УДК 691.16; 599.322.2

АДАПТИВНАЯ СТРАТЕГИЯ РАЗМНОЖЕНИЯ У СУРКОВ (*MARMOTA*)

В.И. Машкин

Половое созревание и вступление в размножение у сурков происходит в возрасте 2–6 лет. Подготовка гонад к ранневесеннему размножению начинается перед уходом в спячку. Спаривание, в некоторых случаях щенение и часть лактации проходят в норе до выхода после спячки на поверхность. Беременность продолжается 31–33 дня. Реальная величина выводка (фактически вышедших на поверхность малышей) составляет 1–15 особей. Потенциальная плодовитость несколько выше фактической, что обусловлено рассасыванием части эмбрионов в матке. Основной репродуктивный вклад вносят самки 2–4 лет, а наименьший – самки старше 8 лет. Детородный период самок до 12–15 лет. Самыми высокими репродуктивными свойствами обладают сурчихи в возрасте 5–8 лет. Во многих семьях размножающиеся пары сурков разновозрастны с разницей в 2–8 лет. Можно предположить, что смена одного из родителей – не частое явление и происходит в случае гибели одного из них. Заменивший его может быть из числа мигрантов или членов своей же семьи, что у всех видов сурков реализуется механизмом регулярной межсемейной перегруппировки особей. Во второй половине сезона активности многие взрослые самки переходят в другие семьи и на следующий год в новой семье приносят приплод. Эти факты дают основание заключить, что в период начала подготовки к спячке по каким-то признакам (реакциям) самки способны определить потенциальную готовность самцов к продуктивному спариванию после спячки и это мотивирует их к внедрению в новую семью. В результате постоянного «перемешивания» особей (сеголетков, годовиков, 2–3-летних и взрослых) увеличивается разнокачественность состава группировок, усложняется общая генетическая структура и формируется устойчивая структура популяции.

Ключевые слова: сурки, структура популяции, размножение, плодовитость, смертность, межсемейные перегруппировки.

Все евразийские виды сурков – обитатели открытых пространств, ведущие семейно-колониальный образ жизни. По приуроченности мест обитания к различным ландшафтам этих грызунов делят на «равнинных» и «горных». Считаем, что такие различия должны обусловливать наличие специфических особенностей в биологии разных видов, в частности, в размножении. Проверка этой гипотезы и стала предметом нашего исследования.

Материал и методы

Материалы по половой, возрастной структуре, межсемейным перегруппировкам особей и размножению получены при исследовании 9600 зверьков на промысле и на стационарах, в том числе и по результатам полного вылова в семьях 542 сурков известного пола и возраста, индивидуально помеченных криометками (Машкин, 1985) и крашением урзолом-Д: в 61 семье степного сурка (*Marmota bobak*), 19 – сурка Мензбира (*M. menzbieri*) и в 27 семьях серого сурка (*M. baibacina*) с последующими многолетними стационарными наблюдениями за этими зверьками.

Репродуктивное состояние самок оценивали по результатам визуальных учетов выводков (Машкин, 1997), состоянию наружных половых органов и молочных желез, наличию зрелых фолликулов и желтых тел беременности, количеству эмбрионов и плацентарных пятен в матке. У самцов участие в размножении определяли по наличию сперматозоидов в семенниках и в семенном придатке, по цвету и размерам семенников.

По результатам визуальных наблюдений за мечеными зверьками устанавливали межсемейные перегруппировки.

Результаты

Процесс размножения

Сурки – сравнительно долго живущие животные. В естественных условиях мы изредка отлавливали размножавшихся сурков Мензбира в возрасте 13–14 лет, а байбаков и серых сурков – в возрасте 15–19 лет (Машкин, 1979; Михайлюта А.А., личное сообщение). Старые особи (9 и более лет) в природе встречаются единично. Во всех изученных популяциях наиболее многочисленная группа – сеголетки (рис. 1). С возрастом число особей каждой генерации уменьшается. Наиболее высока доля старых зверей в популяциях сурка Мензбира – 8,2%, у серого сурка – 3,9, у казахстанского подвида байбака – 4,8%. У европейского байбака из 1570 обследованных зверьков возраст 9 и более лет имели всего 7 особей (0,45%). В ходе взросления число особей в каждой новой возрастной генерации уменьшается (рис. 1). Следует указать, что сурок Мензбира внесен в Красную книгу МСОП и запрещен к добыче. Байбак и серый сурок – охотничьи виды, поэтому прямое преследование может существенно влиять на формирование возрастной структуры популяции.

Изменения, происходящие в семьях в результате рождаемости, смертности, выселения достигших половой зрелости особей и перераспределения зверьков между семьями, существенно не влияют на структуру популяции в целом. В насыщенных популяциях всех видов сурков рождается больше самок. И только у казахстанского байбака и сурка Мензбира в группе неполовозрелых количественное отклонение от соотношения 1:1 было достоверным ($P < 0{,}05$), что обусловлено худшими условиями жизни в их местах обитания в весенний период.

В группе взрослых (3 и более лет) зверьков у всех рассматриваемых видов в исследованных пробах преобладали самцы, и только у сурка Мензбира эта разница была достоверна ($P < 0{,}05$), что объясняется повышенным отходом среди размножавшихся самок, не успевающих набрать необходимое количество жира для благополучной зимовки.

Половое созревание и вступление в размножение сурков обычно происходит в возрасте 2–6 лет. В популяции всегда имеется доля отстающих в развитии особей, половая зрелость которых насту-

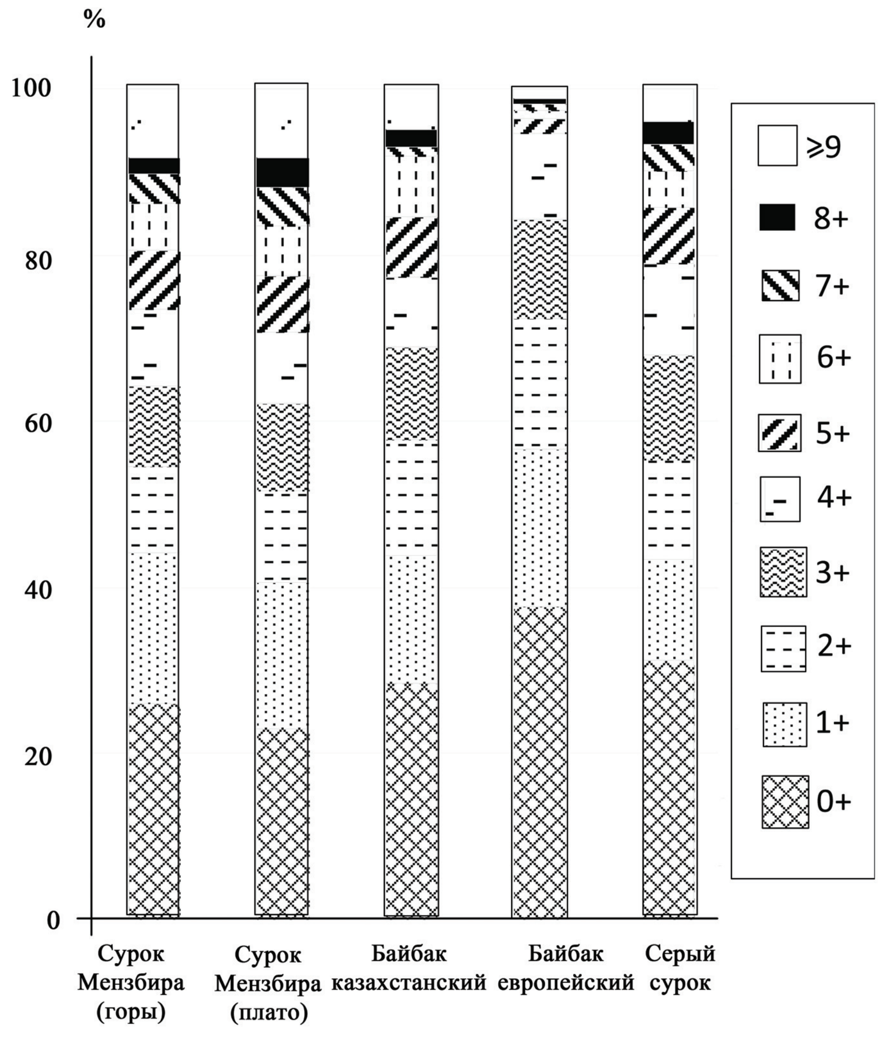

Рис. 1. Возрастная структура популяций разных видов сурков

Таблица 1

Доля половозрелых особей у европейского байбака

Возраст, лет	Самки		Самцы	
	исследовано, особи	доля (%) половозрелых	исследовано, особи	доля (%) половозрелых
2	23	56,5	34	41,2
3	40	88,9	42	85,7
4	18	100,0	11	93,3
5	15	93,7	11	90,9
6–10	15	100,0	10	100,0

пает позднее. Среди отечественных видов сурков байбак европейский самый скороспелый (табл. 1). У него более половины двухгодовалых самок вступает в размножение.

Достижение половой зрелости еще не означает, что в этом возрасте зверек вступит в размножение. В зависимости от физиологических особенностей организма, благополучия спячки, упитанности, повышенной плотности населения зверьков в конкретной популяции и прочих факторов срок первого спаривания животных может задерживаться на много лет.

Периодически у половозрелых самок отмечается прохолостание. Четкой ритмичности участия и пропусков в размножении по годам не установлено. Ежегодная беременность и воспитание молодняка связаны с большими физиологическими и энергетическими нагрузками, что приводит к «физиологической усталости», организм животного требует отдыха и восстановления своих репродуктивных способностей в условиях короткого периода вегетации кормовых растений, что и обусловливает пропуски размножения.

Особенность воспроизводственного процесса сурков в том, что подготовка гонад к ранневесеннему размножению происходит перед уходом в спячку. В августе у самок активизируется фолликулярный аппарат: увеличивается число примордиальных, нормально развивающихся фолликулов. У самцов во второй половине августа (тоже перед уходом на зимовку) начинается подготовка гонад к новому размножению: незначительно возрастает масса семенников и придатков, активизируются их эндокринные структуры, увеличивается диаметр семенных канальцев (Спивакова, Капитонов, 1982; Шевлюк, 1996; Машкин, 1997).

Признаки начала подготовки к спариванию отмечаются одновременно с окончанием глубокой спячки. Начало увеличения температуры тела и подготовки к размножению в клеточных условиях у байбаков отмечено во второй половине января при температуре воздуха в норе +4–8°С (Рымалов, 1995). У самцов начинают увеличиваться семенники, а у самок набухать наружные половые органы. Только после установления постоянной температуры тела животных (36°С), т.е. через 3,0–3,5 недели после регистрации начала подготовки к размножению, семенники у самцов достигают максимального развития, а во влагалищных мазках самок отмечаются ороговевшие клетки эпителия, типичные для эструса.

Спаривание, в некоторых случаях щенение и часть лактации проходят в норе до выхода зверьков после спячки на поверхность, что наиболее характерно для зверьков «горных» популяций. После окончания периода спаривания семенники и их придатки уменьшаются в размерах, становятся дряблыми. Беременность продолжается 31–33 дня. У самок в конце беременности желтые тела в яичниках имеют размер 1,5–2,0 мм и хорошо видны невооруженным глазом. После родов желтые тела медленно уменьшаются и к концу активного периода жизни зверьков имеют вид черных точек размером 0,1–0,2 мм.

Сурчата рождаются голые и слепые. Лактация длится 38–50 дней. В конце этого периода 6–9 дней малыши питаются и молоком матери, и травой, после чего полностью переходят на питание растительной пищей.

Реальная величина выводка (фактически вышедших на поверхность малышей) составляет 1–15 особей, а потенциальная плодовитость несколько выше (табл. 2). Превышение потенциальной плодовитости над фактической обусловлено рассасыванием части эмбрионов и постнатальной гибелью детенышей в период лактации.

Эмбриональная и постнатальная смертность в выводках самок различного возраста не одинакова

Таблица 2

Воспроизводство и смертность в неэксплуатирумых популяциях сурков

Показатели	Серый сурок	Байбак казахстанский	Байбак европейский	Сурок Мензбира
Численность в семье, особей	2–17* 6,0±0,23	2–14 4,8±0,31	2–18 6,1±0,36	2–10 6,0±0,17
Доля самок с выводками, %	28,6–75,0 50,6±1,82	26,6–40,8 32,9±0,53	29,1–66,7 57,5±1,42	30,8–70,1 56,7±1,48
Число плодных пятен в матке (потенциальная плодовитость)	2–11 6,93±0,42	2–13 6,55±0,37	3–18 7,39±0,49	3–6 3,89±0,18
Число малышей в выводке после первого их выхода из норы на поверхность	1–9 4,68±0,14	1–12 4,78±0,24	1–15 5,20±0,44	1–5 2,31±0,11
Доля сеголетков в популяции, %	16,6–47,7 31,2±0,63	25,0–32,3 28,5±0,27	33,6–40,9 37,9±0,26	14,7–28,8 21,2±0,12
Смертность сеголетков, %	44,1–78,3 62,7±1,44	31,9–62,9 52,4±0,89	16,5–76,3 35,4±1,47	24,1–49,4 33,2±0,72
Прирост популяции, %	19,9–81,2 45,3±0,47	33,2–47,7 39,7±0,53	50,6–69,2 61,0±0,69	17,8–41,4 29,9±0,54

*Над чертой пределы, под чертой среднее.

(табл. 2, 3) и может меняться в зависимости от физиологического состояния особи, упитанности перед спячкой, устойчивости протекания зимней спячки, благоприятных погодных условий и обеспеченности кормом в период беременности и лактации.

Основной репродуктивный вклад вносят самки в возрасте 2–4 лет (рис. 2), а наименьший – самки старше 8 лет. Самыми высокими воспроизводительными возможностями обладают сурчихи средних возрастных групп, в возрасте 5–8 лет (табл. 3), (Машкин, 1983, 1986; Середнева, 1986; Михайлюта, 1988; Шубин, 1991; Машкин и др., 2010). Они приносят более крупные выводки, чем молодые и старые особи, и, как правило, чаще размножаются. Однако в природе число их незначительно (5,5–10,8% от общего поголовья), следовательно, и доля в воспроизводстве невелика (рис. 2).

Анализ итоговой продуктивности у разных видов сурков показал, что самый высокий воспроизводственный потенциал у байбака европейского (рис. 2). У этого вида самые крупные выводки, очень высокий процент ежегодного участия в размножении самок и низкая смертность молодняка в первый год жизни (табл. 2, 3), но самый короткий детородный период (до 9–10 лет). Из-за малочисленности старых самок доля их потомства не может существенно влиять на показатели общей продуктивности (для примера, у горных видов: серого сурка и сурка Мензбира детородный период продолжается до 12–15 лет).

Малыши у сурков всех видов выходят из нор, имея массу тела 220–260 г. Развиваются и растут очень быстро и к спячке набирают массу тела 3–5 кг (у сурка Мензбира 1,2–1,3 кг). До спячки у всех сеголетков сменяются молочные предкоренные зубы на постоянные и вырастают все коренные. Позднепометники и малыши из крупных выводков (по 8–15 особей) развиваются медленнее, и масса тела у них обычно не достигает 3 кг в первый год жизни.

В табл. 2 показано большое варьирование показателей ежегодного участия самок в размножении. Наши многолетние наблюдения за мечеными сурками показали существенные перегруппировки зверей в семьях, в том числе и переходы половозрелых самок из одной семьи в другую, и изменчивость участия самок в размножении.

Перегруппировки

Межсемейные перегруппировки – обычное явление у всех видов сурков: длиннохвостого (*M. caudata*) (Кайзер,1939), серого (Бибиков и др., 1961; Берендяев, Кулькова, 1965), степного (Машкин, 1997; Шубин, 1988), у сурка Мензбира (Маш-

Таблица 3

Потенциальная и фактическая плодовитость сурков

Вид (подвид) сурка	Возраст самки, лет	Исследовано самок	Средне число плацентарных пятен, шт.	Число малышей в выводке, особи
Сурок Мензбира	2	3	3,0	2,0
	3	12	4,0	2,7
	4	6	3,88	2,5
	5–6	21	4,20	2,6
	7–8	13	3,75	2,5
	9 и более	9	4,0	2,3
Обобщающие показатели		64	3,89±	2,31±
Серый сурок	2	11	6,54	3,4
	3	50	5,94	4,2
	4	42	7,40	4,9
	5–6	38	7,63	5,3.
	7–8	34	7,41	5,3
	9 и более	16	6,38	3,8
Обобщающие показатели		191	6,93±	4,68±
Казахстанский степной сурок	2	43	6,19	3,8
	3	133	6,17	5,2
	4	57	6,96	4,6
	5–6	42	7,33	4,7
	7–8	11	7,36	5,3
	9 и более	5	6,6	4,6
Обобщающие показатели		291	6,55±	4,78±
Европейский степной сурок	2	23	6,83	4,8
	3	40	7,48	5,4
	4	18	7,4	5,6
	5–6	20	7,7	5,3
	7–8	7	8,57	5,7
	9 и более	3	5,33	3,0
Обобщающие показатели		111	7,39±	5,2±

кин, Батурин, 1993), тарбагана (*M. sibirica*) (Сунцов, 1981), черношапочного (*M. camtschatica*) (Жаров, 1972) и альпийского (*M. marmota*) (Hackländer et al., 1999). В различных семейных группах альпийского сурка из 364 сеголетков у 57 (15,6%) была установлена неродственность по отцовской

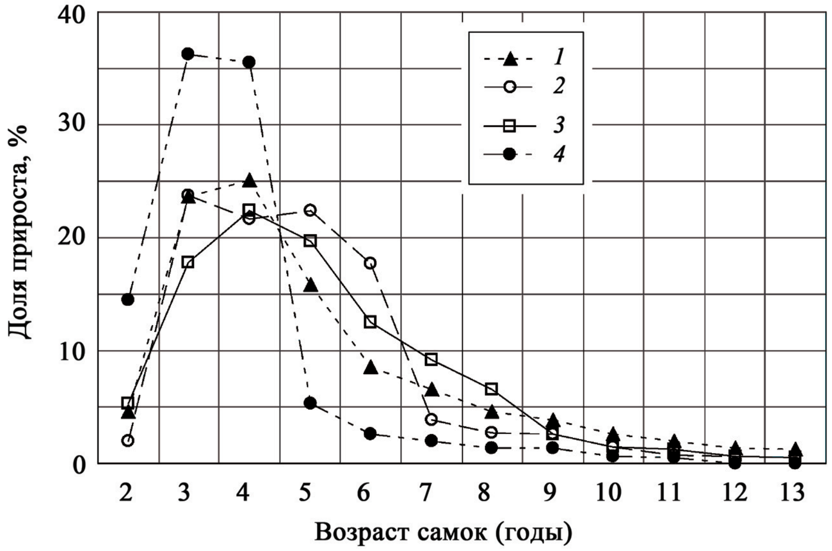

Рис. 2. Структура прироста численности насыщенной популяции сурков из 100 особей: *1* – сурок Мензбира, *2* – байбак казахстанский, *3* – серый сурок, *4* – байбак европейский

линии (с доминантным самцом) методом молекулярно-генетического анализа (на основе ДНК-фингерпринтинга).

Сходство биологии евразийских видов сурков обусловлено семейно-колониальным образом их жизни. В семье могут быть звери неполовозрелые и взрослые, не состоящие в родстве с остальными ее членами, т.е. вселившиеся из других семей сеголетки, годовики и расселяющиеся «полувзрослые» и взрослые. Из широкого спектра перемещений у сурков наименее исследованными являются расселение и межсемейная перегруппировка особей.

Во многих семьях размножающиеся пары сурков разновозрастны с разницей в 2–8 лет. При этом мы не наблюдали распада семей. В образовавшихся новых семьях из расселившихся 2–3-летних особей часто живут и годовички, и сеголетки, которых хозяева принимают без агрессии. Внешне картина внедрения сеголетков и годовиков во вновь сформировавшиеся и в старые семьи у всех исследованных нами видов сурков сходная. По отношению к сеголеткам, зашедшим на территорию соседей, агрессия со стороны хозяев отсутствует. Сеголетки, внедряющиеся в чужие семьи, в первый же день совершают с «местными» детенышами и годовиками ольфакторные и тактильные контакты без боковых угрожающих стоек, а затем и со старшими членами семьи, которые много и часто обнюхивают у них различные участки тела. Это обычный вариант вселения сурчат в состав близлежащих семей (в радиусе 410 м) (табл. 4, рис. 3) и наиболее часто он отмечается в поселениях с высокой плотностью населения. Переходы сеголетков в чужие семьи отмечаются уже в первый месяц после их первого появления из нор.

Переход в чужие семьи годовалых зверьков более длителен и характеризуется осторожностью их поведения. Вселяющийся зверек обнюхивает все маркировочные точки на чужой территории (маркировочные «узловые» пункты на границе участка семьи, покопки, скопления экскрементов, тропы, бутаны), держится вне поля видимости хозяев и обычно стремительно убегает при их приближении. Постепенно освоившись, зверек расширяет зону своих перемещений по участку. В отсутствие хозяев посещает их норы и ночует в периферийных норах или в расщелинах камней и осыпях. Контактов с хозяевами избегает, но уже кормится в пределах видимости, в 7–10 м от хозяев. При наличии в семье сеголетков и годовиков на 2–5-й день пытается сблизиться с ними и осуществить ольфакторный контакт. С сеголетками такой контакт обычно сразу же заканчивается миролюбиво. Годовик же при приближении вселенца обычно встает в боковую угрожающую стойку, но через несколько минут между ними обычно свершается обоюдный назо-назальный контакт с последующим обнюхиванием всего тела чужака. В течение дня может состояться еще несколько назо-назальных контактов чужака с годовиками и сеголетками. На второй день – со взрослой самкой, а на третий день чужак уже заходит в постоянную нору и ночует вместе со всеми. В спячку он залегает вместе с членами новой семьи.

Продолжительность внедрения годовиков зависит от плотности населения, численности и состава семьи. Межсемейные переходы сеголетков

Таблица 4

Протяженность (в метрах) межсемейных перегруппировок сурков Евразии

Вид (подвид) сурка	Сеголетки		Годовики		2–3-годовалые ♂		2–3-годовалые ♀		Взрослые ♂		Взрослые ♀	
	max	M±m	max	M±m	max	M±m	max	M±m	max	M±m	max	M±m
Байбак казахстанский	410	249±20,9 17*	950	457±101,9 8	5200	3671±382,9 14	3100	1712±331,6 9	1100	450±106,1 10	2100	808±405,5 5
Байбак европейский	380	230±29,7 12	770	364±74,9 9	8300	3570±737,3 2	3020	1561±361,5 8	840	285±128,8 6	1510	412±166,5 9
Сурок Мензбира	290	197±15,5 14	650	323±70,2 8	4300	2238±391,6 12	2900	1563±379,4 7	520	282±62,2 8	1300	470±359,2 4
Красный сурок	320	201±28,6 7	760	382±116,5 6	3300	1720±625,0 5	2600	1263±923,2 3	850	443±188,0 4	1480	727±533,0 3
Серый сурок	310	215±25,0 9	810	410±118,2 6	4800	2311±515,8 9	2740	1551±314,7 7	790	372±90,0 8	1520	585±231,2 6

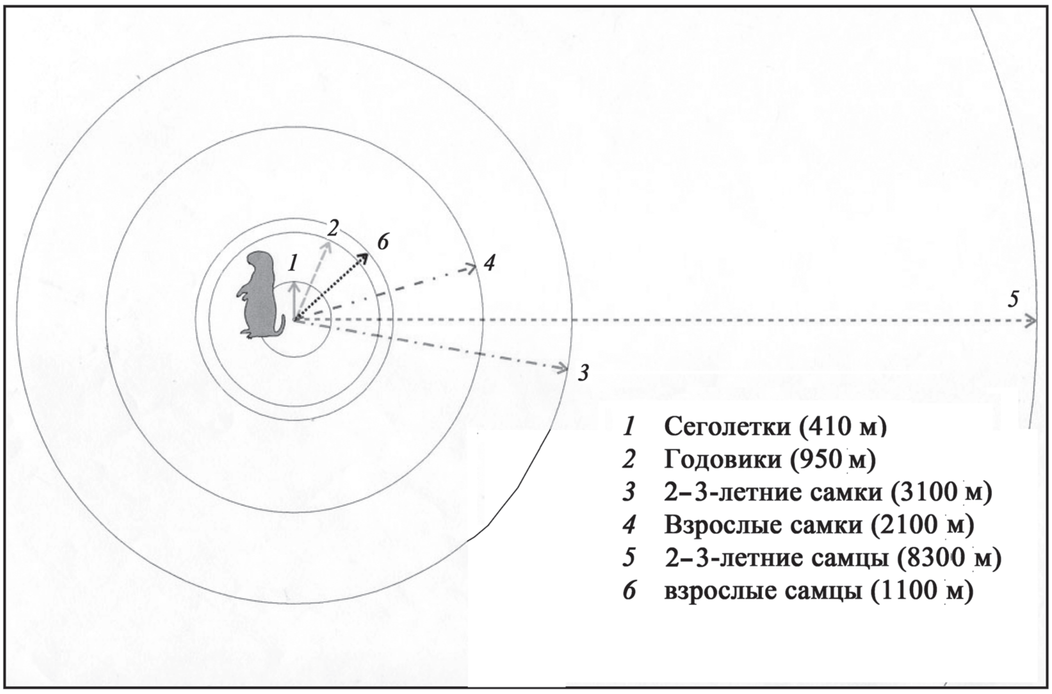

Рис. 3. Дальность (в метрах) радиуса перемещений байбаков различного пола и возраста

и годовиков реализуются в течение всего сезона активности зверей. Наиболее эффективно внедрение в чужие семьи отмечается в последние два месяца перед залеганием в спячку, когда снижается маркировочная и сторожевая деятельность зверей на территории обитания семьи, и начинаются продолжительные «отлежки» в норах (по 3–8 дней) наиболее упитанных взрослых особей.

Из помеченных весной 84 годовиков 37 зверьков на следующий год жили в других семьях в радиусе 950 м от родительской, а другие обособлялись как «квартиранты» на периферии родительского участка. Встречаются такие перегруппировки в поселениях как с оптимальными, так и пессимальными условиями обитания.

Внедрение расселяющихся 2–3-летних самцов отмечено в течение всего сезона наземной активности. Из 52 помеченных зверьков в течение последующих двух месяцев создали новые семьи на распаханных участках (7 случаев), на целинных неудобьях (15 случаев), внедрились в чужие семьи (16 случаев) и жили одиночно (4 зверя). Еще 10 особей не были обнаружены. Удаленность выселений у достигших половой зрелости самцов оказалась наибольшей среди всех наблюдаемых зверей. За сезон они преодолевали расстояние до 15,2 км (измеренное по прямой) от родной семьи. Формирование новой семьи происходит путем закрепления территории за самцом, к которому присоединяются самки. Нередко в новых семьях было по 2 самца и одной самке. Внедрение во вновь образованные семьи самцов обычно сопровождается агонистическими контактами. Основа семьи сохраняется длительное время. Можно предположить, что смена одного из родителей – нечастое явление и происходит в случае гибели одного из них. Заменить его может мигрант или неродственный член своей семьи.

По основным элементам поведенческого репертуара (контакты, маркировка, охрана семейного участка, заготовка подстилки, чистки, игры и копание нор) 3–6-летние самцы нередко значительно активнее старого самца той же семьи. Потенциально они готовы стать «главой семьи» и способны заменить старого самца в случае его гибели. Мы 38 раз отлавливали в чужих семьях 4–11-летних меченых самцов, приходящих не только в соседние, но и в отдаленные семьи (на расстояние 1,1 км от своей семьи). После выпуска 27 из них возвратились обратно в родные семьи, поскольку за сохранность семейного участка в основном ответственны взрослые самцы, т.е. они поддерживают устойчивость территориальной структуры популяции. Первые 1–2 дня все члены семьи к отсутствовавшему несколько дней самцу относятся враждебно, но впоследствии отношения в семье нормализуются. Вероятно, при таких регулярных «проверках» соседних семей возможен обмен самцами, особенно если нет главного самца и 2–5-летних субдоминантов (не размножающихся) из этой семьи.

Из 54 помеченных взрослых самок зарегистрировано 36 переходов, в том числе и двухгодовалых (19 случаев), на расстояние до 3,1 км от места выпуска. Поведение самок при внедрении напоминает таковое у годовичков. В новых семьях на следующий год все наблюдаемые самки принесли приплод. Интересен факт перехода из семьи меченой трехлетней самки байбака европейского, у которой в 2003 г. было 9 малышей. В 2004 г. эта самка в новой семье из 9 зверей (в 180 м от предыдущей) весной принесла 6 малышей (старая 9-летняя самка куда-то исчезла). На следующий 2005 г. с новым партнером в 150 м она вновь принесла 7 малышей. На четвертый (2006) год в новой семье из 5 зверей (в 300 м) она родила 6 детенышей. В 2007 г. мы эту самку не обнаружили. Во всех случаях перехода самок в новые семьи на следующий год они приносили приплод. Факты рождения детенышей после прихода самок в другие семьи дают основание заключить, что в период начала подготовки к спячке по каким-то признакам (реакциям) самки способны определить потенциальную готовность самцов к продуктивному спариванию после спячки, что мотивирует их к внедрению в семью этого самца. Пришедшая самка принимается в новую семью также из-за отсутствия в ней взрослой самки.

Интенсивное перераспределение зверей в семьях установлено и при экспериментальном опромышлении. Из 63 закартированных семей байбаков (за 1,5 месяца до спячки сурков) в 18 было отловлено по 1–7 зверьков. На следующий год численность в этих семьях не уменьшилась, а если и снизилась, то не на число отловленных. Здесь в ловушки попадались звери из соседних семей (по материалам наблюдений и мечения), посещавшие норы пограничных участков. Во второй половине сезона активности сурки регулярно посещают гнездовые норы соседей в целях внедрения в семью или отторжения части территории. В числе отловленных пришельцев было 8 взрослых самок и 4 взрослых самца.

Целесообразность интенсивной перегруппировки взрослых зверей (особенно половозрелых самок) в семьях во второй половине сезона активности обусловлено поиском желаемых (готовых к спариванию) партнеров в предстоящем размножении. При разведении в неволе сурка Мензбира было установлено, что перед спячкой при предоставлении зверькам свободы выбора полового партнера происходила интенсивная перегруппировка особей в семьях, и доля размножавшихся самок возрастала до 71%, чего не отмечается даже в природе (табл. 2).

Из всех рассмотренных видов сурков особенно велик размах перегруппировок у европейского байбака. Через 4 года из помеченных в 10 семьях 77 сурков 89,6% их состава обновилось, т.е. в родных семьях осталось только 10,4% особей. Из числа помеченных 20 основателей семей (родительских пар) осталось лишь 5 самцов (25%). Все остальные зверьки ушли в другие семьи или погибли.

Наиболее устойчивы семьи у сурка Мензбира – через 5 лет обновилось 67,8% состава семей, а среди родительских пар в родных семьях осталось 66,7%, т.е. основатели семей обновились лишь на 33,3%.

Таким образом, в семейную группу рассмотренных видов сурков могут входить отдельные вселившиеся особи, не состоящие в родстве с остальными членами. Перегруппировку зверьков в семьях сурков можно назвать обычным явлением, но она существенно не влияет на динамику численности особей в семьях.

Малый размах переходов в другие семьи взрослых самцов обусловлен тем, что они в основном поддерживают устойчивость территориальной структуры семей и популяции.

Дальние перемещения 2–3-летних особей, наиболее протяженные в молодых растущих территориальных группировках, обеспечивают расширение внешних границ колонии или поселения.

Заключение

Подведение итогов анализа структуры популяций и воспроизводства указанных видов сурков, позволяет сделать несколько выводов.

1. Возрастная структура популяции формируется путем постоянной саморегуляции и представляет собой продукт своеобразного компромисса между рождаемостью и смертностью. У всех видов сурков число особей в каждой новой генерации с течением времени уменьшается, поэтому демографическая пирамида имеет широкое основание: сеголетки – 23% у сурка Мензбира, 28,5% у казахстанского байбака, 31,2% у серого сурка и наибольшее (37,9%) у байбака европейского; острую вершину возрастной пирамиды (звери старше 9 лет) составляют 8,2% от общего поголовья у сурка Мензбира, 3,9–4,8% у серого сурка и байбака казахстанского и лишь 0,45% у байбака европейского.

2. Воздействие неблагоприятных факторов среды – важная, но не единственная причина естественной смертности, которая выше всего в группе сеголетков. У сурка Мензбира в первый год жизни отход составляет около 33% от числа всех малы-

шей, у байбака европейского – 29,5%. Наибольшая смертность у серого сурка (62,7%) и казахстанского байбака (52,4%), что можно объяснить менее благоприятными условиями обитания.

3. Все виды сурков приносят приплод один раз в году весной (редко летом). Подготовка гонад к весеннему размножению начинается перед уходом в спячку. В августе у самок начинается активизация фолликулярного аппарата, а у самцов возрастает масса семенников и придатков, увеличивается диаметр семенных канальцев и их число.

4. Наибольшей скороспелостью, самой высокой плодовитостью и наименьшей смертностью молодняка среди рассматриваемых видов отличается европейский подвид байбака, что объясняет феномен быстрого восстановления его численности. Самая низкая плодовитость и прирост поголовья у сурка Мензбира.

5. Самки сурков периодически пропускают деторождение. Четкой ритмичности в размножении не отмечено у самок всех видов. «Отдых» от размножения нужен зверькам для восстановления истощенного предыдущим деторождением организма и репродуктивных способностей в условиях короткого периода вегетации.

6. Семейную группу всех рассматриваемых видов сурков составляют взрослые моногамные самец с самкой и их дети различного возраста (иногда могут быть отдельные вселившиеся особи, не состоящие в родстве с остальными членами).

7. У всех рассмотренных видов сурков обычны межсемейные перегруппировки, в которых переход взрослых самок в другие семьи во второй половине наземной активности обусловлен поиском желаемых (готовых к размножению) партнеров.

8. В результате постоянных перегруппировок особей в семьях (сеголетков, годовиков, 2–3-летних и взрослых) разнокачественность состава семейных групп увеличивается, усложняется общая генетическая структура и формируется устойчивая структура популяции.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Берендяев С.А., Кулькова Н.А. О внутривидовых отношениях серых сурков // Зоол. журн. 1965. Т. 44. № 1. С. 110–116.

Бибиков Д.И., Червякова В.П., Червяков В.Д. Наблюдения за передвижением серых сурков в Тянь-Шане // Труды Среднеазиатского научно-исслед. противочумн. ин-та. Алма-Ата, 1961. Вып. 7. С. 221–232.

Жаров В.П. Семья и территориальная структура поселений черношапочных сурков (*Marmota camtschatica*) на Баргузинском хребте // Зоол. журн. 1972. Т. 51. № 9. С. 1387–1394.

Кайзер Г.А. Экология длиннохвостого сурка (*Marmota caudata* Jaeg.) // Вестн. микробиологии, эпидемиологии и паразитологии. 1939. Т. 18. Вып. 1–4. С. 168–402.

Машкин В.И. Методика определения возраста сурка Мензбира // Зоол. журн. 1979. Т. 58. Вып. 4. С. 585–591.

Машкин В.И. Внутривидовые отношения сурка Мензбира (*Marmota menzbieri* Kasck.) // Фауна и экология грызунов. 1983. Вып. 15. С. 204–224.

Машкин В.И. Метод криомечения млекопитающих // Зоол. журн. 1985. Т. 64. Вып. 5. С. 766–768.

Машкин В.И. Размножение сурков // IV съезд Всесоюз. териологического об-ва. Тез. докл. Т. III. М., 1986. С. 203–204.

Машкин В.И.. Европейский байбак: экология, сохранение и использование. Киров, 1997. 160 с.

Машкин В.И., Батурин А.Л. Сурок Мензбира. Киров, 1993. 144 с.

Машкин В.И., Батурин А.Л., Колесников В.В. Экология, поведение и использование сурков Евразии. Киров, 2010. 254 с.

Михайлюта А.А. Структура популяции серого сурка в высокогорье Тянь-Шаня // Автореф. канд. дис. М., 1988. 20 с.

Рымалов И.В. Эколого-физиологические основы зоокультуры степных сурков. Автореф. канд. дис. М., 1995. 23 с.

Середнева Т.А. Определение абсолютной плотности населения и численности сурков // Зоол. журн. 1986. Т. 65. Вып. 10. С. 1559–1566.

Спивакова Л.В., Капитонов В.И. Сезонные изменения половых желез взрослых байбаков в Целиноградской области // Животный мир Казахстана и проблемы его охраны. Алма-Ата, 1982. С. 166–169.

Сунцов В.В. Территориальная структура популяции и внутривидовые отношения тарбаганов (*Marmota sibirica*) в Туве // Зоол. журн. 1981. Т. 60. Вып. 9. С. 1394–1405.

Шевлюк Н.Н. Морфофункциональная характеристика эндокринных и герминативных структур семенников байбака перед залеганием в спячку (на материале из Оренбургской области) // Сурки северной Евразии: сохранение биологического разнообразия. Тез. докл. М., 1996. С. 89–90.

Шубин В.И. Особенности взаимоотношений в семейных группах байбака // Экология и поведение млекопитающих Казахстана. Тр. ин-та зоологии АН Каз. ССР. Т. 44. Алма-Ата, 1988. С. 112–132.

Шубин В.И. Структура популяции и размножение байбака в северной части Казахского мелкосопочника // Структура популяций сурков. М., 1991. С. 98–118.

Hackländer K, Bruns U., Arnold W. Reproduktion und Paarungssystem bei Alpenmurmeltieren (*Marmota marmota*) // Stafia. N 146. 1999. S. 21–32.

Поступила в редакцию 13.03.15

ADAPTIVE STRATEGY OF REPRODUCTION IN MARMOTS (*MARMOTA*)

V.I. Mashkin

Puberty and reproduction in marmots begin at 2–6 years of age. Preparation of gonads for early spring reproduction begins before hibernation. Mating, occasionally parturition and part of lactation period occur in a den, before coming out to the surface after hibernation. The major reproductive contribution is made by 2–4-year-old females while females over 8 years old make the least contribution. Females are able to reproduce until 12–15 years of age. The highest reproductive abilities are possessed by marmot females aged 5–8 years. In many families breeding couples of marmots are multiple-aged, the difference being 2–8 years. It can be assumed that substitution for one of the parents is uncommon and occurs if one of them dies. The substituting individual may be a migrant or a member of the same family, which is realized by the mechanism of regular interfamily regrouping in all marmot species. In the second part of their active season many adult females move to new families to produce young there in the following year. This suggests that during the early period of preparation for hibernation females, by certain signs (reactions), are able to determine potential readiness of males for productive mating after hibernation and it encourages them to enter a new family. Permanent mixing of individuals (the young of the current season, yearlings, 2-year-olds, and adults) increases multiplicity of group composition, makes genetic structure more complicated and forms stable population structure.

Key words: marmots, population structure, reproduction, fertility, mortality, interfamily regroupings.

Сведения об авторе: *Машкин Виктор Иванович* – профессор кафедры биологии диких животных и охотоведения Вятской государственной сельскохозяйственной академии, докт. биол. наук (mashkin_v_i@mail.ru).