	3	15	5	1	1	1	46
Бурых	1	4	1	2	3	3	2	6	6	1	2	3	34
Переходных	0	1	1	1	1	2	2	4	3	1	1	1	18

Примечание: ** - слагаемые общей численности*

Таблица 29. *Динамика веса тела самцов слепушонки (в г) по возрастным группам, годам, фазам и циклам численности*

Возрастная группа	Весна	Осень	Весна	Осень	Весна	Осень	Весна	Осень	Весна	Осень
	1986 года рождения		1989 года рождения		1992 года рождения		1995 года рождения		Фазы подъема	
1-я	40.80	39.70	43.28	41.90	41.16	41.78	43.60	43.35	42.21	41.68
2-я	46.79	46.71	51.72	45.42	47.20	47.20	49.50	48.25	48.80	46.89
3-я	48.72	45.65	47.89	45.93	52.52	45.70	48.70	51.03	49.46	47.08
4-я	44.78	49.10	47.71	45.24	45.52	44.11	53.23	46.85	47.79	46.32
5-я	51.50	-	47.34	47.34	47.30	44.63			48.71	45.98
6-я			45.55	45.10	47.20	45.55			46.37	45.32
7-я			46.80	45.90					46.80	45.90
	1987 года рождения		1990 года рождения		1993 года рождения		1996 года рождения		Фазы снижения	
1-я	39.77	42.92	42.54	43.53	36.45	40.23	35.22	43.84	38.49	42.63
2-я	45.48	44.89	50.26	45.36	45.12	44.04	46.64	45.62	46.87	44.98
3-я	46.56	43.40	47.87	47.84	47.0	39.50	47.48	47.40	47.23	44.53
4-я	50.50	42.60	48.36	43.75	49.0	44.50			49.29	43.62
5-я	43.07	48.0	46.45	43.90	43.90	45.50			44.47	45.80
6-я	43.90	-	44.95	44.50	49.0	-			45.67	44.50
7-я			46.80	-					46.80	-
	1988 года рождения		1991 года рождения		1994 года рождения		1997 года рождения		Фазы спада	
1-я	31.77	42.53	38.20	40.77	26.80	36.20	40.62	42.88	34.35	40.59
2-я	50.72	49.19	45.72	44.37	46.65	45.66	43.94	43.36	46.75	45.64
3-я	51.46	48.0	45.64	44.60	47.80	44.95			48.30	45.85
4-я	49.07	47.80	46.42	46.0	47.07	45.77			47.52	46.52
5-я	46.72	45.50	46.15	47.80	47.0	-			46.62	46.65
6-я			49.0	48.60					49.0	48.60
7-я			50.0	44.0					50.0	44.0
	1-й цикл		2-й цикл		3-й цикл		4-й цикл		Средний вес	
1-я	37.45	41.72	41.34	42.07	34.80	39.40	39.81	43.36	38.35	41.63
2-я	47.66	46.93	49.23	45.05	46.32	45.63	48.07	46.93	47.82	46.13
3-я	48.91	45.68	47.13	46.12	49.11	43.38	46.69	49.82	48.30	46.55
4-я	48.12	46.50	47.50	45.0	47.20	44.79			48.20	45.49
5-я	47.10	46.75	46.65	46.35	45.60	45.06			46.60	45.91
6-я	43.90	-	46.50	46.07	47.20	45.55			47.01	45.81
7-я			47.63	44.95					47.63	44.95

ДЛЯ ЗАМЕТОК

Научное издание

Николай Григорьевич Евдокимов

ПОПУЛЯЦИОННАЯ ЭКОЛОГИЯ ОБЫКНОВЕННОЙ СЛЕПУШОНКИ

ЛР № 066028
от 28.07.98

Подписано в печать 28.09.2001 г. Формат 60x84 1/16.
Бумага писчая. Гарнитура Times. Печать офсетная.
Печатных листов 9. Тираж 300 экз. Заказ № 1291
АО «Полиграфист», г. Екатеринбург.
Цена договорная.

Книга свёрстана в издательстве «Екатеринбург».
620003, Екатеринбург, ул. Крестинского, 27/44.