

В. А. Лобков

КРАПЧАТЫЙ СУСЛИК СЕВЕРО-ЗАПАДНОГО ПРИЧЕРНОМОРЬЯ

*Биология
Функционирование популяций*



Книга издана при содействии
общественной благотворительной организации
Музейного фонда им. А. А. Браунера

V. A. LOBKOV

SPOTTED SOUSLIK OF THE NORTH-WESTERN REGION NEAR THE BLACK SEA:

Biology, Regulation of It's Populations

Odessa
"AstroPrint"
1999

В. А. ЛОБКОВ

КРАПЧАТЫЙ СУСЛИК СЕВЕРО-ЗАПАДНОГО ПРИЧЕРНОМОРЬЯ:

биология, функционирование популяций

Одесса
"АстроПринт"
1999

ББК 28.693.369.36(4Укр7)

Л682

УДК 599.322.2(477.7)

В монографии представлены материалы полевых и лабораторных исследований экологии крапчатого суслика, проведенных в 1970-1999 гг. в Северо-Западном Причерноморье. Рассмотрены особенности сезонных явлений жизни сусликов, внутривидовые отношения, пространственная, половая и возрастная структуры поселений, воспроизводство и гибель населения, морфологические особенности разных поколений в формирующихся поселениях. Выявлены популяционные механизмы, регулирующие численность сусликов и обеспечивающие устойчивое функционирование популяций. Дан сравнительный анализ явлений, сопровождающих изменения численности крапчатого суслика и других видов млекопитающих, предложено объяснение действия внутривидового механизма регулирования численности, лежащего в основе её периодических колебаний и других изменений.

Табл. 53. Рис. 33. Библиогр.: 340 назв.

У монографії представлені матеріали польових та лабораторних досліджень екології крапчастого ховраха у Північно-Західному Причорномор'ї, які проводилися у 1970-1999 рр. Розглянуті особливості сезонних явищ життя ховрахів, внутривидові відношення, просторова, статева та вікова структури поселень, відтворення та загибель населення, морфологічні особливості різних поколінь у поселеннях, які формуються. Виявлені популяційні механізми, що регулюють чисельність ховрахів та забезпечують стійке функціонування популяцій. Поданий порівняльний аналіз явищ, що супроводжують зміни чисельності крапчастого ховраха та інших видів ссавців, запропоновано пояснення дії внутривидового механізму регулювання чисельності, як основи її періодичних коливань та інших змін.

Табл. 53. Рис. 33. Бібліогр.: 340 назв.

Рецензенты:

К. А. Татаринов, академик Медико-биологической академии Украины, доктор биологических наук, профессор,
А. И. Кошелев, доктор биологических наук, профессор

Рекомендовано к печати Ученым советом Одесского государственного университета им. И. И. Мечникова. Протокол № 11 от 29 июня 1999 г.

Л 1907000000-202 Без объявл.
549-99

ISBN 966-549-272-1

© В. А. Лобков, 1999

Введение

Колебания численности животных издавна привлекают внимание исследователей не только с познавательной, но и с практической точки зрения. Представляется заманчивым овладеть способами задержания на фазе низкой численности популяции вредных видов и, наоборот, длительно поддерживать максимальную продуктивность хозяйственно-значимых видов.

Многие исследователи объясняют изменения численности внешними воздействиями на популяции. Однако подмечено, что в природе иногда происходит интенсивное размножение и быстрый рост населения в какой-либо одной группировке млекопитающих, в то время как в соседних подобных процессах не происходит, хотя окружающая среда действует на всех них одинаково. А. А. Лавровский и Я. Ф. Шатас (1948, с. 193), изучая экологию малого суслика (*Spermophilus pygmaeus* Pall.), ещё в конце 40-х годов заметили что "... в годы депрессий, на фоне общей низкой размножаемости этого вида, наблюдается значительная мозаичность в распределении размножающихся и неразмножающихся микропопуляций сусликов. Последнее известно не только для разных областей, но и соседних и близкорасположенных урочищ..."

Быстрый рост численности характерен для многих видов грызунов и зайцеобразных на фазе её подъёма в ходе циклических колебаний, а также при заселении ими новых местообитаний во время так называемого "экологического взрыва". Несомненно, существуют определённые воспроизводственный потенциал и популяционные механизмы, обеспечивающие интенсивное размножение животных. Последние, вероятно, "включаются" как внешними воздействиями (погодными условиями, улучшением кормовой базы, изменениями среды обитания и др.), так и процессами, незаметно протекающими внутри популяции. Используя эти механизмы, можно активно вмешиваться в жизнь природы, нарушая сложившееся равновесие в биоценозах в нужную сторону.

Поясним сказанное примером. Численность растительоядных

млекопитающих в значительной степени регулируется запасом кормовых ресурсов в наиболее неблагоприятные для существования сезоны года (осень-зима). Воспроизводственные процессы у них в ходе эволюционного развития настроены на репродукцию такого количества молодняка, которое соответствовало бы кормовой ёмкости угодий в эти периоды, не подрывало бы существенно кормовую базу в будущем и не влекло бы излишней гибели особей от бескормицы. Но в весенне-летний период условия обитания, в том числе и запасы кормов, могут обеспечить существование гораздо большего количества особей, чем то, которое продуцируется популяцией с учётом зимней нехватки кормов. Если, искусственно воздействуя на население животных, перевести "стрелки" воспроизводства на режим неестественного усиленного размножения, то образуется избыток особей, которых можно использовать до наступления неблагоприятных периодов без всякого ущерба для популяции. Резерв воспроизводственных возможностей каждого вида, заложенный природой, существует, но он обычно не востребован или заблокирован в естественных условиях обитания. Так на юге Украины в природе самка дикого кролика (*Oryctolagus cuniculus* L.) даёт 3-4 помёта за год, состоящих из 18 крольчат (Шаталова, 1972), а в условиях клеточного содержания одомашненной формы от одной крольчихи получают до 7 помётов в год из 40-45 голов молодняка (Уткин, 1987).

Ещё более четверти века назад в долгосрочном прогнозе направлений развития популяционной экологии академик С. С. Шварц (1972) важнейшее место отводил изучению именно популяционных механизмов регуляции численности животных. Д. Е. Девис и Дж. Дж. Кристиан (1974) предлагали использовать их для интенсификации промысла животных и прогнозирования изменений в популяциях. К изучению популяционных основ управления численностью млекопитающих мы приступили с начала 70-х годов, избрав для этого в качестве модельного объекта крапчатого суслика (*S. suslicus* Guld.).

Вопросами организации контроля над популяциями вредных видов занимались многие научные и научно-практические учреждения. Их внимание было привлечено к проблеме снижения численности грызунов, в том числе подавлением процессов их размножения. Но популяционные механизмы работают в двух взаимно противоположных направлениях, не только снижая, но и увеличивая численность. Второе их направление привлекало, в основном, зоологов-охотоведов, стремящихся к увеличению продуктивности охотничьих угодий.

Однако охотничье-промысловые животные оказались не совсем удобным объектом для таких исследований. Во-первых, они испытывают мощный пресс элиминирующего воздействия со стороны человека, во-вторых, далеко не все хозяйственно-значимые виды допускают возможность сбора массового морфологического материала, необходимого для популяционных исследований, особенно в наиболее важный период функционирования популяций — период размножения. Таким образом, возможности изучения популяционных механизмов, отвечающих за рост численности хозяйственно-используемых животных, были ограничены ценностью самих объектов исследования, а вредных видов — сугубо утилитарными задачами научных учреждений, направленными на противоположные цели, т.е. на сокращение населения вредителей.

Мы попытались изучить действие регуляторных механизмов на примере массового, в 70-х годах ещё считаемого вредным, грызуна — крапчатого суслика. Использование этого вида как модельного для изучения внутрипопуляционных процессов у млекопитающих обуславливается следующим.

1. Широкое распространение и высокие плотности населения в Северо-Западном Причерноморье обеспечивают возможность сбора статистически достоверного материала в любой сезон активной жизни сусликов и в сжатые сроки.

2. Обитание большими групповыми поселениями, с хорошо выраженными на местности границами, позволяет дифференцировать одно поселение от другого и исследовать ход популяционных процессов в каждом из них в отдельности.

3. Освоение видом не только естественных местообитаний, но и агроландшафтов, где постоянно происходят процессы возникновения и разрушения пространственных группировок сусликов, даёт возможность одновременного изучения внутрипопуляционных механизмов в поселениях, находящихся на разных стадиях развития.

4. Достаточно крупные размеры особей удобны для измерений и взвешивания, препарирования черепов, выявления на них неметрических признаков, снятия краниологических промеров.

5. Хорошая изученность биологии крапчатого суслика и близких видов создаёт основу для углубленных популяционных исследований, а наличие разработанных методик определения возраста, учёта численности, добычи и др., упрощает и унифицирует их проведение.

К началу 70-х годов крапчатые суслики в регионе в основном ут-

ратили своё значение как вредители сельскохозяйственных культур. Борьба с ними проводилась лишь периодически отдельными земледельцами либо совсем не велась. Поэтому мы не испытывали конкуренции с их стороны при отлове этих грызунов. Численность сусликов регулировалась преимущественно естественными факторами. Статус "вредного" вида, разрешённого к добыче без ограничений, способствовал тому, что, отлавливая сусликов, мы не встречали препятствий со стороны местного населения и государственных органов.

Основной целью наших исследований явилось изучение популяционных механизмов, управляющих численностью крапчатого суслика. В ходе работы были получены новые сведения по отдельным аспектам биологии вида, представляющие познавательный интерес. Мы посчитали целесообразным включить их в данную публикацию.

В ходе работы мы пользовались различными методиками как известными ранее, так и применёнными нами впервые. Их описанию уделено особое внимание. Они могут быть использованы на других видах, что даст возможность получить сравнимые материалы.

В начале исследований нам предстояло уточнить основные популяционные характеристики вида в Северо-Западном Причерноморье, а затем найти поселения сусликов с отклонением показателей воспроизводства, чтобы, сопоставляя условия обитания, экологическую структуру разных поселений, выяснить параметры, определяющие подъём и спад размножения или сопутствующие им.

Обнаружить поселение, где плодовитость самок отличалась бы от среднего для всех поселений уровня, в естественных биотопах сначала не удалось. Только на поле многолетних трав она оказалась значительно выше, чем на целинных участках. Но принятые на то время представления о лучших условиях обитания на посевах помешали нам сразу обратить внимание на эти отличия. Лишь через несколько лет ежегодных наблюдений за размножением здесь сусликов мы убедились, что и в стабильных, благоприятных условиях обитания, на посевах кормовых трав плодовитость самок не остаётся постоянно высокой, а снижается от поколения к поколению. Это натолкнуло на мысль, что она является не только и не столько функцией кормовых условий, сколько отражением стадии развития и экологической структуры каждого конкретного поселения.

Продолжив изучение других поселений сусликов на посевах многолетних трав, в течение ряда лет существующих в неизменных усло-

виях обитания, мы убедились в закономерности снижения темпов воспроизводства, изменений пространственной структуры и размеров особей. Желая выяснить причины этого, мы перешли к экспериментам по созданию искусственных поселений как в естественных биотопах, так и на посевах. Образованию новых поселений сусликов способствовали и сельскохозяйственные предприятия, создающие в ходе полевых работ благоприятные местообитания, периодически засевая многолетними травами новые площади и невольно вынуждая переселяться на них этих грызунов распашкой соседних поселений на посевах. Такие вновь образованные молодые поселения мы использовали для изучения популяционных процессов, протекающих в ходе их первоначального формирования и последующего функционирования.

Исследования выполнены нами в период учёбы и работы в Одесском государственном университете им. И. И. Мечникова. В сборах и обработке материала в разные годы принимали участие сотрудники зоологического музея Ю. Н. Олейник, Ю. В. Суворов, Е. И. Комарова, С. В. Гаран, В. И. Концеус, Н. Ю. Капустина, Ю. В. Шильниковский, О. В. Цюпа, Е. В. Струнникова, а также студенты кафедры зоологии позвоночных Т. В. Артюх, А. И. Слинько и многие другие. Помощь в переводе на английский язык краткого содержания оказали Т. В. Аудерская и И. А. Доля. Мы глубоко благодарны всем им за помощь в работе. Особую признательность выражаем доценту кафедры зоологии позвоночных ОГУ И. Г. Гурскому за консультации и содействие в проведении исследований.

КРАПЧАТЫЙ СУСЛИК И СРЕДА ЕГО ОБИТАНИЯ В ПРИЧЕРНОМОРЬЕ

Краткая характеристика вида

Крапчатый суслик (*Spermophilus suslicus* Guldenstaedt, 1770) — грызун из семейства Беличьих (*Sciuridae* Fisch., 1817) рода *Spermophilus* F. Cuvier, 1825, распространенного в степях, полупустынях и тундрах Евразии и Северной Америки (Млекопитающие Евразии 1, 1995). Некоторые систематики относят его к роду *Citellus* Oken, 1816 (Огнев, 1947; Громов и др., 1965).

Крапчатый суслик — один из мелких видов сусликов (рис. 1). Длина его тела — 190-220 мм, хвоста 34-44 мм. Самцы несколько крупнее самок. Окраска меха спинной части туловища, хвоста и наружной



Рис. 1. Крапчатый суслик у норы

поверхности лап каштаново-бурая с отчетливыми неравномерно распределёнными светлыми крапинками диаметром 2-5 мм, переходящими в светлую рябь на загривке. Брюшная сторона тела однотонная, светлая, разных оттенков от светло-серого до охристо-жёлтого. Хвост снизу коричнево-жёлтый. Горло и голова снизу белые. Верхняя часть головы одной окраски со спиной, но, как правило, без светлых крапин. Вибрисы чёрные, длиной до 30 мм. Глаза окаймлены светлой полосой почти белого цвета. Под глазами на щёках — разной степени выраженности коричневые пятна. На бровях небольшие полосы такого же цвета. Весной, после линьки, которая начинается в период беременности самок, и у двухмесячного молодняка окраска меха темнее, а крапчатость более яркая и контрастная, чем в конце лета и ранней весной.

Количество хромосом у сусликов из разных популяций неодинаково. Крапчатые суслики из Волгоградской, Тамбовской, Саратовской, Пензенской, Воронежской и Луганской областей имеют диплоидное число хромосом $2n = 34$. В юго-западной части ареала в Николаевской, Одесской областях и в Молдове оно составляет $2n = 36$ (Белянин, Гайченко, 1984). В. П. Кораблёв с соавторами (1999) считают, что крапчатых сусликов разнохромосомных форм следует выделить в два самостоятельных вида-двойника.

Ещё Н. А. Бобринский с соавторами (1965) различали в пределах ареала две близкие формы крапчатого суслика. Одна из них тёмно-окрашенная (*C.s. guttatus* Pall., 1770) населяет северные районы ареала, а другая, светлоокрашенная (*C.s. suslicus* Guld., 1770), — южные. Географическое распространение этих форм совпадает с распространением генотипически различимых популяций сусликов. Возможно каждому генотипу соответствуют и особенности окраски меха.

Объектом нашего исследования послужили суслики, населяющие юго-запад ареала, относящиеся к светлоокрашенной форме *C.s. suslicus* Guld., имеющие 36 хромосом.

Крапчатый суслик распространён от восточных районов Польши на западе ареала до среднего течения Волги на востоке. На юго-западе достигает долины Прута и низовьев Дуная. На севере он доходит до Оки, а на юге выходит к Черному морю в междуречье Дуная и Днепра. Изолированные от основного ареала очаги обитания сохранились в юго-восточной Польше и в Белоруссии. Считается, что они возникли в результате искусственного расселения в начале XIX столетия (Огнев, 1947).

В пределах ареала крапчатые суслики встречаются в лесостепных и степных участках. В качестве местообитаний предпочитают открытые места, поросшие невысокой травянистой растительностью, позволяющей осматривать окрестности норы и поддерживать аудиовизуальную связь с соседними зверьками. Для осмотра местности суслики приподнимаются на задних лапках и принимают характерную вертикальную стойку, напоминая издали столбик, высотой около 20 см. В Северо-Западном Причерноморье они обитают на участках естественной степной растительности, сохранившейся по неудобьям, используемых под выпас скота (рис. 2) и на посевах, образуя особенно плотно населённые группировки на полях многолетних трав (рис. 3).

На поверхности земли сусликов можно встретить с наступлением продолжительных оттепелей во второй половине зимы и до конца лета. Осенью и зимой зверьки пребывают в состоянии глубокого оцепенения, так называемой спячки или гибберинации, в подземных гнёздах, изолированных от внешней среды слоем грунта, на глубине около метра. Во время осенне-зимнего сна они не питаются, а лишь расходуют жировые запасы, накопленные летом.



Рис. 2. Пологие склоны степных балок — типичные места расположения поселений крапчатых сусликов. Одесская область



Рис. 3. Участок поселения сусликов на боронованном люцерновом поле, весной до начала вегетации трав. Светлые пятна — выбросы жёлтой глины из строящихся сусликами наклонных нор

Голос суслика — протяжный тонкий свист, издаваемый при опасности для оповещения соседних зверьков. Активны суслики в дневное время, но большую часть суток проводят в подземных убежищах, от которых отходят обычно недалеко, на расстояние не более нескольких десятков метров. В случае опасности зверьки стремительно бегут к норам, скрываясь в них при приближении врагов.

Суслики сооружают два типа нор: постоянные и временные. В первых они зимуют, выводят потомство, ночуют. Вторые служат кратковременным убежищем от врагов в период кормёжки, когда опасность застаёт зверьков вдали от постоянной норы, а также местом, где суслики летом спасаются от перегрева в жаркие полуденные часы. Постоянные норы заканчиваются гнездовой камерой, заполненной гнездом из измельчённых стеблей и корешков степной растительности. Временные и постоянные норы соединены между собой сетью протоптанных в траве тропинок, позволяющих сусликам ориентироваться на местности и быстро укрываться от опасности. По своему уст-

ройству норы делятся на вертикальные и наклонные или косые. Первые заканчиваются вертикальным ходом, который прорывается изнутри норы к поверхности, поэтому выходы из нор не имеют вокруг выбросов почвы. Наклонные норы отрываются сусликами с поверхности земли, поэтому для них характерны выбросы грунта у входа до 1-1,5 м в диаметре. В качестве постоянных, как правило, используются вертикальные норы, а наклонные служат временным убежищем. Иногда суслики устраивают гнёзда и в наклонных норах, но тогда они прорывают новый ход, ведущий из гнезда на поверхность, а образующейся при рытье землёй забивают прежний наклонный ход. В обоих случаях норы крапчатых сусликов имеют, как правило, только один выход (Браунер, 1912). Типы строения и промеры некоторых нор крапчатого суслика в Северо-Западном Причерноморье приведены на рисунке 4.

Для сусликов характерно обитание группами от нескольких особей до сотен экземпляров, занимающих территорию в десятки гектаров. Такие скопления сусликов принято называть поселениями или колониями (Поляков, 1968).

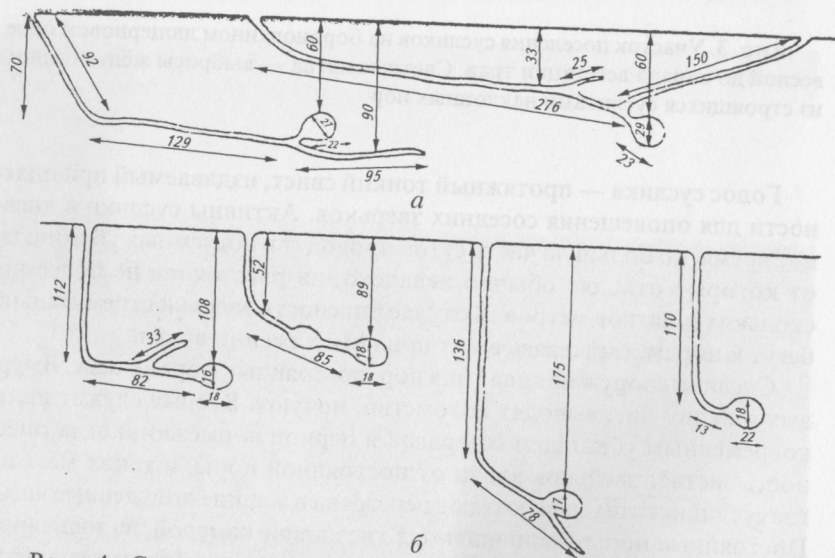


Рис. 4. Строение нор крапчатого суслика в Северо-Западном Причерноморье (вертикальная проекция):

а — возле водоёмов и родников; б — на верхних склонах балок в степи (по Ю. О. Волянскому, 1966)

Размножаются суслики один раз в году, весной. Детёныши рождаются голыми и слепыми. Вес новорождённых — 30-40 г. На 20-22 день у них открываются глаза и появляются верхние резцы, а в месячном возрасте уже есть предкоренные и два коренных зуба. В это время суслята начинают выходить из гнезда и есть зелень, хотя ещё продолжают сосать матерей. Подсосный период вскоре заканчивается и молодые зверьки переходят к самостоятельной жизни.

Пищу сусликов составляют надземные и подземные части различных растений и, отчасти, насекомые. Спектр употребляемых кормовых объектов определяется их встречаемостью в местах обитания сусликов. Наиболее простой он у зверьков на посевах многолетних трав. С момента пробуждения и до залегания в спячку суслики питаются здесь исключительно листьями и молодыми побегами люцерны или эспарцета. Ранней весной, пока вегетация растительности не началась, они откапывают подземные части люцерны и объедают почки и мягкие ткани корневищ. Несколько иной рацион на посевах озимых зерновых, где зверьки питаются весной сначала листьями, затем по мере созревания растений — молодыми стеблями, незрелыми колосьями и, наконец, зрелыми зёрнами. Летом, вплоть до залегания в спячку, их корм состоит почти исключительно из опавших семян культурных злаков, которые в изобилии встречаются на полях и после жатвы.

Наиболее разнообразно питание сусликов в естественных местобитаниях, где состав кормов изменяется в течение весенне-летнего сезона. После спячки зверьки поедают в основном луковичи эфемеров и насекомых, позднее — зелёные части растений и их семена. По данным Ю. О. Волянського (1966) на юго-западе Украины наиболее часто поедаются шафран (*Crocus sp.*), гадючий лук (*Muskari racemosum*), люцерна (*Medicago falcata*), чина (*Lathyrus tuberosus*), мышиный горошек (*Vicia cracca*), спорыш (*Polygonum aviculare*). О соотношении разных видов кормов в рационе крапчатых сусликов весной дает представление таблица 1.

Содержавшиеся в неволе крапчатые суслики предпочитали животную пищу растительной. Ими охотно поедались мало хитинизированные насекомые, особенно гусеницы и куколки бабочек, приманки из кусков сусличьего мяса (Бельский, 1948). Как на целинных участках, так и на посевах суслики нередко объедают трупы, попавших в капканы сородичей.

Таблица 1
Результаты исследования содержимого желудков сусликов в апреле
(по Ю. О. Волянскому, 1966)

Вид корма	Количество исследованных желудков	Встречаемость к общему числу желудков, %
Подземные части растений	11	7,5
Зелёные части растений	125	86,2
Остатки насекомых	82	56,6
Пустые желудки	15	10,3

Характеристика природных условий Северо-Западного Причерноморья

Исследования проводили в окрестностях г. Одессы (Украина). Данная территория расположена в западной части Причерноморской низменности, которая относится к наиболее пониженным равнинным пространствам Северного Причерноморья. Она простирается вдоль побережья Чёрного и Азовского морей широкой полосой в 120-150 км от р. Дунай на западе до р. Молочная на востоке. В её пределах крапчатый суслик обитает только в междуречье Дунай — Днепр. Поверхность Причерноморской низменности в этом районе отличается наибольшей расчлененностью рельефа. Многочисленны речные долины и балки, к которым приурочена густая сеть оврагов. Глубина расчленения поверхности долинно-балочной сетью составляет 40-60 м на востоке, снижаясь до 10-20 м на юго-западе (Природа Одесской области, 1979). Затопленные морем устья рек образуют лиманы. Склоны балок и лиманов, представляющие собой неудобные для земледелия территории, используются для выпаса скота.

Климат Северо-Западного Причерноморья — теплый, сухой. Для него характерны: нерезкая континентальность; короткая мягкая зима с частыми оттепелями; продолжительное жаркое и сухое лето; малое количество осадков; спорадическое повторение засух, суховеев и пыльных бурь. Летний период (с температурой выше 15°C) длится около пяти месяцев. Максимальная температура воздуха достигает

38°C. Зимний период продолжается немногим более двух месяцев. Снеговой покров неустойчив и в среднем лежит 20-40 дней, а в некоторые годы и вовсе отсутствует. Среднемесячная температура января составляет 2-3°C мороза, а в отдельные годы бывает выше 0°C. Начало весны — устойчивый переход среднесуточной температуры через 0°C, нередко наблюдается уже в конце февраля (Федорченко, 1974).

В недалеком прошлом в северной части междуречья Дунай—Днепр простирались разнотравно-типчаково-ковыльные степи на обыкновенных чернозёмах. Широкую приморскую полосу занимали типчаково-ковыльные сухие степи на южных чернозёмах. Их растительный покров отличался разреженностью, большими промежутками между основными элементами степи. Незначительная густота и высота травостоя способствовала произрастанию растений с коротким циклом развития — эфемеров и эфемероидов, заканчивающих своё развитие в короткий срок в течение весны. Были обычными вероника (*Veronica L.*), бурачок (*Alyssum L.*), незабудка (*Myosotis L.*), тюльпан (*Tulipa L.*), гусиный лук (*Gagea Satish.*), тонконог луковичный (*Koeleria Pers.*). Из злаков господствовали ковыли (*Stipa lessingiana Trin. et Rupr.*, *S. capillata L.*), типчак (*Festuca L.*) и другие (Климентов, 1962).

Современная территория Причерноморской низменности представляет собой район интенсивного земледелия. Естественная степная растительность сохранилась по неудобьям, склонам речных долин и приморских лиманов. Целинная степь представлена здесь дерновинно-злаковыми и разнотравно-дерновинно-злаковыми формациями с рядом промежуточных группировок. В связи с перевыпасом степные участки имеют обеднённый травостой и находятся на различных этапах пастбищной дигрессии, чаще в типчаково-мятликковой и мятlikово-полынковой стадиях (Шапошникова, 1968). Сельскохозяйственные угодья представлены посевами, из которых половину площадей занимают пропашные культуры (кукуруза и подсолнечник). Значительна доля зерновых как яровых, так и озимых. С середины 60-х годов в севообороте всё возрастающую роль стали играть многолетние бобовые травы: эспарцет (*Onobrychis Mill.*) и, в основном, люцерна (*Medicago sativa L.*). В Одесской области они занимали в 1965 г. — 58,3 тыс. га, в 1969 г. — 122,3 тыс. га, в 1971 г. — 144,2 тыс. га, а в 1983 г. — 214,5 тыс. га.

Естественная степная растительность достигает в мае высоты 20-30 см, но к середине июня высыхает и скармливается скотом. Из

всех сельскохозяйственных культур только многолетние травы создают наиболее приемлемые условия обитания для степной фауны, приближающиеся к естественным. В течение 4-5 лет после их посева, отсутствует глубокая вспашка, проводится лишь боронование и реже подсев злаков. Поскольку травы выращиваются на корм скоту, ядохимикаты для борьбы с вредителями не применяются. Разреженные места посевов зарастают сорной растительностью, которая разнообразит их кормовой потенциал. Густота стояния растений не ограничивает передвижений грызунов. Высота травостоя редко превышает 50 см и периодически снижается до 5-10 см летом после сенокосов. Скашивание зелёной массы продлевает сроки вегетации растений, благодаря чему всё лето в изобилии имеется зелёный корм, отсутствующий в естественных местообитаниях из-за раннего созревания и высыхания растений от жары. На полях озимых и яровых зерновых культур тоже создаются условия обитания сусликов, близкие к естественным. Высота растений в течение весны увеличивается от всходов до 50-60 см в мае и сохраняется такой до уборки урожая в июле.

Низкий травостой обеспечивает сусликам аудиовизуальные контакты, необходимые для формирования социальных отношений в период пробуждения от спячки и до появления потомства у самок, когда прошлогодняя трава полегла, а молодые растения ещё невысоки. Позднее общение зверьков возможно только в окрестностях жилых нор и оно временно утрачивает роль в поведении взрослых и молодых сусликов. Лишь после высыхания степной растительности, по времени совпадающего с началом расселения молодняка, оно принимает участие в формировании территориального поведения сеголетков. Люцерну и эспарцет в это время скашивают и расселение молодняка на полях проходит в тех же условиях невысокого травостоя, что и на целинных участках.

Широкое внедрение в севооборот кормовых многолетних трав, начатое в середине 60-х годов, совпало с увеличением площади лесных насаждений на неудобьях с целью защиты их от эрозии, интенсивным строительством животноводческих ферм и других сооружений, освоением уцелевших целинных участков под посевы. Только овражно-балочными насаждениями в 1966-1979 гг. в Одесской области было занято 38 тыс.га, а площадь неудобий с 1956 по 1974 г. сократилась на 80,7 тыс.га (Природа Одесской области, 1979). С середины 80-х годов склоны лиманов и степных балок, считавшиеся

ранее неудобьями, стали интенсивно осваиваться под строительство дачных посёлков. Таким образом, в период наших исследований происходило неуклонное сокращение естественных местообитаний сусликов за счёт их распахивания, увеличения площади лесонасаждений, дачного и иного строительства. Одновременно расширялись площади под посевами многолетних трав, что создало для сусликов новую благоприятную среду обитания взамен исчезающих целинных участков.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

Полевые работы проведены на территориях Овидиопольского, Беляевского, Коминтерновского и Белгород-Днестровского районов Одесской области (Украина) в 1970-1999 гг. в поселениях сусликов, расположенных на участках естественной растительности и на посевах. Поселениями считали территориальные группировки сусликов, расположенные на целинных участках и пахотных землях, изолированные от иных подобных группировок значительными пространствами (не менее 500 м). Изученные поселения обозначены по названиям ближайших населённых пунктов. Чтобы различать поселения, расположенные поблизости, применяли дополнительную их маркировку цифрами.

Стационарные многолетние наблюдения проведены на площади около 10 тыс. га в Овидиопольском районе Одесской области. Схема пространственного распределения изученных поселений сусликов приведена на рисунке 5.

Способы добычи и методы биометрической обработки

Сусликов отлавливали тарелочными капканами № 0, кротоловками и выливанием водой из нор. Вели также сбор трупов зверьков, погибших при проведении истребительных мероприятий с использованием отравленных приманок.

Капканы устанавливали у входа в наклонные и вертикальные норы и на протоптанных сусликами тропинках, в углубления, специально вырытые в почве, вровень с поверхностью земли, без маскировки. Сусликов привлекает новый предмет, появившийся на их территории. Они осматривают и обнюхивают его, о чём свидетельствуют визуальные наблюдения и нередкие случаи защемления дугами капкана головы и шеи зверьков, происходящие при его обнюхивании. Суслики отлавливаются с одинаковой частотой капканами, установленными у входа в норы, которые нельзя обойти при их посещении, и капканами, стоящими неподалеку от норы или тропы и не препятствующими передвижению животных. Специальными наблюдениями, проведенными летом 1971 г., мы установили частоту отлова зверьков капканами, выставленными у входа в норы и на тропах. Уловистость

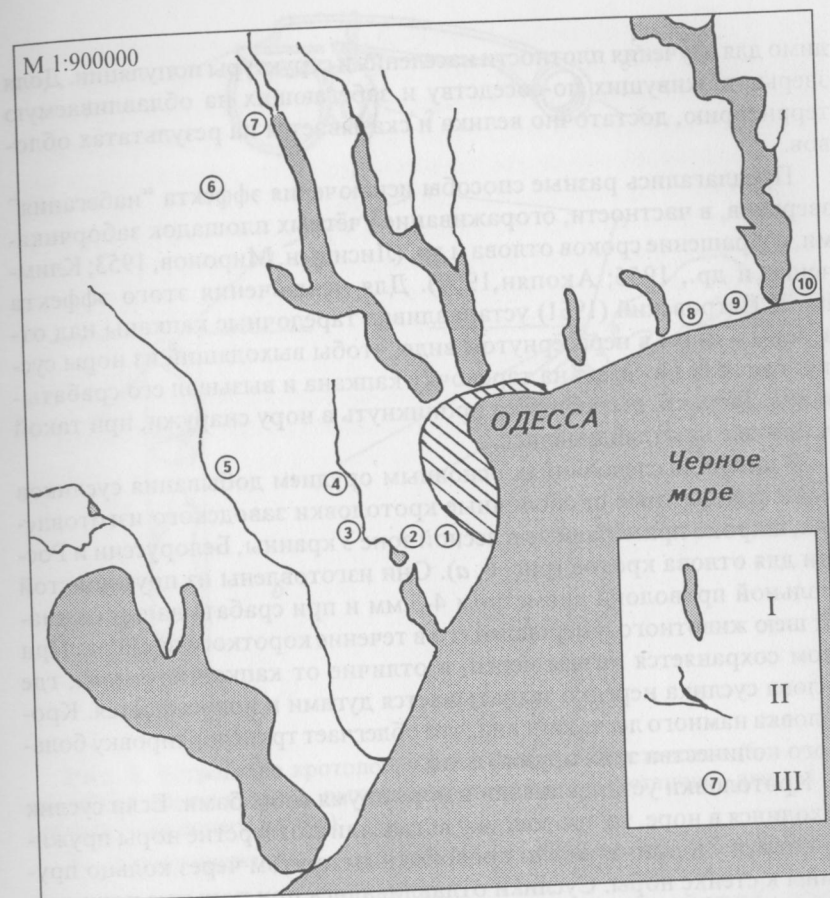


Рис. 5. Карта-схема района исследований:

I — водоёмы; II — степные реки; III — населённые пункты, расположенные вблизи мест расположения основных изученных поселений. (1 — с. Мизи-кевича, 2 — с. Сухой лиман, 3 — с. Новая Долина, 4 — с. Дальник, 5 — с. Мирное, 6 — с. Карпово, 7 — с. Шемётово, 8 — с. Григорьевка, 9 — с. Сычавка, 10 — с. Кobleво)

в обоих случаях оказалась сходной, соответственно 2 и 2,2 суслика на капкан, что свидетельствует об одинаковой успешности отлова при обоих способах установки. Недостаток добычи сусликов тарелочными капканами в том, что ими нельзя осуществить полный вылов только тех особей, которые обитают на учётных площадках, что необхо-

димо для изучения плотности населения и структуры популяции. Доля зверьков, живущих по-соседству и забегающих на облавливаемую территорию, достаточно велика и сказывается на результатах обловов.

Предлагались разные способы исключения эффекта “набегания” зверьков, в частности, огораживание учётных площадок заборчиками, сокращение сроков отлова и др. (Лисицын, Миронов, 1953; Климченко и др., 1955; Акопян, 1959). Для исключения этого эффекта Ю. Т. Петровский (1961) устанавливал тарелочные капканы над отверстием норы в перевернутом виде, чтобы выходящий из норы суслик головой нажимал на тарелочку капкана и вызывал его срабатывание. Зверьки, пытающиеся проникнуть в нору снаружи, при такой установке не отлавливались.

В наших исследованиях основным орудием добывания сусликов были стандартные проволочные кротоловки заводского изготовления, широко применяемые в лесной зоне Украины, Белоруссии и России для отлова кротов (рис. 6, а). Они изготовлены из пружинистой стальной проволоки диаметром 4-5 мм и при срабатывании сжимают шею животного, умерщвляя его в течение короткого времени. При этом сохраняется целый череп, в отличие от капканного лова, где голова суслика нередко захватывается дугами и повреждается. Кротоловка намного легче капкана, что облегчает транспортировку большого количества этих орудий лова.

Кротоловки устанавливали в норе двумя способами. Если суслик находился в норе, то кротоловку вставляли в отверстие норы пружиной наружу и прикалывали проволочным прутком через кольцо пружины к стенке норы. Суслики отлавливались при попытке покинуть нору (рис. 6, б). Так как норы имеют обычно один выход, эффективность отлова очень высока. Лишь изредка при установке кротоловки в рыхлой почве или при заеданиях сторожка, зверьки прорывают сбoku от неё другой ход и выходят наружу. Попадание посторонних сусликов, пытающихся проникнуть в нору, исключается, так как сторожок полностью перекрывает вход и не срабатывает при давлении на него со стороны пружины. Указанный способ установки кротоловки применяли как для отлова особей, замеченных забегающими в нору, так и для обловов жилых нор, открывшихся после их прикопки.

Для поимки сусликов на участках с высоким травостоем, где скрывающиеся в норах зверьки незаметны, либо в периоды, когда их наземная активность невелика, кротоловки устанавливали во вре-

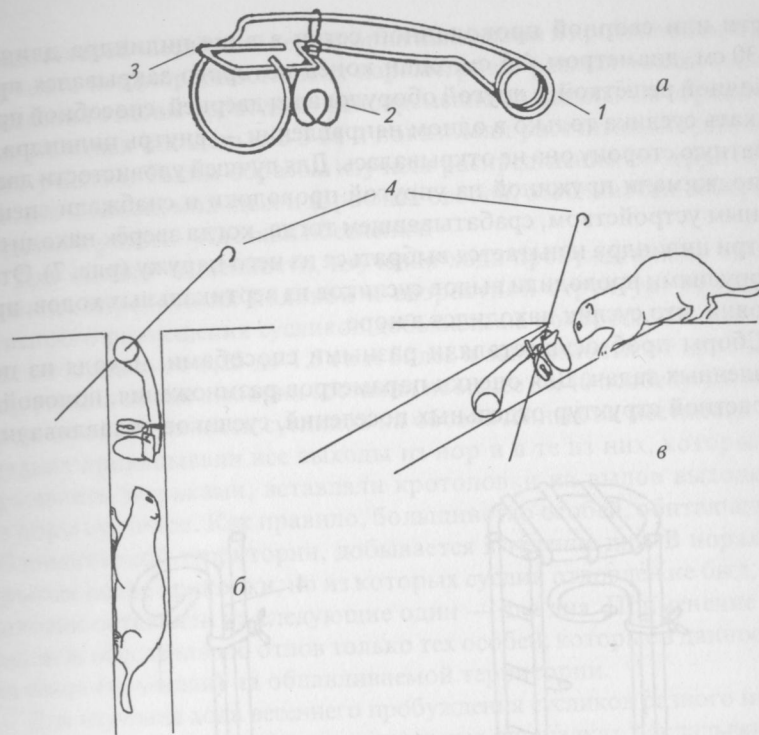


Рис. 6. Устройство кротоловки (а) и способы её установки (б — установка для отлова суслика, выходящего из норы; в — установка для отлова суслика, заходящего в нору):

1 — кольцо пружины; 2 — сторожок; 3 — давящий рычаг; 4 — кольцо

менные, часто посещаемые наклонные норы, пружиной вглубь норы. Срабатывание механизма происходит при нажатии на сторожок снаружи, при попытке суслика войти в нору. Чтобы кротоловка не проталкивалась зверьком вглубь норы, её прикалывали металлическим прутком к стенке хода между сторожком и основным кольцом. Крепление также препятствует попавшему суслику скрыться, так как при неудачном попадании гибель наступает не сразу и зверёк может оттащить кротоловку далеко в сторону (рис. 6, в).

Для отлова сусликов живыми применяли “донецкие” ловушки, традиционно используемые для отлова сусликов (Калабухов, Раевский, 1934; Козакевич, 1956; Абатуров, 1984). Они были сделаны из

жести или сварной проволочной сетки в виде цилиндра длиной 25-30 см, диаметром 4-5 см, один конец которого закрывался проволочной решёткой, а другой оборудовался дверцей, способной пропускать суслика только в одном направлении — внутрь цилиндра. В обратную сторону она не открывалась. Для лучшей уловистости дверцу поджимали пружиной из упругой проволоки и снабжали специальным устройством, срабатывавшем тогда, когда зверёк находится внутри цилиндра и пытается выбраться из него наружу (рис. 7). Этими орудиями проводили вылов сусликов из вертикальных ходов, при условии, что суслик находился в норе.

Сборы проб осуществляли разными способами, исходя из поставленных задач. Для оценки параметров размножения, половой и возрастной структур отдельных поселений, сусликов отлавливали в

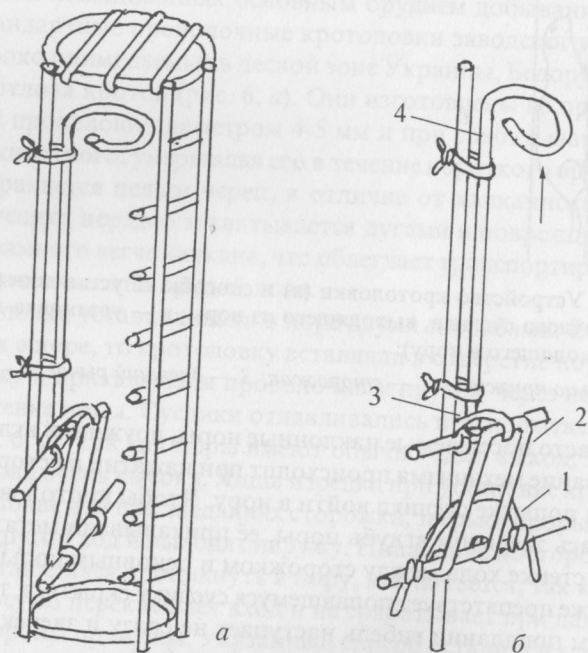


Рис. 7. Устройство модернизированной "донецкой" ловушки (а — внешний вид; б — расстораживающий механизм):

1 — пружина, 2 — проволочная дверца, 3 — крючок, 4 — расстораживающая тяга

пределах всей заселённой территории капканами и кротоловками. Для изучения неоднородности этих параметров в разных частях одного поселения отловы проводили одновременно на отдельных ограниченных участках площадью 2-3 га и показатели рассчитывали для каждого участка. Таким образом изучали распределение по территории самцов и самок, молодых и взрослых особей, особенности воспроизводства в разных участках поселения.

Для оценки численности, изучения хода пробуждения от зимней спячки, определения половой и возрастной структур, пространственного размещения сусликов добывали на контрольных площадках площадью от 0,25 до 1,5 га и более в зависимости от плотности нор (чтобы объём выборки составил не менее 30-40 особей). До начала дневной активности сусликов на обозначенных на местности площадках прикапывали все выходы из нор и в те из них, которые открывались зверьками, вставляли кротоловки на вылов выходящих из норы сусликов. Как правило, большинство особей, обитающих на облавливаемой территории, добывается в течение дня. В норах, открытых после прикопки, но из которых суслик отловлен не был, кротоловки оставляли на следующие один — два дня. Применение кротоловок обеспечивало отлов только тех особей, которые в данное время жили (ночевали) на облавливаемой территории.

Для изучения хода весеннего пробуждения сусликов разного пола и возраста мы облавливали на контрольных площадках, закладываемых в местах наибольшей концентрации прошлогодних нор, все открывающиеся выходы из зимовочных гнёзд. Старые норы прикапывали перед началом пробуждения, а площадки периодически осматривали через каждые 3-5 дней. Все зимовочные норы облавливали кротоловками. Если добыть суслика в течение дня не удавалось, то кротоловки оставляли настороженными до окончания периода пробуждения.

В ходе 30-летних исследований с 1970 по 1999 гг. добыто и обработано 12180 сусликов. Кроме того, свыше 600 особей было отловлено живыми с целью мечения и содержания в лаборатории. Мёртвых зверьков взвешивали на аналитических весах, сантиметровой лентой измеряли длину тела от кончика носа до основания хвоста с точностью до 0,5 см. При необходимости тушки вскрывали для осмотра внутренних органов, измерения семенников и эмбрионов. Масса наполненного желудка суслика обычно не превышает 10-20 г. Лишь в периоды интенсивного потребления корма она может достигать 60-70 г. Поскольку работы велись с массовым материалом, то исполь-

зовали средний показатель массы тела, включающий массу желудка и крупных эмбрионов. Лишь в отдельных случаях, когда желудок особенно выделялся своей наполненностью, он взвешивался отдельно и его массу вычитали из общей массы тела. Также поступали, когда у самок обнаруживали большое количество крупных эмбрионов.

Показатель массы тела использовали прежде всего для вычисления коэффициента упитанности (КУ), определяемого отношением массы (г) к длине тела (см). Для малых сусликов установлено, что коэффициент упитанности соответствует показателям содержания в них жира (Семёнов и др., 1957), поэтому его удобно использовать для определения степени упитанности животных. Это относится и к другим видам сусликов.

У самцов, добытых в весенний период, измеряли длину и диаметр семенников с помощью штангенциркуля. При необходимости их вскрывали поперечным разрезом для получения мазка среза. Так же вскрывали придатки семенников. Мазки смачивали каплей воды и просматривали под микроскопом при 60-кратном увеличении. Регистрировали наличие в поле зрения единичных полностью сформированных сперматозоидов, их обилие или полное отсутствие.

У самок при вскрытии осматривали матку и отмечали наличие эмбрионов, послеродовых мешков или тёмных плацентарных пятен. Для определения плодовитости подсчитывали все эмбрионы, в том числе резорбирующиеся. У недавно родивших самок учитывали количество мешкообразных вздутий, остающихся в местах расположения эмбрионов и сохраняющихся в течение нескольких дней после родов. В летние месяцы плодовитость самок определяли подсчётом плацентарных пятен — тёмных участков на матке, остающихся в месте прикрепления плаценты. У некоторых особей они просматриваются ещё следующей весной после пробуждения от зимней спячки. Их количество соответствует числу родившихся детёнышей (Новиков, 1953). Для определения показателя плодовитости общее число эмбрионов делили на количество беременных самок. Показатель интенсивности размножения получали, выражая в процентах долю размножавшихся самок от их общего количества в пробе.

Отмечали также величину эмбрионов (диаметр на ранних стадиях развития и длину на поздних), указывающую на стадии их развития. Размеры эмбриональной смертности определяли процентом рассасывающихся эмбрионов от общего числа эмбрионов всех размножавшихся самок в пробе.

Черепы добытых зверьков вываривали в воде, препарировали, этикетировали и измеряли штангенциркулем с точностью до 0,1 мм кондильобазальную длину, скуловую ширину, межглазничную ширину, длину носовых костей и верхнего зубного ряда согласно принятым определениям промеров (Бобринский и др., 1965). Коллекция использованных в работе черепов хранится в зоологическом музее Одесского государственного университета. Для изучения хронографической изменчивости особей одного пола группировали по поколениям одного года рождения. Скорость изменения размеров черепа от поколения к поколению определяли разностью между двумя соответствующими промерами и выражали в процентах от среднего арифметического значения для изучаемой группы особей из нескольких следующих друг за другом поколений. Отмечали фенотипические особенности строения черепа. Наметрические признаки (фены) выделяли самостоятельно. Присутствие или отсутствие признаков определяли визуально. Наличие мелких отверстий и перфораций уточняли зондированием препаровальной иглой. Частоту встречаемости фенов выражали в процентах от общего количества осмотренных черепов отдельно для самцов и самок каждого поколения. Выделенные нами признаки, описаны ниже и приведены на рисунке 8.

1. Форма стреловидного гребня в месте примыкания к затылочному гребню.
2. Смыкание отростков надглазничной вырезки, образующее сквозное отверстие.
3. Отсутствие нижнего зрительного отверстия в центре глазницы, образуемого краями переднеклиновидной кости.
4. Одиночное замкнутое нижнее преламбдоидное (чешуйчатое) отверстие, не разделённое перегородками.
5. Одиночное отверстие на вентральной поверхности основания скулового отростка верхнечелюстной кости, обычно расположенное на уровне второго предкоренного зуба.
6. Одинарное отверстие у основания резцов на переднечелюстной кости.
7. Одинарное отверстие подъязычного канала.
8. Отверстие в носовой кости.
9. Отверстие на нёбной кости между первым и вторым предкоренными зубами.
10. Отверстие на нёбной кости между вторым предкоренным и первым коренным зубами.

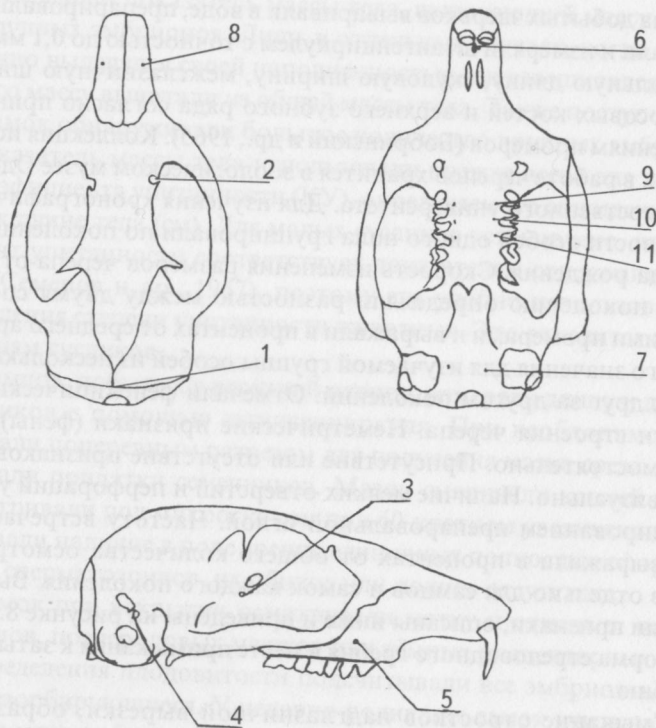


Рис. 8. Расположение изученных неметрических признаков на черепе крапчатого суслика. Номера 1-11 соответствуют тексту

11. Отверстие на нёбной кости между первым и вторым коренными зубами.

Учёты численности

Численность поселений оценивали косвенно по плотности жилых нор или по числу особей, добытых при полном облове учётных площадок в наиболее заселённых сусликами участках в пересчёте на 1 га.

В весенний период количество перезимовавших особей определяли подсчётом открывшихся зимовочных нор на участках, где прошлогодние выходы из нор были прикопаны до начала пробуждения или уничтожены осенней вспашкой. Отверстие выхода из зимовоч-

ной норы в течение нескольких дней после первого появления зверька на поверхности имеет несглаженные края, вокруг которых нередко сохраняются земляные валики, образовавшиеся при выталкивании сусликом головой последних остатков почвы. Такие норы принято называть веснянками (рис. 9). Установлено, что их число весной соответствует количеству вышедших из спячки сусликов (Калабухов, Раевский, 1934; Раль, 1936; Лисицын, 1961; Абатуров, 1984). Однако таким способом можно определить только общее количество зверьков, зимовавших на данном участке. Для того, чтобы получить представление об их численности на каждый данный момент времени, следует проводить предварительную прикопку веснянок утром и определять количество жилых нор по числу выходов, открытых в течение дня.

Сроки определения численности по норам-веснянкам ограничены периодом пробуждения. Позднее суслики прорывают вертикальные ходы из вырытых наклонных нор, которые внешне напоминают веснянки и тем самым существенно искажают результаты учётов.



Рис. 9. Выход из зимовочной норы крапчатого суслика на озимых

Для изучения динамики численности за определённый отрезок времени на одних и тех же площадках применяли прикопку всех нор до начала дневной активности сусликов, когда они ещё находятся в своих постоянных жилищах, затем вели подсчёт открывшихся в течение дня ходов. Как правило, в одной норе ночует только один суслик, поэтому таким способом можно достаточно точно определить количество зверьков, обитающих на площадке. Лишь в период расселения молодняка в выводковых и временных норах могут ночевать несколько особей. Также по нескольким сусликам можно обнаружить в одной норе в период распахки территории поселения, когда сохранившихся убежищ не хватает всем обитателям поселения. В эти периоды учёты численности не проводили.

Вместо прикопки вертикальных нор иногда использовали специальные устройства, известные нам как “крышки Крыльцова” (рис. 10). Если норы на площадке только прикопаны, то выходящие особи нередко открывают соседние нежилые норы снаружи, чем затрудняют

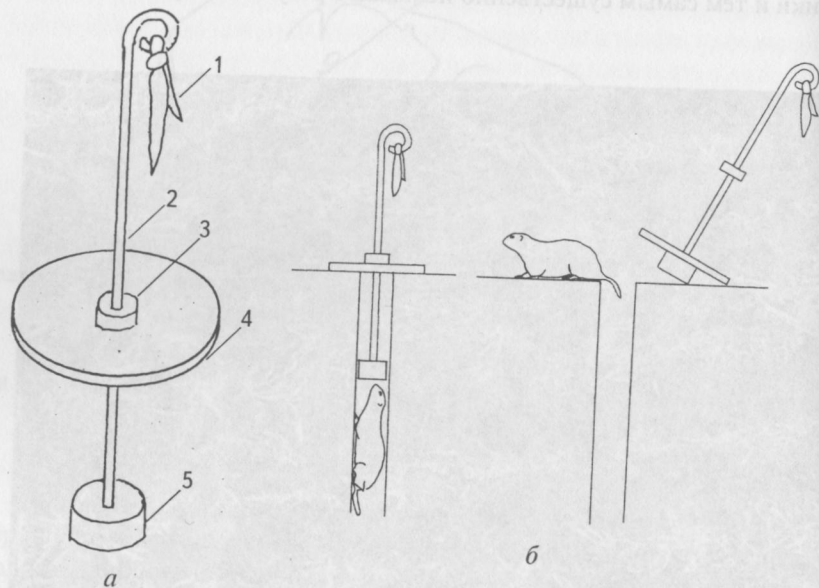


Рис. 10. Устройство (а) и применение (б) “крышек Крыльцова”:

1 — сигнальный флажок из материи, 2 — проволоочный стержень, 3 — ограничитель из плотной резины, 4 — жестяной диск, 5 — пенопластовая пробка

выявление нор, открытых изнутри, и, в итоге, завышают результаты учёта. “Крышки Крыльцова” исключают попадание сусликов в нору снаружи. Они выталкиваются сусликами только изнутри и, кроме того, позволяют наблюдать визуально динамику открытия нор со стороны, так как вытолкнутая крышка хорошо заметна издали благодаря белой пенопластовой пробке. При этом не требуются частые обходы площадки для подсчёта открытых нор.

Для определения плотности заселения территории, закладывали площадки по 0,25-0,7 га. Как показали специальные исследования, оптимальный размер учётной площадки для сусликов — 0,25 га (Бородин и др., 1981).

При очень низкой плотности населения мы использовали не метод площадей, а метод расстояний (Абатуров, 1984). Для этого измеряются расстояния между жилой норой и ближайшими соседними норами. Количество нор D на единице площади S определяется по формуле: $D = S : l^2$, где l — среднее расстояние между ближайшими соседними норами. Сопоставление результатов, полученных этим методом с данными прямого учёта на площадках, показало его высокую надёжность. Метод расстояний использовали для определения численности сусликов в молодых, только начавших формироваться поселениях на посевах. Зимовавшие там суслики приступают весной после пробуждения к строительству наклонных нор в непосредственной близости от зимовочных. Выбросы светлых глинистых горизонтов заметны издали и помогают обнаруживать немногочисленные жилые норы сусликов. По соотношению расстояния между ними и площадью данного поля определяли количество поселившихся на нём грызунов.

Для сравнения численности сусликов в разных поселениях либо в одном поселении, но в разные годы, мы использовали так называемую зимовочную численность, которую определяли как количество особей, зимовавших на данной территории. В течение весны численность сусликов значительно сокращается и сравнение поселений, где её определяли по числу веснянок, с теми, где проводили подсчёт жилых нор в период выкармливания молодняка, является некорректным из-за убыли части особей за весенний период. Поэтому при сравнении данных разновременных учётов полученные показатели численности умножали на поправочные коэффициенты, определённые нами экспериментально (Лобков, Олейник, 1990). Поправочные коэффициенты в период окончания пробуждения для самцов 2,2, а

для самок — 1,2. Спустя три недели они повышаются соответственно до 4,7 и 2,0.

Размеры естественной убыли сусликов в весенний период определяли по разности между числом особей, проснувшихся на учётных площадках и помеченных сразу после пробуждения, и количеством меченых особей соответствующего пола, добытых при полных обловах этих площадок спустя разные сроки после окончания пробуждения.

Отлов живых сусликов и их мечение по мере их пробуждения достаточно трудоёмки. Поэтому необходимые данные получали и другим способом. Полным выловом сусликов на контрольных площадках в ходе их пробуждения устанавливали соотношение полов среди перезимовавших особей в данном поселении. Спустя 2-3 недели после окончания пробуждения на новых учётных площадках, заложенных поблизости от предшествующих, предварительно подсчитывали количество нор-веснянок, а затем вылавливали всех сохранившихся там зверьков. Зная соотношение полов среди перезимовавших сусликов, можно легко определить количество самцов и самок, которые проснулись на этих площадках, умножая общее число веснянок на долю зверьков того или иного пола в данном поселении, определённую предыдущими обловами веснянок по мере пробуждения сусликов на контрольных площадках. Отнимая от числа самцов и самок, которые должны были проснуться на данной площадке, число особей соответствующего пола, сохранившихся на ней ко времени проведения полного вылова, получали искомое число сусликов, исчезнувших за рассматриваемый период.

Изучение пространственного распределения

Пространственное распределение нор в поселении изучали методом картирования на специально заложенных площадках, а распределение обитающих там особей — полными выловами кротовками с указанием пола и возраста животного на схеме участка облова.

Для этих целей также применяли отлов тарелочными капканами в разных местах поселения. 20 пронумерованных капканов устанавливали через 10-20 м у нор и на тропах и оставляли на 4 дня при сухой ясной погоде на одних и тех же местах. Капканы проверяли каждые два часа с 10 до 18 часов. Отмечали пол, возраст добытых особей и номер капканов их отловивших. Попавшихся сусликов извлекали, а капканы настораживали вновь на прежнем месте. Всего провели шесть

таких отловов, во время которых добыли 465 сусликов. После окончания отловов выясняли, сколько особей, какого возраста и пола поймано каждым капканом и заносили эти данные на картосхему, В отдельных местах одним капканом добывалось по несколько зверьков, в других — ни одного, свидетельствуя о неравномерном использовании сусликами пространства.

Распределение поселений по территории изучали методом маршрутных учётов (пеших и автомобильных), проложенных как в естественных местообитаниях, так и в полевых угодьях. Кроме того, аэровизуальным обследованием охвачена территория в 20 тыс. га. Наблюдения вели в апреле 1984 г. с вертолета МИ-2 в течение 3 часов полётного времени. Оптимальная высота полёта выбрана экспериментально и составила 100 м. Определение заселённости территории основывалось на учёте характерных следов жизнедеятельности сусликов — выбросов из наклонных нор, которые выделяются на поверхности почвы светлой окраской, либо различной с ней освещённостью. За показатель обилия грызунов на поле (поле — посев одной культуры, ограниченный от соседних полей лесополосами или полевыми дорогами) принимали число строящихся нор. Если их насчитывали менее 10, то считали заселение единичным, если более 10 — то массовым. Размер поля в районе исследования обычно составляет 20-50 га.

Изучение поведения и перемещений сусликов

Поведение сусликов в природе мы изучали путём визуальных наблюдений в 8-кратный бинокль с возвышенных мест (курганов, вышек тригонометрических пунктов). Регистрировали основные формы агрессивного поведения (драки, преследование соперника и др.) и их частоту в разные периоды жизни сусликов.

Территориальное поведение изучали по реакции сусликов на привязанных возле их нор и в пределах участка обитания особей разного пола и возраста. Подсадных животных привязывали за заднюю лапу поводком длиной 20-30 см на расстояниях от 0,5 до 10 м от норы тестируемого зверька. Отмечали и описывали поведение сусликов при встрече: обнюхивание, нападение, избегание. В неволе агрессивность сусликов по отношению к другим особям выясняли подсаживанием в клетку как активных, так и находящихся в состоянии гибернации других зверьков.

Перемещения и переселения сусликов в пределах поселения изучали с помощью индивидуального и группового мечения с последующим визуальным выявлением или добычей меченых особей. Индивидуально сусликов метили пожизненно ампутацией пальцев по определённой схеме (Калабухов, 1951). Повторно их отлавливали выливанием водой из нор и “донецкими” ловушками, а затем снова выпускали. Места первой и всех последующих поимок отмечали на картосхеме поселения. Наблюдения за перемещениями и переселениями меченых особей вели на целинном участке на протяжении всего сезона активности сусликов в поселении у с. Сухой Лиман в течение 7 лет.

Весенние переселения крапчатых сусликов изучали путем индивидуального мечения зверьков чёрной краской (урзол Д) с дополнительной ампутацией пальцев и последующей фиксацией встреч меченых особей на плане поселения. Сусликов отлавливали “донецкими” ловушками из зимовочных нор в течение 3-5 дней после первого выхода, на учётных площадках по 0,4-0,8 га, метили и тут же выпускали в те же норы. Краской наносили различные полосы и узоры на боках тела, а у самцов дополнительно окрашивали верхнюю часть головы. Окраску шерсти урзолом проводили по методике, описанной В. Г. Кахикайло (1987). Прочность и контрастность окрашивания позволяла идентифицировать особей на значительном расстоянии в течение 1,5-2 месяцев вплоть до смены шерстного покрова в результате линьки. Норы, из которых были отловлены и помечены суслики, отмечали на картосхеме номерами. Визуальные наблюдения за перемещениями меченых зверьков вели с 5-10-метровых курганов или тригонометрических вышек в подзорную трубу с 20-кратным увеличением. Отмечали все их выходы за пределы площадки. В период выкармливания молодняка полностью облавливали площадки, где проводили мечение, а также прилегающие территории. На плане участка отмечали те норы, из которых были добыты меченые особи. Кроме того, меченые суслики попутно добывались в процессе обловов других участков данного поселения. По расстоянию между местами пробуждения и повторных встреч определяли дальность перемещений и переселений.

Для группового мечения использовали тетрациклин. Известно, что этот антибиотик, будучи введённым в организм, поступает в растущие участки тканей зубов и костей и длительно обнаруживается по жёлтой флюоресценции в ультрафиолетовом свете (Клевезаль, Мина, 1980). Тетрациклин использовали для мечения молодняка, начавшего

выходить на поверхность из материнских нор, но ещё не приступившего к расселению. Так как данный маркер включается в состав только растущих в момент его введения костных тканей, то в месячном возрасте им метятся постоянно растущие резцы и растущие в это время предкоренные и коренные зубы. Вследствие постоянного роста резцов, стирания и обновления тканей метка в них сохраняется не более 2 месяцев.

В месячном возрасте в верхней челюсти ещё сохраняются молочные первый и второй предкоренные, растут первый и второй коренные зубы. Будучи маркированными тетрациклином в это время, предкоренные вскоре выпадают, что делает их непригодными для целей долговременного мечения. Для этого наиболее перспективны коренные зубы. Если тетрациклин попал в организм молодого зверька в первые дни после его выхода на поверхность и начала самостоятельного питания, то он маркирует надолго первый и второй коренные зубы. В последующий период смены молочных зубов и роста третьего коренного зуба метятся постоянные предкоренные и третий коренной зубы. Зная приведенные закономерности, можно впоследствии определить в каком возрасте молодым сусликом была съедена приманка с тетрациклином. У сеголетков осенью перед залеганием в спячку, а так же в следующем году в ультрафиолетовом свете флюоресцируют те зубы, которые в момент мечения находились в стадии роста (либо некоторые коренные, либо предкоренные, либо и те и другие в разных сочетаниях друг с другом). Интенсивность свечения зависит от количества поступившего в организм тетрациклина. У одних особей оно яркое, у других еле заметное, но все же определяемое невооружённым глазом и выделяющееся на фоне бледно-голубого свечения соседних немаркированных зубов.

Для того, чтобы пометить молодых зверьков в месте их рождения, на участках возле выводковых нор площадью 0,15-0,5 га выкладывали зёрна овса, смоченные сахарным сиропом для лучшего прилипания препарата и смешанные с порошком тетрациклина. Такая приманка хорошо поедается молодыми особями в период перехода к самостоятельному питанию в возрасте 30-40 дней. В случае поедания приманки кормящей самкой, тетрациклин с молоком поступает в организм детёнышей и включается в состав ткани их зубов. Молодняк, способный к поеданию зёрен, маркировался при их употреблении, а суслыта из поздних выводков получали маркер с молоком матери ещё до выхода из гнезда на поверхность. Приманку выкладывали на одном участке в 2-3 приёма, в течение

нескольких дней для более полного мечения всех обитавших там суслият. В конце лета или весной участки мечения и соседние территории облавливали и просматривали в ультрафиолетовом свете зубы всех добытых особей, выявляя меченых.

О масштабах переселения сусликов судили также по интенсивности заселения ранее обловленных участков. Норы, из которых были добыты суслики во время полных обловов учётных площадок, оставляли открытыми в течение 2-3 недель, а затем площадки облавливали снова и добывали особей, пришедших со стороны и поселившихся в освободившихся убежищах.

Изучение сезонной и суточной активности

Наблюдения за ходом пробуждения крапчатых сусликов после зимней спячки проводили на учётных площадках, площадью от 0,3 до 1,5 га, где все прошлогодние выходы из нор были прикопаны либо уничтожены осенней вспашкой. В течение всего периода пробуждения регулярно, с интервалом в 2-7 дней, учитывали все открывшиеся выходы из зимовочных нор со времени пробуждения первого суслика и до тех пор, пока новые веснянки не переставали появляться в течение последующих 10 дней. Даты появления первой и последней веснянки считали соответственно началом и окончанием пробуждения. За годы наблюдений на учётных площадках во время весеннего пробуждения таким способом отловлено 1119 особей.

Темпы залегания в зимнюю спячку изучали методом периодических прикопок всех нор на площадках по 0,25-0,5 га в летне-осенний период с последующей регистрацией открытых нор. По уменьшению числа открывающихся жилых нор со временем определяли количество сусликов, залёгших в спячку. Наблюдения прекращали, когда норы переставали открываться в течение последующих 10 дней после регистрации выхода на поверхность последнего зверька.

Сроки окончания залегания устанавливали также периодически визуальными наблюдениями за выходами из нор бодрствующих особей в середине дня в ясную теплую погоду. Дату обнаружения последних единичных особей, после которой сусликов не наблюдали, принимали за дату окончательного залегания всего поселения.

Суточный ритм активности изучали по интенсивности попадания зверьков в капканы в разное время суток. Капканы в количестве 20 штук устанавливали у нор и на тропах на 4 дня и проверяли через

каждые два часа с 10 до 18 часов в ясную погоду. Регистрировали время добычи, пол и возраст отлавливаемых сусликов.

Определение возраста

Для изучения возрастной структуры популяций млекопитающих, её динамики во времени, популяционной изменчивости и других целей необходим простой и надежный метод определения возраста животных, позволяющий отличать взрослых особей от сеголетков в летний период, определять возраст взрослых сусликов с точностью до года в весенних пробах. Мы изучили возможности определения возраста крапчатого суслика по длине тела, степени стёртости зубов, массе сухого хрусталика глаза и по слоистым структурам дентина зубов. Все эти методы применяются для установления возраста грызунов (Новиков, 1953; Клевезаль, Клейненберг, 1967; Павлов, Смышляев, 1968; Карпухин, Карпухина, 1971).

Пользуясь длиной тела, можно различать сеголетков и взрослых животных, относя к молодым сусликам с длиной тела менее 18 см. Размеры взрослых особей не опускаются ниже этого предела.

Для крапчатых сусликов Белоруссии Ю. Т. Петровским (1961) предложен относительно простой способ определения возраста по рисунку дентиновых обнажений на поверхности коренных и предкоренных зубов. Но суслики в Белоруссии могут иметь свои популяционные особенности стачивания зубов, связанные с характером питания, более продолжительным сезоном активности и другими факторами. На существование географической изменчивости степени стачивания зубов с возрастом у малого суслика указывает М. Н. Мейер (1957). Поэтому мы решили выяснить особенности стирания зубов у крапчатых сусликов в юго-западной части ареала самостоятельно, проверить и уточнить определительную таблицу Ю. Т. Петровского (1961). Для этого использовали черепа 18 особей, точно известного возраста, помеченных сеголетками и отловленных спустя 1-5 лет в ходе изучения перемещений сусликов.

Определение возраста по степени стирания зубов основано на различиях в окраске эмали и дентина. Желто-коричневый цвет дентина контрастирует с белым цветом эмали в местах стирания эмалевого слоя на поверхности зубов и образует характерные рисунки в виде точек, дуг, треугольников и др. Площадь обнажённого дентина увеличивается с возрастом. Стирание зубов верхней челюсти с возрастом у сусликов в районе исследования протекает следующим образом.

До залегания в спячку на поверхности зубов у сеголетков обнажения дентина отсутствуют. Лишь у некоторых на M^1 и M^2 намечаются дугообразные вдавления, говорящие о начале стирания эмали, сквозь которые иногда просвечивает дентин. В период зимней спячки суслики не питаются и стачивание эмали не происходит. Ранней весной молодые зверьки имеют прежнее состояние зубных поверхностей.

В весенние месяцы у сусликов в возрасте 11-12 месяцев появляются дентиновые обнажения на M^1 и M^2 дугообразной формы. В конце мая — июне встречаются отдельные экземпляры с небольшими пятнышками обнажённого дентина на внутренне-передней стороне M^3 . К концу лета обнажения на M^3 становятся чётче и приобретают форму небольшой дуги.

Весной следующего года жизни на PM^2 появляется дугообразная полоска дентина. Обнажения дентина на внутренне-передней части M^3 четко выражены в виде треугольного пятна или дуги и в дальнейшем распространяются на остальную часть зуба. Весной третьего года жизни обнажения дентина на PM^2 , M^1 и M^2 принимают форму треугольных пятен, продолжаясь в виде узких полос на поверхности зуба. На M^3 дентиновое пятно занимает около половины поверхности зуба. На PM^1 иногда имеются небольшие дентиновые пятна.

Зверьков старшего возраста отличает образование глубоких выемок в местах наиболее интенсивного стирания на PM^2 , M^1 , M^2 , M^3 . Поверхность PM^1 стёрта до ровной площадки. Изредка наблюдается полное стирание коронок PM^2 , M^1 , M^2 , M^3 и обнажение оснований корней. У особо старых особей отмечается выпадение коренных зубов верхнего ряда и заращение альвеол. Определение возраста всех добытых особей проведено нами на препарированных черепах с использованием лупы.

Сходство дентиновых обнажений у сусликов в районе исследований и в Белоруссии (Петровский, 1961) свидетельствует о сходности процессов стачивания зубов в северной и юго-западных частях ареала в первые два года жизни. У сусликов в возрасте до трёх лет не наблюдали стачивания задней части PM^1 до ровной площадки, как у белорусских зверьков, зато такая картина характерна для зверьков старших возрастов и сопутствует глубоким впадинам на коренных зубах, обнажению корней и стиранию гребней на зубах нижнего ряда.

Уточнив этим определительную таблицу Ю. Т. Петровского (1961) применительно к району исследования, мы использовали её для разделения возрастных групп в период весеннего пробуждения, гона и

появления на свет молодняка, основываясь на следующих критериях (табл. 2; рис. 11).

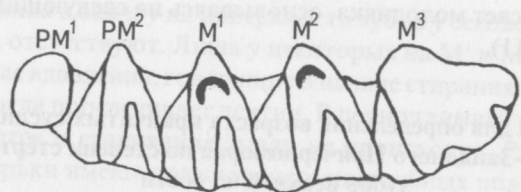
Таблица 2

**Ключи для определения возраста крапчатых сусликов
Северо-Западного Причерноморья по степени стёртости
зубов верхней челюсти**

Поверхность зубов не имеет обнажений дентина либо они имеются на M^1 и M^2 в виде узких дуг	возраст 1 год
Обнажения дентина в виде узких дуг имеются на PM^2 , M^1 и M^2 . На M^3 в виде точки или дуги	возраст 2 года
Обнажения дентина хорошо выражены на PM^2 , M^1 , M^2 , в виде треугольных пятен, продолжающихся двумя узкими полосами на остальной поверхности зубов. На M^3 дентиновое пятно характерной формы занимает около половины поверхности зуба. На PM^1 иногда имеются небольшие дентиновые пятна	возраст 3 года
Обнажения дентина на PM^2 , M^1 , M^2 , M^3 занимают всю поверхность зуба, PM^1 стёрт до ровной площадки	возраст 4 года
Коронки некоторых зубов стёрты почти до корней, отсутствуют отдельные зубы, а их альвеолы заросли	возраст 5 и более лет.

Следует отметить, что суслики, обитающие на полях люцерны, имеют очень светлый дентин. Эта особенность, по-видимому, связана со спецификой питания исключительно листьями люцерны. На целине корм сусликов более разнообразный, что, вероятно, определяет тёмный цвет дентина их зубов.

Нами были опробованы также методы определения возраста по массе сухого хрусталика глаза и по слоистым структурам коренных зубов. Глазные яблоки фиксировались в 10 % формалине не менее 8 месяцев, затем высушивались при температуре 65°C в сушильном шкафу 6 дней. Взвешивание проводили на аналитических весах с точностью до 0,1 мг. Для выяснения возрастных различий в строении тканей зубов изготавливали гистологические препараты корней M^3 у сусликов известного возраста по методике Г. А. Клевезаль и С. Е. Клейнберга (1967) с заливкой в парафин.



a



б



в



г

Рис. 11. Рисунки обнажённого дентина на поверхности зубов верхней челюсти у сусликов разного возраста:

а — зубы годовалого зверька, б — зубы двухлетнего зверька, в — зубы трёхлетнего зверька, г — зубы четырёхлетнего зверька

По массе сухого хрусталика глаза сеголетки достаточно точно отличаются от взрослых особей в первое лето жизни и в марте — апреле следующего года. Число слоёв в дентине корня M^3 увеличивается с возрастом животного. Мы насчитывали от одного до трёх слоёв у разных особей. Оба упомянутых метода весьма трудоёмки, а полученные результаты не дают уверенности в их точности. Поэтому

мы определяли возраст сусликов старше двух месяцев исключительно по рисунку дентиновых обнажений (табл. 2). Индивидуальная изменчивость стирания зубов, несомненно, влияет на точность определения возраста отдельных особей, но при использовании массового материала эта погрешность малозначительна, а более надёжный способ определения возраста сусликов пока не разработан.

Лабораторное содержание, изучение динамики жиронакопления, летней и зимней спячки

Для изучения процесса спячки, динамики массы тела, смертности и других особенностей жизнедеятельности сусликов мы содержали их в неволе в индивидуальных стандартных металлических клетках размером $35 \times 23 \times 27$ см с гнездом из сухой травы.

Корм для подопытных зверьков состоял в весенне-летний период из зелени люцерны и овса, а осенью и зимой траву заменяли яблоками, топинамбуром и сахарной свеклой. В кормушках всегда имелся избыток корма. Часть зверьков содержали в подвальном помещении в темноте при колебаниях температуры от 8°C зимой до 24°C летом, других — в условиях естественного освещения, в виварии при температуре от 13°C до 28°C .

Периодически подопытных сусликов взвешивали на аналитических весах с точностью до 1,0 г. Среднесуточный прирост за период времени, прошедший между двумя взвешиваниями, выражали в процентах от предыдущей массы тела, чтобы иметь возможность сравнивать его изменения у особей с различной степенью упитанности.

Температуру измеряли в защёчном мешке ртутным термометром. Экспериментально установили, что она там практически не отличается от ректальной. Регулярно регистрировали температуру в помещении.

Внутри клеток суслики устраивали гнёзда из сухой травы, открытые сверху, позволяющие наблюдать за состоянием зверьков. Впадение в спячку устанавливали общепринятым способом (Pengelley, Fisher, 1961, по Калабухову, 1985). Свернувшегося калачиком суслика сверху посыпали опилками. Если он не просыпался и не выходил из гнезда, опилки оставались на поверхности тела. Дополнительно впадение в спячку устанавливали по прекращению поедания корма и реакции на такой внешний раздражитель, как постукивание по клетке. Если при этом зверёк издавал свист, начинал шевелиться, откры-

вать глаза, то его считали активным. Отсутствие реакции на раздражители свидетельствует о наступлении гибернации. Неподвижных особей с температурой тела, пониженной до температуры окружающей среды, и частотой дыхательных движений до трёх-пяти в минуту считали впавшими в спячку. С марта по сентябрь осмотр подопытных сусликов проводили ежедневно при кормлении, а после впадения в зимнюю спячку — раз в неделю.

Глава 3

СЕЗОННЫЕ ЯВЛЕНИЯ ЖИЗНИ КРАПЧАТОГО СУСЛИКА

Северо-Западное Причерноморье составляет самую южную часть ареала крапчатого суслика. Особые климатические условия и сельскохозяйственное преобразование степной зоны Украины в последние десятилетия предопределили специфику внутрипопуляционных процессов у этого вида. Фенологические явления в жизни сусликов здесь происходят в иные сроки, чем в других частях ареала, имеют отличный характер и определяют экологические особенности местных популяций.

Пробуждение от зимней спячки

Активный период жизнедеятельности сусликов начинается с весеннего пробуждения от спячки. Обычно ему предшествуют установление положительных дневных температур воздуха и оттаивание верхнего слоя почвы.

В сравнении с другими частями ареала крапчатые суслики в Северо-Западном Причерноморье обычно начинают пробуждаться рано. В отдельные годы первые открытые норы наблюдались нами уже в январе, а в Николаевской области появление крапчатых сусликов отмечено 10 января 1948 г. (Сокур, 1963). Столь же раннее пробуждение в особо тёплые зимы известно и у малых сусликов на юге их ареала (Рашкевич, 1949; Добронравов, 1968).

Сроки пробуждения сусликов зависят от широты местности. В южных районах Одесской области (Килийский, Татарбунарский) они пробуждаются на 1-2 недели раньше, чем в окрестностях г. Одессы (Волянский, 1966). В 1974 г. на широте г. Одессы первые норы-веснянки встречены нами в середине февраля, а в Волынской области в этот год единичные особи проснулись только в третьей декаде марта (Полушина, 1976). Ещё позже в третьей декаде марта — второй декаде апреля пробуждаются крапчатые суслики в Белоруссии, Польше, Чувашии (Попов, 1960; Петровский, 1961; Surdasky, 1958).

Несомненна связь первых выходов сусликов из зимовочных нор с повышением температуры воздуха и оттаиванием верхнего слоя почвы, что обусловлено особым устройством зимовочной норы. Ход,

ведущий к гнезду, перед залеганием в спячку засыпается землей, которая образуется одновременно при строительстве другого, вертикального хода. Последний не достигает поверхности земли, так что гнездовая камера оказывается изолированной от внешней среды слоем почвы. Во время спячки два хода, ведущие наружу, перекрыты земляными пробками. Один из них (летний вход) засыпан сусликом изнутри, другой (весенний выход) недокопан до поверхности. Когда верхний слой обычно влажной почвы промерзает, то прокопать оставшиеся сантиметры для выхода из норы пробудившимся зверькам не под силу. Они оказываются как бы “закупоренными” мёрзлым грунтом в своих норах. В оттепели первым оттаивает поверхность почвы, что делает её доступной для рытья проснувшимися особями. Нижние слои почвы, в которых ходы прорыты сусликами ещё летом, могут оставаться промёрзшими длительное время, но мешать зверькам выходить они не могут. Поэтому появление первых открытых нор в Северо-Западном Причерноморье совпадает с оттепелями, во время которых в течение не менее трёх-пяти суток дневная температура поднимается до 7-10°C, и обеспечивает оттаивание поверхностных слоёв почвы. Такие оттепели в регионе случаются почти каждую зиму. Следует подчеркнуть, что выход первых сусликов приурочен только к тем оттепелям, которые наступают не ранее второй половины января. Какая бы тёплая погода ни стояла осенью и в первую половину зимы, пробуждение сусликов не начиналось ранее третьей декады января более чем за четверть века наблюдений. Вероятно, механизмы окончательного пробуждения срабатывают только по истечении определённого времени, прошедшего с момента залегания зверьков в спячку.

Весенний выход сусликов в одном поселении происходит не одновременно, а растягивается на несколько недель. Это свидетельствует о том, что благоприятные погодные условия — необходимое требование, но не главный фактор пробуждения сусликов от спячки. Даже во время продолжительных оттепелей просыпается лишь часть зимующих особей, а остальные остаются под землей, хотя почва полностью оттаивает и не препятствует выходу из нор.

В окрестностях г. Одессы первые крапчатые суслики обычно просыпаются в феврале. Лишь в особо теплые зимы их пробуждение начиналось в январе. За 30 лет наблюдений в районе г. Одессы первые открытые норы-веснянки обнаружены в последней пятидневке января в тёплые зимы 1974, 1975, 1979, 1983, 1989 и 1995 гг.

Устойчивая морозная погода в феврале обычно задерживает выход сусликов до начала марта, а в особо суровые зимы, без оттепелей и с глубоким снеговым покровом (например, 1980, 1985 и 1987 гг.), норы начали открываться только в конце марта.

Темпы пробуждения крапчатых сусликов зависят от погоды. Временные похолодания замедляют этот процесс, а в оттепели количество открываемых нор резко увеличивается (рис. 12). Во время возврата холодов на непродолжительное время, даже при неглубоком снеговом покрове (3-5 см), проснувшиеся особи сохраняют наземную активность. В ясные морозные дни они кормятся, посещают соседние норы, о чём свидетельствуют следы и целые тропы, протоптанные на снегу (рис. 13). Длительные похолодания и установление глубокого снегового покрова вызывают повторное залегание сусликов в спячку.

Первыми весной появляются самцы. Пробуждение самок запаз-

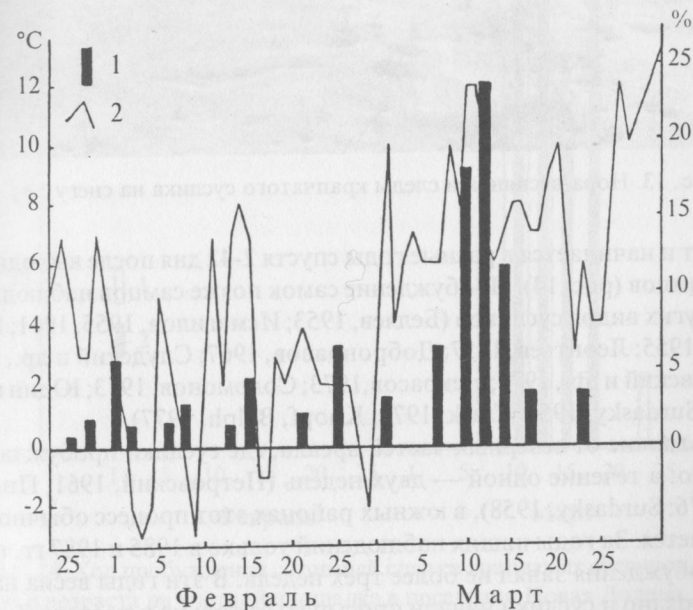


Рис. 12. Ход пробуждения крапчатых сусликов от зимней спячки в окрестностях г. Одессы. Новая Долина. 1975:

1 — количество проснувшихся особей за период, прошедший со времени предыдущего осмотра учётной площадки; 2 — максимальная дневная температура



Рис. 13. Нора-веснянка и следы крапчатого суслика на снегу

дывает и начинается в разные годы спустя 2-42 дня после выхода первых самцов (рис. 14). Пробуждение самок позже самцов наблюдается и у других видов сусликов (Беляев, 1953; Исмагилов, 1955, 1961; Шейкина, 1955; Леонтьев, 1957; Добронравов, 1967; Слудский и др., 1969; Тавровский и др., 1971; Некрасов, 1973; Соломонов, 1973; Юдин и др., 1976; Surdasky, 1958; Clark, 1970; Knopf, Balph, 1977).

В отличие от северных частей ареала, где суслики пробуждаются дружно, в течение одной — двух недель (Петровский, 1961; Писарева, 1976; Surdasky, 1958), в южных районах этот процесс обычно растягивается. За годы наших наблюдений только в 1985 и 1987 гг. период пробуждения занял не более трёх недель. В эти годы весна наступила поздно и суслики начали просыпаться только в последней декаде марта.

Сходная закономерность наблюдается и у малого суслика. В Терско-Кумском междуречьи в Ставропольском крае его пробуждение начинается в январе—феврале и длится от 23 до 67 дней, в то время

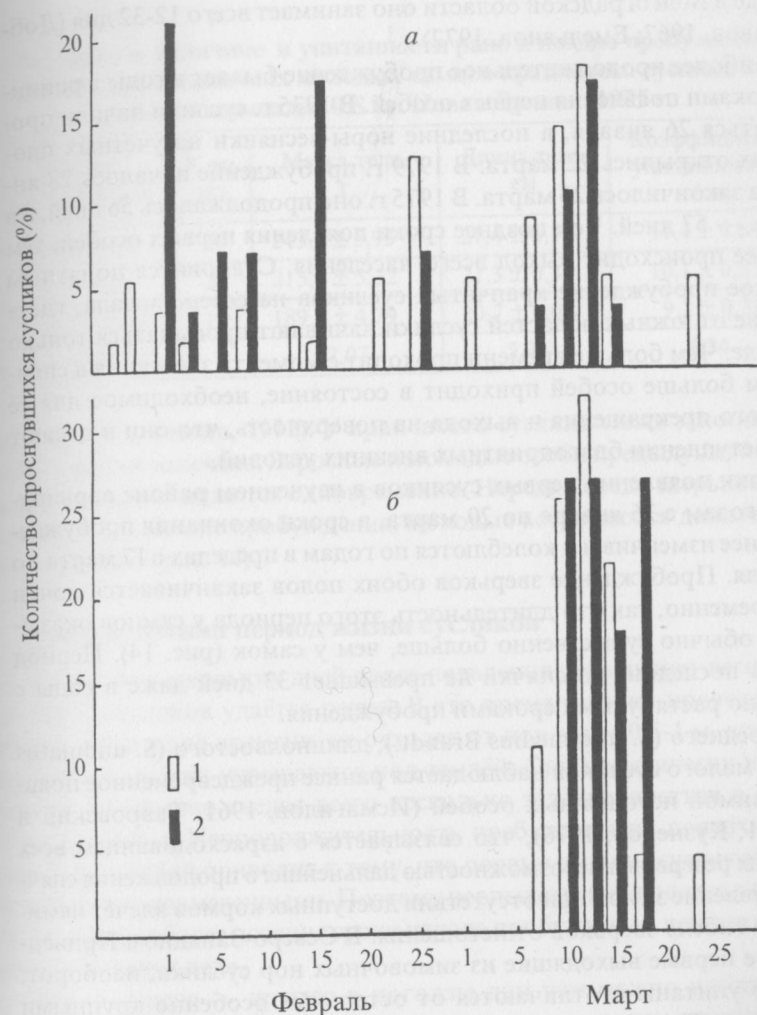


Рис. 14. Ход пробуждения от зимней спячки крапчатых сусликов разного пола и возраста на учетной площадке в поселении Новая Долина. 1975: а — самцы; б — самки. 1 — количество проснувшихся особей предыдущего года рождения в % от общего числа; 2 — количество проснувшихся взрослых (старше года) в % от общего числа

как уже в Волгоградской области оно занимает всего 12-32 дня (Добронравов, 1967; Емельянов, 1972).

Наиболее продолжительное пробуждение бывает в годы с ранними сроками появления первых особей. В 1975 г. суслики начали пробуждаться 26 января, а последние норы-веснянки на учётных площадках открылись 22 марта. В 1979 г. пробуждение началось 28 января, а закончилось 25 марта. В 1975 г. оно продолжалось 56 дней, а в 1979 г. — 57 дней. Чем позднее сроки появления первых особей, тем быстрее происходит выход всего населения. Становится понятным дружное пробуждение крапчатых сусликов на севере ареала, где в отличие от южных областей суслики начинают просыпаться только в апреле. Чем больше времени проходит с момента залегания в спячку, тем больше особей приходит в состояние, необходимое для её быстрого прекращения и выхода на поверхность, что они и делают при наступлении благоприятных внешних условий.

Сроки появления первых сусликов в изученном районе варьируют по годам с 26 января по 20 марта, а сроки окончания пробуждения менее изменчивы и колеблются по годам в пределах с 17 марта по 7 апреля. Пробуждение зверьков обоих полов заканчивается почти одновременно, так что длительность этого периода у самцов оказывается обычно существенно больше, чем у самок (рис. 14). Период выхода последних из спячки не превышает 33 дней даже в годы с особенно растянутыми сроками пробуждения.

У среднего (*S. intermedius* Brandt.), длиннохвостого (*S. undulatus* Pall.) и малого сусликов наблюдается раннее преждевременное появление зимой истощённых особей (Исмагилов, 1961, Тавровский и др., 1971, Кузнецов, 1976), что связывается с израсходованием всех жировых резервов и невозможностью дальнейшего продолжения спячки. Появление зимой при отсутствии доступных кормов влечёт неминуемую гибель зверьков от истощения. В Северо-Западном Причерноморье первые выходящие из зимовочных нор суслики, наоборот, хорошо упитаны и отличаются от остальных особенно крупными размерами. Последними просыпаются наиболее мелкие и худые особи (табл. 3).

В отличие от других видов сусликов, у которых первыми пробуждаются весной взрослые самцы, затем взрослые самки, а последними — молодняк предыдущего года рождения (Раль и др., 1933; Варшавский, 1938; Варшавский, Крылова, 1939; Беляев, 1953; Исмагилов, 1955, 1961; Шейкина, 1955; Добронравов, 1968; Слудский и др., 1969; Не-

Таблица 3

Различия в величине и упитанности рано и поздно пробуждающихся перезимовавших молодых самцов крапчатого суслика на учётной площадке 0,8 га. Новая Долина. 1975 г.

Сроки пробуждения	К-во, экз.	Масса тела, г	Длина тела, см	Коэффициент упитанности, г/см
I. 26.01-23.02	20	243,7 ± 5,93	21,4 ± 0,11	11,4 ± 0,64
II. 24.02-9.03	20	215,4 ± 5,32	21,3 ± 0,34	10,1 ± 0,83
III. 10.03-20.03	15	189,8 ± 4,79	20,7 ± 0,02	9,2 ± 0,21
t между I и III		7,07	5,75	3,34

красов, 1975; Yeaton, 1972). У крапчатого суслика такая закономерность нами не замечена. Взрослые и молодые особи предыдущего года рождения пробуждаются одновременно. Нередко среди зверьков, отловленных в начале пробуждения, молодые встречаются даже чаще, чем взрослые (рис. 14).

Весенне-летний период жизни сусликов

В течение нескольких дней после появления первых нор-веснянок заметить сусликов удаётся редко. В это время зверьки проводят на поверхности мало времени, не отходят от нор далее 0,5-1 м, при малейшей опасности укрываются под землёй. Они практически не питаются, ежедневно съедая всего несколько зелёных листьев в окрестностях норы. Непродолжительность пребывания на поверхности активных особей приводит к тому, что первые выходы сусликов часто остаются незамеченными. Поэтому неопытные наблюдатели обычно указывают более поздние сроки начала пробуждения, чем это имеет место на самом деле.

Через неделю — другую в погожие дни уже можно наблюдать сусликов, перебегающих по поверхности земли, а также слышать издаваемые ими тонкие посвисты, предупреждающие об опасности. Едят они, по-прежнему, очень мало, так как накопленные с лета запасы жира позволяют существовать без интенсивного потребления корма. Вероятно, пищеварительный тракт сусликов к этому времени ещё не выходит из состояния, в котором пребывал в период зимней спячки и не способен переваривать свежие корма в больших объёмах.

В это время появляются первые неглубокие покопки в радиусе не-

скольких метров от зимовочной норы — попытки рытья новых нор. С выходом самок начинается гон, продолжающийся около месяца. Брачное поведение выражается в погонях зверьков друг за другом, играми между партнёрами и схватками между самцами. К этому времени рано проснувшиеся особи начинают охранять территорию вокруг своей норы и атакуют чужих самцов, оказавшихся в её пределах. Погони самцов друг за другом — характерная черта их поведения в весенний период.

К концу периода пробуждения в поселении сусликов появляются характерные жёлтые выбросы глины у строящихся нор (рис. 15). Это свидетельствует о приближении завершения их строительства, так как гнездовые камеры располагаются на глубине 1-1,2 м, где залегают светлые глинистые горизонты. Устройством новых нор завершается первый этап сезонного цикла жизнедеятельности крапчатых сусликов — пробуждение от спячки и гон, сменяясь следующим этапом — появления и выкармливания молодняка.

Беременность самок длится около 24 дней, о чём свидетельствуют наши наблюдения, а также и литературные данные (Тихвинский, Со-снина, 1939). К окончанию периода пробуждения самок, в среднем



Рис. 15. Вход в строящуюся наклонную нору крапчатого суслика

занимающего около месяца, у самок, проснувшихся первыми, уже появляются детёныши. Беременные и кормящие особи становятся более осторожными. Будучи напуганными, они подолгу отсиживают-ся в норах. Большая осторожность самок перед родами характерна и для других видов сусликов (Лебедев, 1925; Варшавский, 1938; Show, 1925).

Во время выкармливания молодняка суслики интенсивно питаются, но на поверхности земли их заметить трудно. Поднимающаяся весенняя растительность скрывает пасущихся зверьков. Зрительная связь между особями нарушается и они обитают визуаль-но изолированно друг от друга.

Молодые суслики рождаются в гнёздах глубоко под землёй. За особенностями их развития в первый месяц жизни мы наблюдали в лабораторных условиях. Для этих целей отлавливали самок в последней трети беременности и помещали в индивидуальные клетки с до-мком, имитирующим гнездовую камеру. Обычно роды заверша-лись успешно и самки благополучно выкармливали детёнышей.

Суслята рождаются голыми и слепыми. На десятый день после рождения они покрываются тёмным пухом, а к пятнадцатому дню — короткой шёрсткой с мелким светлым крапом, соответствующим ок-раске взрослых особей. В этом возрасте у них прорезываются нижние резцы. После трёх недель жизни суслята начинают посвистывать. У них уже есть зачатки верхних резцов, первые молочные предкорен-ные в верхней и нижней челюстях. На 22-23 день открываются глаза. Масса зверьков — 27-33 г, а длина тела — 9-10,5 см. В месячном воз-расте они начинают выползать из гнезда, поедать траву, но ещё со-сут мать. В верхней челюсти хорошо развиты резцы, молочные пред-коренные и первые два коренных зуба. Третий коренной проре-зывается позже.

Выходят из нор молодые суслики в месячном возрасте. Некоторое время они держатся выводком, не отходят далее 1-2 м от материн-ской норы. Их желудки в это время наполовину наполнены молоком, а наполовину зеленью. Ещё одну — две недели суслята живут в мате-ринской норе, а затем, окрепнув и достигнув длины 14-15 см, начина-ют посещать окрестные пустующие норы, расчищать их обваливши-ся ходы.

Через месяц после выхода первых зверьков на поверхность в посе-лении начинается массовое рытьё новых нор молодыми особями, стро-ящими себе индивидуальные укрытия. Оно сопровождается выселе-

нием молодняка из материнских нор и обособлением индивидуальной территории. В это время часто происходят схватки сусят друг с другом и агрессивные взаимодействия, сопровождающиеся верещанием и погоней зверьков друг за другом.

Массовое расселение молодняка продолжается около месяца. После занятия индивидуальных нор и распределения территории, агрессивные взаимодействия между сеголетками сменяются миролюбивыми взаимоотношениями зверьков-соседей. Оставшуюся часть лета (июль—август) суслики проводят в окрестностях своих будущих зимовочных нор, нагуливая жировые резервы для спячки.

Динамика активности

Большую часть суток (ночь и часть светлого времени) весной и летом суслики проводят в своих подземных убежищах. На поверхности земли они питаются, исследуют и приспособливают для существования прилегающую к норе местность (метят территорию, строят временные защитные норы), охраняют её от других особей, ищут партнёров для спаривания. Эта деятельность, осуществляемая вне жилых нор, условно обозначена нами термином “активность”.

В течение нескольких дней после первого выхода из зимовочной норы суслики редко появляются на поверхности земли. Большую часть времени, проводимого вне нор, они кормятся зелёными частями растений в непосредственной близости от входа в убежище. Позже они начинают посещать сопредельные территории, знакомиться со зверьками-соседями. Наиболее высока активность сусликов в период гона, когда большую часть дня они проводят вне нор. Различия в активности самцов и самок в этот период незначительны. Пик активности приходится на полдень (рис. 16, а). У других видов сусликов весной активность обоих полов также наиболее высокая, имеющая один максимум в течение дня (Варшавский, 1941; Калабухов, 1954; Некрасов, 1973; Иванов, 1974).

После окончания гона самцы и яловые самки интенсивно питаются, в результате чего их масса быстро увеличивается за счёт накопления жировых отложений. У самок рост плодов и выкармливание потомства требуют значительных энергетических затрат организма, поэтому накопление жировых запасов, необходимых для предстоящей зимовки, у них задерживается до расселения молодняка.

Динамика жиронакопления играет важную роль в изменениях

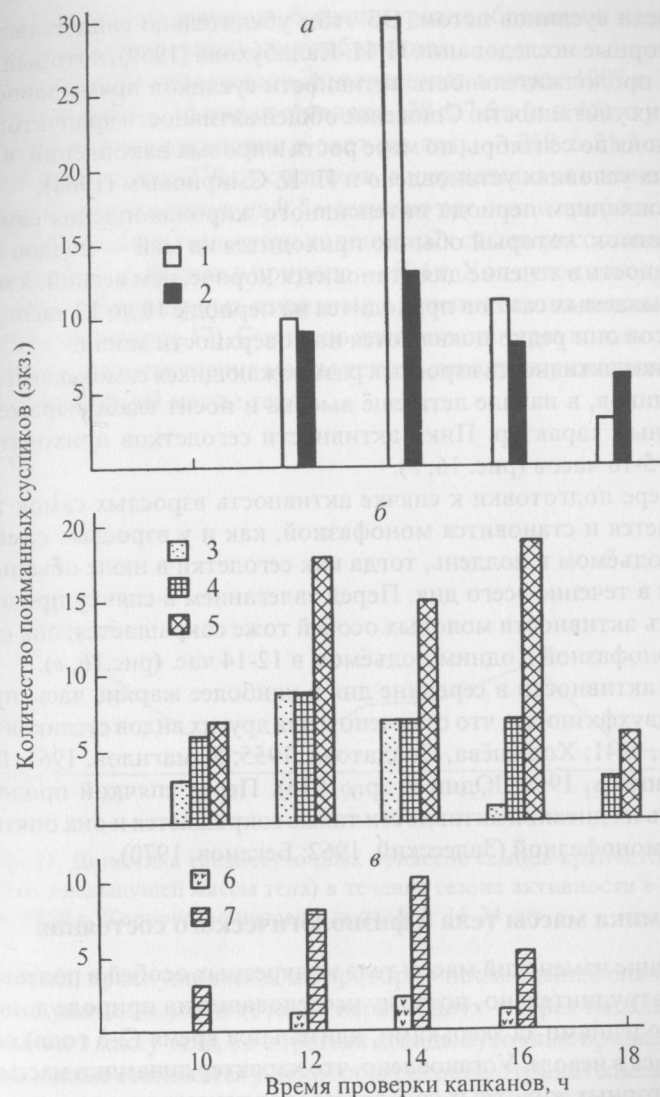


Рис. 16. Суточный ритм активности крапчатых сусликов:

а — весной (с 31 марта по 3 апреля 1974 г.); б — в первой половине лета (с 21 по 24 июня 1974 г.); в — во второй половине лета (с 26 по 29 августа 1974 г.);

1 — самцы, 2 — самки, 3 — взрослые самцы, 4 — взрослые самки, 5 — сеголетки, 6 — взрослые самцы, 7 — сеголетки

активности сусликов летом. Об этом убедительно свидетельствуют лабораторные исследования Н. И. Калабухова (1969), который доказал, что продолжительность активности сусликов прямо зависит от степени их упитанности. Снижение общей активности крапчатого суслика с июня по сентябрь, по мере роста жировых накоплений, в лабораторных условиях установлено и П. К. Смирновым (1964).

С окончанием периода интенсивного жиракопления самцов и яловых самок, который обычно приходится на май — начало июня, их активность в течение дня становится короче, чем весной, а максимум добываемых самцов приходится на период с 10 до 12 часов. После 14 часов они редко появляются на поверхности земли.

Дневная активность взрослых размножающихся самок, как и молодых сусликов, в начале лета ещё высока и носит слабовыраженный двухфазный характер. Пики активности сеголетков приходятся на 11-12 и 15-16 часов (рис. 16, б).

По мере подготовки к спячке активность взрослых самок также сокращается и становится монофазной, как и у взрослых самцов, с одним подъёмом в полдень, тогда как сеголетки в июле обычно ещё активны в течение всего дня. Перед залеганием в спячку продолжительность активности молодых особей тоже сокращается, она становится монофазной с одним подъёмом в 12-14 час. (рис. 16, в).

Спад активности в середине дня в наиболее жаркие часы приводит её к двухфазности, что отмечено и для других видов сусликов (Варшавский, 1941; Ходашёва, Солдатова, 1955; Исмагилов, 1961; Гурылева, Денисов, 1969; Юдин и др., 1976). Перед спячкой продолжительность их дневной активности также сокращается и она опять становится монофазной (Залесский, 1962; Бекенов, 1970).

Динамика массы тела и физиологического состояния

Изучение изменений массы тела конкретных особей в полевых условиях затруднительно, поэтому исследования на природе дополнены наблюдениями за зверьками, длительное время (2-3 года) содержащимися в неволе. Установлено, что характер динамики массы тела у лабораторных животных соответствовал такому же у сусликов, живущих в природе. Показатели массы тела лабораторных животных несколько меньше, чем соответствующие величины у диких особей, взвешенных одновременно. Видимо, скорость увеличения массы тела в неволе замедлена сравнительно со скоростью в естественных усло-

виях. Вероятно, это связано с большим разнообразием и калорийностью кормов в природных местообитаниях.

Средняя масса тела самцов, отловленных в марте 1987 г. и содержащихся в неволе, 15 мая составляла $178 \pm 7,5$ г ($n = 15$), а у самцов, добытых в том же поселении в этот же день — $269 \pm 21,3$ г ($n = 9$). Средняя масса тела в 270 г у сусликов, содержащихся в неволе, отмечена лишь в начале июня, на 0,5 месяца позже, чем в природе. Максимальная масса тела самца среди подопытных сусликов составила 503 г, а среди особей, добытых в природе — 504 г. Ход суточного прироста массы тела лабораторных животных в течение сезона активной жизни показан ниже (рис. 17). Сусликов взвешивали через каждые 10 дней, Среднесуточные изменения массы тела за декаду выражали в процентах от предыдущей массы тела.

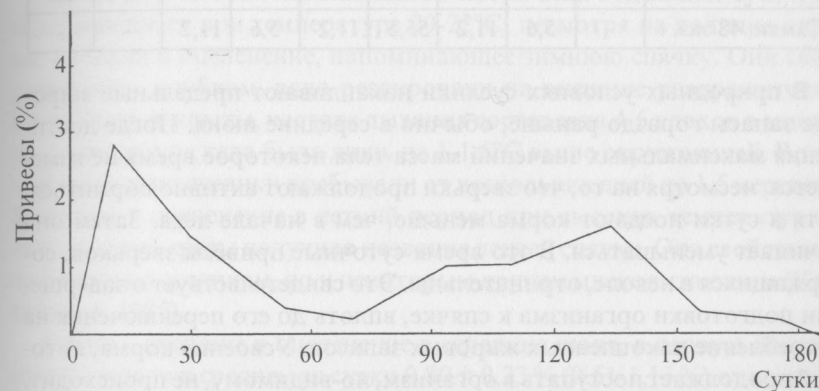


Рис. 17. Динамика среднесуточных привесов самцов крапчатого суслика (в % от предыдущей массы тела) в течение сезона активности в условиях неволи. 1989 г. Количество изученных особей: 15-24 экз.

Суслики, проснувшиеся в лаборатории после зимней спячки недостаточно упитанными, в течение первых двух — трёх недель быстро увеличивают массу тела, но с третьей декады суточные привесы сокращаются и даже становятся у некоторых особей отрицательными. Резкое возрастание массы тела происходит на четвертом-пятом месяце активной жизни. За 30-40 дней она увеличивается на 50-116 г. Этот период увеличения массы тела приходится обычно на май — начало июля, в зависимости от сроков пробуждения конкретных особей. В это же время и в природе отмечается быстрый рост упитанности самцов, свя-

занный с интенсивным накоплением жировых запасов, необходимых для будущей спячки. Максимальной массы тела большинство самцов и яловых самок, содержащихся в неволе, достигали в июле (табл. 4).

Таблица 4

Распределение взрослых самцов и яловых самок, достигших максимальной массы тела в условиях лабораторного содержания в летние месяцы 1989 и 1990 гг., в % от общего числа

Месяцы	Июнь			Июль			Август		
Декады	1	2	3	1	2	3	1	2	3
Пол и кол-во экз.									
Самцы, 43 экз.	-	7,0	4,6	18,6	30,2	7,0	30,2	-	2,3
Самки, 48 экз.	-	5,6	11,2	55,5	11,2	5,6	11,2	-	-

В природных условиях суслики накапливают предельные жировые запасы гораздо раньше, обычно в середине июня. После достижения максимальных значений масса тела некоторое время не изменяется, несмотря на то, что зверьки продолжают активно кормиться, хотя в сутки поедают корма меньше, чем в начале лета. Затем она начинает уменьшаться. В это время суточные привесы зверьков, содержащихся в неволе, отрицательны. Это свидетельствует о завершении подготовки организма к спячке, вплоть до его переключения на потребление накопленных жировых запасов. Усвоения корма, который продолжает поступать в организм, по-видимому, не происходит. Спустя некоторое время зверьки становятся вялыми, а затем впадают в спячку.

Сходный характер изменения массы тела наблюдается и у сеголетков. Их масса, достигнув предельного уровня, тоже начинает снижаться, хотя зверьки поедают корм и сохраняют активность. Но в отличие от взрослых особей достижение предельной упитанности у них наблюдается обычно в августе, а не в середине лета.

У близкого зимоспящего вида — черношапочного сурка (*Marmota camtschatica* Pall.) картина изменений массы тела в течение сезона активности очень похожа. Обращает внимание фаза “плато” перед впадением в спячку, когда кривая массы тела после достижения максимальных значений следует параллельно оси абсцисс. Т.е. перед спячкой она некоторое время тоже перестает увеличиваться (Васильев, 1989).

Исследователи малых сусликов, отмечая падение средних значений массы тела в конце лета перед залеганием в спячку, объясняют это ранним снижением активности более упитанных сусликов, что сказывается на средних показателях добываемых в конце лета менее упитанных особей, остающихся активными дольше (Варшавский, Крылова, 1939; Абатуров, Кузнецов, 1972; Филипчук, 1973). Наши наблюдения позволяют дать иное толкование этого явления. Наряду с залеганием наиболее упитанных зверьков происходит закономерное “похудение” бодрствующих, вызванное подготовкой их организмов к потреблению накопленных жировых ресурсов.

Залегание в спячку взрослых особей

После достижения максимальной массы тела отдельные суслики, содержащиеся при температуре 20-22°C, несмотря на наличие корма, впадали в оцепенение, напоминающее зимнюю спячку. Они сворачивались клубком, вяло реагировали на внешние раздражители. Глаза были закрыты, частота дыхания составляла 4-6 вдохов в минуту, температура тела была лишь на 1-1,5°C выше окружающей. В таком состоянии суслики пребывали от нескольких дней до 1,5 месяцев. Впадение в оцепенение в летний период при высоких температурах окружающей среды получило название летней спячки. Она свойственна не только сусликам, но и некоторым другим млекопитающим (Калабухов, 1985).

Самцы, впавшие в оцепенение в середине июля, в первую декаду спячки теряли в среднем за сутки $0,80 \pm 0,23\%$ (0,51-1,13%) от предыдущей массы тела, во вторую декаду — $0,70 \pm 0,03\%$ (0,69-0,74%), а в третью — $0,40 \pm 0,12\%$ (0,30-0,62%).

Яловые самки тоже впадали в спячку, потери их массы тела колебались в пределах 0,51-1,27% в первую декаду и 0,30-0,56% во вторую. Среднесуточные потери массы у данных особей в последующий период глубокой зимней спячки в середине ноября колебались у самцов от 0,20 до 0,40% и у самок от 0,25 до 0,30%. Сравнение суточных потерь массы в первую декаду оцепенения или голодания с подобными потерями в последующий зимний период показывает, что сначала они велики и в несколько раз превосходят суточные потери при глубокой зимней спячке, но со временем их величина снижается и приближается к величине среднесуточных потерь в зимний период. Это ещё раз подтверждает наше предположение, что после накопле-

ния максимальных жировых отложений организм сусликов переключается на их потребление ещё летом; механизм управляющий этим процессом тот же, что и во время спячки в осенне-зимний период.

В природе большинство взрослых животных, накопивших достаточные жировые запасы, тоже снижают кормовую активность или вовсе прекращают питаться, а некоторые, несомненно, впадают в продолжительное оцепенение.

Длительность пребывания сусликов в состоянии летней спячки зависит от величины накопленных жировых запасов. Количество затрачиваемых на зимовку ресурсов определяется разностью между средними массами сусликов, добытых в конце лета перед залеганием и добытых весной сразу после пробуждения. Установлено, что средняя масса добытых в марте 1972 г. на целинном участке молодых самцов оказалась в среднем на 57 г меньше, чем средняя масса самцов сеголетков, добытых там же в сентябре 1971 г. накануне залегания в спячку. Значит, затраченные на зимовку запасы жира составили в среднем 57 г. Это количество приблизительно соответствует затратам сусликов, зимовавших в условиях неволи. В осенне-зимний период (данные 1989-1990 гг.) за 132 дня спячки масса самцов уменьшилась на $74,0 \pm 8,9$ г ($n = 14$). Отдельные особи теряли от 58 до 130 г. В Белоруссии крапчатые суслики также теряют за зиму в среднем 78 г (Петровский, 1961).

К июлю 1972 г. масса годовалых самцов в исследованном поселении на целине увеличилась на 123 г. Разница между необходимыми для зимнего сна запасами и летними накоплениями — 66 г, или 21,3 % от массы тела взрослых самцов, который в июле составил $310,8 \pm 14,9$ г ($n = 12$). Значит к этому времени они накопили жировые запасы, достаточные не только для успешной зимовки, но и для летней спячки. За 30-40 дней такой спячки крапчатые суслики в лабораторных условиях теряли 15-30 % массы тела, что соответствовало потерям массы в 34-73 г.

Жировых отложений, накапливаемых к середине лета, достаточно для дополнительного 1-1,5-месячного летнего сна. Вероятно, у отдельных взрослых самцов, пребывающих в спячке или не потребляющих пищу всё это время, происходит перерасход накопленных жировых резервов и к концу лета упитанность некоторых из них оказывается недостаточной для успешной зимовки. Они вынуждены вновь появляться на поверхности земли и возобновлять приём пищи для пополнения зимовочных запасов. Поэтому взрослые самцы не-

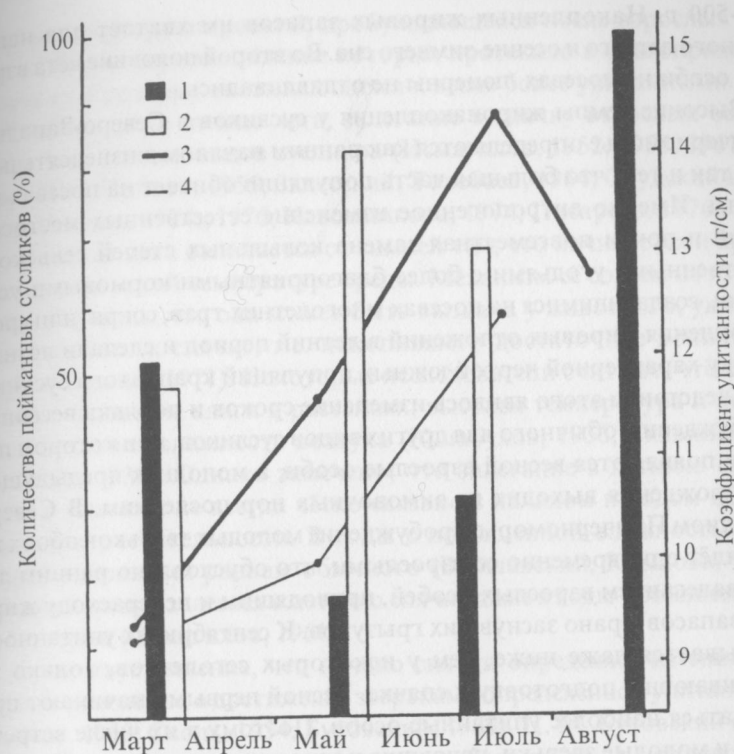


Рис. 18. Сезонные изменения упитанности и соотношение добываемых самцов и самок среди взрослых крапчатых сусликов на участке естественной растительности. Дальник. 1973 г.:

1 — количество добытых самцов; 2 — количество добытых самок; 3 — коэффициент упитанности самцов; 4 — коэффициент упитанности самок

редко встречаются среди последних бодрствующих особей в августе и даже в сентябре. Их упитанность в это время ниже, чем в середине лета (рис. 18).

Самки, имевшие потомство, позже залегают в спячку и накопленных запасов большинству из них хватает для непрерывного летне-зимнего сна. В конце лета они добываются значительно реже взрослых самцов или вовсе не встречаются.

Наибольшей упитанности в июле достигают взрослые суслики из поселений на полях многолетних трав, где отдельные самцы весят

450-500 г. Накопленных жировых запасов им хватает для непрерывного летнего и осенне-зимнего сна. Во второй половине лета взрослые особи на посевах люцерны не отлавливались.

Высокие темпы жиронакопления у сусликов в Северо-Западном Причерноморье определяются как ранним началом жизнедеятельности, так и тем, что большая часть популяции обитает на посевах люцерны. Именно антропогенное изменение естественных местообитаний и почти повсеместная замена ковыльных степей сельскохозяйственными угодьями с более благоприятными кормовыми условиями, создающимися на посевах многолетних трав, сократили сроки накопления жировых отложений в летний период и сделали летнюю спячку характерной чертой южных популяций крапчатого суслика.

Следствием этого явилось изменение сроков и порядка весеннего пробуждения, обычного для других видов сусликов, при котором первыми появляются весной взрослые особи, а молодняк предыдущего года рождения выходит из зимовочных нор последним. В Северо-Западном Причерноморье пробуждение молодых зверьков обоих полов идёт одновременно со взрослыми, что обусловлено ранним летним залеганием взрослых особей, приводящим к перерасходу жировых запасов у рано заснувших грызунов. К сентябрю их упитанность оказывается даже ниже, чем у некоторых сеголетков, только заканчивающих подготовку к спячке. Весной первыми начинают пробуждаться наиболее упитанные особи. Поэтому в их числе встречаются и молодые зверьки, начавшие и закончившие спячку с большей упитанностью, чем те взрослые суслики, которые израсходовали в период летней спячки часть жировых отложений и вошли в зимнюю спячку с меньшей упитанностью, чем сеголетки. Более истощённые взрослые особи спят дольше и выходят в числе последних, одновременно с низкоупитанными молодыми. В тех частях ареала, где летняя спячка взрослых сусликов отсутствует, наиболее упитанной группой перед залеганием в зимнюю спячку оказываются взрослые самцы, раньше начинающие и раньше заканчивающие накопление необходимых зимовочных запасов. Самки, выкармливающие молодняк, несколько позже заканчивают жиронакопление, а сеголетки подготовку к спячке начинают последними во второй половине лета после завершения ростовых процессов. На этот сезон чаще выпадают засухи, а раннее наступление осени может досрочно прервать наживку. Молодняк вынужден залегать в спячку с незначительными зимовочными запасами и к весне он оказывается наименее упитанной внутриво-

пуляционной группировкой, пробуждающейся после взрослых самцов и самок, жиронакопление которых протекало в благоприятных условиях и поэтому оказывающихся к весне более упитанными.

Раннее, уже в начале лета, залегание в спячку взрослых особей известно у разных видов сусликов (Исмагилов, 1952, 1955, 1961; Беляев, 1953; Орлова, 1955; Залесский, Тoleбаев, 1964; Слудский и др., 1969; Иванов, 1974, 1976; Кавешникова, 1974; Писарева, 1976).

Летняя спячка отличается от зимней тем, что начинается и протекает при высокой температуре среды. Механизм её совсем не изучен. Известно лишь, что она может быть вызвана у животного, уже подготовленного к спячке, т.е. накопившего достаточное количество жира, (Слоним, 1971). Некоторые исследователи считают, что её вызывают снижение влаги в растениях, высокая температура и низкая относительная влажность воздуха (Калабухов, 1936; Тихвинский и Соснина, 1939). Однако замечено, что залегание в летнюю спячку малых сусликов не всегда чётко связано с началом и ходом общего усыхания растительности. В годы с повышенной влажностью оно может начинаться раньше обычного (Варшавский, Крылова, 1962). Средний суслик залегает в летнюю спячку даже в годы с обилием зелёного корма (Исмагилов, 1961).

Существует мнение, что начало спячки определяет не снижение влаги в растениях, а достижение зверьками определённой упитанности (Беляев, 1953; Схоль, 1954; Бутовский, 1960). П. М. Бутовский (1960) сообщает, что в южной степи, где влаги больше, малые суслики скорее накапливают необходимые запасы жира и залегают в спячку раньше, чем в южных полупустынях, где явление засухи более выражено. Важным условием залегания в спячку жёлтого суслика М. И. Исмагилов (1961) считает выключение мышечной деятельности, связанное также с прекращением регулярного питания. Н. И. Калабухов (1964) экспериментально установил, что впадение в летнюю спячку стимулируется накоплением в жировой ткани витамина Е.

У многих видов сусликов первыми залегают в спячку взрослые самцы и яловые самки, затем самки, имевшие детёнышей, а последними — молодые зверьки. Такой порядок ухода в спячку установлен у краснощёкого (*S. erytrogenys Brandt*), жёлтого (*S. fulvus Licht.*), среднего и малого сусликов (Беляев, 1953; Орлова, 1955; Исмагилов, 1955, 1961; Бутовский, 1960; Кавешникова, 1974; Демяшев, 1977).

Сходный порядок залегания в спячку прослеживается и у крапчатого суслика. Уже в начале лета снижается доля в отловах именно

взрослых самцов, что свидетельствует, если не об окончательном залегании в спячку, то о существенном сокращении их дневной активности. В июне самцы составляют менее трети от числа отловленных взрослых животных. В конце июля, когда снижается активность размножавшихся самок, соотношение полов среди взрослых особей выравнивается, но в конце августа — сентябре опять преобладают самцы, что мы связываем с выходом из летней спячки некоторых из них для пополнения израсходованных жировых отложений (табл. 5).

Таблица 5

Сезонная динамика соотношения самцов и самок среди взрослых крапчатых сусликов, добываемых в летний период. 1973-1996 гг.

Сроки отловов	Всего, экз.	Самцы		Самки	
		экз.	%	экз.	%
20.05-10.06	175	40	29,6	135	70,4
20.06-10.07	327	112	34,3	215	65,7
20.07-10.08	40	18	45,0	22	55,0
20.08-10.09	26	20	76,9	6	23,1

Залегание в спячку сеголетков

Молодые крапчатые суслики достигают максимальной упитанности обычно лишь к концу августа, поэтому залегание в летнюю спячку для них не характерно. Однако в отдельные годы с ранними сроками рождения молодняка и благоприятными кормовыми условиями летом жиронакопление у них заканчивается раньше и залегание в летне-осенне-зимнюю спячку наблюдается уже в июле — начале августа (в обычные годы отдельные молодые особи активны ещё в сентябре). Зависимость сроков залегания в спячку сеголетков от их возраста подтверждается следующими наблюдениями.

В 1987 г. в поселении на люцерновом поле первые роды у самок отмечены 10 апреля, а последние — 30 апреля. В 1989 г. первые родившие самки были отловлены уже 23 марта, а последние — 13 апреля. Разница в средних сроках появления потомства в эти годы составила более чем полмесяца.

Наблюдения за залеганием в спячку и пробуждением сусликов следующей весной проводили на одних и тех же учётных площадках, периодически учитывая открывшиеся после прикопки выходы из жи-

лых нор. Каждая нора, подготовленная сусликом для зимней спячки, имеет один выход. Расселение зверьков заканчивается в первой половине лета и переселения из одних нор в другие прекращается. Поэтому изменения количества открываемых после прикопки выходов из нор свидетельствуют о темпах залегания сусликов в спячку.

В 1987 г. бодрствующие суслики наблюдались до конца сентября. На площадке, где проводился подсчёт жилых нор, максимальное их число 27 августа составило 23. Следующей весной на ней проснулись 65 сусликов. Значит, к 27 августа 1987 г. там уже залегли в спячку 42 зверька. В 1989 г. последние норы перестали открываться с середины августа, хотя кормовая база и погода оставались благоприятными для жизнедеятельности сусликов всю вторую половину лета. Перед первой прикопкой нор 16 июля провели отлов сусликов на территории, соседствующей с учётной площадкой. Добыли 5 взрослых самцов, 12 молодых самцов и 11 молодых самок. Взрослых самок не отловили, что косвенно свидетельствует об их залегании в спячку к этому времени. Это предположение подтвердили результаты полного вылова всех пробуждающихся особей из нор-веснянок на данной учётной площадке весной следующего года. Всего в 1990 г. проснулись 52 суслика, а с 16 июля 1989 г. после первой прикопки суслики открыли только 22 норы. Значит, 30 особей к 16 июля уже спали и не выходили на поверхность земли до конца лета. В их число, несомненно, вошли все взрослые самки и большая часть взрослых самцов. Сеголетки в массе впадали в спячку в июле — начале августа, а последние залегли 8-16 августа, так как после 16 августа норы не открывались, а бодрствующих сусликов в данном поселении не регистрировали (табл. 6).

Результаты наблюдений 1989 г. свидетельствуют, что не только взрослые зверьки, но и сеголетки могут залегать в спячку уже в июле,

Таблица 6

Изменение количества открывающихся после прикопки выходов из нор на учётных площадках в 1987 и 1989 гг.

Годы	1987				1989				
	Август	Сентябрь			Июль			Август	
Даты осмотров	27	14	23	30	16	23	30	08	16
Количество открытых выходов из нор	23	14	6	3	22	19	17	10	0

если сроки рождения и достаточная обеспеченность кормом, позволяя им раньше обычного достигнуть максимальной массы тела. Вероятно, это служит одним из сигналов для перестройки физиологических процессов в организме и впадения в спячку. На раннее летнее залегание крапчатых сусликов в Молдавии и на юге Одесской области указывали также М. Н. Лозан (1962) и Н. С. Филипчук (1973).

Как указано выше, летняя спячка характерна для взрослых животных, особенно для самцов, которые раньше, чем самки и молодняк, накапливают зимовочные запасы. Сеголетки других видов сусликов бывают активны до конца лета. Однако, если кормовые условия благоприятны, то и они, достигнув необходимой степени упитанности, могут залегать в спячку летом почти одновременно со взрослыми (Исмагилов, 1952, 1955; Стариков, Гумаров, 1988).

Обычно залегание в спячку сеголетков крапчатого суслика в Северо-Западном Причерноморье происходит в конце августа — сентябре при достаточном количестве зелёного и семенного корма. Единичные суслики наблюдаются в тёплые солнечные дни до середины — конца сентября. Резкие понижения температуры, кратковременное ненастье во второй половине сентября вызывают залегание и этих последних бодрствующих особей. В Молдавии крапчатые суслики иногда сохраняют активность даже до середины октября (Аверин и др., 1962).

В конце лета среди сеголетков, как и среди взрослых, увеличивается доля самцов, сохраняющих наземную активность дольше, чем самки (табл. 7).

Таблица 7

Сезонная динамика соотношения самцов и самок среди сеголетков, добываемых в летний период. 1970-1997 гг.

Сроки отловов	Всего, экз.	Самцы		Самки	
		экз.	%	экз.	%
20.05-10.06	442	229	51,8	213	48,2
20.06-10.07	690	370	53,6	320	46,4
20.07-10.08	384	220	57,3	164	42,7
20.08-10.09	182	138	75,8	44	24,2

Осенне-зимний период жизни сусликов

Свыше шести месяцев в году суслики проводят под землёй в состоянии глубокого оцепенения. В этот период они не питаются. Явление зимней спячки выработалось в процессе эволюции для переживания неблагоприятного осенне — зимнего периода.

Изучение спячки сусликов мы проводили в лаборатории. Как указано выше, впадению в неё в конце лета предшествует достижение максимальной массы тела и упитанности. Непосредственное наступление оцепенения происходит после некоторого периода, во время которого масса сусликов снижается, несмотря на то, что зверьки продолжают питаться. Количество потребляемого корма при этом меньше, чем в период интенсивного накопления жировых запасов. Если в мае — июне подопытные взрослые самцы съедали по 10-15 г овса ежесуточно, то перед залеганием — всего 2-7 г. На каждые расчётные 100 г съеденного в это время зерна приходилось снижение массы на 15-66 г у разных особей. В период интенсивного жиронакопления это же количество съеденного овса давало, наоборот, прибавку массы тела у самцов в $23,3 \pm 8,12$ г ($n = 5$).

В начале спячки периоды оцепенения непродолжительны и составляют 1-2 дня. Температура тела понижается до температуры окружающей среды, сокращается число дыхательных движений. Периоды гипотермии чередуются с периодами возврата к активной жизни, при этом температура тела повышается, восстанавливается нормальная частота дыхания. Зверьки снова начинают кормиться.

Во время вхождения в спячку происходят соответствующие изменения в физиологическом состоянии организма. Они проявляются прежде всего в перестройке пищеварительной системы, перестающей усваивать корм. Особые изменения происходят в тканях зубов, которые являются организменной структурой, регистрирующей состояние спячки. В дентине резцов формируется серия контрастных гипои гиперхроматиновых полос, соответствующих пробным гипотермическим эпизодам, уменьшаются значения показателей роста резца и нарушается суточный ритм образования слоёв в дентине (Трунова, Лобков, 1997).

Потребление жировых отложений в первое время после наступления оцепенения в сентябре — октябре ещё достаточно велико, но по мере углубления спячки их расход сокращается (табл. 8).

Поздней осенью и зимой периоды непрерывного сна длятся неделями, а пробуждения кратковременны и продолжаются не более 2

Таблица 8

Среднесуточные потери массы тела спящих самцов крапчатого суслика, зимовавших в лаборатории. 1989-1990 гг.

Периоды спячки	Количество самцов	Среднесуточные потери массы, г
16-27 сентября	19	$1,8 \pm 0,11$
1-30 октября	16	$0,8 \pm 0,04$
1-26 января	14	$0,4 \pm 0,05$
16 сентября-26 января	13	$0,6 \pm 0,06$

суток. В феврале — марте пробуждения учащаются, зверьки дольше остаются бодрствующими, а позднее начинают поедать корм и переходят к активному образу жизни.

Некоторые недостаточно упитанные особи продолжают спячку весной и гибнут от истощения. Во время кратковременных пробуждений они иногда потребляют корм, но потом вновь засыпают. Вероятно, у них не срабатывает внутренний “механизм”, возвращающий организм к активному состоянию.

У крапчатого суслика нами установлено явление повторного впадения в спячку весной, спустя некоторое время после пробуждения. В 1988-1990 гг. из 64 самцов, находившихся в лаборатории, 6 (9,4 %) в марте снова впадали в спячку на 2-3 дня. В течение апреля 1989 г. из 20 самцов повторно залегли 7 (35 %). Непрерывный сон у разных особей продолжался от 2 до 17 дней. Впоследствии все они перешли к активному образу жизни и в сентябре залегли в обычную спячку.

В 1996 г. мы наблюдали впадение в оцепенение и самок. Одна стала периодически засыпать на 1-3 дня в апреле спустя две недели после пробуждения от зимней спячки, ещё две — в конце мая. Одна из них заснула спустя 20 дней после гибели выводка, вторая — через 30 дней после родов. Упитанность их была невелика, поэтому такую спячку нельзя отнести к летней, хотя она и наблюдалась в начале лета.

Весеннюю спячку у малых сусликов наблюдали А. А. Лисицын и А. М. Карпушев (1954). Из 42 сусликов, пробудившихся на контрольных площадках, 9 (21,4 %) особей впоследствии длительное время не выходили из нор. Когда спустя 24-56 дней норы раскопали, то обнаружили там трёх спящих и шесть мёртвых сусликов.

Исследования особенностей формирования групп контрастных гипо- и гиперхроматиновых полос в дентине резцов сусликов, впа-

давших в весеннюю спячку, показало соответствие этих групп числу зафиксированных эпизодов гипотермии (Лобков, Трунова, 1998). Таким образом, физиологическое состояние сусликов во время периодических впадений во вторичную спячку сходно с состоянием организма, предшествующим летне-осеннему залеганию, тоже характеризующимся чередованием бодрствования и временных оцепенений.

На основе наших наблюдений, можно утверждать, что состояние организма суслика имеет одну природу как во время весенней, летней гибберинации, так и в период наиболее продолжительной — осенне-зимней. Но если летом и осенью в спячку впадают суслики, накопившие достаточное количество резервных жировых отложений, то весной засыпают особи, имеющие небольшие, сохранившиеся после спячки жировые запасы. Гибберинация может наступать в любой период годового цикла жизни взрослых сусликов. Этим объясняется впадение их в спячку в неблагоприятные периоды: при засухе, весенних возвратах холодов и др. Последствия этих залеганий могут оказаться губительными для животных, не имеющих жировых отложений, достаточных для выживания.

Заметим, что не все суслики как в природе, так и в неволе впадают в спячку одновременно. Её протекание, расходы запасов жира различаются у разных особей. Кроме того, некоторые зверьки вообще не впадают в весеннюю, летнюю и даже зимнюю спячку. Е. Г. Решетник (1966) описал содержание пяти крапчатых сусликов в вольере под г. Киевом. Зверьки в спячку не впали и были активны всю зиму. Отсутствие спячки не повлияло на репродуктивные функции животных, так как весной самки принесли потомство.

В конце августа 1996 г. нами были отловлены 6 особей, которые в спячку не впали и в условиях неволи сохраняли активность всю зиму. Нами получено устное сообщение от агрономов, которые в ноябре 1996 г. на посевах наблюдали активных сусликов в количестве свыше 10 особей. У нас есть основания им доверять, так как в феврале следующего 1997 г. после схода снегового покрова до начала пробуждения сусликов на этих полях мы обнаружили достаточно многочисленные вертикальные выходы из нор с обвалившимися краями и стравленными вокруг них участками озимых. Осенью, в октябре, поля были вспаханы и засеяны озимым ячменём (*Hordeum vulgare* L.). При этом все выходы из нор оказались уничтоженными. Появившиеся снова отверстия свидетельствуют о том, что бодрствующие суслики открыли их после вспашки, а потравы озимых, — что зверьки сохраняли

активность глубокой осенью после всхода ячменя. Лето 1996 г. было жарким, засушливым. Урожай зерновых оказался очень плохим. Изученные поселения располагались на полях зерновых, которые после уборки были переборонованы. В июле — августе суслики, вероятно, испытывали недостаток кормов. Часть выселилась на соседние поля, а часть осталась на прежнем месте.

В июле 1996 г. суслики на поверхности земли наблюдались редко, но в августе, после спада жары и прошедших дождей их снова стало много. Осень 1996 г. оказалась аномальной. Тёплая погода стояла до середины декабря. Возобновилась вегетация трав, заросли сурепки (*Barbarea vulgaris* R.) на полях превышали 0,5 м, наблюдалось её массовое цветение в декабре. Вероятно, те суслики, которые не успели накопить зимовочные запасы или растратили их летом, переживая неблагоприятный период, продолжали накапливать их осенью. Наступившие во второй половине декабря морозы и установившийся сплошной снеговой покров прервали наземную активность бодрствующих особей.

Неодновременность протекания сезонных явлений в разных поселениях

Многолетние наблюдения за сроками наступления фенологических явлений, проведённые нами, показали, что весеннее пробуждение, рождение молодняка, залегание в спячку и другие явления могут происходить в течение сезона в разных поселениях крапчатого суслика неодновременно. Особенно это относится к срокам размножения, когда в одно и то же время в одних поселениях самки имели крупные эмбрионы, либо уже родили, а в других — эмбрионы у самок находились на более ранних стадиях развития, а родившие особи отсутствовали.

Поселения Прилиманское и Большая Долина находились в 5 км друг от друга, а Карпово располагалось в 30 км севернее. Как средние, так и максимальные значения длины эмбрионов, изученных в одни и те же сроки, различались в 1980 г. во всех трёх поселениях. В 1981 г. размеры эмбрионов исследованы дополнительно ещё в трёх поселениях. Средняя длина эмбрионов в Сухом Лимане оказалась меньше, чем в поселениях у с. Сычавка, хотя последние находились в 20 км севернее. Одновременно эмбрионы в Сычавке-1 были крупнее, чем в соседнем Сычавке-2, расположенном в 500 м (табл. 9). Поскольку

Таблица 9

Средняя длина эмбрионов в разных поселениях у самок, добытых в одни и те же сроки

Наименования поселений	Дата отлова	Количество самок	Длина эмбрионов, мм	
			min - max	M ± m
Карпово	15.04.80 г.	30	2 - 10	5,9 ± 0,5
Прилиманское	16.04.80 г.	33	8 - 35	14,3 ± 0,9
Большая Долина	17.04.80 г.	41	4 - 25	11,2 ± 1,0
Сухой Лиман	6.04.81 г.	20	3 - 20	11,2 ± 1,5
Сычавка-1	7.04.81 г.	28	8 - 35	24,3 ± 1,7
Сычавка-2	8.04.81 г.	20	6 - 35	16,1 ± 2,1

оплодотворение самок происходит в первые дни после их выхода из зимовочных нор, то различия в размерах, а значит и в возрасте эмбрионов определяются сроками пробуждения и спаривания самок.

Считают, что время весеннего появления сусликов зависит от экспозиции склона, на котором располагаются норы, состава почвы и географической широты местности (Шейкина, 1955; Сокур, 1963; Иванов, 1976). Все изученные нами поселения сусликов размещались на ровных участках с одинаковыми почвами и сходным растительным покровом. Разница в географической широте мест их расположения была незначительной, следовательно влияние погодных условий было сходным. Отсюда вытекает, что причиной различий во времени пробуждения самок и рождения ими молодняка не являются непосредственно физические факторы среды.

В 1983 г. первые веснянки на учётной площадке в поселении Сычавка-1 открылись на неделю раньше, чем в Сычавке-2, а последние — на 10 дней раньше (табл. 10). Плотность нор в обоих поселениях оказалось сходной, они располагались на люцерновых полях. Но коэффициент упитанности самцов, добытых сразу после пробуждения из зимовочных нор, в Сычавке-1 составил $10,4 \pm 0,38$ г/см ($n = 42$), а в Сычавке-2 — $8,3 \pm 0,43$ г/см ($n = 22$), у самок соответственно $8,1 \pm 0,21$ г/см ($n = 22$) и $7,1 \pm 0,20$ г/см ($n = 18$).

Впоследствии, более поздние сроки весеннего пробуждения мы наблюдали в тех поселениях, где суслики были менее упитаны. Как упоминалось выше, первыми от зимней спячки пробуждаются наи-

Таблица 10

Сроки пробуждения крапчатых сусликов в поселениях
Сычавка-1 и Сычавка-2 на посевах люцерны весной 1983 г.

Даты осмотров площадок	Сычавка-1		Сычавка-2	
	Количество вновь открытых нор			
	норы	%	норы	%
6.02	5	5,8	-	-
9.02	5	5,8	-	-
13.02	16	18,6	3	4,8
17.02	7	8,1	-	-
27.02	2	2,3	1	1,6
7.03	4	4,5	5	8,1
20.03	47	54,7	30	48,4
27.03	-	-	18	29,0
30.03	-	-	5	8,1
5.04	-	-	-	-

более упитанные особи, а последними — менее упитанные (табл. 3). Поэтому в тех поселениях, где суслики летом накопили больше жировых запасов, весеннее пробуждение начинается раньше, чем в тех, где зверьки к весне оказались менее упитанными.

Несмотря на то, что оба поселения у с. Сычавка располагались на посевах люцерны, условия подготовки сусликов к спячке в 1982 г. оказались различными. В Сычавке-2 травы не косили, они созрели и высохли раньше, чем в Сычавке-1, где их трижды скашивали, продлевая тем самым вегетацию. В Сычавке-2 в начале августа все растения были съедены сусликами до стеблей. Недостаток корма вынудил зверьков залечь раньше и с меньшей упитанностью. Поэтому в феврале — марте 1983 г. они оказались истощёнными, а пробуждение, сравнительно с соседним поселением, сдвинулось на более поздние сроки.

Поселение Сухой Лиман располагалось на целинном участке, где суслики достигали меньшей упитанности, чем на посевах. Поэтому в 1981 г., судя по размерам эмбрионов, пробуждение в нём началось позже, чем на полях. Из-за меньшей упитанности сусликов, следовательно, и более позднего их пробуждения, эмбрионы из Карпово от-

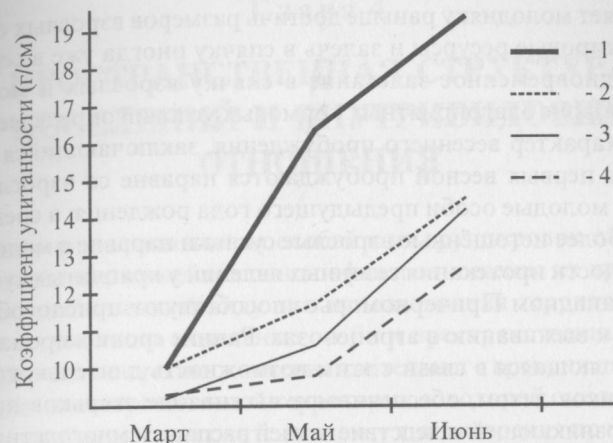


Рис. 19. Различия в скорости жиронакопления взрослых сусликов на поле люцерны и целинном участке. 1973 г.:

Изменения коэффициента упитанности: 1 — у самцов на поле люцерны; 2 — у самок на поле люцерны; 3 — у самцов на целинном участке; 4 — у самок на целинном участке. Количество особей в пробах: 5-19 экз. Пределы колебаний m : 0,31-0,89

личались по возрасту от эмбрионов из поселений на люцерновых полях Прилиманское и Большая Долина.

Наиболее высокие темпы жиронакопления выявлены у сусликов, живущих на посевах люцерны, а их коэффициенты упитанности в начале июля значительно превосходят аналогичные показатели зверьков с целинных участков (рис. 19). Из-за разных темпов жиронакопления сроки протекания отдельных фенологических явлений у сусликов из естественных местообитаний и агроценозов не совпадают. На посевах у них раньше завершается подготовка к спячке и раньше начинается весеннее пробуждение.

* * *

Особенностью популяций крапчатого суслика в Северо-Западном Причерноморье являются ранние и растянутые сроки весеннего пробуждения, определяющие сроки и специфику последующих этапов жизненного цикла. Взрослые особи из-за этого раньше начинают и завершают подготовку к зимовке, вследствие чего снижают активность и залегают в летнюю спячку ещё в июне — июле. Раннее рожде-

ние позволяет молодняку раньше достичь размеров взрослых особей, накопить жировые ресурсы и залечь в спячку иногда уже в середине июля. Неодновременное залегание в спячку взрослых и молодых сусликов на фоне благоприятных кормовых условий определяет своеобразный характер весеннего пробуждения, заключающийся в том, что в числе первых весной пробуждаются наравне со взрослыми и упитанные молодые особи предыдущего года рождения, а среди последних — более истощённые взрослые суслики наравне с молодыми.

Особенности протекания сезонных явлений у крапчатых сусликов в Северо-Западном Причерноморье способствуют приспособлению популяций к выживанию в агроценозах. Ранние сроки жиронакопления и появляющаяся в связи с этим возможность длительного голодания сусликов летом, обеспечивают выживание зверьков при бескормице, возникающей вследствие летней распахки многолетних трав и стерни озимых зерновых, а также при смене культур, служащих местом обитания сусликов. Вышесказанное объясняет успешное существование популяций крапчатого суслика в агроценозах Северо-Западного Причерноморья, в то время как в северных и северо-восточных районах его ареала продолжается неуклонное падение численности вида и угрожающее сокращение заселённых им территорий по мере развития агроландшафтов (Поляков, Быковский, 1977; Стойко и др., 1980; Саулич, 1986).

Глава 4

ПРОСТРАНСТВЕННАЯ СТРУКТУРА ПОСЕЛЕНИЙ И ВНУТРИВИДОВЫЕ ОТНОШЕНИЯ

Закономерное размещения особей и их группировок относительно определённых элементов ландшафта и отношение их друг к другу отражает свойственный виду тип использования территории. В естественных биотопах отдельные особи и пространственные группировки крапчатого суслика в течение длительного времени довольствуются ресурсами ограниченной территории, к которой они весьма привязаны, что соответствует интенсивному типу освоения пространства. С постоянным использованием участков обитания связывается тенденция к совмещению элементов группового поведения и доминантно-иерархических отношений (Шилов, 1977).

Определённые взаимоотношения особей и обусловленное ими упорядоченное распределение их по территории, соответствующее элементам ландшафта и обеспечивающее оптимальное использование пищевых ресурсов, образуют пространственно-этологическую структуру популяции. Она является результатом взаимодействия особенностей местности и биологии данного вида. Но, возникая как функция многих факторов, она сама становится определяющим фактором важных популяционных процессов. Поэтому необходимо рассмотреть характер размещения по территории крапчатого суслика в свете современных представлений и оценить степень его влияния на динамику численности населения.

Формы освоения сусликами местообитаний

Крапчатые суслики заселяют пригодные для обитания территории неравномерно. И в сельхозугодьях, и на участках естественной растительности встречаются как одиночно живущие особи, так и их группировки. Одиночно живущие зверьки малозаметны, молчаливы, следы их жизнедеятельности незначительны. Вокруг жилой норы, имеющей вертикальный выход, обычно располагается от одной до трёх наклонных нор, используемых в качестве временных укрытий. Вероятно, одиночное существование является следствием вытеснения сус-

ликов из мест прежнего обитания сельскохозяйственными работами либо результатом проявления миграционных инстинктов, побуждающих некоторых животных выселяться в поисках нового места жительства.

На территориях, не подвергающихся ежегодной вспашке (обочины дорог, курганы, опушки полезащитных лесонасаждений и др.), сохраняющих естественный растительный покров, суслики обитают небольшими группами от двух—трёх до десяти и более особей. Их жилые норы располагаются в непосредственной близости одна от другой и связаны системой тропинок, протоптанных среди травы. Зверьки поддерживают друг с другом аудиовизуальную связь, посещают одни и те же временные защитные норы. Такие группировки особей эфемерны, обычно не увеличивают численность в результате размножения, так как молодняк, поселяющийся вблизи материнских нор на прилегающих полях, позднее из-за их вспашки и смены культур расселяется по соседним территориям и теряет связь с материнской группировкой. Подобные микропоселения подвержены риску прекращения своего существования от воздействия случайных факторов, так как гибель даже нескольких особей от пробегающих мимо собак или других хищников может необратимо изменить баланс приплод — смертность и повлечь в скором времени исчезновение всей группы из-за превышения размеров случайной гибели над рождаемостью.

Наиболее заметной и характерной формой освоения территории являются групповые поселения, иногда называемые колониями, занимающие площади от двух — трёх до десятков гектаров и располагающиеся на участках естественной растительности и на полях. Значительные пространства, занятые таким поселением, усеяны отверстиями множества вертикальных нор и выбросами грунта из светлых глинистых подпочвенных горизонтов, который выносятся сусликами при строительстве наклонных нор. Эти выбросы возвышаются над поверхностью земли на 10–20 см, лишены растительности и выделяются весной из общего тёмного фона поверхности почвы светло-жёлтым цветом. Норы связаны между собой сетью тропинок, травостой вокруг них изрежен и не мешает сусликам наблюдать за окрестностями и вовремя замечать врагов.

Крупные поселения занимают, как правило, только часть пригодной для обитания территории. Их границы на местности определяются по снижению плотности нор вплоть до их полного отсутствия. На посевах они зачастую совпадают с границами полей сельскохозяй-

зяйственных культур, так как на соседних полях условия не всегда благоприятствуют жизни сусликов. Групповой образ жизни способствует установлению аудиовизуальной связи между зверьками, находящимися на поверхности, позволяющей вовремя предупредить соседей об опасности и образованию сети укрытий и связывающих их троп, помогающих ориентироваться на местности, спасаясь от преследования. Наличие избыточного числа нор способствует лучшему выживанию расселяющегося молодняка, использующего их для временного укрытия и проживания.

Размещение нор и особей в поселении

Несмотря на кажущуюся хаотичность распределения нор в пределах поселения, существует определенная закономерность в их размещении. Картированием установлено, что они располагаются небольшими группами (рис. 20). Особой приуроченности их к возвышениям или другим особенностям рельефа не отмечено. Такой порядок расположения сохраняется даже на совершенно ровной местности. Полные обловы всех нор на учётных площадках, осуществлённые

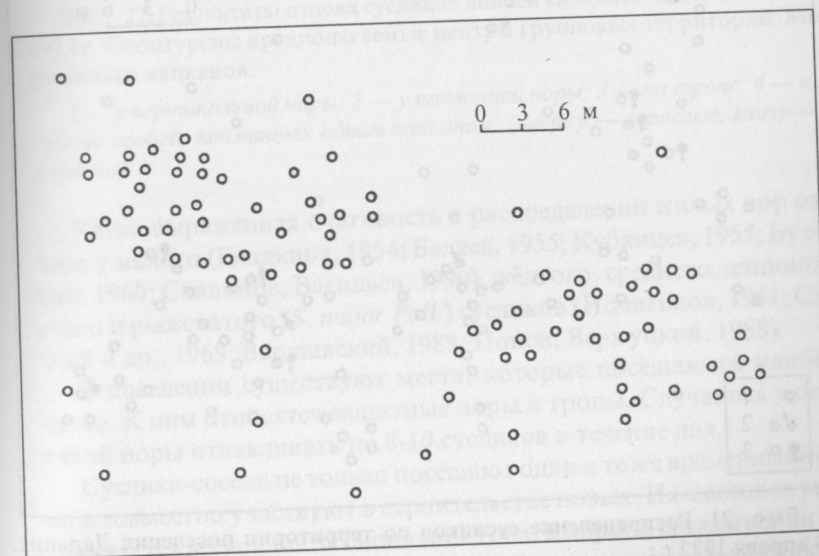


Рис. 20. Схема пространственного размещения нор в поселении сусликов. Дальник. 1975 г.

кратоловками, с точной фиксацией на плане участка мест поимки сусликов, также свидетельствует о неравномерном заселении ими территории. Кратоловки выставляли утром до начала выхода сусликов из нор и снимали после окончания дневной активности. Те норы, где суслики проводили ночь, считали их постоянным жилищем. Размещение жилых нор взрослых сусликов показано на рисунке 21. На нём видно, что компактному размещению нор соответствует и групповое размещение сусликов. Жилые норы располагаются в непосредственной близости друг от друга на расстоянии нескольких метров несмотря на то, что соседние равноценные территории остаются незаселёнными.

Данные картирования и обловов нор кратоловками, свидетельствующие о групповом обитании сусликов, подтверждаются отловом тарелочными капканами в разные периоды их активной жизни. Последние устанавливались в линию через 10-20 м у нор и на тропах и стояли на одних и тех же местах в течение четырёх дней. Добыча одними капканами нескольких особей, в то время как другими не от-

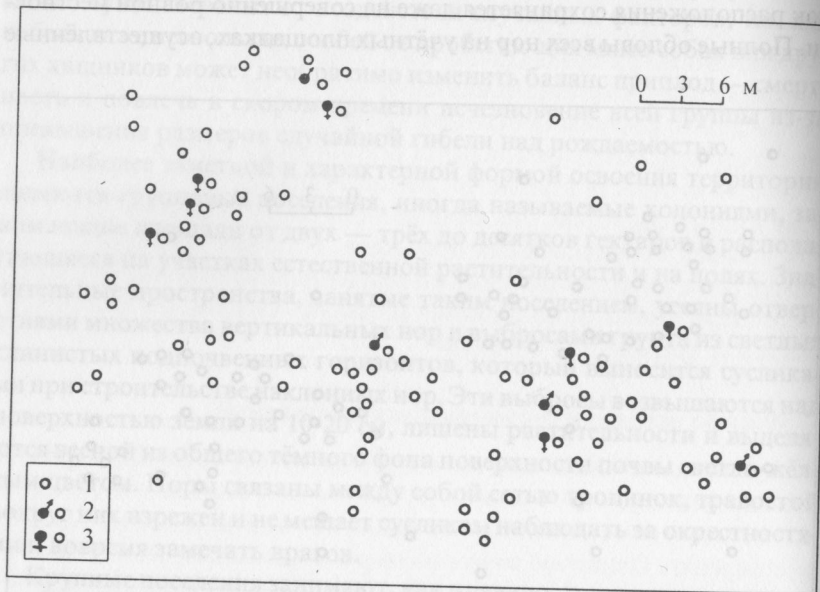


Рис. 21. Распределение сусликов по территории поселения Дальник. 13 апреля 1972 г.:

1 — норы; 2 — норы, из которых были отловлены самцы; 3 — норы, из которых были отловлены самки

лавливается ни одного суслика за весь период отловов, свидетельствует о групповом использовании сусликами части территории в течение сезона активности как взрослыми особями, так и сеголетками. Молодые суслики поселяются в пределах групп взрослых животных (рис. 22).

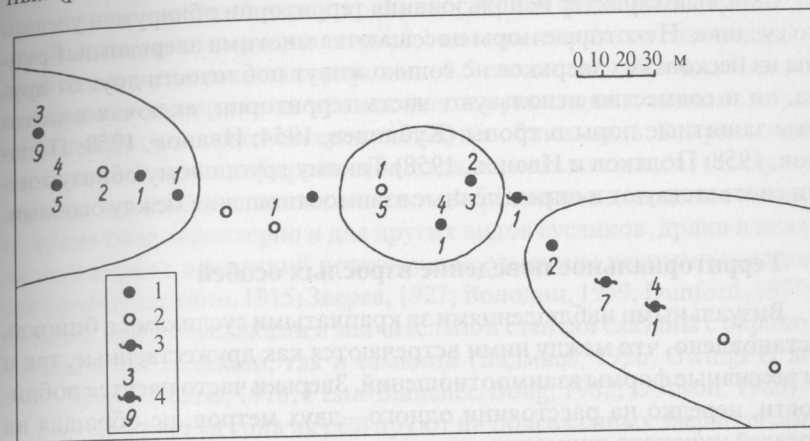


Рис. 22. Результаты отлова сусликов линией капканов. Дальник. 2-5 июля 1973 г. Оконтурыны предполагаемые центры групповых территорий. Места установки капканов:

1 — у вертикальной норы; 2 — у наклонной норы; 3 — на тропе; 4 — количество особей, пойманных одним капканом, (вверху — взрослые, внизу — сеголетки)

Чётко выраженная очаговость в распределении жилых нор отмечена у малого (Гладкина, 1954; Беляев, 1955; Кубанцев, 1955; Бутовский, 1960; Скалинов, Васильев, 1990), жёлтого, среднего, длиннохвостого и рыжеватоого (*S. major Pall.*) сусликов (Исмагилов, 1961; Слудский и др., 1969; Варшавский, 1988; Попов, Вержужский, 1988).

В поселении существуют места, которые посещаются наиболее часто. К ним относятся защитные норы и тропы. Случалось у одной такой норы отлавливать по 8-10 сусликов в течение дня.

Суслики-соседи не только посещают одни и те же временные норы, но и совместно участвуют в строительстве новых. Их массовое рытьё начинается весной после окончания гона. Выбросы свежей земли привлекают пробегающих мимо зверьков. Они осматривают холмик, заглядывают в нору, затем, заскочив внутрь, роют несколько минут и

удаляются. Так, в течение дня нору могут рыть несколько сусликов. Мы также неоднократно наблюдали, как один зверёк по очереди рыл 2-3 норы. В строительстве новых убежищ участвуют зверьки обоих полов, что выяснили отловом капканами и кротоловками, выставленными у входов в строящиеся норы.

Сходный характер использования территории обнаружен у малого суслика. Некоторые норы посещаются многими зверьками. Группы из нескольких зверьков не только живут поблизости друг от друга, но и совместно используют часть территории, включая некоторые защитные норы и тропы (Кубанцев, 1954; Иванов, 1958; Поляков, 1958; Поляков и Иванов, 1958). Такому групповому образу жизни соответствуют и определённые взаимоотношения между особями.

Территориальное поведение взрослых особей

Визуальными наблюдениями за крапчатыми сусликами в бинокль установлено, что между ними встречаются как дружелюбные, так и агрессивные формы взаимоотношений. Зверьки часто пасутся поблизости, нередко на расстоянии одного—двух метров, не обращая на соседей никакого внимания, посещают одни и те же защитные норы, пользуются одними и теми же тропами. Наряду с этим наблюдаются и ожесточённые схватки между зверьками и стремительные погони друг за другом. Наиболее часты они весной. Преследователь, стараясь укусить противника, пробегает за ним до 20-30 м, затем возвращается обратно. Нередко роли меняются. Словно достигнув какой-то невидимой границы, убегающий суслик поворачивается и в свою очередь гонит бывшего преследователя в обратном направлении. Характер погони указывает на то, что они связаны с охраной территории, тем более, что столкновения между зверьками происходят уже в начале весеннего пробуждения от зимней спячки, когда самки ещё не проснулись, и не могут быть объяснены соперничеством между самцами. Специфику внутривидовых отношений выясняли, наблюдая в бинокль за реакцией зверьков на привязанных возле их нор других сусликов как незнакомых особей (пойманных не ближе 150-200 м от места наблюдения), так и соседей.

В первые дни после пробуждения суслики малоподвижны, кормятся неподалеку от нор, на привязанных чужих самцов не обращают внимания либо ограничиваются их обнюхиванием. Активная реакция наблюдается позже, когда зверьки начинают знакомиться с окружающей мес-

тностью. В это время они посещают и норы соседних проснувшихся сусликов.

К началу пробуждения самок многие самцы уже активно охраняют участок вокруг своей норы и нападают на привязанных по соседству чужих самцов. Во время гона столкновения между сусликами принимают массовый характер. Если в период появления первых самок мы отмечали в среднем в час 1,1 погонь и драк, то спустя десять дней с того же места регистрировали 6,3 столкновений в час. Самцы, как правило, нападают на чужих самцов, привязанных возле их норы, но к самкам проявляют интерес, пытаются обнюхивать. В период гона около одной самки собираются иногда несколько самцов, между которыми нередко возникают схватки. Агрессивное поведение самцов во время гона характерно и для других видов сусликов, драки и покусы на шкурках в весенний период у них отмечены разными исследователями (Мартин, 1915; Зверев, 1927; Володин, 1959; Dunford, 1977). Схватки между сусликами в значительной степени связаны с охраной участков как самцами, так и самками (Бадмаев, 1996; Owings et al, 1977; Murie, Harris, 1978; Festa-Bianchet, Boag, 1982; Dobson, 1983).

Самки во время гона не реагируют на подсаженных зверьков обоих полов. Охрана ими территории начинается в период беременности. Они набрасываются на всех привязанных возле их нор сусликов. Активная защита прилегающего к выводковой норе участка продолжается до расселения молодняка.

Степень охраны участка обитания неодинакова у разных особей. Отдельные зверьки многократно атакуют привязанного на различных расстояниях от жилой норы незнакомого суслика, причём схватки продолжительны и ожесточённые. Другие особи-хозяева после одного-двух нападений удаляются и в дальнейшем перестают обращать на чужака внимание, а некоторые вообще ограничиваются робкими попытками обнюхать его и впоследствии избегают встречи с ним.

Неодинаковая агрессивность разных зверьков в сходной ситуации — следствие проявления индивидуальной разнокачественности особей по типологическим особенностям центральной нервной системы (Шилов, 1977). Эти отличия в физиологии определяют выраженность территориального поведения. Так, у обыкновенной полёвки (*Microtus arvalis* Pall.) защита территории коррелирует с уровнем агрессивности особей. Активное территориальное поведение демонстрируют высокоагрессивные особи (Зоренко, 1978).

Размеры территории, наиболее часто посещаемой одним крап-

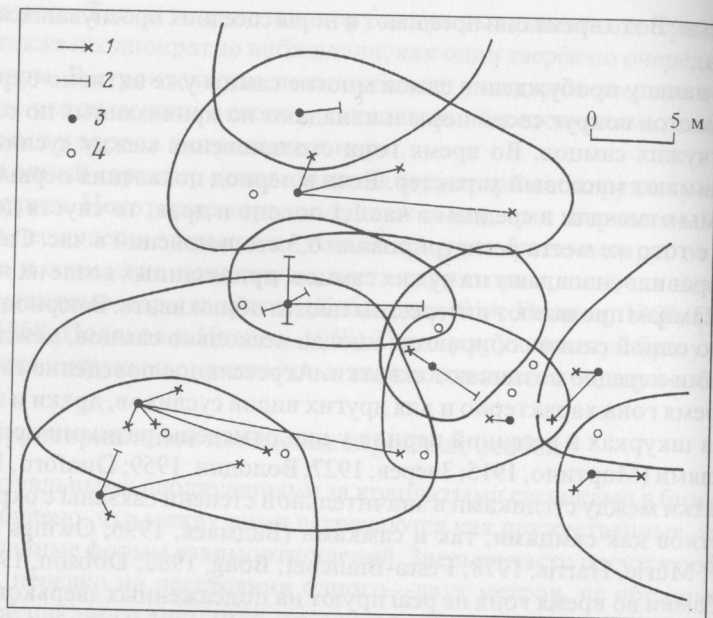


Рис. 23. Размеры используемой территории и особенности её охраны самцами в период пробуждения от спячки и гона. Новая Долина. 25 февраля-9 марта 1975 г.:

1 — места нападений на привязанных "чужих" самцов; 2 — места, где не наблюдалось нападений на "чужих" самцов; 3 — норы самцов; 4 — норы самок. Оконтуры территории, наиболее часто посещаемые самцами

чатым сусликом, изменчивы (рис. 23). Отношения с длительно живущими по-соседству зверьками обычно носят мирный характер. Они часто пасутся вместе, забегают в одни и те же защитные норы, на привязанных зверьков-соседей не обращают внимания. Жилые норы подчас располагаются в 1-2 м друг от друга.

Территориальное поведение сеголетков

Молодые зверьки занимают индивидуальные участки в возрасте 2-2,5 месяцев через 1-1,5 месяца после первого выхода на поверхность из материнских нор. Со второй половины июня в поселениях сусликов часто слышится верещание, сопровождающее столкновения между особями, наблюдаются погони и драки зверьков-сеголетков.

В двух случаях в середине лета, когда удалось отловить обоих уча-

стников погонь, спрятавшихся в соседние норы при нашем приближении, преследователь оказался молодым самцом, а убегающий суслик — взрослой самкой. Это говорит о том, что молодые особи уже в первое лето своей жизни могут активно влиять на пространственное размещение взрослых, изгоняя их с занимаемых участков.

Повышенной агрессивностью в период расселения отличаются и молодые горные суслики (*S. musicus Menetr.*). В пределах своих центров активности они нападают на всех особей, даже превосходящих по размеру (Крылова, Лысикова, 1990). Раннее проявление агрессивности у молодняка длиннохвостого суслика отмечают С. А. Шилова с соавторами (1979).

Проявления агрессивности начинаются в очень раннем возрасте. Полуторамесячные молодые суслики, ещё не достигшие величины взрослых, способны вступать в ожесточённые схватки друг с другом, нанося серьёзные повреждения. При содержании группы зверьков в клетках в это время между ними постоянно происходят стычки. Большинство из них носит демонстративный характер. Суслията приподнимаются на задних лапках, верещат и, передними, наносят удары по противнику. Наиболее агрессивные кусают своих сожителей и бросаются на протянутую в клетку руку. Один молодой самец немедленно нападал на всех подсаженных к нему сеголетков, причем кусал их с таким ожесточением, что только наше вмешательство предотвращало смертельный исход. Подобные экземпляры встречаются даже среди зверьков, недавно начавших выходить из материнской норы.

Рано проявляющееся агрессивное поведение способствует накоплению индивидуального опыта борьбы с соперниками, который впоследствии влияет на распределение территории между особями и участие их в размножении.

Перемещения особей в поселениях на целинных участках

Массовые переселения малого и, отчасти, крапчатого сусликов отмечались в прошлом. Сообщалось, что они способны переплывать даже крупные реки (Черняев, 1857). Причины переселений остались невыясненными. В настоящее время о подобных кочёвках ничего не известно.

Значительные перемещения краснощёких сусликов описаны М. Д. Зверевым (1929). Им отмечено, что отдельные зверьки уходили за 5-150 вёрст от мест мечения, преодолевая при этом водные прегра-

ды. На высокую подвижность молодняка малого суслика указывают Ю. М. Раль с соавторами (1933) и М. В. Шейкина (1955). Путём мечения выяснено, что основная масса зверьков ведёт оседлый образ жизни, лишь некоторые особи очень подвижны и способны посещать участки, далеко удалённые от мест их постоянного обитания (Калабухов, Раевский, 1935; Кубанцев, 1955; Медзыховский, Маштаков, 1972). Причиной переселений сусликов большинство авторов считает недостаток сочных кормов (Виноградов, 1914; Раль и др., 1933; Калабухов, Раевский, 1935; Бируля, 1936; Шейкина, 1955).

В естественных местообитаниях поселения крапчатого суслика, как правило, существуют на одном месте длительное время. Пространственная структура их относительно стабильна. Суслики ведут оседлый образ жизни. Массовых кормовых переселений на посевы в летние месяцы мы не наблюдали. Естественная растительность в Северо-Западном Причерноморье обеспечивает кормовые потребности этих грызунов в течение всего весенне-летнего сезона активности. Перемещения сусликов в поселении на целинном участке, не испытывавшем антропогенных воздействий, мы наблюдали в течение 7 лет (табл. 11). Поселение занимало склоны пруда на протяжении 500 м с плотностью населения от 60 до 100 экз./га. Как весной, так и летом

Таблица 11

Дальность переселений крапчатых сусликов меченых индивидуально в поселении на целинном участке у с. Сухой Лиман в 1971-1977 гг.

Сезон	Пол и возраст	Отловлено повторно, экз.	Количество сусликов, отловленных на разных расстояниях от места мечения					
			0 - 50 м		51 - 100 м		101 - 300 м	
			экз.	%	экз.	%	экз.	%
Весна (март-апрель)	Самцы	11	9	81,8	2	18,2	-	-
	Самки	4	3	75,0	1	25,0	-	-
Лето (июнь-август)	Самцы	12	10	83,3	2	16,7	-	-
	Самки	18	13	72,2	2	11,1	3	16,7
	Самцы юв.	4	3	75,0	1	25,0	-	-
	Самки юв.	17	14	82,4	3	17,6	-	-

подавляющее большинство особей отлавливалось в пределах одних и тех же участков обитания, не далее 25 м от места первой поимки, причём нередко в течение нескольких лет. Так, взрослая самка № 12, меченая в 1973 г., повторно отлавливалась четыре раза в 1974, 1975 и 1977 гг. в 10-50 м от места первой поимки. Самка № 2, пойманная в июне 1972 г., добыта в 1977 г. в 20 м от места мечения. Самец № 7 в 1977 г. добыт там же, где и в марте 1974 г. Молодые суслики в течение лета повторно отлавливались вблизи места первой поимки, причём некоторые из них были помечены ещё в выводковых норах.

Наряду со зверьками, постоянно живущими на одних и тех же участках, встречаются и отдельные особи, переселяющиеся на дальние расстояния. Самки № 13 и № 128 на следующий после мечения год оказались в 150 м от места первой встречи. Самец № 48, меченый в марте 1975 г., к июню переселился на 250 м, остался там зимовать и был пойман там же через год. Самка № 80 в 1973-1975 гг. неоднократно повторно отлавливалась в месте мечения, а в 1976 г. встречена в 380 м от него. Самка № 39 была помечена летом 1973 г., в конце июня 1974 г. держалась там же, а в июле 1976 г. добыта на удалении 400 м. Примечательна судьба самки № 57, помеченой ещё в выводке летом 1973 г. в небольшом поселении, удалённом от основного поселения на 600-700 м. В 1976 г. она добыта в основном поселении.

У других видов сусликов, кроме оседло живущих особей тоже встречаются отдельные зверьки, которые переселяются из одних участков в другие, а некоторые уходят за пределы поселений. Считают, что внутрипопуляционные мигранты, передвигающиеся по незнакомой местности, погибают в большем числе, чем оседлые особи (Варшавский, 1938; Солдатов, 1962). Но те, которые на своем пути встречают другие поселения сусликов, обосновываются в них, осуществляя тем самым обмен генофондом между отдельными частями популяции. Естественно, что эта связь будет тем значительнее, чем ближе друг от друга поселения находятся. Ежегодная вспашка сельскохозяйственных угодий, сокращение заселённой сусликами территории неизбежно приводит к нарушению таких связей и изоляции последних.

Перемещения особей в поселениях на многолетних травах

Если в естественных местообитаниях поселения существуют на одном месте длительное время, то на полях многолетних трав они образуются заново, после очередного посева трав, сусликами, вселяющимися из соседних угодий. В последующие годы по мере роста

Дальность расселения сеголетков в поселениях на люцерновых полях по данным группового мечения тетрациклином.
1986-1987 гг.

Пол	Отловлено повторно, экз.	Количество особей, отловленных на разных расстояниях от участка мечения					
		0 - 50 м		50 - 100 м		100 - 300 м	
		экз.	%	экз.	%	экз.	%
Самцы	26	15	58,0	7	27,0	4	15,0
Самки	49	21	43,0	6	12,0	22	45,0

численности пространственное распределение особей закономерно изменяется. Именно динамизм пространственной структуры поселений на посевах отличает их от поселений на непахотных землях. Перемещения особей для первых более характерны, чем для вторых. Они изучены нами в поселениях, достигших трёх — четырёхлетнего возраста и находящихся в стадии завершения формирования пространственной структуры.

Расселение молодняка из выводковых нор изучалось методом его группового мечения тетрациклином. Для выяснения количества молодых, остающихся жить вблизи материнских нор, дальности летнего расселения из мест рождения остальных особей в ультрафиолетовом свете исследовали зубы верхней челюсти сеголетков, отловленных на площадках мечения и в окрестных угодьях с точным обозначением мест поимки на плане местности. В июне 1982 г. тетрациклином были помечены выводки на участке люцернового поля, где плотность населения сусликов достигала 150 экз./га. В августе провели полный облов всех жилых нор на площадке и установили, что 40,7 % молодых особей остались в её пределах. Не исключено, что остальные зверьки поселились поблизости, так как отлов в окрестностях площадки не проводили (Лобков, 1984). Полученные результаты согласуются с данными А. Н. Солдатовой (1966), свидетельствующими о значительной привязанности к выводковым участкам молодых малых сусликов в условиях повышенной плотности. В их пределах поселялось от 52,7 до 81,5 % сеголетков.

В последующие годы площадки, где проводилось мечение выводков тетрациклином, а также смежные территории облавливали следующей весной, добывая сусликов из нор-веснянок по мере их пробуждения, т.е. в месте залегания в зимнюю спячку. Меченые особи поселились как на участках мечения, так и на значительном удалении от них. Не далее 50 м от их границ встречено более половины из добытых маркированных самцов и почти половина самок. Вместе с тем часть особей выселилась на расстояние до 200-300 м (табл. 12). Их число, вероятно, значительнее, так как облавливалась не вся окружающая территория, а лишь отдельные её участки.

Дальние мигранты среди сеголетков известны у длиннохвостого суслика, 3 % молодых особей которого мигрируют на расстояние 0,9-6 км от места рождения (Зонов и др., 1988). У горного суслика за пределы поселений уходило не более 2 % зверьков (Крылова, Лыскова, 1989).

Сравнение дальности расселения молодых крапчатых сусликов в поселениях на целине и на посевах люцерны показывает, что в последних зверьки реже остаются в месте рождения и чаще встречаются на значительном удалении от него. Объяснение этому видится в различиях пространственной структуры обоих типов поселений. На целине в старых стабильных поселениях плотность населения высока (до 100 экз./га и выше) и однородна в пределах большей их части. Территория распределена между живущими в них сусликами и активно охраняется от чужаков. Поэтому вселение пришельцев в сложившиеся группировки затруднено. Приплод в таких поселениях минимальный из-за низкой средней плодовитости самок и уравнивается убылью зверьков вследствие естественной гибели. Немногим родившимся сусликам достаточно для проживания пустующих нор и территорий вблизи места рождения, освобождающихся из-за гибели их хозяев. Дальние мигранты, вероятно, поселяются за пределами поселения, где конкуренция за места обитания отсутствует.

Иная картина на посевах трав. Заселение их сусликами неравномерное. Рядом с плотно населёнными располагаются менее заселённые участки, где отсутствуют враждебные отношения со стороны немногочисленных соседей, имеются равноценные пищевые ресурсы. Часть сеголетков, расселяющихся из плотно населённых территорий, находит здесь все необходимые жизненные условия и остаётся на зимовку. В отличие от старых поселений на целине в молодых развивающихся поселениях на многолетних травах в результате более интенсивного размножения в первые годы появляется значительно большее число молодых особей, которым не хватает мест вблизи материнских нор. Формируется миграционный поток зверьков из центральных плотно заселённых участков на окраины поселения.

Весенние переселения крапчатых сусликов на посевах люцерны изучали путём индивидуального мечения чёрной краской (урзол Д) и ампутацией пальцев у особей, добытых из открывшихся за 1-5 дней до отлова нор-веснянок с последующей фиксацией их встреч на плане местности. Участки для мечения были заселены с плотностью 100-150 экз./га.

Установлено, что весной в период пробуждения сусликов от зимней спячки, гона и беременности самок, расселение осуществляется, в основном, в радиусе 50 м от зимовочных нор. Некоторые зверьки покидают их и поселяются в соседних пустующих норах или роют новые. Лишь отдельные особи уходят и поселяются на более значительном удалении от места зимовки (табл. 13).

Таблица 13

Дальность переселений индивидуально меченых взрослых крапчатых сусликов в период от пробуждения после зимней спячки до начала рождения молодняка в поселениях на посевах люцерны. 1986-1989 гг.

Пол	Отловлено повторно, экз.	Количество особей, отловленных на разных расстояниях от зимовочной норы					
		0 - 50 м		51 - 100 м		101 - 300 м	
		экз.	%	экз.	%	экз.	%
Самцы	58	48	81,1	4	8,6	6	10,3
Самки	62	56	88,8	4	8,0	2	3,2

Наличие весенних перемещений сусликов подтверждено их отловом в капканы, установленные возле заметных издалека выбросов глины у строящихся наклонных нор, удалённых от основного поселения на 100-150 м. Живущих поблизости сусликов мы предварительно выловили. В течение двух дней 9 и 10 апреля 1976 г. двумя капканами добыли 6 самцов и самок. Последние имели эмбрионы диаметром 8-12 мм. Миграция беременных особей свидетельствует о возможном обострении территориальных взаимоотношений в период массовой беременности самок и вытеснении части из них за пределы основного поселения. Это предположение подкрепляется наблюдениями за самками, охраняющими индивидуальные участки в период беременности.

В начале марта 1975 г., наблюдая с кургана за поведением сусли-

ков, мы обратили внимание на зверька, выбежавшего из-за кургана. Передвижение его было прямолинейным. Он заглянул в три встретившиеся на пути норы, несколько раз затаивался, но затем продолжал движение. Он успел удалиться на полторы — две сотни метров, пока мы не потеряли его из виду. Его возвращения в ближайшее время мы не заметили. Впоследствии не раз приходилось наблюдать такие дальние (200-300 м) перемещения сусликов весной. Возможно, эти вылазки вызваны необходимостью поиска свободных местообитаний для последующего переселения.

С. Н. Варшавский (1954) считает, что причина весенних переселений малого и рыжеватого сусликов связана с восстановлением границ индивидуальных участков у части зверьков и изгнанием конкурентов, занявших эту территорию летом, после залегания в спячку хозяев. А. О. Соломатин (1975) также отмечает весеннее перераспределение индивидуальных участков у малого суслика, когда наиболее сильные особи начинают изгонять с обжитой территории "квартирантов". Это явление часто остается незаметным для наблюдателя, так как маскируется высокой подвижностью зверьков, вызываемой гоним.

Данные утверждения могут оказаться справедливыми и для крапчатого суслика на юго-западе ареала, где взрослые животные рано снижают активность и залегают в спячку, что облегчает поселение сеголетков в непосредственной близости от их жилых нор. В результате, весной, после пробуждения от спячки, пространственные группировки сусликов оказываются перенаселёнными, что побуждает доминантных особей, которыми могут оказаться как взрослые, так и молодые суслики, проснувшиеся ранее и почувствовавшие себя хозяевами окрестностей зимовочной норы, изгонять часть летних вселенцев за пределы групповой территории. При этом одни изгои находят убежища поблизости, а другие уходят на значительные расстояния.

Распределение особей разного пола и возраста в поселениях

В результате летнего расселения молодняка и весеннего перераспределения населения иногда возникают пространственные группировки сусликов, состоящие преимущественно из особей одного пола или одного возраста. У крапчатого суслика неравномерное пространственное размещение самцов и самок обнаружено в молодых, растущих поселениях на полях люцерны. Самцы преобладали на периферийных, слабозаселённых участках.

29 июня 1975 г. мы провели отлов сусликов тарелочными капканами одновременно в центре поселения Новая Долина, заселённом с плотностью 150 экз./га и на противоположном конце поля, удалённом на 400 м, представлявшем окраинную часть поселения, где плотность сусликов была в 10 раз ниже. Соотношение полов среди сеголетков приведено на рисунке 24.

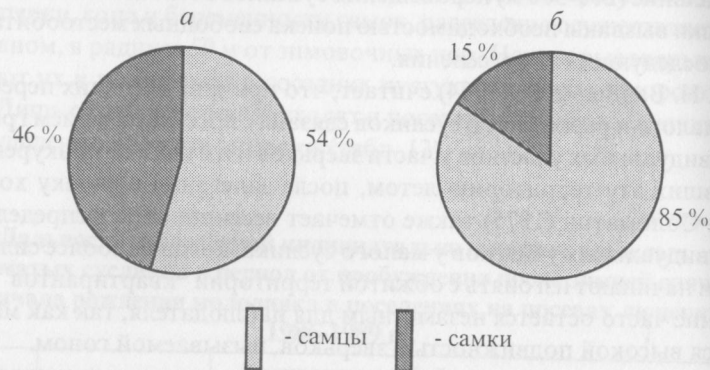


Рис. 24. Соотношение полов среди сеголетков в разных частях одного поселения на люцерновом поле у с. Новая Долина. 29 июня 1975 г.:

а — центральная часть, б — периферия

Явное преобладание молодых самцов отмечено в том же поселении годом ранее в другой периферийной его части. На гектарной площадке обловом всех нор-веснянок добыли 150 особей, из которых большинство оказались молодыми сусликами предыдущего года рождения. Незначительное число отловленных взрослых самок свидетельствует, что не все зверьки родились на данной территории. На одну взрослую самку весной 1974 г. пришлось 22 суслика предыдущего года рождения, в том числе 15 самцов и 7 самок. Средняя плодовитость самок в 1973 г. составляла $7,7 \pm 0,29$ эмбрионов ($n = 20$). Значит, не менее 2/3 молодых особей вселилось сюда предыдущим летом. В центральных, более старых участках данного поселения в 1974 г. на одну рожавшую самку приходилось 4 годовалых самца и 4 самки. Преобладание на периферии поселения молодых сусликов можно объяснить их вселением на данную территорию во время летнего расселения из более старых, плотно населённых территорий. Иных значительных мест обитания сусликов, откуда они могли иммигрировать, поблизости не было.

Скопления молодых самцов по окраинам растущего поселения крапчатых сусликов обусловлены их выселением из старых участков на более дальние расстояния в сравнении с молодыми самками. Хотя на расстояние свыше 100 м от места рождения летом мигрирует больше самок, чем самцов (табл. 12), средняя дальность их переселения, вероятно, всё же оказывается меньше, чем у самцов. Отлов сусликов в изученных в 1986-1987 гг. поселениях не проводили далее 300 м от мест мечения. Возможно, более дальние выселения самцов остались неучтёнными.

У других видов сусликов молодые самцы во время расселения тоже уходят от места рождения чаще и на более далёкие расстояния, чем молодые самки (Титов, 1999; Jeaton, 1972; Dunford, 1977; Dobson, 1979, 1982; Batzli, Sobaski, 1980; Michener, 1980; Boag, Murie, 1981). Самцы в большем числе заселяют периферийные участки поселений, первыми осваивают новые местообитания.

Влияние сельскохозяйственных работ на пространственную структуру поселений

Развитие поселений на посевах многолетних трав прекращается через 3-4 года по вине человека, когда травы сменяют другие сельскохозяйственные культуры или чёрный пар. Суслики вынуждены покидать прежние места обитания и выселяться в окрестные угодья. Сроки вспашки определяют последующие изменения пространственной структуры населения. Если поле люцерны было распаханно в конце лета или осенью после залегания сусликов в спячку и на месте люцерны были посеяны озимые зерновые, то распределение сусликов в следующем году не изменяется. Они обеспечены кормом с момента пробуждения, а защитные временные норы, взамен разрушенных плугом, отрываются ими в течение месяца после появления первых особей. До уборки зерновых в июне—июле, пространственная структура поселения сохраняется такой, какой была на многолетних травах.

Если же поле, где суслики обитали летом, отводится под чёрный пар или яровые культуры, то после пробуждения весной они вынуждены в поисках корма переселяться в соседние угодья. Первое время после выхода из зимовочных нор на вспаханном поле, зверьки пытаются отыскать корм вблизи нор. Пищей им в это время служат сухие остатки растительности, проросшие семена и корневища люцерны. Остающиеся после спячки запасы жира, тоже позволяют избегать го-

лода. Через две-три недели, когда потребность в питании резко возрастает, суслики начинают совершать дальние переходы на расстояние до 200-300 м к обочинам дорог, лесопосадкам, соседним полям, где имеется зелёная растительность, но возвращаются на ночёвку в зимовочную нору. В местах кормёжек устраиваются защитные норы. Их используют как временное укрытие все зверьки, находящиеся поблизости. Из одной такой норы мы выливали водой до 7-10 особей одновременно. Они отрываются в непосредственной близости от бывшего поселения по его границам, и используются в качестве временных укрытий, а постоянными служат, по-прежнему, зимовочные норы. Плотность временных нор резко убывает по мере удаления от границ вспаханной территории (табл. 14).

Таблица 14

Особенности заселения смежного поля озимых при вытеснении сусликов из мест обитания весенней распашкой люцернового поля и отсутствием кормов. Сычавка-2. 30 марта 1983 г.

Расстояние от границы полей озимых и люцерны, м	Размеры учётных площадок, м	Количество строящихся нор	Плотность нор, нор/га
0	100 × 10	29	290
50	100 × 10	7	70
100	100 × 10	2	20
150	100 × 10	0	0

В течение 1-2 месяцев после окончания пробуждения происходит пространственная дифференциация населения. Большая часть зверьков к этому времени поселяется по соседству с бывшим поселением, углубляя и обособляя временные норы. По краям распаханного поля люцерны временно возникают своеобразные ленточные поселения сусликов, которые уже к следующему году исчезают из-за расселения особей по соседним угодьям. На месте прежнего поселения остаются отдельные зверьки, единичные жилые норы которых хаотично распределены по территории.

Иначе трансформация поселения происходит при распашке поля многолетних трав в начале лета, обычно после первого укуса. К этому времени, в конце мая — июне, молодые суслики уже выходят из нор и начинают самостоятельно питаться. Глубокая вспашка, во-пер-

вых, уничтожает входы в защитные норы и тропы, что лишает возможности сусликов ориентироваться на местности и быстро укрываться от врагов, во-вторых, резко сокращается количество кормов из-за запахивания и высыхания растений. Суслята в это время ещё привязаны к выводковым норам и не пытаются выселяться за пределы поля. Из-за недостатка пищи они быстро худеют, отстают в развитии и, в итоге, в массе гибнут от истощения и врагов.

Взрослые самки мигрируют в более кормные места, а взрослые самцы, в июне уже имеющие достаточные для зимовки запасы жира, не покидают жилые норы и залегают в них в летнюю, а затем и в зимнюю спячку. Следующей весной в поселении сохраняются норы взрослых самцов, а их плотность оказывается резко пониженной.

Если поле, где располагается поселение сусликов, пашут в июле, что обычно бывает после уборки озимых зерновых, то происходит следующее. Взрослые самцы и самки, подготовившиеся к спячке, остаются в местах своего проживания, так как уже не нуждаются в кормах и залегают последовательно в летнюю и зимнюю спячки. Сеголетки, ещё испытывающие потребность в интенсивном питании, выселяются в окрестные угодья. На следующую весну пространственная структура поселения сохраняется, но численность сокращается в несколько раз. Его обитатели представлены почти исключительно взрослыми особями. Если кормовые условия благоприятны, они приносят приплод, но так как после многолетних трав поля вовлекаются в интенсивный севооборот с ежегодной сменой культур, то впоследствии поселение распадается по одному из описанных выше типов.

Одним из существенных воздействий на поселения со стороны человека является также прямое истребление сусликов отравленными приманками и заливанием нор аммиачной водой. В Северо-Западном Причерноморье эффективность этих методов обычно невысока. В результате истребления, проводимого весной, численность поселения сокращается. Уцелевшие самки приносят приплод, а так как истребительные мероприятия проводятся накануне рождения молодняка или во время его выкармливания, когда самки особенно привязаны к своим норам, то значительных перегруппировок населения не происходит. Из-за неравномерности обработок полей отдельные участки поселения сохраняются нетронутыми.

Пространственная структура молодых поселений

Поселения сусликов, имеют свою историю. Образованные немногими особями-основателями они в течение последующих лет проходят закономерные этапы развития. В естественных условиях эти процессы нередко остаются незамеченными. Крапчатые суслики, обитающие в полевых угодьях, где периодически искусственно создаются условия для возникновения поселений, представляют редкую возможность проследить развитие поселения в течение нескольких лет и, в первую очередь, последовательность формирования его пространственной структуры.

На юге Украины поля пропашных культур обычно не заселены сусликами. Даже если они ранее и обитали на них, то технология возделывания этих культур вынуждает зверьков, спасаясь от временной бескормицы, покидать обжитую территорию и искать более благоприятные местообитания. В результате, когда такое поле, занятое в предыдущем сезоне кукурузой или подсолнечником, засеивается люцерной или эспарцетом, сусликов, как правило, на нём нет. Основать поселения здесь могут зверьки, обитающие по соседству на непаханных землях (вдоль дорог, на опушках полезащитных лесонасаждений, на курганах и холмах тригонометрических пунктов) либо мигранты, вытесненные из мест постоянного обитания на посевах и с участков естественной растительности из-за их распахки под пропашные культуры или чёрный пар, посадки лесных культур, строительных работ.

В первом случае заселение поля носит очаговый характер, начинаясь в местах соприкосновения с населёнными сусликами участками, во втором — диффузный, так как кочующие зверьки могут обосноваться в любой части посевов. Они обустроивают территорию, вырывая постоянные и защитные норы. Так как условия обитания на многолетних травах не изменяются на следующий год, то родившийся молодняк остаётся на данном поле. Выбросы земли из наклонных нор, заметные издали, тропы, незанятые временные норы привлекают других мигрирующих особей. В таких образующихся небольших первичных группировках из нескольких сусликов в последующие годы начинается интенсивное размножение. Их численность быстро увеличивается и за счёт иммигрантов, родившихся в других подобных группировках или от одиночно живущих на этом поле самок.

Суслики охотнее подселяются в уже обжитые места, что подтвер-

ждается следующими наблюдениями за заселением свободных и занятых участков. О стремлении сусликов группироваться летом свидетельствуют данные учёта нор-веснянок в 1989 г. на площадке, где в предыдущем году накануне рождения молодняка был проведен учёт зверьков отловом "донецкими" ловушками с последующим выпуском обратно в те же норы. 24 апреля 1988 г. там обитало 5 самок и 11 самок, которые должны были родить 80 сусят (рассчитывали, исходя из средней плодовитости в данном поселении — 7,3 эмбрионов у одной самки). Ранее установлено, что до двухмесячного возраста доживает только половина приплода. Значит, даже исключив смертность во второй половине лета и во время спячки, приходим к выводу, что следующей весной должны были выйти из нор 16 взрослых и 40 молодых сусликов — всего 56 особей. Но весной на данной площадке открылось 78 нор-веснянок, т.е. часть зверьков не могла здесь родиться и вселилась на данный участок, площадью 0,4 га, в летний период. На окружающих территориях суслики обитали в значительно меньшем количестве. Вселение в густонаселённые участки летом облегчается благодаря раннему залеганию в спячку взрослых особей и одновременному залеганию сеголетков, последовательно снимающими напряжённость территориальных отношений.

Стремление сусликов группироваться не только летом, но и весной установлено следующим путём. В одном опыте на учётных площадках зверьков вылавливали по мере пробуждения от зимней спячки, а их норы оставляли открытыми. В другом, всех пробуждающихся от спячки сусликов метили черной краской (урзол Д) и выпускали обратно в свои норы. Спустя 2-3 недели после окончания пробуждения в течение суток проводили повторный полный облов всех нор и определяли число особей, вселившихся на изучаемую территорию, выражая его в процентах от числа зверьков, проснувшихся на данном участке.

Анализ результатов, представленных в таблицах 15 и 16, свидетельствует, что и весной подселение сусликов на обитаемую территорию происходит интенсивнее, чем на необитаемую. Групповое обитание, несмотря на высокую плотность населения, оказывается более привлекательным для сусликов, чем одиночное существование. Учётные площадки закладывались в местах наибольшей концентрации грызунов, следовательно приток вселенцев был направлен с территорий, заселённых с меньшей плотностью. Данное явление выражено в формирующихся молодых поселениях, для которых характерно

Таблица 15

Заселение сусликами обитаемых участков весной после пробуждения

Зимовочная плотность экз./га	Помечено по мере пробуждения				Вселилось со стороны			
	самцов		самок		самцов		самок	
	экз.	%	экз.	%	экз.	%	экз.	%
35	11	100	8	100	1	9,0	3	37,5
100	17	100	17	100	2	11,8	8	47,0
100	22	100	19	100	2	9,0	3	15,8
160	6	100	14	100	2	33,3	1	7,1
100	7	100	9	100	2	28,5	1	11,1
140	35	100	22	100	3	8,6	6	27,2
180	22	100	16	100	4	18,8	2	12,5

Таблица 16

Заселение сусликами предварительно обловленных участков весной после пробуждения

Зимовочная плотность экз./га	Помечено по мере пробуждения				Вселилось со стороны			
	самцов		самок		самцов		самок	
	экз.	%	экз.	%	экз.	%	экз.	%
70	21	100	23	100	1	4,8	1	4,3
260	23	100	16	100	2	8,6	1	6,3
215	52	100	30	100	2	3,8	5	16,7
60	22	100	17	100	1	4,5	1	5,9
80	23	100	20	100	1	4,3	1	5,0
40	21	100	20	100	1	4,8	2	10,0
80	25	100	21	100	2	8,0	1	4,8

неравномерное заселение территории. В плотно и равномерно заселённых старых поселениях подобные направленные переселения, по видимому, не происходят.

Итак, на полях многолетних трав сначала формируются первичные пространственные группировки с повышенной плотностью

обитания сусликов, между которыми сохраняются менее заселённые пространства. С ростом численности мозаичное распределение участков повышенной плотности населения сменяется сплошным на значительной части поля.

Некоторые черты пространственно-этологической организации популяции

Пространственное размещение и особенности поведения крапчатых сусликов свидетельствуют о групповом характере обитания. Подобная организация сообществ установлена для ряда млекопитающих, например, сурков и песчанок (Наумов, 1967), диких кроликов (Майерс, 1979), мышевидных грызунов (Шилов, 1977). Н. П. Наумов (1967) называет такие группировки парцелярными, считая их наименьшими территориальными объединениями, на которые расчленяется популяция. Они не постоянны и легко распадаются. В их пределах индивиды связаны прямой аудиовизуальной и химической сигнализацией. Кроме того, наблюдается совместное использование сети тропинок и защитных нор животными одной группы. Биологическое значение парцелярных группировок заключается во взаимопомощи путём оповещения об опасности и приспособления мест обитания (Наумов, 1967). И. А. Шилов (1977) отмечает, что у мышевидных грызунов такие внутривидовые группировки образуются даже в случае, когда условия местности и уровень численности предопределяет, казалось бы, более дисперсное и равномерное расселение с большей степенью индивидуализации отдельных участков. Наиболее чётко они выражены именно при низкой численности. При её повышении их внешне видимые границы стираются, однако функционально они существуют и в этих условиях в виде групп особей, связанных устойчивым обменом информацией и функциональными контактами (Шилов, 1977).

Характер использования территории и групповое поведение сусликов позволяют предположить групповое обитание и у них. У малого суслика низкая плотность населения не исключает возможности некоторого перекрытия индивидуальных участков. С увеличением численности оно возрастает и бывает полным, тогда не всегда можно выделить ту часть индивидуального участка, которую использует лишь один суслик. Индивидуальные участки отдельных зверьков перекрываются полностью, совмещаясь в разных своих частях с

участками двух — трёх, а в некоторых случаях пяти — семи сусликов (Солдатов, 1962). Б. С. Кубанцев (1955) считает, что у малых сусликов имеются индивидуальные норы, группирующиеся у сусликовин, а территория и защитные норы используются совместно. О. А. Иванов (1958) пишет, что один и тот же участок используют несколько малых сусликов, живущих по соседству. Для длиннохвостого суслика тоже характерно совместное использование территории всеми зверьками, входящими в группировку (Шилова и др., 1979). Краснощёкий суслик часть территории всегда использует совместно с другими особями (Кыдырбаев, Алимбаев, 1977). Индивидуальные участки частично перекрываются и у среднего суслика, даже при плотности населения в 10-15 экз./га (Исмагилов, 1961). Перекрывание индивидуальных участков отмечено также у американских сусликов (Dunford, 1977; Murie, Harris, 1978; Michener, 1980; Festa-Bianchet, Boag, 1982). Таким образом, несмотря на наличие индивидуальных территорий, у многих видов сусликов зверьки тоже группируются по несколько особей, частично используют территорию и норы совместно, не проявляя взаимного антагонизма.

Групповая организация в поселениях крапчатого суслика очевидна и выглядит следующим образом. Зверьки активно охраняют окрестности жилой норы от вторжения чужаков, к соседям относятся менее агрессивно, а часть посещаемой территории, включая систему тропинок и защитных нор, используют совместно с ними. Среди членов группы, по-видимому, устанавливаются иерархические отношения, о чём можно судить, наблюдая позы угроз, короткие схватки, не сопровождающиеся преследованием. Это предположение подтверждается неодинаковыми размерами охраняемой территории у членов одной группы и различной реакцией на подсаженных сусликов (продолжительные, ожесточённые схватки либо пассивное избегание встречи с ними). Агрегации жилых нор и совместное использование несколькими зверьками общей территории наблюдается во все периоды активной жизни сусликов. Оно обеспечивается функционированием соответствующей этологической структуры и особенностями поведения, регулирующими распределение особей в поселении.

Первоначально было описано два основных типа поселения грызунов — диффузный (сплошной) и мозаичный (Наумов, 1954). Впоследствии стало ясно, что для выявления типа размещения животных необходим не только пространственный, но и временной критерий. Согласно этому, в дополнение к стабильным типам — диффузному

(сплошному) и мозаичному, предложено выделять лабильные типы — пульсирующий и переложный, отражающие закономерные изменения пространственной структуры во времени (Флинт, 1970).

Мозаичное, спорадичное размещение по территории характерно для многих видов сусликов. Такое обитание отмечено у реликтового (*S. relictus* Kash.) (Строгонова, Чжу-Динь, 1961), большого (Титов, 1999), длиннохвостого (Дымин, 1970; Флинт 1977), американского (Чернявский, 1972; Бромлей и др., 1976; Юдин и др., 1976), жёлтого (Исмагилов, 1954; Колесников, 1954; Кыдырбаев, Афанасьев, 1962; Давыдов, 1974; Гарбузов, Варшавский, 1977) и во многих местах ареала малого (Камнев, 1955; Крылова, 1957; Лавровский, 1957; Варшавский, Шилов, 1958; Ходашева, 1959; Варшавский, Крылова, 1962; Емельянов, 1965; Ширанович, 1968; Горбенко, 1970; Передрий, 1973; Ротшильд, 1974; Иванов, 1976; Флинт, 1977; Емельянов и др., 1979) сусликов. У последнего вида, наряду с мозаичным, отмечен и равномерно сплошной характер размещения в центральных частях ареала при высокой численности (Флинт, 1977; Емельянов и др., 1979). Диффузные и ленточные поселения сусликов, вероятно, являются результатом слияния отдельных колоний при подъёмах численности.

Охарактеризовать картину естественного пространственного размещения крапчатого суслика в настоящее время затруднительно, так как она давно нарушена сельскохозяйственным преобразованием ландшафта. Но какой бы ни был ранее тип пространственной структуры у этого вида — диффузный или мозаичный, под воздействием хозяйственной деятельности человека возникла крайняя неравномерность заселения территории и разобщённость поселений.

Согласно В. Е. Флинту (1977), выборочная территориальная элиминация, вызванная необратимой перестройкой ландшафта, приводит к нарушению характера внутренних связей в популяции путём биотопической изоляции отдельных поселений, а тип пространственной структуры трансформируется в стабильный мозаичный (инсулярный). Образуется сеть элементарных поселений с высокой степенью автономности. Такая ситуация сложилась в Северо-Западном Причерноморье к 60-м годам XX столетия, когда большинство поселений крапчатого суслика сохранялось на целинных участках. В последующий период площади естественных биотопов резко сократились из-за застройки, расширения посевов, лесонасаждений. Массовое введение в севооборот многолетних трав и одновременное освоение последних целинных участков под посадки лесных и сельскохозяйствен-

ных культур способствовало выходу сусликов на поля и образованию там крупных поселений. Смена полевых культур в местах обитания этих грызунов ведёт к их вынужденным переселениям. Сельскохозяйственные угодья время от времени насыщаются кочующими особями, которые способствуют поддержанию устойчивых связей между соседними поселениями и образованию новых. Таким образом, в сельскохозяйственных районах, достаточно заселённых сусликами, возникают элементы пространственной структуры популяции, построенной по пульсирующему типу.

Полагают, что изменение типа пространственной структуры влечёт за собой преобразования во всех областях экологической структуры популяций, перестройку системы связей и сдвиги в балансе генфонда (Флинт, 1977). Обнаруженные нами особенности размножения, возрастного состава и изменчивости полевых поселений крапчатого суслика связаны с вынужденной трансформацией естественного стабильного типа поселения в лабильный.

* * *

В настоящее время в Северо-Западном Причерноморье крапчатый суслик обитает относительно изолированными друг от друга колониями поселениями, между которыми может осуществляться обмен мигрантами. Суслики ведут групповой образ жизни, совместно используя общую территорию и формируя систему доминантно-иерархических отношений. Переселения особей внутри поселений незначительны, что приводит к накоплению родственных животных в пределах размножающихся группировок.

Большинство видов хозяйственной деятельности (истребительные мероприятия, севооборот и др.) меняют плотность и численность поселений, но не приводят к существенной перестройке их экологической и пространственной структур. Лишь распашка территории под чёрный пар весной, вынуждающая сусликов выселяться, ведёт к нарушению всех существовавших связей между особями, разрушению прежней пространственной структуры и формированию новой в заселяемых заново местообитаниях. Именно в этот период проявляются внутрипопуляционные механизмы, увеличивающие численность. Особенности современного территориального распределения крапчатых сусликов в регионе является динамизм пространственной структуры и численности поселений, вызываемый искусственно, прежде всего сельскохозяйственным производством.

ВОСПРОИЗВОДСТВО И СТРУКТУРА НАСЕЛЕНИЯ

Размножение крапчатого суслика изучали в географическом, биотопическом и многолетнем аспектах в разных частях ареала (Семёнов, 1930; Петровский, 1961; Горбенко, 1970; Филипчук, 1976). Объектом исследования, как правило, служили крупные внутривидовые группировки подвидового и популяционного рангов. Особенности размножения в пределах одной популяции на уровне отдельных поселений остались без внимания. Наши исследования охватили сравнительно небольшую территорию с одинаковыми погодными условиями, сходными почвами, растительным покровом и степенью хозяйственного освоения. Поэтому обнаруженные различия между поселениями в показателях воспроизводства, свидетельствуют в пользу их внутрипопуляционной природы и не являются следствием воздействия внешних факторов.

Особенности участия в размножении самцов

В первые дни после выхода из зимовочной норы семенники самцов наиболее крупные, тугие, опущены в мошонку, но зрелые сперматозоиды в них, а также в их придатках отсутствуют. Они обнаруживаются лишь у тех самцов, с момента выхода которых из спячки прошло несколько дней (обычно 3-5). Переход к активной жизни после спячки стимулирует завершение созревания половых продуктов. К концу гона, совпадающего с окончанием пробуждения самок, размеры семенников уменьшаются, они становятся дряблыми, сперматогенез прекращается.

Так как самцы начинают выходить на поверхность земли после зимней спячки раньше самок, то ко времени появления последних, часть самцов уже готова к спариванию. Самки пробуждаются подготовленными к размножению и покрываются в первые дни после выхода из зимовочных нор. У добытых из помеченных нор-веснянок особей, через 3-5 дней после первого выхода на поверхность, уже имеются заметные вздутия на матке диаметром 2-3 мм.

Неодновременное созревание половых продуктов у разных сам-

цов приводит к тому, что преимущество в размножении получают особи, проснувшиеся в числе первых, имеющие сформированные сперматозоиды ещё до появления самок. Они могут спариться с любой из них.

Самцы, которые выходят во второй половине периода пробуждения одновременно с самками, имеют гораздо меньше шансов оставить потомство, так как ко времени созревания их половых продуктов в поселении большинство самок оказываются беременными. Количество самцов, способных покрыть самок, нарастает к концу гона (рис. 25).

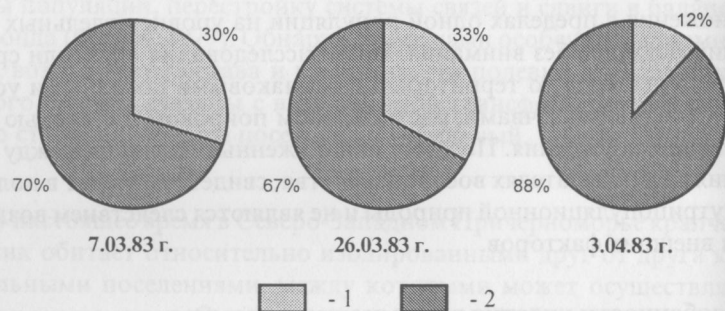


Рис. 25. Соотношение количества не готовых (1) и готовых (2) к размножению самцов в разные периоды весеннего пробуждения и гона среди отловленных особей в поселении Сычавка-1. 1983 г.

В 1983 г. пробуждение самок и гон начались в первой, а закончились в третьей декаде марта. Если в начале периода спаривания некоторые самцы ещё не могли спариваться из-за задержки созревания гонад, то в конце гона часть самцов, пробудившихся от спячки первыми, оказались уже не способными к оплодотворению, так как сперматогенез у них прекратился. Но обычно в конце гона у большинства особей как предыдущего года рождения, так и старших возрастов, зрелые сперматозоиды встречаются в большом количестве. В течение гона даже при продолжительном периоде пробуждения всегда имеются самцы, готовые к спариванию (рис. 25).

Влияние на подготовку к размножению самцов может оказывать физиологическое состояние организма. Низкая упитанность малых сусликов перед залеганием в спячку пагубно сказывается на функционировании их генеративной системы (Ипатьева, 1968). Наименее

упитанные самцы после пробуждения оказываются с незрелыми гонадами в самый разгар гона и могут не участвовать в размножении (Орлова, 1955).

Жиронакопление летом и собственно осенне-зимняя спячка крапчатого суслика в Северо-Западном Причерноморье обычно протекают успешно, большинство особей залегает достаточно упитанными и вовремя завершает подготовку к размножению. Лишь в исключительных случаях зверьки впадают в спячку с недостаточными зимовочными запасами, в частности, после распахки летом мест обитания сусликов, когда корма вблизи нор оказывается мало.

В поселении Сычавка-2 в 1982 г. из-за высокой плотности сусликов и отсутствия укусов, способствующих продлению сроков вегетации люцерны, создалась нехватка кормов уже в середине лета. После выхода из нор молодняк объел до стеблей все растения люцерны, которые к середине лета засохли. Возможности найти корм вдали от нор были невелики, так как с одного края поля располагался бетонный забор ограждения строительного объекта, а с другой — кукурузное поле. Суслики, оставшиеся зимовать в месте рождения, весной 1983 г. оказались крайне истощёнными. Анализ семенников у особей, отловленных после окончания пробуждения, показал, что у всех молодых самцов, родившихся летом 1982 г., сперматогенез отсутствовал, а упитанность составляла всего $7,3 \pm 0,45$ г/см ($n=11$). У особей старших возрастов, закончивших жиронакопление раньше сеголетков, зрелые сперматозоиды присутствовали в придатках семенников, а коэффициент упитанности составлял $8,9 \pm 0,29$ г/см ($n=14$).

Подготовка к спячке взрослых сусликов в этом поселении завершилась в начале лета до истощения кормовых ресурсов. Поэтому они залегли в спячку более упитанными, чем сеголетки, и вовремя подготовились к гону. Молодые особи из-за плохой наживровки залегли в спячку с меньшими жировыми запасами, что и стало причиной истощения организма за время спячки, а также привело к нарушению сперматогенеза. Молодняк с расположенного поблизости поля люцерны с такой же плотностью населения, но в условиях нормальной вегетации трав, имел достаточные кормовые ресурсы для успешной подготовки к спячке, что определило его более высокую упитанность и своевременное созревание гонад у всех самцов. Годовалые особи в период гона здесь были более упитанными ($KY = 10,4 \pm 0,74$ г/см, $n = 20$) и почти не отличались упитанностью от самцов старших возрастов ($KY = 11,2 \pm 0,34$ г/см, $n = 22$).

Особенности участия в размножении самок

Основными параметрами, определяющими размер годового прироста сусликов, являются: интенсивность размножения (количество размножающихся самок в процентах от их общего числа) и плодовитость (средняя величина выводков).

Интенсивность размножения. Одним из важных показателей воспроизводства популяции сусликов является степень участия самок в размножении. Она может значительно варьировать по годам. Так у малого суслика размножается от 5 до 98 % самок (Лавровский, Шатас, 1948).

Причины прохолостания части самок бывают разными. Г. С. Давыдов (1974) отмечает, что яловыми были в основном годовалые, слабоупитанные особи. Успешное размножение весной во многом определяется благоприятными условиями наживровки предыдущего лета. В тех стациях, где зверьки имеют хорошую кормовую базу, например, на посевах, они залегают в спячку более упитанными. Весной яловых самок среди них меньше, чем среди тех, которые хуже подготовились к зимовке из-за плохого питания летом (Схоль, 1954; Кубанцев, 1955; Орлова, 1955; Мейер, 1956; Гладкина, 1958; Нестеров, 1980). По другим данным только около половины яловых самок составляют слабоупитанные, больные и поражённые гельминтами животные (Варшавский, Крылова, 1939).

М.-Р. Д. Магомедов (1981) показал, что кормовые запасы среды не влияют на воспроизводство малого суслика. Разная интенсивность размножения была отмечена им на трёх участках с разной плотностью населения, хотя обеспечённость кормами в расчёте на одного зверька была практически одинаковой. Однако с увеличением плотности населения с 84 до 143 экз./га наблюдалось резкое снижение числа участвующих в размножении самок с 95 до 34 %. Автор считает, что возрастающая с плотностью населения агрессивность сусликов блокирует размножение некоторых особей.

Существенно влияют на интенсивность размножения сусликов метеорологические условия ранней весны. Похолодания и длительное ненастье растягивают сроки гона, вызывают истощение зверьков. Количество беременных самок в такие годы оказывается существенно сниженным. Наоборот, дружное пробуждение, теплая весна определяют высокие темпы размножения (Лавровский, Шатас, 1948; Беляев, 1953; Горбенко, 1968; Кыдырбаев, 1971; Самарский, 1977).

Наибольшие колебания по годам числа участвующих в размножении самок отмечаются у тех видов сусликов и в тех точках их ареалов, где условия существования неблагоприятны. Так, малый суслик, живущий в полупустынных и пустынных ландшафтах Казахстана и Прикаспия, нередко испытывает недостаток корма в летний период из-за сильной засухи. Суровые зимы с глубоким промерзанием почвы вызывают повышенные энергетические затраты организма и истощение спящих сусликов. Неустойчивая погода весной неблагоприятно отражается на ходе гона. В полупустынных районах по этой причине в отдельные годы отмечается высокая яловость самок малого суслика. В 1933 г. размножалось 5 % самок, в 1950 — 37 % (Беляев, 1953). В 1954 г. интенсивность размножения малого суслика в Западном Казахстане составила 8-10 % (Гладкина, 1958). В 1971 г. в Северном Прикаспии размножалось 10 % самок малого суслика (Абатуров, Кузнецов, 1976). М. П. Демяшев (1977) сообщает, что за последние 34 года в Казахстане низкий уровень размножения (18-41 % участвовавших в нём самок) регистрировался 10 раз. Интенсивность размножения у сусликов Белдинга (*S. beldingi* Merr.) также снизили весенние снегопады (Zammuto, Sherman, 1986).

В других частях ареала, где условия существования более благоприятны для этого вида — в Поволжье и в Украине, ежегодно наблюдается высокая интенсивность размножения (Схоль, 1956; Артемьев, 1964; Горбенко, 1970; Самарский, 1977). Как считает Е. Д. Схоль (1956), в Украине, в отличие от восточных районов ареала, погодные условия не дают столь существенных отклонений от нормы, чтобы они могли сказаться на размножении. Кроме того, на посевах всегда имеется сочная растительность, позволяющая вовремя накопить необходимые для спячки жировые резервы.

Высокая интенсивность размножения обычна для краснощёкого (Залесский, Толебаев, 1964; Кавешникова, 1974), жёлтого (Исмагилов, 1953; Давыдов, 1974), длиннохвостого (Бекенов, 1965; Тавровский и др., 1975; Соломонов, 1973) и европейского (*S. citellus* L.) (Пакиж, 1958) сусликов.

Большинство исследователей, изучавших размножение крапчатого суслика, также отмечают высокий процент самок, принимающих в нём участие. Так, в Белоруссии размножалось 87,5 % самок (Петровский, 1961), в Украине — 81,3-93,1 % (Горбенко, 1970), в Поволжье 57 % и 96 % (Семёнов, 1930; Попов, 1960), в Молдавии — 43-85 % (Лозан, 1970), а в юго-западных районах Одесской области — 96 % (Волянский, 1966).

В изученных нами поселениях крапчатого суслика обычно размножалось большинство самок. За 30 лет наблюдений интенсивность размножения обычно колебалась от 84,6 % до 100 %. Только в пяти поселениях, расположенных как на целинных участках, так и на посевах, отмечена значительная яловость самок (табл. 17).

Таблица 17

Интенсивность размножения в поселениях крапчатого суслика с высокой яловостью самок

Поселение и биотоп	Год	Всего самок		Количество размножающихся самок	
		экз.	%	экз.	%
Мирное (целина)	1974	45	100	24	53,3
Сычавка-2 (люцерна)	1983	78	100	25	32,1
Карпово (целина)	1985	36	100	20	55,6
Григорьевка (люцерна)	1987	114	100	76	66,6
Мизикевича-3 (люцерна)	1990	64	100	24	38,0

Яловые особи встречены среди самок всех возрастных групп. В Мирном среди них было 30 % годовалых, 50 % двухлетних и 20 % трёхлетних. В Сычавке-2 — 63 % годовалых, 31 % двухлетних и 6,8 % трёхлетних. В Григорьевке соответственно — 83 %, 15 %, 2 %.

В Северо-Западном Причерноморье повышенной яловости самок иногда сопутствует истощение. В 1982 г. условия подготовки к спячке в поселении Сычавка-2 были явно плохие. Как указывалось выше, недостаток кормов во второй половине лета определил низкую упитанность животных перед залеганием в спячку и истощение организма молодых особей ко времени весеннего пробуждения. Коэффициент упитанности яловых годовалых самок оказался всего $6,6 \pm 0,19$ г/см ($n = 22$), а беременных (без учёта массы эмбрионов) — $7,7 \pm 0,30$ г/см ($n = 11$). Однако, в остальных поселениях, где часть самок тоже не размножалась, подготовка к спячке предшествующим летом завершалась успешно. Поселения Карпово и Мирное располагались на целине, а Григорьевка и Мизикевича-3 — на посевах люцерны. Упи-

танность яловых самок к началу рождения молодняка в них оказалась ниже, чем размножающихся, но коэффициент упитанности яловых самок здесь был выше, чем у тех самок, которые в Сычавке-2 в 1983 г. размножались, т. е. был больше 7,7 г/см.

Обеспеченность кормом в период пробуждения и гона во всех поселениях, за исключением Сычавка-2 и Мизикевича-3 была обычной для данного периода. Наличие корма ранней весной не имеет существенного значения для оплодотворения. Спаривание происходит сразу после первых выходов самок из зимовочных нор, когда суслики ещё не начали интенсивно питаться. В это время они потребляют очень мало корма, используя те жировые запасы, которые не были израсходованы во время спячки.

Плотность населения в указанных поселениях была следующей. В Мирном, Сычавке-2, Григорьевке и Мизикевича-3 — свыше 100 экз./га в наиболее заселённых частях, а в Карпово — вдвое меньше. О том, что плотность населения не играет определяющую роль в снижении доли размножающихся самок, свидетельствует то, что в поселениях с особо высокой весенней плотностью, до 300 экз./га и выше, интенсивность размножения достигает 100 %.

В Северо-Западном Причерноморье неблагоприятные погодные условия ранней весны тоже не являются причиной прохолостания части самок, так как в одних поселениях одновременно размножалось подавляющее большинство самок, а в других, расположенных поблизости и испытывающих одинаковое давление природных факторов, отмечалась их высокая яловость.

В районе наших исследований прохолостание части самок крапчатого суслика определяется не столько условиями существования, сколько внутривидовыми механизмами, регулирующими численность. Это предположение подтверждается и наблюдениями за размножением малого суслика, у которого сходный характер размножения захватывает огромные территории от Северного Кавказа до Западного Казахстана, что можно объяснять одинаковым давлением внешних условий в этом регионе. Однако в некоторые годы на фоне низкой размножаемости встречаются отдельные очаги, где интенсивность размножения сусликов существенно повышена (Лавровский, Шатас, 1948; Гарбузов, Варшавский, 1970). Такая разнородность в интенсивности размножения может обуславливаться, на наш взгляд, не только экологической обстановкой, но и внутривидовыми механизмами.

Плодовитость. Другим важным показателем воспроизводства сусликов является величина выводка. Так как раскопка гнездовых нор для выяснения числа сусят слишком трудоёмка, о величине помёта судят косвенно по числу эмбрионов.

У разных видов сусликов плодовитость самок по годам, как правило, колеблется незначительно. У малого суслика этот показатель изменяется в отдельных районах от 5,6 до 7,7 (Лавровский, Шатас, 1948; Беляев, 1953; Добронравов, 1967; Абатуров, Кузнецов, 1976; Самарский, 1977), в других местах из года в год остается относительно постоянным (Гарбузов, Варшавский, 1970). Колебания среднего числа эмбрионов по годам от 5,5 до 6,8 и от 4,6 до 5,1 отмечены у реликтового (Давыдов, 1974), от 7,7 до 10 у краснощёкого (Кыдырбаев, 1971), от 6,5 до 7,3 у длиннохвостого (Леонтьев, 1957) сусликов. У жёлтого суслика существенных колебаний плодовитости не отмечено (Исмагилов, 1961; Гарбузов, Варшавский, 1977). В изученных нами поселениях крапчатого суслика средний показатель плодовитости самок варьировал от 4,5 до 8,5 эмбрионов (Лобков, 1983).

Причиной уменьшения размеров выводков у сусликов считают холодные и затяжные вёсны (Беляев, 1953, Петровский, 1961, Кыдырбаев, 1971). Наши наблюдения за размножением крапчатого суслика этого не подтверждают. Возврат холодной, морозной погоды, выпадение снега в период гона в 1973 и 1976 гг. не вызвали снижения количества эмбрионов у самок. В 1973 г. размер выводка у годовалых самок на посеве люцерны составил $7,7 \pm 0,29$ ($n = 20$), а в 1976 г. на озимых — $6,4 \pm 0,16$ ($n = 64$) молодых, несмотря на то, что в течение десяти дней снег сплошным покровом толщиной в 3-5 см укрывал землю и суслики вынуждены были кормиться, выкапывая из-под снега прошлогодние побеги и почки люцерны.

На средние показатели плодовитости самок может влиять возрастная структура населения. У малого суслика молодые самки имеют несколько меньше детёнышей в выводке, чем старые (Руди, Малёванная, 1977). Аналогичные данные приводятся для горного (Ивановский, 1987, 1999), большого (Стариков, Жилин, 1999), колумбийского (*S. columbianus* Ord.) сусликов (Sherman, 1984; Zammuto, 1987). Увеличение доли малоплодовитых годовалых особей понижает общий показатель средней плодовитости самок малого суслика в популяции (Демяшев, 1977).

Нами установлено, что с возрастом средняя величина выводка у самок крапчатого суслика существенно не изменяется. Об этом сви-

детельствуют незначительные различия в плодовитости особей одного года рождения, добытых в одном поселении, но в разные сезоны размножения (табл. 18).

Таблица 18

Возрастные изменения плодовитости (эмбрионы) самок крапчатого суслика одного поколения, но добытых в разные годы, в поселениях на посевах люцерны.
n - количество исследованных самок

Наименование поселений	Год рождения	Возраст самок		
		1 год	2 года	3 года
Новая Долина	1973	$6,4 \pm 0,24$ ($n = 37$)	$6,2 \pm 0,35$ ($n = 16$)	-
Дальник-1	1978	$6,7 \pm 0,19$ ($n = 53$)	$7,1 \pm 0,26$ ($n = 32$)	-
Сычавка-1	1980	$8,2 \pm 0,38$ ($n = 22$)	$7,5 \pm 0,29$ ($n = 14$)	$7,6 \pm 0,24$ ($n = 9$)
Сычавка-2	1981	$6,5 \pm 0,26$ ($n = 23$)	$5,3 \pm 0,27^*$ ($n = 11$)	$6,4 \pm 0,34$ ($n = 11$)
Дальник-2	1985	$6,7 \pm 0,28$ ($n = 28$)	$6,9 \pm 0,38$ ($n = 11$)	-

* Снижение плодовитости самок в 1983 г., вероятно, вызвано низкой упитанностью особей из-за плохих кормовых условий летом 1982 г.

Представление о невысокой плодовитости годовалых самок могло возникнуть при сравнении выводков разновозрастных особей, добытых одновременно. При этом не учитывали, что самки разных возрастных групп относятся к разным поколениям и различия между ними не только возрастные, но и хронологические, т.е. различия между поколениями.

Плодовитость годовалых, двухлетних и трёхлетних самок, добытых в 1983 г. в одном и том же поселении, явно различается (рис. 26). У первых она минимальная, а у последних самая высокая. Однако, поколение, родившееся в 1980 г., в годовалом и двухлетнем возрасте имело такой же сравнительно высокий уровень плодовитости, как и в 1983 г., а поколение самок, родившихся в 1982 г., имело низкую плодовитость как в годовалом (в 1983 г.), так и в двухлетнем возрасте (в 1984 г.). Сходная ситуация наблюдалась в других поселениях, где количество добытых самок оказалось достаточным для подобных срав-

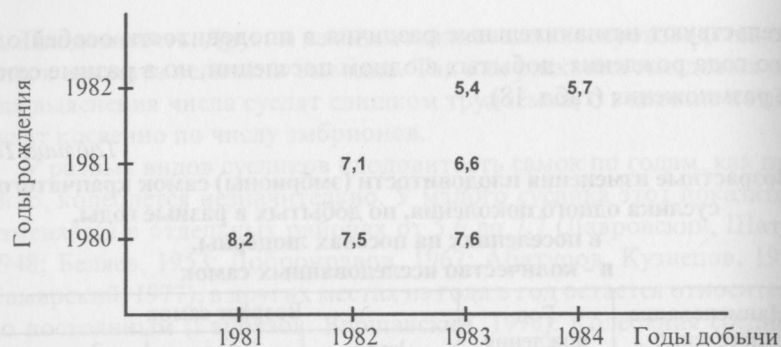


Рис. 26. Изменения плодовитости (эмбрионы) у разных поколений самок крапчатого суслика в поселении Сычавка-1 на люцерновом поле. Количество самок в пробах: 9-28 экз. Пределы колебаний m : 0,24-0,38.

нений. Закономерности уменьшения плодовитости самок в ряду последующих поколений рассматриваются ниже.

На величину выводка некоторых видов сусликов влияет плотность населения. С её увеличением плодовитость самок снижается (Самарский, 1977; Phillips, 1981). Для проверки этого предположения мы рассматривали плодовитость самок крапчатого суслика как в пределах одного, так и в близко расположенных поселениях в одинаковых местообитаниях в один сезон размножения, чтобы максимально исключить влияние прочих природных факторов (погоды, кормов и пр.).

В поселении на люцерне у с. Мизикевича в 1976 г. среднее число эмбрионов у самок практически не различалось и было относительно большим (свыше 6 эмбрионов) как на участке с особенно высокой концентрацией сусликов (достигающей 300 веснянок на гектар), так и в периферийных частях этого поселения с более, чем вдвое меньшей плотностью жилых нор.

В том же 1976 г. в другом поселении на поле люцерны у с. Новая Долина плотность населения составляла только 40-50 экз./га, так как в предшествующем году проводились истребительные мероприятия, которые выровняли заселённость в разных частях поля. Несмотря на это, в разных, удалённых друг от друга на 100-400 м участках, средняя плодовитость самок оказалась не выше, чем в Мизикевича 6,1-6,6 эмбрионов ($n = 10-33$). Таким образом, на территориях, очень плотно заселённых и сравнительно разреженных, плодовитость самок может оказаться практически одинаковой. Однако, и при более низ-

кой плотности населения в отдельных поселениях она бывает невысокой, причём как на посевах (Сухой Лиман-1), так и на целинных участках (Дальник, Кobleво, Шемётово), что показано в таблице 19.

Таблица 19
Плодовитость самок крапчатого суслика в поселениях с низкой плотностью населения

Наименования поселений	Год	Плотность, экз./га	Количество беременных самок	Плодовитость, эмбрионы
Дальник	1975	20	34	$4,8 \pm 0,20$
Сухой Лиман-1	1978	60	12	$5,6 \pm 0,33$
Кobleво	1985	15	18	$6,0 \pm 0,33$
Шемётово	1988	20	27	$6,2 \pm 0,25$

Биотопические изменения плодовитости. Считается, что плодовитость сусликов на посевах выше, чем в естественных местообитаниях. Е. Д. Схоль (1954) отмечает, что на полях пшеницы, где кормовые условия лучше, чем на целине, у малого суслика в среднем на самку приходится на один эмбрион больше. Плодовитость самок малого суслика в Западном Казахстане на посевах — 7,2 эмбриона, а на целине — 6,7 эмбриона (Гладкина, 1958). В 1974 г. на северо-востоке Казахстана у краснощёких сусликов, живущих на посевах, количество плацентарных пятен равнялось 9,6, в то время как на целине оно составляло 8,4 (Кыдырбаев, Алимбаев, 1977).

У крапчатого суслика наиболее высокие показатели размножения нами отмечены тоже на посевах. Однако, в соседних поселениях, расположенных в одинаковых биотопах как на целине, так и на люцерне, могут одновременно наблюдаться существенные различия в плодовитости, свидетельствующие о том, что обеспеченность кормами и их состав не всегда играют решающую роль в определении уровня воспроизводства сусликов (табл. 20).

Хронографические изменения плодовитости. Многолетние наблюдения за размерами выводков показали, что в одних поселениях они практически остаются постоянными в течение ряда лет, в то время как в других закономерно изменяются.

Постоянство показателей плодовитости от года к году свойственно поселениям, длительно существующим на одном месте. Обычно

Таблица 20

Различия в плодовитости самок из поселений в одинаковых биотопах в одни и те же сезоны размножения

Биотоп	Наименования поселений	Год	Количество беременных самок	Плодовитость, эмбрионы	t
Целина	Мирное	1974	25	4,9±0,22	5,51
	Казацкое		44	6,5±0,09	
Озимые	Новая Долина	1975	68	5,8±0,12	2,40
	Новая Долина-1		6	7,7±0,78	
Люцерна	Мизикевича	1976	32	6,4±0,24	2,72
	Мизикевича-1		19	7,6±0,37	

они располагаются на участках естественной растительности по склонам балок и лиманов. Для них характерна и самая низкая плодовитость самок (табл. 21).

Иная ситуация в поселениях на многолетних травах. Они образуются обычно с их посевом и в течение 3-5 лет проходят определенные этапы развития, увеличивая свою численность в несколько раз. Пло-

Таблица 21

Колебания плодовитости (эмбрионы) самок крапчатого суслика в старых поселениях на целине.

Количество самок в пробах: 8 - 43 экз.

Годы	Дальник	Сухой Лиман	Мирное
1971	-	5,1 ± 0,34	-
1972	5,0 ± 0,22	5,0 ± 0,29	-
1973	5,5 ± 0,25	5,8 ± 0,31	4,5 ± 0,56
1974	5,2 ± 0,26	-	4,9 ± 0,56
1975	4,8 ± 0,20	-	5,8 ± 0,26
1976	4,6 ± 0,32	4,8 ± 0,36	5,6 ± 0,67
1977	5,1 ± 0,30	5,5 ± 0,33	6,8 ± 0,44

довитость самок при этом претерпевает соответствующие изменения. Наиболее высоких значений она достигает в первые 2-3 года формирования поселений и быстрого нарастания численности, а в последующие сезоны размножения постепенно снижается (табл. 22).

Таблица 22

Изменения плодовитости (эмбрионы) самок крапчатого суслика в процессе формирования поселений на посевах люцерны.

Количество самок в пробах: 12 - 111 экз.

Пределы варьирования m : 0,12 - 0,88

Наименования поселений	Годы от начала образования поселений			
	1-й	2-й	3-й	4-й
Новая Долина	-	7,8	6,6	6,0
Сычавка-1	-	7,9	7,2	6,0
Сычавка-3	-	-	6,4	4,9
Сычавка-4	8,6	-	6,9	5,9
Мизикевича-2	-	7,1	6,2	-
Мизикевича-3	-	7,7	5,7	4,8
Григорьевка	-	6,5	-	5,8
Сухой Лиман-1	-	7,3	5,6	-
Сухой Лиман-2	7,7	6,9	-	-

За период выращивания люцерны плотность нор-веснянок в некоторых местах возрастала до 200-300 на гектар. Ко времени распашки полей многолетних трав возраст поселений составлял 4-5 лет, а плодовитость самок оказывалась наиболее низкой, сравнительно с предыдущими годами во всех поселениях (4,8-6,0 эмб.). Это свидетельствует о том, что уменьшение плодовитости от года к году закономерно шло в одинаковом направлении и заканчивалось похожими результатами. На первом—втором году формирования поселения плодовитость самок самая высокая и, вероятно, превышает 8 эмбрионов. В большинстве поселений мы начинали отлавливать сусликов тогда, когда их количество позволяло добыть не менее 10-15 самок без ущерба для дальнейшей судьбы поселения, т.е. зверьки добывались не на самых ранних этапах их формирования, а спустя 1-2 года. К этому времени плодовитость обычно уже несколько снижалась. Рассматриваемые в таблице 22 поселения сусликов за годы наблюде-

ний развивались в неизменявшихся условиях обитания и не подвергались истреблению. Средняя скорость снижения плодовитости, определённая как разность между предшествующим и текущим сезонами размножения, за год до распашки поля составила $1,2 \pm 0,18$ эмбрионов в год ($n = 6$). В отдельных поселениях она колебалась соответственно от 0,6 до 2,0 эмбрионов в год. В поселении Сычавка-1 наибольшее снижение плодовитости отмечено в последний год существования поселения, а в Мизикевича-3 скорость падения плодовитости оказалась такой же значительной на сезон раньше.

Распашка полей люцерны изменяет условия существования поселений и ведёт к их полному исчезновению. Если бы эти местообитания сохранялись неизменными, то поселения продолжали бы развиваться, а показатели плодовитости, вероятно, стабилизировались бы на уровне показателей в старых поселениях на целинных участках. Плодовитость на четвертый год существования изученных поселений на люцерновых полях мало отличалась от таковой в поселениях на целинных участках (табл. 21, 22).

Снижение средних показателей плодовитости происходит на фоне продолжающегося роста численности поселений. Однако связывать этот процесс непосредственно с повышением плотности населения не следует, так как до одного и того же уровня плодовитость самок опускалась как в условиях очень высокой плотности населения, достигающей 200-300 экз./га (Новая Долина, Сычавка-1, Сычавка-2, Мизикевича, Григорьевка), так и в небольших поселениях, где последняя не превышала 60-70 экз./га (Сычавка-4, Мизикевича-2, Сухой Лиман-1, Сухой Лиман-2). Очевидно, старение и структуризация поселения по мере формирования, играют в этом процессе большую роль, чем увеличение его плотности.

Понижение показателей плодовитости в сформировавшихся поселениях происходит за счёт последовательного уменьшения её у годовалых самок в ряду следующих друг за другом поколений. Так, в Новой Долине годовалые самки, родившиеся в 1972 г., имели по $7,7 \pm 0,29$ эмбрионов ($n = 20$), родившиеся в 1973 г. — по $6,5 \pm 0,26$ эмбрионов ($n = 37$), а родившиеся в 1974 г. на пятый год существования поселения — всего по $5,9 \pm 0,12$ эмбрионов ($n = 45$). В Сычавке-1 годовалые самки в 1981 г. имели по $8,2 \pm 0,34$ эмбрионов ($n = 22$), в 1982 г. — $7,1 \pm 0,30$ эмбрионов ($n = 28$), в 1983 г. — $5,4 \pm 0,14$ эмбрионов ($n = 28$). Поскольку доля годовалых самок в молодых поселениях бывает значительна (до 70% и более), средние показатели плодови-

тости в них определяются уровнем размножения именно этой возрастной группы.

Половая структура

Пополнение населения каждой популяции за сезон размножения зависит не только от плодовитости самок и степени их участия в размножении, но и от их относительной численности. Поэтому половая структура поселений может играть определённую роль в темпах воспроизводства. Известно, что соотношение самцов и самок у сусликов непостоянно, различается в разных поселениях, причём иногда самки преобладают над самцами в несколько раз (Леонтьев, 1957; Писарева, 1969, Кыдырбаев, 1971; Вершинина и др., 1972; Емельянов и др., 1979; Michener D., Michener G., 1971; Sherman, Morton, 1984). Другие авторы приводят данные о приблизительно равном соотношении полов у взрослых сусликов (Ралль и др., 1933; Лавровский, Шатас, 1948; Исмагилов, 1952; Соломонов, 1973; Некрасов, 1973; Кавешникова, 1974; Юдин и др., 1976). В. Н. Большаков и Б. С. Кубанцев (1984) считают, что соотношение полов у сусликов изменчиво. Его колебания как среди молодых, так и взрослых малых сусликов наблюдались ими в Западном Казахстане в течение трёх лет. Эти авторы отмечают, что даже в пределах одного района и года, на относительно изолированных друг от друга участках с разными условиями существования, соотношение полов среди взрослой части популяции отличалось весьма заметно. Так же значительно различается и колеблется по годам в каждом регионе половой состав взрослых жёлтых сусликов в разных частях ареала (Бажанов, 1948; Тристан, 1978).

Данных о половом составе популяций крапчатого суслика известно немного. На равное или близкое к нему соотношение полов указывают Е. В. Яцентковский (1925), В. И. Тихвинский и Е. Ф. Соснина (1939). Ю. О. Волянский (1966) и Е. Х. Евтушенко (1990) отмечают преобладание самок среди взрослого населения. Ю. Т. Петровский (1961) на значительном материале из Белоруссии пришёл к выводу, что половая структура популяции крапчатого суслика различается по годам и в течение одного года в разных поселениях.

При изучении внутривидовых процессов у млекопитающих принято выделять три ступени половой структуры: а) первичное соотношение полов (численное соотношение самцов и самок, складывающееся при оплодотворении); б) вторичное (среди новорожденных);

в) третичное (среди взрослых особей). Мы не располагали методическими разработками определения первичного соотношения полов у сусликов, поэтому его не рассматриваем. О вторичной половой структуре косвенно позволяет судить анализ соотношения самцов и самок среди зародышей, находящихся на последних стадиях развития. Третичное соотношение полов в поселениях определяется только на основании анализа соответствующих выборок. Однако отлов сусликов в значительной мере носит избирательный характер и не всегда отражает истинную картину.

Рассмотрим некоторые факторы, влияющие на точность определения половой структуры по результатам отлова. Прежде всего, это неодинаковая активность животных, определяемая их физиологическим состоянием. Ранней весной из-за неодновременного пробуждения от зимней спячки в выборках могут резко преобладать самцы, особенно в первые недели растянутого пробуждения. Поэтому для установления соотношения полов отловы лучше проводить после окончательного пробуждения всех особей.

Поведение животных тоже сказывается на попадаемости в орудия лова. Накануне рождения молодняка и в первые дни после него самки подолгу отсиживаются в норах. Самцы в это время сохраняют высокую активность. Много времени они находятся на поверхности земли, продолжают рытьё новых нор и чаще, чем самки, отлавливаются капканами, установленными у временных и строящихся нор.

Время суток, когда осуществляется добыча животных капканами, также накладывает отпечаток на результаты отлова. Если он производится только 2-3 часа в день, то в зависимости от сезонной активности и времени результаты могут отличаться. В начале лета в утренние и послеобеденные часы будет добываться больше взрослых самок, имеющих в этот сезон двухфазную активность, а в середине дня возрастёт доля взрослых самцов, наиболее активных в это время. Кроме того, отловы для определения соотношения полов следует проводить в сжатые сроки, так как половая структура изменяется с весны до осени сначала из-за повышенной элиминации самцов, о чём будет сказано в главе 6, а позднее из-за снижения их наземной активности. Поэтому при объединении выборок, собранных, к примеру, в начале пробуждения, когда преобладают самцы, и летом, когда добывается больше самок, получается суммарная картина, не отражающая динамику структуры популяции во времени и ничего не дающая для понимания популяционных процессов. К сожалению, по-

добными обобщениями грешат многие работы по экологии сусликов.

Наиболее точные результаты дают те способы добычи, при которых отлавливается большинство особей, обитающих на учётных площадках. К ним относятся облов всех нор кротоловками либо выливание водой из всех нор. Необходимо учитывать, что при вылипании водой некоторые особи гибнут, не выходя на поверхность. Особенно часто это случается ранней весной, когда проснувшиеся суслики ещё слабы либо впади во вторичную спячку, и в конце лета, когда зверьки становятся вялыми и малоподвижными перед залеганием в зимнюю спячку и не способны противостоять потоку воды. В период подготовки к зимней спячке в июне — июле в ходах погибает до 5 % малых сусликов (в основном, ожиревших, малоактивных самцов), но в другие сезоны водой выливаются почти все взрослые суслики (Варшавский, 1952). Летом отдельные упитанные особи могут закупоривать своим телом норы, в результате чего вода не проникает вглубь ходов и животное имеет возможность дышать, если его тело располагается хвостом к потоку воды. Это тоже ведёт к невыходу и недоучёту сусликов при их вылипании из нор водой.

Отлов тарелочными капканами, установленными на весь день у защитных нор и на тропах и регулярно проверяемых на протяжении всего дня при условии добычи значительного числа сусликов (не менее нескольких десятков), даёт объективное представление о соотношении полов, близкое к тому, что получается при полных обловах учётных площадок кротоловками (табл. 23).

Таблица 23

**Соотношения полов на поле люцерны, определённые полным выловом кротоловками и отловом в тарелочные капканы.
Новая Долина. 1974 г.**

Способ отлова	Сроки отлова	Всего, экз.	Самцы		Самки	
			экз.	%	экз.	%
Вылов кротоловками	10.02-20.03	144	100	69,4	44	30,6
Отлов капканами	31.03-9.04	93	56	60,2	37	39,8

Как показано в предыдущей главе, пространственное размещение самцов и самок в поселении бывает неравномерным. Поэтому для изучения половой структуры следует не объединять обловы из разных участков, а рассматривать каждую выборку в отдельности. При-

вязанность сусликов к жилым норам, незначительные размеры участка обитания и возможность добычи достаточного числа особей в сжатые сроки позволили нам изучить половую структуру в пределах конкретных поселений и в пространственном аспекте (см. главу 4).

В ходе исследований мы стремились по возможности предусмотреть и исключить все перечисленные факторы, влияющие на получение объективных результатов. Для анализа брали только выборки сусликов, добытых за короткий период времени (обычно в течение одной-двух недель) и на ограниченной территории (радиусом 100-200 м) или полным выловом кротоловками или тарелочными капканами на учётных площадках от 0,5 до 1,5 га, заложенных, как правило, в наиболее заселённых (старых) частях поселений.

Соотношение полов среди зародышей. Половой состав среди новорожденных сусликов можно изучить, раскопав достаточное количество выводковых нор с гнёздами. Но эта работа очень трудоёмкая и не всегда выполнима из-за неизбежности нанесения повреждений посевам и пастбищам. Поэтому мы использовали косвенные данные, определяя пол у зародышей, извлечённых из эмбрионов добытых самок. Соотношения полов среди зародышей, находящихся на последних стадиях развития, приведены в таблице 24.

Значительного преобладания какого-либо пола, могущего определять существенный сдвиг половой структуры в постэмбриональный период, нами не обнаружено. Соотношение близко 1:1, чаще несколько преобладают самки. У малого суслика самцы перед рождением составляют иногда всего 30,3 % (Руди, 1975). Доля самцов в помётах крапчатого суслика в пределах его ареала до таких значений не опускается. По данным С. И. Огнева (1947), самцы среди новорожденных составляют 54 %, а по данным В. А. Попова (1960), в разных популяциях количество самцов в помётах колеблется от 51 % до 55%.

Не прослеживается зависимость соотношения полов среди зародышей от плотности населения. В поселениях, расположенных на посевах люцерны (Мизикевича, Новая Долина), незначительное преобладание самцов отмечено как при особенно высокой зимовочной плотности (300 экз./га), так и при низкой (30 экз./га).

В поселениях, расположенных на участках естественной растительности (Мирное, Дальник), отклонения доли самцов от 50 % в ту или иную сторону не превышают 6 % и не обнаруживают какой-либо устойчивой тенденции изменения по годам. То же относится и к поселениям на люцерне, где амплитуда колебаний составляет 8 %.

Таблица 24

Соотношения полов у зародышей крапчатого суслика

Наименования поселений и мест отлова	Год	Количество зародышей	Соотношение полов, %	
			самцы	самки
Дальник	1973	26	46,2	53,8
- " -	1975	45	51,1	48,9
Мирное	1974	52	44,2	55,8
- " -	1975	63	50,8	49,2
- " -	1977	46	50,0	50,0
Мизикевича:	1976			
участок а	- " -	100	52,0	48,0
участок б	- " -	108	48,1	51,9
Мизикевича	1977	48	54,2	45,8
Мизикевича-1	1977	46	52,2	47,8
- " -	1978	92	47,8	52,2
Новая Долина	1974	59	54,2	45,8
- " -	1975	66	45,5	54,5
- " -	1976	156	57,5	42,5
Новая Долина-1	1976	104	51,0	49,0
Дальник-1	1979	66	53,0	47,0
Сухой Лиман	1979	74	58,0	42,0
Всего		1272	50,5 ± 1,03	49,5 ± 1,04

Нет существенных различий и в соотношении полов среди зародышей в разных частях одного поселения в течение одного сезона размножения. Так, в 1976 г. в Новой Долине, как в центре, так и на периферии, незначительно преобладали самцы (соответственно 56,9 % и 57,4 %). В этом же году в поселении Мизикевича в центральной, наиболее заселённой части, самцов среди зародышей было 52,0 %, а на удалении 300 м на окраине этого же поля доля самцов составляла 48,1 %. В Новой Долине из-за проведенных в 1975 г. истребительных мероприятий плотность населения по всему поселению была выровненной, а в Мизикевича на периферии поселения суслики встречались в три раза реже, чем в центре.

Соотношение полов у сеголетков. После выхода из нор среди молодых сусликов-сеголетков соотношение самцов и самок до конца расселения сохраняется таким же, как и у зародышей. В большинстве поселений за годы исследований молодых самцов было или несколько больше самок, либо равное им количество.

С середины лета доля самцов среди сеголетков увеличивается. Особенно заметно их преобладание в конце августа перед залеганием в спячку. Связано это, как отмечалось выше (см. главу 3), с большей активностью самцов перед спячкой и более ранним залеганием в неё молодых самок. Среди животных, отловленных в сентябре, самки встречаются редко. Следовательно, отловы молодняка во второй половине лета отражают не фактическое соотношение полов, а лишь их встречаемость среди активной части популяции. Истинное соотношение полов сусликов, залегших в спячку, можно определить только весной, методом полного вылова особей на контрольных участках по мере пробуждения. Смертность спящих под землей сусликов в Северо-Западном Причерноморье незначительна, поэтому такие весенние отловы отражают как поздне-летнюю, так ранне-весеннюю половую структуру поселений.

Соотношение полов у взрослых особей. Полный вылов всех сусликов, зимовавших на учётных площадках в первые дни после открытия ими нор-веснянок, показал, что из спячки выходит самцов в 1,2-1,8 раза больше, чем самок, или же равное им количество (табл. 25). Однако при полных выловах сусликов, проведённых в течение месяца после окончания пробуждения, выявляется преобладание самок. Изменение половой структуры происходит на фоне снижения численности, так как многие норы-веснянки к этому времени оказываются нежилыми (Лобков, 1991).

Мечением крапчатых сусликов по мере их выхода из спячки и последующими обловами контрольных площадок сразу после окончания пробуждения всех особей и спустя 3 недели установлено преимущественное исчезновение меченых самцов сравнительно с самками. К окончанию пробуждения их обычно остается менее половины от числа проснувшихся на данном участке, а к началу рождения молодняка менее четверти. Самок сохраняется к этим срокам значительно больше, в результате чего соотношение полов изменяется в их пользу (табл. 25).

Преимущественное исчезновение самцов весной отмечено и у сусликов Ричардсона (Michener G., Michener D., 1977). Из меченых в

Таблица 25

Соотношения самцов и самок крапчатого суслика на учётных площадках после пробуждения и в последующий период

Наименования поселений	Год добычи	Проснулось, помечено			Отловлено повторно		
		самцов	самок	самцов/самок	самцов	самок	самцов/самок
Сразу после окончания пробуждения							
Мизикевича-1	1978	36	29	1,2	10	21	0,5
Сычавка-1	1983	70	39	1,8	22	39	0,6
Мизикевича-2	1985	19	16	1,2	5	12	0,4
Дальник	1986	22	21	1,0	11	18	0,6
Дальник-1	1986	9	9	1,0	4	8	0,5
Мизикевича-3	1989	22	15	1,5	10	10	1,0
Спустя три недели после пробуждения							
Мизикевича-2	1985	19	16	1,2	3	12	0,3
Большая Долина	1986	11	10	1,1	2	7	0,3
Дальник	1986	22	21	1,0	5	10	0,5
Дальник	1987	27	20	1,4	9	12	0,8

марте особей этого вида в апреле отсутствовало 50 % самцов и лишь 25 % самок (Schmutz et al., 1979). Из-за высокой активности весной гибнет больше самцов у длиннохвостого (Леонтьев, 1957) и малого (Варшавский, Крылова, 1939; Демяшев, 1977) сусликов. Можно предположить, что причинами изменений половой структуры среди добываемых особей являются неодинаковая миграционная активность, а также избирательная смертность особей разного пола.

Переселения сусликов в весенний период незначительны (см. главу 4). Большинство зверьков после пробуждения отлавливается в радиусе 50 м от своих зимовочных нор (табл. 13). Поэтому значительное снижение доли самцов после пробуждения не объясняется только неодинаковой миграционной активностью самцов и самок. Основную роль в изменении половой структуры крапчатого суслика в весенний период играет повышенная, сравнительно с самками, элиминация самцов. Её причины рассмотрены ниже (см. главу 6).

Стремительность изменения половой структуры весной иллюстрируется следующим примером. Отлов в одном поселении у с. При-

лиманское производили трижды. За шесть дней соотношение самцов к самкам уменьшилось с 0,89 до 0,48 (табл. 26). Из отловленных 27 марта в том же поселении и содержавшихся в неволе 25 самцов к 1 апреля выжили только 6. Т. е. их численность за этот период сократилась в 4,2 раза.

Таблица 26

Изменение половой структуры в поселении Прилиманское весной 1992 г.

Даты отловов	Добыто сусликов, экз.		Самцы/самки
	самцов	самок	
22.03	16	18	0,89
25.03	17	22	0,77
27.03	12	25	0,48

При полных обловах по мере весеннего пробуждения сусликов на 17 учётных площадках отношение самцов к самкам составило в среднем $1,3 \pm 0,06$ в пользу первых, при колебаниях этого показателя от 1,0 до 1,8 в разных поселениях, а при отловах сусликов в месячный период после окончания весеннего пробуждения $0,55 \pm 0,04$ (0,21-0,94). Летом доля самцов среди взрослых особей ещё более снижается и может составлять четвертую или пятую часть от отловленных взрослых самок. Но данное явление объясняется уже не столько смертностью, сколько более ранним снижением наземной активности самцов и залеганием некоторых из них в летнюю спячку раньше взрослых самок, которые из-за выкармливания потомства запаздывают подготовиться к спячке одновременно с самцами. Эти особенности сезонной активности обоих полов рассматривались в главе 3.

Летом изменения соотношения полов среди добываемых взрослых сусликов отражают скорее изменения наземной активности самцов и самок, нежели масштабы их смертности и переселения; данные за этот период не дают объективной картины половой структуры популяции. В первую половину лета среди активных взрослых сусликов преобладают самки, а накануне залегания в спячку — самцы (табл. 5).

Возрастная структура

Возрастная структура территориальных группировок животных отражает соотношение рождаемости и смертности, а так же естественное и вынужденное перераспределение особей. Возрастная структура зимоспящих, выясняемая путём отловов, не всегда соответствует истинной картине, так как существенную роль играет одновременное снижение активности отдельных возрастных групп либо одновременное залегание их в спячку, либо одновременный выход из неё, что и проявляется в избирательности отловов.

Предельный возраст крапчатых сусликов, до которого они доживают в природе, вероятно, не превышает пяти—семи лет. Меченые нами молодые особи, добывались спустя 3-4 года. Дентин у них был обнажён на большей части поверхности зубов, но коронки ещё сохранялись. В природе иногда отлавливаются особи, у которых последние стёрты полностью до корней, что и даёт возможность предполагать их возраст в пять—семь лет. Однако они встречаются редко и не играют существенной роли в популяционных процессах.

Высокая доля особей старших возрастов выявлена нами в поселениях на целинных участках, которые существуют на одном месте в течение десяти и более лет. Для них характерны невысокая плодovitость самок и нередко значительная (до 100 экз./га) плотность населения. Велика доля старых и очень старых зверьков. Годовалых сусликов обычно менее половины. Перемещения как внутри поселения, так и за его пределы не выражены. Ежегодный прирост невелик и, как правило, лишь компенсирует естественную убыль грызунов. Данные о возрастной структуре таких поселений сведены в таблице 27.

Иная картина в поселениях на посевах многолетних трав, которые периодически возникают заново. Их образуют суслики из соседних, более старых поселений. Обычно посевы люцерны распаивают либо заменяют другими культурами ранней весной, ещё до рождения молодняка, либо в начале лета, когда молодняк ещё слаб и в массе гибнет от бескормицы. Из распаханых поселений в это время выселяются в основном взрослые особи. Поэтому среди сусликов-основателей дочерних поселений доля взрослых достаточно велика. В последующие два — три года после заселения поля плодovitость их потомков наиболее высока, а гибель от хищников и человека минимальна, так как слабо заселённые территории не привлекают хищни-

Таблица 27

Возрастной состав поселений крапчатых сусликов на целинных участках в весенний период, %

Наименования поселений	Год	Пол	Всего, экз.	Возрастные классы (в годах)				
				1	2	3	4	5
Казацкое	1974	самцы	20	55,0	35,0	5,0	5,0	-
		самки	45	60,0	34,0	8,9	6,7	-
Мирное	1974	самцы	56	37,5	32,1	8,9	21,6	-
		самки	45	40,0	33,3	15,6	11,1	-
Прилиманское	1976	самцы	36	18,8	12,5	31,3	12,5	12,5
		самки	62	32,5	27,5	20,0	5,0	15,0
Краснознаменка	1981	самцы	16	25,0	43,0	18,8	6,3	6,3
		самки	37	36,4	24,2	24,2	9,0	6,0
Карпово	1985	самцы	19	63,1	31,6	-	5,3	-
		самки	31	38,7	25,9	19,4	16,1	-

ков, делая их охоту малодобычливой, а истребительные мероприятия экономически себя не оправдывают и не проводятся. В результате увеличивается сохранность молодняка, в то время как особи-основатели вскоре вымирают от старости. Среди обитателей возникшего поселения резко возрастает доля молодых годовалых зверьков (табл. 28). Весной после пробуждения в таких поселениях на одну взрослую самку зачастую приходится даже больше молодых особей, чем их могло родиться в предшествующем сезоне размножения именно из-за того, что часть матерей старших возрастных групп после расселения выводков погибла. Так, весной 1973 г. в молодом поселении Новая Долина на одну взрослую самку приходилось 12,6, а в поселении Мизикевича в 1976 г. — 8,1 годовалых зверьков.

Со временем происходит естественное старение населения, уменьшается плодовитость самок. Доля годовалых особей снижается, а двух—трёхлетних, наоборот, возрастает (рис. 27). Если бы не периодически повторяющиеся смены многолетних трав в процессе севооборота, ликвидирующие формирующиеся поселения, то, вероятно, их возрастная структура через несколько лет напоминала бы своей сложностью структуру постоянных поселений сусликов на целинных участках. Подтверждением сказанному является динамика возрастного состава поселения Сычавка-2 на люцерне. Поле люцерны было отве-

Таблица 28

Возрастной состав поселений крапчатых сусликов в молодых поселениях на полях люцерны в весенний период, %

Наименования поселений	Год	Пол	Всего, экз.	Возрастные классы (в годах)				
				1	2	3	4	5
Сычавка-1	1981	самцы	28	71,4	21,4	7,2	-	-
		самки	28	78,6	21,4	-	-	-
Григорьевка	1985	самцы	32	78,1	9,4	9,4	3,1	-
		самки	14	71,4	28,6	-	-	-
Мизикевича-3	1989	самцы	69	76,8	17,4	5,8	-	-
		самки	54	77,8	16,7	3,7	11,9	-
Мизикевича-5	1993	самцы	23	60,8	39,2	-	-	-
		самки	28	71,4	25,0	3,6	-	-

дено под строительство и исключено из севооборота, хотя прежний растительный покров сохранялся. Возраст поселения сусликов превысил обычные 3-4 года, определяемые сроками культивирования многолетних трав. Доля годовалых особей снизилась до величин, соответствующих аналогичным показателям старых поселений на целинных участках, среди отловленных были суслики всех возрастных групп, включая четырёхлетних зверьков (рис. 27).

Существенные различия в возрастном составе могут наблюдаться в пределах одного поля люцерны, недавно заселённом сусликами, но в разных его участках. Связано это с особенностями летнего расселения молодняка в поселениях с увеличивающейся численностью. Часть сеголетков выселяется далеко за пределы выводковых участков, в места слабо заселённые сусликами, образуя там скопления молодых особей (см. главу 4).

Возрастной состав популяций сусликов закономерно изменяется в течение сезона активной жизни. После выхода молодняка из выводковых нор на втором месяце жизни его количество, приходящееся на одну взрослую самку, постепенно уменьшается до середины — конца июня. Связано это с повышенной гибелью сеголетков в первые дни самостоятельной жизни. Взрослые самки в это время сохраняют высокую дневную активность и успешно добываются. Соотношение между сеголетками и взрослыми самками в это время отражает реально существующее соотношение между матерями и потомством. Со

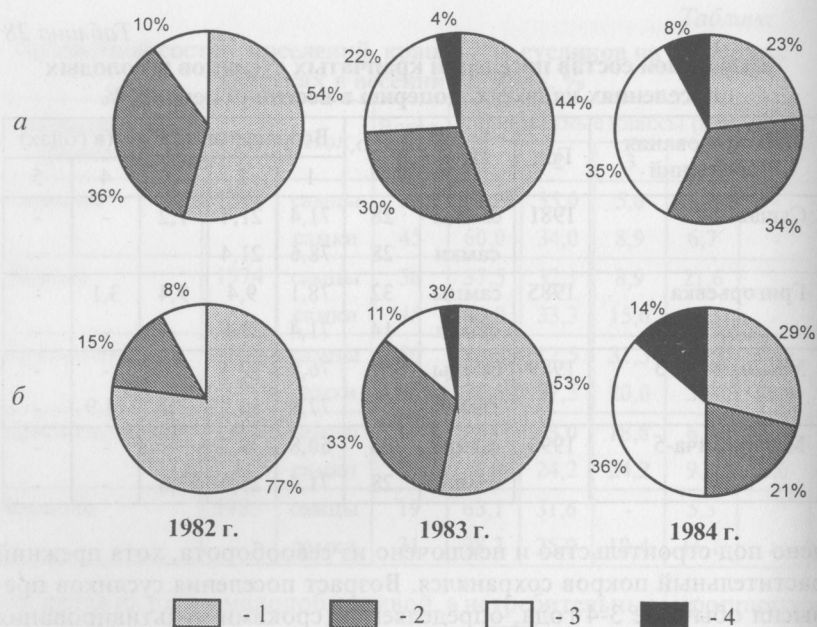


Рис. 27. Изменения возрастного состава поселения крапчатых сусликов на люцерновом поле на четвёртый-шестой годы после заселения его сусликами. Сычавка-2:

а — самцы; б — самки. Возрастные группы: 1 — годовалые; 2 — двухлетние; 3 — трёхлетние; 4 — четырёхлетние

второй половины лета активность взрослых сусликов, завершивших подготовку к спячке, снижается, а у сеголетков продолжает оставаться высокой. Поэтому доля взрослых в отловах снижается, а молодых, наоборот, непрерывно возрастает (табл. 29).

Таблица 29

Изменение количества взрослых особей среди сусликов, добываемых в летний период. 1972 - 1997 гг.

Показатели	Время отловов		
	июнь	июль	август
Доля взрослых, % (M ± m)	31,2 ± 3,0	24,5 ± 3,3	8,1 ± 5,9
Количество проб	18	12	8

Наступает время, когда в поселении на одну взрослую самку отлавливается молодых сусликов больше, чем средний размер выводка. На это явление обратил внимание В. А. Попов (1960); 21-25 июля 1955 г. в ТАССР на каждую взрослую самку крапчатого суслика отлавливалось 8,2 молодых особей, в то время как средняя величина выводка не превышала 8,0. Преобладание молодняка в данном случае скорее всего вызвано снижением активности взрослых сусликов и отражает не истинное соотношение возрастных групп в популяции, а лишь возрастной состав активной на данный момент её части. В конце августа — сентябре доля взрослых особей несколько увеличивается за счёт возвращения к активному образу жизни тех зверьков, которые пребывали в состоянии летней спячки, и уменьшения количества сеголетков, начинающих залегать в зимнюю спячку.

Популяции крапчатого суслика в Северо-Западном Причерноморье характеризуются высокой интенсивностью размножения. Как правило, в нём ежегодно участвует большинство самок. Величина выводка не зависит от возраста самок, но определяется условиями их развития. Наибольшей плодовитостью отличаются самки из первых поколений, появившихся в молодых поселениях, рождённые в условиях низкой численности и несформированной пространственно-экологической структуры. Высокий уровень плодовитости особей этих поколений сохраняется в течение всей их жизни.

Соотношение полов среди зародышей близко 1 : 1, а среди сеголетков чаще незначительно преобладают самцы. Среди перезимовавших взрослых особей обычно больше самцов, а в последующие периоды весны и лета до начала залегания в спячку в пробах преобладают самки.

Наиболее сложная возрастная структура выявлена в длительно существующих поселениях, расположенных в естественных местообитаниях, самая простая — в молодых формирующихся поселениях на посевах многолетних трав. Для поселений крапчатого суслика в Северо-Западном Причерноморье характерна динамичность половой и возрастной структур, вызываемая как природными, так и антропогенными факторами.

СОКРАЩЕНИЕ ЧИСЛЕННОСТИ ПОСЕЛЕНИЙ И ЕГО ПРИЧИНЫ

В динамике численности поселений — основных успешно размножающихся пространственных группировок сусликов, кроме варьирования темпов воспроизводства важную роль играет элиминация населения. Для конкретного поселения она определяется уровнем пренатальной и постнатальной гибели сусликов, а также миграцией особей за его пределы. Если размеры эмбриональной смертности выявляются непосредственно при осмотре эмбрионов у беременных самок, то реальные потери взрослого населения определяются только косвенно. При сравнении плотностей обитания на контрольных участках в разное время уменьшение количества особей нельзя объяснять только их гибелью. Суслики могут находиться в состоянии вторичной весенней или летней спячки под землёй в своих гнёздах, но не фиксироваться применяемыми методами учёта. Отсутствие некоторых зверьков может объясняться их переселением, в том числе и за пределы данного поселения. Впоследствии многие из таких недоучтённых сусликов погибают, не выходя из спячки или от неблагоприятных воздействий во время кочёвок в малоприспособленной для жизни среде обитания. Термин «смертность» в отношении этой группы животных поэтому не всегда точен. При изучении динамики поселений более корректным считаем использование понятия «убыль» или «исчезновение» населения, охватывающего как гибель, так и выселение сусликов. В нашем исследовании размеры убыли можно считать эквивалентными или близкими естественной смертности, так как значимых выселений сусликов за пределы полей люцерны до их распахки не происходит (смежные территории в период культивирования многолетних трав практически не заселяются сусликами), а вторичное залегание весной не носит массового характера. Поэтому в изученных пространственных группировках сокращение численности происходило, в основном, из-за гибели от естественных причин.

Эмбриональная смертность

Ограничение размеров ежегодного прироста сусликов происходит уже на стадии эмбрионального развития. Уменьшение будущего поголовья в этот период определяется резорбцией как части, так и всех эмбрионов у отдельных самок. Рассасывающиеся эмбрионы отстают в скорости роста, резко отличаются размерами от нормально развивающихся, не такие упругие и блестящие.

Уменьшение приплода в эмбриональный период происходит и в форме гибели и рассасывания уже сформировавшихся зародышей в эмбрионах. При этом эмбрионы плотны на ощупь, крупные и внешне мало отличаются от нормальных. Однако сеть кровеносных сосудов, питающих зародыш, еле заметна. При вскрытии таких эмбрионов обнаруживали непропорционально мелкие зародыши, ткани которых пребывали в разной степени распада. Нами добывались недавно родившие самки с ещё утолщёнными матками и характерными мешками, остающимися после родов в местах расположения эмбрионов. Однако плацентарные пятна отсутствовали, а соски не были увеличены. Вероятно, имела место подобная гибель всех зародышей ещё до родов. Этот вид эмбриональной смертности обнаружен нами в поселении на поле люцерны в 1986 г. Из добытых здесь 15 самок 6 имели погибшие зародыши в эмбрионах либо были родившими, но без чётких плацентарных пятен на матке и с неразвитыми сосками. В данном поселении доля годовалых особей была невысокой, что даёт основание предполагать наличие в предшествующем году того же вида смертности. В 1987 г. подобное явление не отмечено, эмбрионы у всех добытых самок оказались нормальными. Возможно, указанный вид смертности вызван каким-то заболеванием. Схожие нарушения беременности при некоторых болезнях известны у пушных зверей (Рютова, 1970).

Размеры эмбриональной смертности у разных видов сусликов колеблются в широких пределах. Из общего числа эмбрионов у малого суслика может рассасываться 10, у рыжеватого — 8,7 (Артемьев, 1964), у жёлтого — 16,5 (Исмаилов, 1952), у краснощёкого 0,7 % (Кавешникова, 1974) всех эмбрионов. У длиннохвостого суслика резорбирующиеся эмбрионы встречаются у 13,3 % всех самок, у краснощёкого в разные годы у 21,15–31,2 % самок (Кыдырбаев, 1971). В. А. Тавровский с соавторами (1971) отмечают гибель эмбрионов у 22,4 % самок длиннохвостого суслика. Причинами, определяющими

высокие эмбриональные потери, считают холодные вёсны, растягивающие выход сусликов из зимних нор и последующее длительное голодание (Лавровский, Шатас, 1948; Беляев, 1953). М. П. Демяшев (1977) отмечает повышение эмбриональной смертности (до 24 % всех самок) в годы “высокого” размножения. У малого суслика рассасываются как часть, так и все эмбрионы на всех стадиях развития у самок всех возрастов (Лавровский, Шатас, 1948).

Эмбриональные потери у крапчатого суслика в Причерноморье иногда достигают внушительных показателей (табл. 30). Влияние на эмбриональную смертность этого вида, несомненно, оказывает и погода. Массовая резорбция эмбрионов наблюдалась нами весной 1974 г. Первые самки проснулись рано, уже в третьей декаде февраля. В начале марта резко похолодало и установился сплошной снеговой покров глубиной до 10 см, пролежавший пять дней. У половины рано проснувшихся самок встречались рассасывающиеся эмбрионы, причём на одну особь приходилось до 7 погибших зародышей. Эмбриональные потери этой группы самок составили 34,2 %, а у остальных, проснувшихся с установлением хорошей погоды, — всего 5,9 %.

Таблица 30

Плотность населения, упитанность самок и размеры эмбриональной смертности в некоторых поселениях крапчатого суслика.

n — количество взвешенных самок

Наименования поселений и год наблюдений	Плотность населения, экз./га	Коэффициент упитанности, г/см	Количество осмотренных эмбрионов	
			всего	резорбирующихся, %
Сычавка-2 1983	165	$7,0 \pm 0,20$ (n=18)	123	43,2
Карпово 1985	100	$8,5 \pm 0,33$ (n=11)	67	36,0
Григорьевка 1987	300	$7,2 \pm 0,17$ (n=17)	334	14,4
Мизикевича-4 1988	60	$7,7 \pm 0,12$ (n=48)	168	35,7
Мизикевича-3 1989	150	$8,3 \pm 0,30$ (n=18)	104	14,4
Мизикевича-3 1990	220	$6,4 \pm 0,21$ (n=17)	158	53,8

Несмотря на то, что самцы иногда пробуждаются уже в конце января — начале февраля, массовое пробуждение самок из года в год более постоянно и приходится на конец февраля — первую половину марта. В этот период продолжительные возвраты холодов, ненастье редки, погода обычно благоприятствует жизнедеятельности зверьков. Поэтому эмбриональная смертность, как правило, невелика.

В других наблюдавшихся нами случаях высокой эмбриональной смертности влияние неблагоприятной погоды исключалось. Упитанность самок, у которых встречена резорбция одновременно всех эмбрионов, была низкой лишь в 1990 г. в поселении Мизикевича-3 $6,4 \pm 0,21$ г/см. В остальных поселениях критической её назвать нельзя. Она колебалась в пределах от $7,0 \pm 0,20$ г/см до $8,5 \pm 0,33$ г/см. Сравнение коэффициента упитанности самок, имеющих резорбирующиеся эмбрионы с самками, у которых развитие эмбрионов проходило нормально, показывает отсутствие существенных различий. Плотность населения в тех поселениях, где наблюдалась повышенная эмбриональная смертность, составляла от 60 до 300 экз./га в наиболее заселённых местах, что позволяет оценить её как среднюю и максимальную.

В пределах одного поселения показатели эмбриональной смертности могут одновременно различаться на разных участках и у разновозрастных самок. В 1976 г. в поселении Мизикевича на территории, заселённой с плотностью 300 экз./га, резорбировалось 6,8 % эмбрионов, а там, где плотность была вдвое меньше — всего 3,6 %. В том же году у с. Новая Долина при численности сусликов до 50 экз./га, на разных участках поля резорбция у годовалых самок составила: 0,92 %, 1,6 %, 5,3 % и 16,0 %, у самок двух — трёхлетнего возраста в наиболее старой части поселения — 32,4 %.

В 1983 г. в плотно заселённом поселении на люцерновом поле Сычавка-2 эмбриональная смертность достигала 43,2 %. В 1984 г. на участке этого поселения, оставшемся нетронутым вспашкой, где плотность сусликов после истребительных мероприятий 1983 г. составила всего 40 экз./га, у двух — трёхлетних самок эмбриональная смертность была вдвое меньше, чем в предыдущем году, но достаточно высокой для такой низкой плотности населения. Создается впечатление, что самки этого поселения, имевшие резорбирующиеся эмбрионы в 1983 г., сохранили предрасположенность к гибели эмбрионов и на следующий 1984 г. Их рождение и развитие проходило в 1981-1982 гг. в условиях повышенной плотности населения и высо-

кий процент гибели эмбрионов, возможно, был предопределён этим обстоятельством. Аналогичная ситуация сложилась в упомянутом выше поселении Новая Долина. В 1975 г. у годовалых самок рассасывалось 11,8 % эмбрионов при плотности 150 экз./га. Истребительные работы в апреле 1975 г. сократили население в три раза. У годовалых самок в следующем 1976 г. рассасывалось 1,6 % эмбрионов, а у особей двух — трёх лет, родившихся в предыдущие годы в условиях высокой плотности, рассасывалось 32,4 % эмбрионов. Не исключено, что в изученных нами поселениях (Сычавка-2, Мизикевича-3, Мизикевича-4) причиной значительных эмбриональных потерь явилось аномальное поведение сусликов из-за того, что в 1983, 1988 и 1990 гг. посеы люцерны, где обитали суслики, были вспаханы осенью после залегания сусликов в спячку и оставлены под чёрный пар. Недостаток пищи весной не успел существенно сказаться на упитанности животных, так как первые 10-15 дней после пробуждения самки могут существовать за счёт остающихся после спячки жировых запасов. Но изменение привычного стереотипа поведения, вынужденные последующие дальние перемещения за кормом (до 100 м и более) и складывающиеся в местах кормёжки антагонистические взаимоотношения между особями, могли создать стрессовые ситуации и неблагоприятно отразиться на протекании беременности.

Подтверждением этому являются наши наблюдения за самками одного поселения, оказавшимися в неодинаковых условиях. В 1988 г. поле люцерны также было вспахано с осени, но одну его половину оставили под чёрный пар, а вторую засеяли озимыми зерновыми. Отлов сусликов вели весной следующего года на двух участках, расположенных по обе стороны границы между пахотой и озимыми, в ста метрах от неё. Эмбриональные потери самок, обитавших на пахоте, составили 14,4 %, на озими — 1,2 %, а коэффициенты их упитанности — соответственно $8,3 \pm 0,30$ г/см ($n=18$) и $9,1 \pm 0,25$ г/см ($n=16$), т.е. были сходными и не выходили за рамки обычных значений этого показателя в ранне-весенний период. Единственной причиной, способной повлиять на ход беременности, в данном случае выступает смена условий обитания, вызвавшая изменение привычного стереотипа поведения сусликов. Зверьки с пахоты вынуждены были ежедневно совершать дальние свыше 100 м перемещения для кормёжки и часто контактировать на чужой территории с незнакомыми особями.

В поселениях Карпово и Григорьевка, где тоже наблюдалась значительная резорбция эмбрионов (табл. 30), изменений среды не про-

исходило. Первое поселение располагалось на выгоне, второе на люцерновом поле. Но сопоставление показателей эмбриональной гибели с возрастом поселений подтвердило, что они пребывали в поздних стадиях своего развития. Поселение Григорьевка существовало уже 5 лет, с 1983 г. Поселение Карпово было известно нам 6 лет. В 1980 г. в последнем у самок рассасывалось 8,1 % эмбрионов, в 1981 г. — 7,5 %, т.е. значительно меньше, чем в 1985 г., когда уровень эмбриональной смертности достиг 36 % и совпал с массовой яловостью самок, как и в Григорьевке.

В поселении Новая Долина резорбция эмбрионов у годовалых самок в неизменных условиях обитания на люцерновом поле увеличивалась от поколения к поколению с возрастом поселения следующим образом: в 1973 г. — 0,7 %, в 1974 г. — 10,5 %, в 1975 г. — 11,8 %. В центре поселения Дальник на люцерновом поле она составляла в 1986 г. — 2,3 %, а на следующий год — уже 14,4 %.

Следовательно, причины эмбриональной смертности, вероятно, разные, но в отдельных случаях они суммируются. Несомненно, что значительное увеличение её вызывают стрессовые ситуации, связанные с распашкой мест обитания, либо с неблагоприятной погодой. Сходное состояние может вызвать и слишком переуплотнённое обитание, возникающее на поздних стадиях развития поселений и сказывающееся на наиболее чувствительных к нему особях. Вероятно, немалую роль играют и наследственные факторы, проявляющиеся у некоторых самок, родившихся в условиях высокой плотности населения и вызывающие повышенную гибель эмбрионов в течение всей последующей жизни этих особей.

В результате резорбции эмбрионов величина приплода сокращается, иногда наполовину. Гибель может быть и больше, так как часть эмбрионов рассасывается на начальных стадиях развития и не всегда учитывается при осмотре самок, добытых во второй половине беременности. В результате рассасывания всех эмбрионов некоторые особи остаются без потомства, поэтому сроки и темпы жиронакопления у них сходны с таковыми у яловых самок.

Гибель в первое лето жизни

Норовый период жизни молодых сусликов, когда они питаются молоком матери и не выходят на поверхность, продолжается около месяца. В это время угрозу для них представляют враги, способные

проникнуть в выводковую нору. К ним относятся желтобрюхий (*Coluber jugularis* L.) и четырёхполосый (*Elaphe quatuorlineata* Lacerp.) полозы и ласка (*Mustela nivalis* L.). Ввиду малочисленности этих видов, ущерб от них незначителен. Гораздо большую опасность представляет распашка местообитаний, вызывающая голодание самок и, как следствие, гибель выводка от нехватки материнского молока.

Высокую смертность молодняка малого суслика до выхода из нор из-за сильной засухи в 1972 г. отмечают А. Д. Абатуров и Г. В. Кузнецов (1976). В норовый период погибает часть молодых краснощёких сусликов (Кавешникова, 1974). М. И. Исмагилов (1952) считает главной причиной отхода молодняка жёлтого суслика в норах поедание его самками, не способными прокормить потомство и змеями.

Гибель выводков неоднократно наблюдалась нами и в лабораторных условиях. Отловленные на поздних стадиях беременности самки помещались в индивидуальные клетки с гнёздами из травы. Как правило, роды наступали через несколько дней и самки успешно принимались выкармливать сусят. Потомство начинало исчезать спустя уже несколько дней после родов, и гнёзда оказывались пустыми. Вероятно, самки поедали погибших или живых детёнышей, хотя молоко у них в это время ещё выделялось, а сами они не выглядели истощёнными. Причины подобного поведения самок и причины гибели детёнышей не выяснены. Месячного возраста в неволе достигали только некоторые выводки.

Ещё выше гибель молодых сусликов во время расселения. Уже через месяц после появления на поверхности земли их количество значительно сокращается. Молодняк добывают даже сороки (*Pica pica* L.) и грачи (*Corvus frugilegus* L.), которые не всегда справляются со взрослыми зверьками. На целинных участках ими питаются жёлтобрюхий и четырёхполосый полозы, дают пастушеские собаки, для которых охота на взрослых сусликов обычно заканчивается неудачей. В поселениях, расположенных на склонах водоёмов, в период расселения молодняка им кормятся серые (*Ardea cinerea* L.) и рыжие (*A. purpurea* L.) цапли, серебристые чайки (*Larus argentatus* Pontopp.). Последние обычно охотятся на распаханых участках, где передвижение и ориентирование сусликов затруднено. Застигнутого врасплох зверька чайки оглушают ударом клюва, а затем проглатывают целиком.

Летом увеличивается численность врагов сусликов за счёт появления молодняка хищных зверей и птиц. Добыча взрослых сусликов неопытными молодыми хищниками затруднена, к тому же в этот пе-

риод они уже менее активны, поэтому основной пресс хищников приходится на неосторожных сусят, активность и численность которых в это время наиболее высокие. В результате в первые 1-1,5 месяца самостоятельной жизни исчезает более половины сеголетков. На одну взрослую самку их приходится в два раза меньше, чем плацентарных пятен или эмбрионов весной (табл. 31).

Таблица 31

Изменение соотношения между сеголетками и взрослыми самками и размеры убыли молодняка в первый месяц после его расселения из материнских нор в 1973 г. Плодовитость самок определена по плацентарным пятнам

Наименования поселений	Сроки отлова	Количество сеголетков		Плодовитость самок	Убыль сеголетков, %
		всего, экз.	приходящихся на самку, экз.		
Дальник	26.05-30.05	78	4,1	5,4	26
Новая Долина	01.06-03.06	80	3,5	7,8	55
Христиновка	08.06-11.06	70	2,5	5,0	50
Марьяновка	19.06-21.06	69	1,9	5,6	66

Отход молодняка продолжается до залегания в спячку, но определить размеры его гибели во второй половине лета затруднительно из-за растянутого периода залегания сусликов в зимнюю спячку. С конца июня последовательно залегают в спячку (сначала летнюю, а потом в зимнюю) взрослые самцы, самки, а затем и сеголетки. Поэтому изменения численности сусликов во второй половине лета объяснять только их гибелью ошибочно. В Польше, где летняя спячка крапчатых сусликов не наблюдается, осенью на одну взрослую самку остаётся в разные годы в среднем от 0,52 до 2,35 сеголетков (Surdasky, 1968). В период расселения быстро увеличивается гибель молодняка и у малого суслика. Спустя 15 дней после первого появления из материнских нор погибает 42 % молодых сусликов, а через 45-50 дней остается треть выводка (Варшавский, Крылова, 1939). За период расселения смертность сеголетков малого суслика составила 55,5 % (Солдатова, 1955). К осени гибнет 80-85 % молодняка малых и

75 % длиннохвостых сусликов (Калабухов, Раевский, 1936; Леонтьев, 1957). Смертность сеголетков малого суслика возрастает с увеличением плотности населения от 42 % при малой плотности до 96-100 % при высокой (Магомедов, 1982).

Гибель в период осенне-зимнего сна

Во время спячки гибель сусликов продолжается. Основная причина отхода животных в норах — истощение организма вследствие промерзания почвы до уровня гнезда и повышения энергетических затрат у проснувшихся от холода зверьков. Особенно много гибнет годовалых особей малого суслика, не успевающих накопить достаточные жировые запасы (Мейер, 1956, Артемьев, 1964). А. А. Лисицын и А. М. Карпушев (1957) установили, что во время спячки погибает 65,2 % малых сусликов. М.-Р. Д. Магомедов (1982а) оценивает потери этого вида за время спячки в 50-60 %, объясняя их недостаточными зимовочными запасами у отдельных зверьков. Е. С. Некрасов (1979) сообщает, что в зимы с глубоким промерзанием почвы (до 1,8 м) погибает до 83-90 % больших сусликов, ушедших в спячку. У истощённых особей гибель от голода, вызываемого возвратами холодов и снегопадами, возможна и весной уже после пробуждения (Емельянов и др., 1978). В Польше максимальная гибель крапчатых сусликов за осенне-зимний период составила 63 % от осенней численности (Surdasky, 1968).

В Северо-Западном Причерноморье условия обитания позволяют сусликам накопить необходимые для зимней спячки запасы, а промерзание почвы колеблется по годам в районе Одессы от 0 до 68 см (Агроклиматический справочник, 1958) и его граница не доходит до глубины расположения зимовочных гнёзд. Поэтому гибель сусликов от холода и истощения во время зимовки маловероятна. Косвенно о её масштабах в осенне-зимний период можно судить по отходу животных, содержавшихся в лабораторных условиях при температуре, не опускавшейся ниже 5°C. Так, за 5 месяцев спячки погибло всего 15,0 % от числа всех погибших в течение года наблюдений (февраль 1989 г. - февраль 1990 г.). Минимальная упитанность, при которой зверьки гибнут от истощения в условиях лабораторного содержания — 4,5-5,0 г/см, что соответствует массе тела менее 100 г. Во время пробуждения в большинстве поселений коэффициент упитанности не опускается ниже 7,0 г/см у самцов и 6,0 г/см у самок, а минимальная масса особей — ниже 120 г.

Перед залеганием в спячку в конце августа коэффициент упитанности самцов на целинных участках колеблется в пределах 11,0-12,0 г/см, на посевах люцерны — 15,0-16,0 г/см, самок соответственно 10,0-11,0 г/см и 12,0-13,0 г/см, что вполне достаточно для благополучной зимовки. Отсутствие сусликов с низкой упитанностью перед залеганием в спячку и зверьков с критически низкой массой тела весной после пробуждения, позволяет нам сделать вывод, что гибель крапчатых сусликов от истощения во время зимней спячки в природных условиях на юго-западе ареала не происходит.

Сокращение численности в весенний период

В Северо-Западном Причерноморье весной после пробуждения суслики имеют достаточные остатки зимовочных запасов, позволяющие им пережить кратковременные неблагоприятные условия (снегопады, задержка вегетации растительности из-за холодной погоды), которые иногда случаются в феврале — марте. Однако, в большинстве изученных поселений недостатка в пище в период пробуждения мы не отмечали. Тем не менее, в это время характерно появление нор-веснянок, хозяева которых не оттапливаются в течение многих дней. Будучи прикопанными, такие норы более не открываются. Число нежилых нор-веснянок неуклонно увеличивается по мере пробуждения сусликов, а также весь последующий период (табл. 32).

Массовое появление нежилых нор после пробуждения известно также у малого и жёлтого сусликов. У первого вида после выхода из спячки пустовало 66,7 % зимовочных нор, а у второго — 77 % (Варшавский, 1957). С. И. Огнёв (1947) сообщает, что около половины зимовочных нор малого суслика бросается их хозяевами. О. А. Иванов (1958) отмечает, что коэффициент заселения нор-веснянок малыми сусликами уменьшается в 3-4 раза уже через месяц после пробуждения. С. Н. Варшавский (1957) объясняет большой процент брошенных веснянок перераспределением индивидуальных участков и вытеснением излишней части популяции из перенаселённого местообитания в период пробуждения. Молодые особи, пробуждающиеся последними, оказываются в пределах уже занятых индивидуальных участков старых, более крупных зверьков, проснувшихся ранее, и изгоняются ими за пределы поселений.

Растянность периода весеннего пробуждения самцов крапчатого суслика до двух месяцев позволяет предположить сходный механизм

Таблица 32

Изменение количества нежилых нор-веснянок на учётных площадках со временем

Наименования поселений	Сроки пробуждения сусликов	Дата облова нор	Количество нор-веснянок		
			всего	из них нежилых	
				п	%
<i>Облов во время пробуждения</i>					
Мизикевича-3	1.02-19.03 1989 г.	17.02	18	3	16,6
- " -	- "-	25.02	26	5	19,2
- " -	- "-	13.03	32	9	28,1
Сычавка	6.02-20.03 1983 г.	7.03	27	6	22,2
<i>Облов после окончания пробуждения</i>					
Новая Долина	13.02-18.03 1977 г.	18.03	32	9	28,1
Сычавка-1	6.02-20.03 1983 г.	27.03	109	48	44,0
Большая Долина	26.03-7.04 1985 г.	12.04	44	22	50,0
Мизикевича-2	26.03-7.04 1985 г.	14.04	35	18	54,4
Мизикевича-1	8.03-31.03 1978 г.	7.04	33	16	48,1
Сухой Лиман	1.03-25.03 1984 г.	18.04	50	33	66,6

перераспределения населения у этого вида. В Северо-Западном Причерноморье сначала тоже просыпаются наиболее крупные животные и естественно предположить, что они успешно изгоняют со своей индивидуальной территории позднее пробуждающихся более мелких и слабых особей.

Анализ повторных отловов сусликов, помеченных нами на учётных площадках по мере пробуждения, показал, что в течение периода пробуждения и двухнедельного срока после его окончания, когда иерархические взаимоотношения особей окончательно устанавливаются и пространственная структура поселения стабилизируется, одинаково много исчезает как рано проснувшихся самцов, впервые появившихся на поверхности в первые пять дней с начала пробуждения, так и проснувшихся в последнюю пятидневку периода пробуждения. У самок, наоборот, меньше исчезало рано проснувшихся особей, чем пробуждающихся во вторую половину этого периода (табл. 33). Однако разница в размерах элиминации грызунов с раз-

Таблица 33

Масштабы исчезновения сусликов с учётных площадок в зависимости от сроков их выхода из зимовочных нор в 1986-1989 гг. (полные обловы проведены спустя 13-18 дней после окончания пробуждения)

Пол	Показатели	Дни, прошедшие с начала пробуждения				
		1-5	6-11	11-15	16-20	21-25
Самцы	проснулось и помечено, экз.	22	27	14	7	9
	из них повторно не встречено, экз.	15	16	7	4	6
	%	68,2	59,3	50,0	57,1	66,6
Самки	проснулось и помечено, экз.	7	19	48	19	15
	из них повторно не встречено, экз.	1	7	22	9	9
	%	14,3	36,8	45,8	47,4	60,0

ным сроком пробуждения, несущественна, что не подтверждает предположение С. Н. Варшавского (1957) об изменениях заселённости территорий вследствие вытеснения поздно пробуждающихся особей, тем более, что масштабы переселений крапчатого суслика в весенний период незначительны. Большинство меченых самцов и самок повторно встречены в радиусе 50 м от места пробуждения. Лишь небольшая часть зверьков переселилась на расстояние до 300 м (табл. 13).

Весной в одной норе обитает только один суслик, который охраняет её от других особей. Поэтому переселение зверьков из веснянок возможно только в незанятые норы. В некоторых исследованных поселениях все прошлогодние норы были уничтожены осенней вспашкой, а строительство новых убежищ обычно завершается лишь к концу периода пробуждения. Отсутствие свободных нор должно было бы препятствовать массовому переселению особей. Суслики могли занимать только те веснянки, хозяева которых исчезли. Несмотря на это, увеличение числа пустующих зимовочных нор происходило со скоростью не меньшей, чем в поселениях, где сохранились многочисленные незанятые прошлогодние норы и возможностей переселения в них у сусликов было значительно больше. Поэтому появление нежилых нор не объясняется только перераспределением индивиду-

Средние размеры убыли пробудившихся от спячки сусликов
в зависимости от времени, прошедшего после окончания
пробуждения. 1987-1990 гг.

Время, прошедшее после окончания пробуждения	Исчезло сусликов, %		Количество учётных площадок
	самцов	самок	
0-7 дней	54,4 ± 3,79	14,8 ± 4,74	9
21-24 дня	78,7 ± 3,90	49,9 ± 3,93	6

альных участков и сменой нор сусликами. Также маловероятен недоучёт миграции. В современном сельскохозяйственном ландшафте большинство территорий представлено пахотными землями, на которых все норы засыпаются при обработке почвы. Отсутствие убежищ делает их малопривлекательными для поселения мигрантов, а длительное нахождение зверьков вне укрытий многократно увеличивает риск их гибели весной от непогоды и хищников. У мелких млекопитающих смертность среди выселяющихся особей выше, чем среди оседлых (Gaines, McClenaghan, 1980).

Более раннее весеннее пробуждение самцов повышает вероятность их гибели от хищников. Из птиц в это время охотятся на сусликов пролётный канюк-зимняк (*Buteo lagopus Pontopp.*) и ворон (*Corvus corax L.*). Но численность обоих видов невелика и не может существенно сократить количество самцов в крупных поселениях сусликов. Из наземных хищников их врагами являются степной хорёк (*M. eversmanni Less.*) и лисица (*Vulpes vulpes L.*). Последняя редко охотится днём, когда зверьки активны; хорьки же немногочисленны (одна-две пары на крупное поселение). Избирательная элиминация самцов хищниками в период пробуждения несомненно имеет место, но их воздействие недостаточно для образования более чем 2-кратного преобладания самок в последующий период.

Мечением всех проснувшихся весной особей на учётных площадках и повторными обловами этих территорий в последующие три — четыре недели нами установлено преимущественное исчезновение из нор-веснянок именно самцов (табл. 34). К концу первой недели после окончания пробуждения их количество сокращается в 2,2 раза, а самок лишь в 1,2 раза. К началу массового рождения потомства (через три недели после окончания пробуждения) самцов сохраняется в 4,7 раза меньше, чем вышло из спячки, а самок становится в 2,0 раза меньше. Общая численность сусликов спустя три недели после пробуждения сокращается в среднем в 3 раза. Ко времени окончания пробуждения коэффициент выживания самцов (количество выживших от числа проснувшихся) — 0,46, самок — 0,85, а ко времени рождения молодняка самцов — 0,21 и самок — 0,5. Полученные данные можно использовать для расчёта численности перезимовавших самцов и самок на основе материалов учётных работ, проведенных после окончания пробуждения. Для этого количество самцов или самок, отловленных при полных обловах всех нор на учётных площадках в первую неделю после окончания пробуждения, следует умножить на по-

правочные коэффициенты: для самцов — 2,2; для самок — 1,2, а спустя три недели после окончания пробуждения соответственно для самцов на 4,7, для самок — на 2,0. При этом будет получена исходная численность перезимовавших особей обоих полов для данного года.

Причины весеннего снижения численности

Для выяснения причин избирательной элиминации одного пола, нами в 1988 г. были отловлены с одной площадки по мере выхода из спячки все зимовавшие там самцы, которых затем содержали раздельно в индивидуальных клетках до окончания периода пробуждения. Все они благополучно пережили это время, тогда как на другой смежной площадке, где суслики не изымались, исчезло 56,9 % самцов. Причина их исчезновения, вероятно, кроется во внутривидовых контактах, которых были лишены суслики, находившиеся в неволе.

Крапчатым сусликам в весенний период свойственно выраженное агрессивное поведение, связанное с территориальными отношениями и гоном. Среди отловленных в этот период самцов встречаются особи с многочисленными покусками на шкурках, которые иногда инфицируются, образуя гнойники размером до 10-15 мм. При содержании в неволе некоторые из них погибали спустя несколько дней, вероятно, от интоксикации.

Если на поверхности земли столкновения не заканчиваются гибелью одного из соперников, спасающегося бегством, то в замкнутом пространстве норы убийство более слабого противника может иметь место. С. И. Огнев (1947) приводит данные о загрызании во время гона самцами длиннохвостого суслика более слабых соперников. Убийство в весенний период особей своего вида отмечено у арк-

тического (Сердюк, 1986), жёлтого и среднего сусликов (Исмагилов, 1961). Повышенную смертность весной самцов суслика Белдинга объясняют результатом высокой частоты агрессивных взаимодействий в период спаривания (Sherman, Morton, 1984). Ожесточённые схватки между самцами американского суслика (*S. parryi Rich.*), вышедшими после спячки, также нередко заканчиваются гибелью одного из противников (Holmes, 1977).

При ссаживании в клетках отдельные самцы крапчатого суслика смертельно травмируют других особей, нанося им укусы в шею и затылок. Их агрессивность направлена не только против активных зверьков, но и таких, которые находятся в спячке. Всех самцов, отловленных весной в 1988-1990 гг., мы тестировали в течение 10 мин. на помещённого к ним в клетку спящего суслика. Треть особей принимались с ожесточением кусать его, и только наше вмешательство предотвращало смертельный исход. Можно предположить, что, исследуя территорию в окрестностях зимовочной норы, рано появившиеся самцы обнаруживают и посещают открывшиеся по соседству выходы из нор-веснянок. Недавно пробудившиеся суслики малоподвижны и слабы. Поэтому при столкновениях в норе они не могут оказать достойного сопротивления и гибнут от зубов наиболее агрессивных особей.

Подобную гибель сусликов в гнезде предопределяет склонность некоторых особей к повторному залеганию в спячку весной. Это явление в период пробуждения сусликов неоднократно наблюдали и у зверьков, содержащихся в неволе. В природе залегание весной в кратковременную вторичную спячку не сопровождается закупориванием гнездовых камер земляными пробками, что не препятствует активным особям проникать в нору и убивать заснувших особей. При совместном содержании в одной клетке нескольких спящих сусликов мы неоднократно наблюдали, что проснувшийся первым зверёк объедал часть головы и шеи у спящего соседа.

Причиной нападений на ослабленных и спящих особей, кроме конкурентных отношений, может являться и потребность в белковой пище. Крапчатые суслики нередко объедают попавших в кротовки зверьков, даже в том случае, если они ещё живы, но лишены возможности обороняться. Каннибализм в условиях весеннего голодания наблюдается также у среднего суслика. Из 60 особей, вскрытых в апреле, у 10 в желудках было мясо сусликов (Исмагилов, 1961). Поедание себе подобных при недостатке основных кормов весной отме-

чено у суслика Белдинга (Morton, Sherman, 1978) и аляскинского длиннохвостого суслика (Holmes, 1977). В. А. Тавровский с соавторами (1971) сообщают, что в подобных случаях длиннохвостые суслики едят не только трупы своих собратьев, но и нападают на ослабленных особей. Случаи каннибализма у сусликов отмечены и другими исследователями (Мартино, 1915; Володин, 1959; Сердюк, 1986; Бадмаев, 1996; Armitage et al., 1979).

Поскольку в природе проследить судьбу каждого конкретного животного не удаётся, для выявления причин невыхода зверьков из нор мы проанализировали косвенные данные, полученные при лабораторном содержании сусликов, отловленных в первые дни после выхода из спячки (табл. 35).

Таблица 35

Соотношение гибели и повторного залегания в спячку самцов крапчатого суслика в период пробуждения в неволе

Годы наблюдений	1988	1989	1990	Итого
Число дней наблюдений	40	45	45	130
Исследовано сусликов	19	25	20	64
Из них погибли, экз./%	-	5/20	3/15	8/12,5
Из них впали в повторную спячку, экз./%	2/10,5	1/4	3/15	6/9

В период пробуждения в неволе погибает в среднем 12,5 % самцов. Причина гибели во всех случаях — крайнее истощение. Несмотря на то, что в клетках было достаточно корма, зверьки быстро худели и погибали при весе 90-100 г спустя 7-25 дней после перехода к активной жизни. Как правило, уже при пробуждении их масса тела была небольшой.

Чтобы выяснить размеры гибели самцов в разные сезоны года в лабораторных условиях нами была прослежена судьба 25 молодых перезимовавших особей, отловленных из нор-веснянок в феврале — марте 1989 г. За 2 года пало 76,0 % особей. Из них в периоды пробуждения от зимней спячки погибли 36,8 %, а в последующий месяц 52,6 %. Одной из причин гибели в это время являлось постепенно развивающееся предельное истощение, несмотря на постоянное обилие корма в клетках и его регулярное потребление животными. Во время отлова сразу после пробуждения их упитанность была нормальной.

Патологических изменений во внутренних органах погибших в неволе особей не отмечено. Причиной гибели, вероятно, явилось расстройство физиологических функций организма, связанных с усвоением потребляемого корма. В 1990 г. в неволе отмечена также гибель 3 сусликов без видимых признаков истощения, масса которых начала увеличиваться.

У некоторых животных в неволе, так же как и в природе, наблюдалась вторичная спячка, прерываемая периодами активной жизни. Если в период пробуждения в 1989 г. во вторичную спячку впал лишь один самец, то в течение апреля 1989 г. из 20 самцов в подобную спячку длительностью от 2 до 17 дней впадало 7 особей (35 %). Впоследствии все они перешли к активному образу жизни и успешно залегли в сентябре в зимнюю спячку. В природе подобное впадение в спячку уже после окончания пробуждения и выхода из зимовочных нор всех сусликов может приводить к гибели спящих в норах особей от нападений активных самцов. Размножающимся самкам это явление, по-видимому, не свойственно, так как несовместимо с рождением и выкармливанием молодняка. А. А. Лисицын и А. М. Карпушев (1954) наблюдали как отдельные особи малого суслика, выйдя после зимней спячки на поверхность земли, в последующие дни на поверхности не появлялись. Когда спустя 24-56 дней их норы были раскопаны, в них обнаружили 3 спящих и 6 мёртвых сусликов. Данные этих полевых наблюдений за малым сусликом позволяют предположить последующую гибель под землёй в своих гнёздах и части заснувших вторично крапчатых сусликов.

Изученные в лабораторных условиях самцы были отловлены сразу после выхода на поверхность из зимовочных нор, что исключало воздействие на них факторов окружающей среды. Обитание в естественных условиях подвергает животных риску инфекционных и других заболеваний, приводящих к гибели. Отловленные спустя 10 дней и более после пробуждения суслики нередко впадают в оцепенение, напоминающее зимнюю спячку. Температура тела при этом опускается до температуры окружающей среды, а число дыхательных движений снижается до 2-3 в минуту. Происходит расслабление мускулатуры. Если во время зимней спячки зверёк сворачивается в клубок и сопротивляется попыткам силой распрямить его, то описываемые особи не имеют подобной реакции. Их тело принимает любое придаваемое ему положение. Не выходя из оцепенения, суслики погибают в течение 1-3 дней. Павшие особи достаточно упитанные, семенники

увеличены и продуцируют половые продукты. Внутренние органы не имеют внешних отклонений от нормы, за исключением жёлчного пузыря, который обычно переполнен жёлчью и увеличен в 2 раза (достигает размеров 10-15 мм). В естественных условиях наблюдать подобную гибель сусликов можно лишь случайно, так как слабеющие зверьки стремятся укрыться в норах, их смерть, наступающая под землёй, остается незамеченной.

В начале апреля 1988 г. нам удалось обнаружить умирающих сусликов на поверхности земли. Поле, где они обитали, вспахали, разрушив все входы в норы. Те суслики, которых вспашка застала во временных укрытиях и в норах самок, выйдя на поверхность, не смогли попасть в свои постоянные жилища. Некоторые из них впали в оцепенение вне нор. В течение дня было подобрано 6 вялых и оцепеневших самцов, погибших в последующие дни.

Обращает внимание сезонность и масштабность описанного вида смертности. Наибольшая гибель отмечается у самцов сразу после окончания периода пробуждения и гона, а у самок — в период рождения и выкармливания молодняка. Так, из 25 самцов, отловленных 27 марта 1992 г. у с. Прилиманское и содержавшихся в неволе, уже через шесть дней погибли 19 особей. Из отловленных в конце марта 1996 г. у с. Мизикевича 23 самцов в неволе погибли в первую неделю — 9, во вторую — 10 и в третью — 2 зверька. Из отловленных 16 самок на последних стадиях беременности в 1996 г. половина погибла в первые две недели после отлова, а к полуторамесячному сроку выжили только четверо.

Взрослые суслики, взятые из тех же поселений, позднее, после расселения молодняка из материнских нор и затем содержавшиеся в неволе, не погибали с указанными симптомами. Природа этого вида смертности неясна, но, несомненно, он играет значительную роль в элиминации сусликов в весенний период. Схожее явление наблюдалось Е. С. Некрасовым (1979) у некоторых особей большого суслика. У зверьков случались необратимые параличи, приводящие в итоге к смерти.

Сокращение численности взрослых самок в весенне-летний период

Если у самок гибель продолжается и в период выкармливания молодняка, что установлено нашими наблюдениями за отловленными особями, то у самцов массовая гибель, вероятно, заканчивается раньше, так как весной следующего года среди взрослых животных этих же поколений, выходящих после зимней спячки, они снова преобладают (табл. 36).

Таблица 36

Соотношение полов среди перезимовавших сусликов старше года, отловленных по мере их весеннего пробуждения, при полных обловах учётных площадок

Наименования поселений	Год	Количество отловленных сусликов, экз.		Соотношение самцы/самки
		самцы	самки	
Новая Долина	1974	15	5	3,0
—	1975	30	11	2,7
Мизикевича	1976	20	10	2,0
Сычавка-1	1983	26	14	1,9
Мизикевича-2	1985	7	3	2,3
Большая Долина	1985	9	3	3,0
Мизикевича-3	1988	13	8	1,6
Мизикевича-4	1989	6	4	1,5
Всего		126	58	2,2

Избирательная гибель особей одного пола во время зимней спячки маловероятна, поэтому численное преобладание самцов над самками должно образовываться до залегания сусликов в зимнюю спячку за счёт большей гибели самок. Повышенному отходу самок в это время способствует более длительный период их активной жизни, чем у самцов, которые с конца мая снижают наземную активность, а затем залегают в летнюю спячку. Самки в этот период ещё активны и продолжают испытывать пресс хищников и других неблагоприятных факторов. Изменение соотношения полов в пользу самцов должно происходить в мае — июле, однако установить соотношение взрос-

лых самцов и самок в летние месяцы традиционным способом, т.е. добычей сусликов, не удаётся из-за одновременного снижения активности и залегания в спячку особей разного пола.

Весной среди пробуждающихся сусликов старше года самки отлавливались в среднем в 2,2 раза реже, чем самцы (табл. 36). В конце апреля предыдущего года в период массового рождения молодняка среди этих поколений сусликов самцов в среднем было примерно в два раза меньше, чем самок. Если предположить, что в этот период численность самцов была минимальной и осталась неизменной вплоть до весеннего пробуждения в следующем году, то используя вышеприведенные показатели соотношения полов, можно вычислить размеры средней убыли самок за год.

Установлено, что весной самцов пробуждается в 1,3 раза больше, чем самок (см. главу 5). Значит, если обозначить численность проснувшихся самок буквой N, то численность проснувшихся самцов составит 1,3 N. Через три недели после окончания пробуждения от спячки, во время массового рождения молодняка численность самцов достигает минимальной величины. К этому времени выживает всего 0,21 всех перезимовавших самцов и их численность будет выражаться так: $0,21 \times 1,3 N = 0,273 N$. К весне следующего года самок оказывается в 2,2 раза меньше, чем самцов, численность которых не изменялась со времени массового рождения молодняка. Значит, число самок, доживших до весны следующего года, определится так: $0,273 N : 2,2 = 0,124 N$. Чтобы узнать во сколько раз уменьшилась численность самок за год, нужно их исходную численность N разделить на численность перезимовавших особей этих же поколений, что будет равно $N : 0,124 N$, или 8,06. Значит в течение года численность взрослых самок уменьшается в 8,06 раза. Если принять количество перезимовавших самок за 100 %, то весной следующего года из них проснётся только 12,4 %, а 87,6 % погибнет в течение сезона активности. Следовательно выживаемость в течение сезона активности составит 0,12 всех перезимовавших самок.

Повышенную гибель самцов в весенний период и более высокий отход самок летом отмечает А. И. Леонтьев (1957) и у длиннохвостого суслика.

Ограничение ежегодного прироста в поселениях крапчатого суслика происходит уже на стадии эмбрионального развития. Наиболее

высока гибель зародышей при наступлении неблагоприятных условий обитания в период беременности. При этом у отдельных особей происходит рассасывание всех эмбрионов. В обычных условиях эмбриональная смертность незначительна, особенно в молодых поселениях, но увеличивается с их возрастом. Предрасположенность самок к повышенной гибели зародышей сохраняется в течение всей их жизни и, вероятно, предопределена генетически.

В первый месяц самостоятельной жизни молодняка погибает половина приплода. Смертность в период спячки невелика из-за хорошей упитанности сусликов и неглубокого промерзания почвы зимой. Наиболее высока убыль поголовья весной в первые 2 месяца после пробуждения от спячки. Вначале исчезают преимущественно самцы, а позже происходит массовая элиминация самок. Общая численность сусликов к началу рождения молодняка сокращается в 3 раза. В течение сезона активной жизни погибает 87,6% взрослых самок и 78,7% взрослых самцов.

Глава 7

ИЗМЕНЧИВОСТЬ МОРФОЛОГИЧЕСКИХ ПРИЗНАКОВ

Обитающие в различных местообитаниях суслики иногда заметно отличаются размерами. Различия могут обуславливаться не только обилием и качеством пищи в разных биотопах, но и экологической структурой поселений, отражать генетические и другие процессы, протекающие в популяциях. Для сравнения проб из разных поселений следует использовать однородный материал, стандартизировать способы его получения, так как скорость роста, половые различия, время и продолжительность сбора не будучи учтёнными, могут исказить значения морфологических характеристик проб.

Возрастные и половые изменения

Молодые суслики начинают выходить из выводковых нор и встречаться среди отловленных особей в возрасте одного месяца. Длина тела к этому времени составляет 10-12 см. В последующие 1-1,5 месяца их размеры быстро увеличиваются и в середине лета по длине тела они практически не отличаются от взрослых (рис. 28).

Формирование черепа у молодых сусликов заканчивается в основном до залегания в зимнюю спячку. После пробуждения весной их черепа своими размерами практически не отличаются от черепов более старых зверьков, хотя некоторый рост отдельных костей, вероятно, продолжается и в последующий период, так как черепа сусликов одного поколения, добытых в разные годы в возрасте одного и двух лет, различаются отдельными промерами на 0,1-0,3 мм (табл. 37). Черепа годовалых особей, съевших приманку с тетрациклином, светятся в УФ-свете у оснований скуловых дуг, в центре крыши черепа, на поверхности носовых костей, что свидетельствует о продолжающемся росте этих участков черепа. В Польше череп крапчатого суслика после 12 месяцев изменяется крайне мало (Surdasky, 1958).

Возрастные изменения у крапчатого суслика соответствуют такому у малого суслика, у которого рост молодняка тоже завершается в первое лето жизни. Перезимовавшие молодые малые суслики размерами существенно не отличаются от зверьков старшего возраста

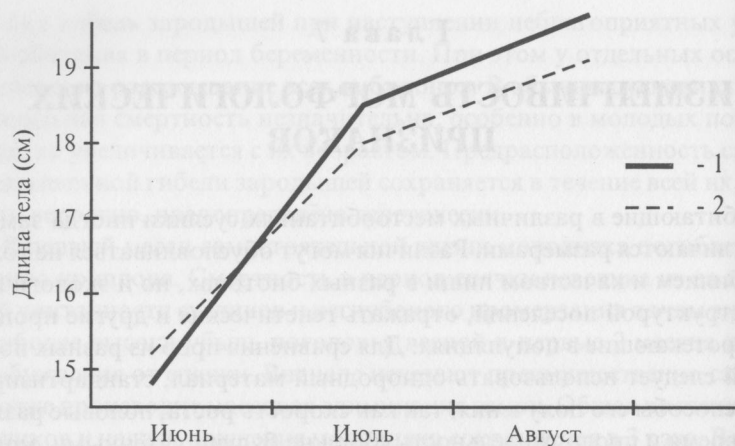


Рис. 28. Скорость роста крапчатых сусликов в первое лето жизни в поселении на целинном участке. Дальник. 1973 г.:

1 — самцы, 2 — самки

Таблица 37

Размеры крапчатых сусликов одного поколения (1973 г. рождения) в возрасте одного и двух лет. Новая Долина

Наименования промеров	Годовальные особи		Двухлетние особи	
	n	M ± m	n	M ± m
САМЦЫ				
Кондилобазальная длина, мм	50	41,4 ± 0,14	34	41,5 ± 0,18
Скуловая ширина, мм	50	27,5 ± 0,11	32	27,8 ± 0,14
Межглазничная ширина, мм	50	8,8 ± 0,06	33	8,7 ± 0,06
Длина верхнего ряда зубов, мм	50	9,0 ± 0,39	34	8,8 ± 0,06
Длина носовых костей, мм	50	15,0 ± 0,10	34	15,1 ± 0,12
Длина тела, мм	50	214,8 ± 1,18	34	216,0 ± 1,13
САМКИ				
Кондилобазальная длина, мм	50	39,9 ± 0,13	23	39,8 ± 0,18
Скуловая ширина, мм	48	26,7 ± 0,09	23	26,6 ± 0,15
Межглазничная ширина, мм	49	8,3 ± 0,05	20	8,4 ± 0,07
Длина верхнего ряда зубов, мм	50	8,9 ± 0,04	23	8,9 ± 0,04
Длина носовых костей, мм	50	14,5 ± 0,07	23	14,3 ± 0,11
Длина тела, мм	50	204,3 ± 1,20	18	205,3 ± 1,69

(Белянина и Денисов, 1975), хотя М. Н. Мейер (1956) считает, что череп у этого вида растёт до двух лет.

Продолжительность роста сусликов разных популяций может определяться неодинаковыми условиями обитания. Известно, что в местах, где нередки сильные засухи, суслики часто испытывают недостаток корма во второй половине лета. Это замедляет развитие молодняка, и рост продолжается весной следующего года. В северных частях ареала из-за поздних сроков рождения сеголетки тоже не всегда могут достичь размеров взрослых особей в первое лето жизни. Поэтому наличие возрастных различий целесообразно проверять в каждой исследуемой точке ареала.

В благоприятных условиях Северо-Западного Причерноморья развитие сеголетков крапчатого суслика не лимитируется недостатком времени или кормов перед залеганием в зимнюю спячку. Рост их, по нашим данным, заканчивается на первом году жизни. Перезимовавшие молодые суслики в возрасте около года практически не отличаются размерами от взрослых (табл. 37). Поэтому, для изучения внутривидовой изменчивости использовали годовалых особей наравне с животными старших возрастных групп.

У длиннохвостого и малого сусликов установлен выраженный половой диморфизм размеров тела и черепа (Соломонов, 1973; Денисов и Белянина, 1976; Руди, 1976, 1979). По нашим данным у крапчатого суслика половые различия по длине тела наблюдаются уже с двухмесячного возраста. В дальнейшем они сохраняются (рис. 28). Среди одновозрастных сусликов по основным промерам черепа самцы крупнее самок (табл. 38), поэтому объединение данных от особей разных полов для морфологического анализа у этого вида неприемлемо.

Хронографическая изменчивость

На биотопическую изменчивость у малого и крапчатого сусликов указывают М. Н. Мейер (1954), Е. Д. Схоль (1954), М. Е. Писарева (1969), С. Л. Самарский и А. С. Горбенко (1969), Н. С. Передрий (1973), Н. С. Филипчук (1976). Наиболее мелкие особи встречаются в естественных биотопах. По нашим наблюдениям крапчатые суслики с поля многолетних трав сначала тоже заметно отличались крупными размерами от зверьков, обитающих на целинных участках, но эти различия уменьшались с каждым следующим поколением (Лобков, 1978а). Наши последующие многолетние наблюдения за сусликами в

Таблица 38

Половой диморфизм размеров годовалых крапчатых сусликов одного поколения из поселения на люцерновом поле.

Новая Долина. 1974 г.

Наименования промеров	Самцы (n = 50 экз.)	Самки (n = 50 экз.)
Кондилобазальная длина, мм	41,4 ± 0,14	39,9 ± 0,13
Скуловая ширина, мм	27,5 ± 0,11	26,7 ± 0,09
Межглазничная ширина, мм	8,7 ± 0,06	8,3 ± 0,05
Длина верхнего ряда зубов, мм	9,0 ± 0,39	8,9 ± 0,04
Длина носовых костей, мм	15,0 ± 0,10	14,5 ± 0,07
Длина тела, мм	214,8 ± 1,18	204,3 ± 1,20

поселениях на посевах трав подтвердили, что их размеры подвержены закономерным изменениям во времени. У зверьков, обитающих на целинных участках, длина тела и некоторые промеры черепа оказались наиболее стабильными. В течение нескольких лет наблюдений они не обнаруживали направленных изменений ни в сторону увеличения, ни в сторону уменьшения (табл. 39).

В молодых поселениях на полях многолетних трав наибольших размеров достигают особи, родившиеся в первые годы после заселения поля. Все последующие поколения неуклонно мельчают (табл. 40). Если в первые годы после основания поселения краниологические промеры сусликов с посевов многолетних трав достоверно превосходили аналогичные показатели зверьков с целинных участков, то спустя 3-5 лет они различались незначительно.

Отличия между разными поколениями в пределах одного поселения крапчатого суслика являются проявлениями так называемой хронографической изменчивости, под которой понимают комплекс изменений морфологических особенностей популяции во времени, образование отличий между разными поколениями (генерациями) животных одной популяции (Шварц, 1963). Обычно она сопутствует изменениям численности и свидетельствует о морфологической разноразнокачественности населения на протяжении определённого отрезка времени. Такой тип изменчивости описан у песца (*Alopex lagopus* L.), волка (*Canis lupus* L.) (Раменский, 1982), белки (*Sciurus vulgaris* L.) (Михеева, 1985), соболя (*Martes zibellina* L.) (Монахов, 1984), ондатры (*Ondatra zibethicus* L.) (Раменский и др., 1988).

Таблица 39

Колебания размеров годовалых крапчатых сусликов разных поколений на целинном участке. Дальник

Годы рождения	К-во, экз.	Кондилобазальная длина, мм	Скуловая ширина, мм	Длина носовых костей, мм	Длина тела, мм
САМЦЫ					
1971	14	40,6±0,38	27,6±0,27	14,7±0,14	210,7±2,51
1972	12	40,7±0,19	27,4±0,12	14,7±0,18	209,3±2,36
t 71/72		0,17	0,58	0,21	0,41
1973	10	40,9±0,32	27,2±0,21	14,7±0,19	212,1±4,69
t 71/73		0,5	1,18	0,24	0,26
1974	10	40,3±0,46	27,0±0,30	14,6±0,26	207,2±3,95
t 71/74		0,47	2,23	0,52	0,77
САМКИ					
1971	16	39,0±0,25	26,7±0,15	14,0±0,14	198,0±1,99
1972	17	39,1±0,14	26,5±0,15	14,0±0,10	203,2±1,44
t 71/72		0,42	0,10	0,29	2,11
1973	19	39,4±0,18	26,3±0,19	14,3±0,10	205,8±1,78
t 71/73		1,36	0,33	1,56	2,92
1974	22	38,5±0,20	26,2±0,13	13,6±0,15	195,0±1,44
t 71/74		1,56	0,35	1,94	1,26

Для изучения хронографической изменчивости крапчатого суслика мы группировали особей одного пола по поколениям для каждого года рождения отдельно.

Поселение на люцерновом поле у с. Новая Долина было основано сусликами, переселившимися с прилегающих участков целины, откуда они были вытеснены строительными работами. Величина их была небольшой, что характерно для зверьков, обитающих в естественных биотопах. В 1973 г. годовалые зверьки, рождения 1972 г., отловленные на посевах люцерны, были заметно крупнее, чем особи, обитавшие на расположенном поблизости участке целины. Средние размеры особей последующих поколений 1973 и 1974 гг. рождения постепенно снижались. Годовалые зверьки, родившиеся в 1974 г. на

Таблица 40

**Колебания размеров годовалых крапчатых сусликов
разных поколений на люцерновом поле. Новая Долина**

Годы рожде- ния	К-во, экз.	Кондилоба- зальная дли- на, мм	Скуловая ширина, мм	Длина носо- вых костей, мм	Длина тела, мм
САМЦЫ					
1971	17	41,9±0,18	28,2±0,21	15,4±0,17	218,4±0,17
1972	50	41,4±0,13	27,8±0,07	15,1±0,07	217,9±0,79
t 71/72		2,29	1,63	1,63	0,19
1973	50	41,4±0,14	27,5±0,11	15,0±0,10	214,8±1,18
t 71/73		2,54	2,87	2,03	1,32
1974	50	40,9±0,16	27,3±0,10	14,5±0,09	212,6±1,07
t 71/74		4,33	3,92	4,58	2,17
САМКИ					
1971	12	40,2±0,29	27,13±0,25	14,6±0,17	211,3±2,42
1972	29	39,9±0,22	27,1±0,19	14,7±0,12	209,1±1,98
t 71/72		0,88	0,03	0,19	0,71
1973	50	39,9±0,13	26,7±0,09	14,5±0,07	204,3±1,20
t 71/73		1,07	1,50	0,28	2,71
1974	40	39,2±0,12	26,3±0,11	14,1±0,07	200,0±1,05
t 71/74		3,19	3,11	2,83	4,28

люцерновом поле, размерами тела и черепа уже лишь незначительно превосходили одновозрастных особей, обитавших на целине (табл. 39, 40). Статистически достоверные различия обнаружены между особями 1971 и 1974 гг. рождения. Аналогично происходили изменения величины особей в ряду последующих поколений в течение нескольких лет в других изученных нами поселениях сусликов на полях многолетних трав (табл. 41). Уменьшение размеров особей разных поколений происходило как у самцов, так и у самок, хотя у последних в меньшей степени. Сходным образом изменялись длина тела и кондилобазальная длина у песцов. Более выражены были различия у самцов разных фаз численности (Шиляева, 1974).

Кормовая база на посевах люцерны качественно не изменялась по

Таблица 41

**Хронографические изменения кондилобазальной длины черепа
самцов крапчатого суслика разных поколений в молодых
поселениях на посевах люцерны**

Наименования поселений	Годы рождения	Количество, экз.	Кондилобазальная длина, мм
Мизикевича	1974	16	42,4 ± 0,24
	1975	41	41,6 ± 0,12
	1977	16	40,9 ± 0,22
Сухой Лиман	1979	8	42,2 ± 0,35
	1980	11	41,5 ± 0,24
	1981	10	40,5 ± 0,33
Сычавка-1	1980	20	42,1 ± 0,19
	1981	22	40,7 ± 0,22
	1982	47	40,9 ± 0,12
Сычавка-2	1979	11	42,3 ± 0,33
	1980	30	41,4 ± 0,19
	1981	17	41,1 ± 0,29
	1982	32	40,0 ± 0,14
Сухой Лиман-3	1982	12	42,4 ± 0,29
	1983	17	41,6 ± 0,20
	1984	18	41,5 ± 0,21
Григорьевка	1983	11	42,2 ± 0,56
	1984	41	41,4 ± 0,41
	1985	54	41,1 ± 0,40
	1986	87	40,6 ± 0,33

годам и в избытке обеспечивала сусликов полноценным зелёным кормом в течение всего весенне-летнего периода. Поэтому выявленные различия в величине особей, родившихся в разные годы, не связаны с составом и качеством кормов. На это указывает и то, что первоначальное увеличение черепа происходит непропорционально, одни размеры изменяются, в то время как другие остаются без существенных изменений. К последним относится ширина межглазничного промежутка и длина зубного ряда верхней челюсти (Лобков, 1978а). Сходные непропорциональные изменения отдельных частей черепа выяв-

лены у белок, у которых тоже обнаружены хронографические изменения морфологических признаков (Михеева, 1985).

Суслики первых поколений, родившиеся в молодых поселениях на люцерновых полях, ускоренно растут уже с первых месяцев жизни. В 1-1,5-месячном возрасте они заметно отличаются от одновозрастных особей, обитающих на целине. Различия по длине тела между ними сохраняются в течение всего лета вплоть до залегания в спячку (рис. 29).

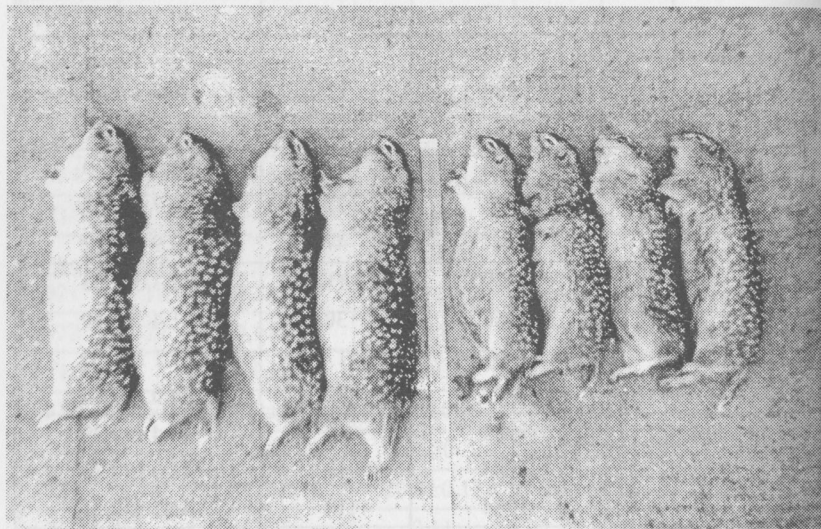


Рис. 29. Различия в величине и упитанности самцов-сеголетков в молодом поселении Новая Долина на люцерновом поле (слева) и в старом поселении Дальник на целинном участке (справа) перед залеганием в спячку. 20 августа 1973 г.

Высокие темпы роста молодых сусликов на полях можно связать с лучшей их обеспеченностью материнским молоком из-за обилия сочных кормов, потребляемых самками в этот период. Но темп роста и размеры молодняка здесь уменьшаются в последующие годы, хотя состав кормов не изменяется.

Лучше должны питаться и соответственно быстрее расти суслята из небольших выводков. На долю каждого детёныша в них приходится больше материнского молока, чем в многочисленных помётах.

Новорожденные сурчата тоже растут в небольших выводках быстрее, чем в больших (Кулькова, Попов, 1962, по Бибикову, 1967). Однако у сусликов на посевах трав наблюдается обратная картина. В первые годы после образования поселения на полях выводки наиболее крупные. Казалось бы каждый суслёнок здесь обеспечен молоком в меньшей степени, чем детёныши из небольших выводков, характерных для поселений на целине или тех поселений на посевах трав, которые пребывают на более поздних стадиях своего развития и выводки в которых уже уменьшились. Но потомки многоплодных самок в молодых поселениях на полях уже в месячном возрасте были крупнее, чем суслята, родившиеся в небольших выводках на целинных участках. Это явление объяснимо особыми условиями существования, которые создаются в малочисленных, только начавших развиваться поселениях. У сурков, обитающих при разреженной плотности, тоже увеличивается темп роста молодняка (Поле, Бибилов, 1991) одновременно с увеличением выводков, что свидетельствует в пользу популяционных регуляторов роста и развития молодых животных в формирующихся поселениях. Высокая плотность населения, напротив, оказывает угнетающее влияние на рост молодых особей, что в конечном итоге приводит к уменьшению размеров взрослых и у многих других млекопитающих (Мина, Клевезаль, 1976).

Раннее ускорение роста молодых сусликов в некоторых поселениях и непропорциональное развитие их черепа может свидетельствовать о генетической предопределенности размеров уже при рождении. В первые годы после образования поселения рождаются крупные особи, а в последующие — всё более мелкие. Поколения, последовательно появляющиеся на посевах, первоначально обладают увеличенными средними значениями отдельных признаков, а последующие — все более пониженными, вплоть до величин, свойственных обитателям естественных биотопов.

Изменение средних размеров черепа обусловлено неодинаковой встречаемостью крупных и мелких особей в каждом поколении (рис. 30). В 1984 г. высокие средние значения кондилобазальной длины обеспечивались большим количеством крупных особей, а в 1987 г. уменьшение её средних значений вызвало увеличение доли мелких особей. В 1983 г. рождалось больше крупных сусликов, а в 1986 г. их число уменьшилось.

Динамика средних показателей для каждого поколения в поселении обуславливается не одновременным увеличением или умень-

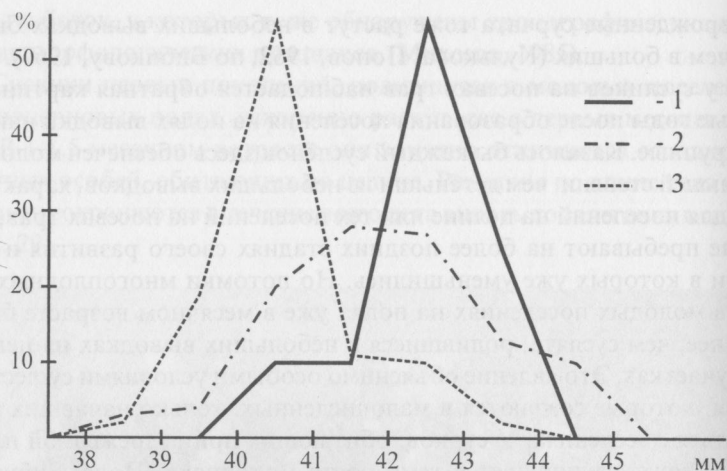


Рис. 30. Распределение самцов крапчатого суслика в разных поколениях по кондилобазальной длине в пределах одного поселения на люцерновом поле. Григорьевка:

Годы рождения: 1 — 1983; 2 — 1985; 3 — 1986. По оси абсцисс — кондилобазальная длина, мм; по оси ординат — частота встречаемости конкретных величин, %

шением размеров всех особей, как следовало ожидать, если бы величина животных определялась качеством и обилием кормов, а изменением соотношения крупных и мелких особей. При отсутствии изменений размеров годовалых зверьков, например, в старых поселениях на целинных участках, кривые распределения приближаются к форме кривой нормального распределения. Это свидетельствует о выравнивании соотношения между рождающимися крупными и мелкими сусликами.

Уменьшение краниологических показателей в ряду следующих друг за другом поколений происходит с неодинаковой скоростью. Мы определяли её разностью между двумя соответствующими промерами и выражали в процентах от среднего арифметического значения для изучаемой группы зверьков из нескольких поколений. Обычно скорость была наибольшей между первым и вторым, третьим и четвёртым поколениями, если считать от начала заселения поля, и замедлена между вторым и третьим поколениями (табл. 42).

Эта закономерность была характерна для поселений, занимающих территорию в десятки гектаров (Новая Долина, Григорьевка, Сычав-

Таблица 42

Показатели ежегодного уменьшения кондилобазальной длины черепа самцов крапчатого суслика между разными, последовательно появляющимися поколениями в молодых поселениях на люцерновых полях, %

Номера и наименования поселений	Номера поколений		
	1 - 2	2 - 3	3 - 4
1. Новая Долина	1,21	0	1,21
2. Григорьевка	1,95	0,73	1,20
3. Сычавка-2	2,20	0,73	2,69
4. Сухой Лиман-2	2,03	0,34	2,01
5. Сухой Лиман-3	1,99	0,24	-
6. Сухой Лиман	1,69	2,42	-

ка-2, Сухой Лиман-2). В небольших поселениях, площадью в несколько гектаров (Сухой Лиман и др.), скорость снижения размеров между поколениями высока и не замедляется. Уменьшение величины особей в них происходило быстрее, чем в крупных поселениях.

Размеры сусликов, относящихся к разным поколениям, уменьшаются одновременно с понижением плодовитости и увеличением эмбриональной смертности у самок этих поколений на фоне стабильной и достаточной кормовой базы в условиях быстро увеличивающейся численности. Считаем это явление проявлением тех же популяционных процессов, которые управляют и воспроизводством населения.

Изменчивость неметрических признаков черепа

Различия в размерах сусликов из разных поколений в одном поселении могут свидетельствовать о качественных различиях особей этих поколений. Косвенно о них можно судить по частоте встречаемости отдельных фенотипов. Известно, что изменения соотношений среди последних сопровождают динамику численности некоторых видов. У белок, например, колеблется по годам встречаемость чернохвостых и краснохвостых особей (Куликов, 1983). От фазы пика к фазе минимума значительно изменились частоты встреч десяти неметрических признаков на черепах песцов (Рыбцов, Вигоров, 1976). Закономерное нарастание численности в молодых поселениях крапчатого суслика

предполагает возможность определённых фенотипических сдвигов и у этого вида.

Впервые фенотипические различия между особями двух поселений крапчатого суслика обнаружили в Польше (Surdasky, 1958). Зверьки отличались не только размерами черепа, но и особенностями его строения. Различия состояли в частоте встречаемости деталей морфоструктуры черепа, образуемой двумя гребнями на его верхней части, тянущимися вдоль лобных и теменных костей и смыкающимися у затылочного гребня, отделяющего теменную поверхность от затылочной. Форма, образуемая этими гребнями, может быть в виде чаши на длинной ножке, образуемой стреловидным или сагиттальным гребнем (*crista sagittalis*), либо чаши с узким или широким открытым основанием (гребень в этом случае имеет широкую плоскую форму). В одном из изученных поселений Slavescin чаще встречались особи с широким открытым основанием "чаши" (34 % среди самцов и 73 % среди самок). В другом поселении Chomeciska, наоборот, преобладали особи с узким, длинным стреловидным гребнем (75 % среди самцов и 28 % среди самок). Автор связывает различие в частоте встречаемости этого признака с возрастом поселений. Slavescin существовало очень давно, а Chomeciska относительно молодое (возраст не более 12-17 лет) и находилось в "фазе прогрессивного развития" (Surdasky, 1958, с. 204).

Нами проанализирована частота встречаемости некоторых неметрических признаков в строении черепа (подробные их описания приведены в главе 2) у самцов и самок разных поколений. У большинства фенов не обнаружено никаких особенностей распределения по поколениям. Они встречались примерно с одинаковой частотой во всех выборках. Лишь формы стреловидного гребня проявили определённую закономерность изменений как у самцов, так и у самок, и были связанными с длительностью существования поселения. Они оказались сходными с теми, которые были описаны и изучены в Польше (Surdasky, 1958). В отличие от указанного автора, нами исследована только форма стреловидного гребня в поперечной проекции в месте его примыкания к затылочному гребню.

Острый стреловидный гребень, имеющий в проекции треугольную форму, обозначен как фен-0. Неострый стреловидный гребень с плоской поверхностью, шириной от 0,5 до 1 мм, обозначен как фен-1. Такой же формы гребень, но с шириной поверхности свыше 1 мм (до 2-3 мм) обозначен как фен-2 (рис. 31).

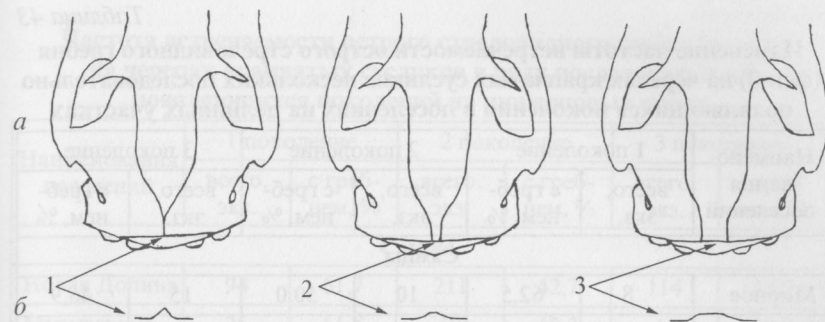


Рис. 31. Формы стреловидного гребня на черепах крапчатых сусликов, использованные в качестве фенов:

а — вид сверху; б — поперечная проекция в месте примыкания к затылочному гребню;

1 — фен-0; 2 — фен-1; 3 — фен-2

Среди поколений, родившихся на посевах люцерны в первые годы после образования поселений, преобладали особи с феном-0. Последующие поколения имели меньшую частоту встречаемости этого признака. Среди них увеличивается доля особей с плоскими и широкими стреловидными гребнями.

В поселениях на целинных участках, как правило, никакой определённой закономерности варьирования частоты фена-0 не наблюдалось. Распределение частот носило случайный характер, что согласуется с ненаправленной, случайной изменчивостью размеров черепов в разных поколениях сусликов в поселениях этого типа. Частота встречаемости указанных неметрических признаков у зверьков с целинных участков и посевов представлены в таблицах 43, 44.

Установлено, что частота встречаемости острого стреловидного гребня у самок меньше, чем у самцов. Для сусликов Польши тоже выявлена сходная связь формы стреловидного гребня с полом (Surdasky, 1958).

Частота встречаемости фена-0 у сусликов с посевов люцерны оказалась более высокой в тех поколениях, особи которых были наиболее крупными. Нами прослежена связь особенностей строения черепа того или иного поколения с размерами представителей этих поколений. В пределах одного поколения кондиллобазальная длина черепа у зверьков, имеющих острый стреловидный гребень, достигает наиболее высоких значений. Самые мелкие черепа у сусликов с феном-2. В ряду следующих друг за другом поколений происходит умень-

Таблица 43

Изменение частоты встречаемости острого стреловидного гребня (фен-0) на черепах крапчатых сусликов нескольких последовательно появляющихся поколений в поселениях на целинных участках

Наименования поселений	1 поколение		2 поколение		3 поколение	
	всего, экз.	с гребнем, %	всего, экз.	с гребнем, %	всего, экз.	с гребнем, %
Самцы						
Мирное	8	62,5	10	50,0	15	46,9
Карпово	6	66,7	11	63,6	19	21,1
Дальник	12	16,7	7	43,8	10	60,0
Самки						
Мирное	5	40,0	8	75,0	18	5,5
Карпово	11	9,1	12	33,3	12	8,3
Дальник	19	21,0	20	11,7	19	15,8

шение размеров черепа у особей, имеющих один и тот же признак (табл. 45, 46). Поэтому уменьшение средних размеров черепов снижением доли зверьков с острым стреловидным гребнем в каждом поколении объяснять нельзя.

Более крупные размеры и высокую частоту особей с выраженным стреловидным гребнем в поселениях польских сусликов объясняют отсутствием достаточного числа нор вследствие молодости поселения и песчаной почвы (Surdasky, 1958). Из-за этих факторов суслики больше времени затрачивают на рытье укрытий, так как в песчаной почве норы постоянно разрушаются и грызуны вынуждены отрывать их заново. Активная работа челюстями при рытье грунта приводит к усиленному развитию мышц головы и соответственно к увеличению гребней на черепе.

Черепные гребни ограничивают сверху, сзади и отчасти спереди так называемую височную впадину или ямку (*fossa temporalis*), на поверхности которой начинается самый сильный мускул "височный" (*m. temporalis*), поднимающий нижнюю челюсть и прижимающий её к верхней челюсти. Гребни развиваются в результате тяги в местах прикрепления фасций, покрывающих мускул; тяга эта усиливается при его сокращении и утолщении. Смещение гребней наверх, к средней линии черепа и слияние их в стреловидный гребень, увеличивают

Таблица 44

Частота встречаемости острого стреловидного гребня (фен-0) на черепах крапчатых сусликов в ряду последовательно появляющихся поколений на люцерновых полях

Наименования поселений	1 поколение		2 поколение		3 поколение	
	всего, экз.	с гребнем, %	всего, экз.	с гребнем, %	всего, экз.	с гребнем, %
Самцы						
Новая Долина	94	61,7	211	42,7	114	32,5
Мизикевича	26	61,5	58	48,3	41	48,8
Большая Долина	13	76,9	39	48,7	19	26,3
Сычавка-1	46	55,6	23	59,1	48	37,5
Сычавка-2	11	81,8	35	73,3	50	38,0
Григорьевка	20	85,0	41	75,6	50	70,6
Самки						
Новая Долина	47	36,2	120	19,2	115	23,5
Мизикевича	9	55,6	50	34,0	33	22,2
Большая Долина	20	45,0	83	43,4	26	11,5
Сычавка-1	32	31,3	49	32,7	61	18,3
Сычавка-2	16	75,0	15	60,0	24	20,0
Григорьевка	15	60,0	36	41,7	84	19,1

площадь опоры начала мускула и тем делают возможным более мощное его развитие. Рост гребня происходит в течение всей жизни особи по мере нарастания и усиления мышц головы.

Суслики первых поколений, родившиеся на посевах люцерны, оказываются в условиях дефицита свободных убежищ и уже во время расселения интенсивно роют норы. В степи в начале лета почвы обычно сухие, и молодые особи вынуждены при этом затрачивать значительные усилия. В этом возрасте у них продолжается рост и развитие черепа и мышц головы. Возможно поэтому у большинства особей рано формируется острый стреловидный гребень. Последующие поколения появляются уже на освоенных сусликами территориях, где имеются в достаточном числе незанятые наклонные и брошенные вер-

Таблица 45

Различия средних размеров черепа годовалых самцов, отнесённых к разным фенотипическим классам. Новая Долина

Показатели	Годы рождения	
	1973	1974
ФЕН-0		
Кондилобазальная длина, мм		
$M \pm m$	$41,6 \pm 0,14$	$41,0 \pm 0,28$
Lim	39,4 - 43,5	39,8 - 42,2
Скуловая ширина, мм		
$M \pm m$	$27,8 \pm 0,11$	$27,4 \pm 0,18$
Lim	26,0 - 29,2	26,5 - 28,4
Количество, экз.	48	11
ФЕН-1		
Кондилобазальная длина, мм		
$M \pm m$	$41,3 \pm 0,24$	$40,9 \pm 0,19$
Lim	38,8 - 43,4	38,7 ± 43,2
Скуловая ширина, мм		
$M \pm m$	$27,6 \pm 0,17$	$27,3 \pm 0,12$
Lim	25,6 - 29,0	25,8 - 28,6
Количество, экз.	22	27
ФЕН-2		
Кондилобазальная длина, мм		
$M \pm m$	$40,7 \pm 0,29$	$40,2 \pm 0,63$
Lim	38,3 - 41,8	38,4 - 42,6
Скуловая ширина, мм		
$M \pm m$	$27,0 \pm 0,19$	$27,0 \pm 0,37$
Lim	26,0 ± 28,5	26,0 - 28,7
Количество, экз.	15	7

Таблица 46

Различия средних размеров черепа годовалых самок, отнесённых к разным фенотипическим классам. Новая Долина

Показатели	Годы рождения	
	1973	1974
ФЕН-0		
Кондилобазальная длина, мм		
$M \pm m$	$40,2 \pm 0,22$	$39,7 \pm 0,29$
Lim	39,6 - 41,2	38,8 - 41,2
Скуловая ширина, мм		
$M \pm m$	$27,2 \pm 0,18$	$26,4 \pm 0,28$
Lim	26,3 - 28,0	26,5 - 27,9
Количество, экз.	9	7
ФЕН-1		
Кондилобазальная длина, мм		
$M \pm m$	$39,9 \pm 0,16$	$39,4 \pm 0,23$
Lim	38,8 - 40,9	37,7 - 41,2
Скуловая ширина, мм		
$M \pm m$	$26,6 \pm 0,13$	$26,4 \pm 0,17$
Lim	26,0 - 27,5	26,4 - 27,9
Количество, экз.	11	11
ФЕН-2		
Кондилобазальная длина, мм		
$M \pm m$	$39,6 \pm 0,25$	$38,9 \pm 0,18$
Lim	38,0 - 41,2	37,7 - 40,8
Скуловая ширина, мм		
$M \pm m$	$26,6 \pm 0,14$	$26,2 \pm 0,13$
Lim	25,9 - 27,9	25,4 - 27,0
Количество, экз.	14	15

тикальные норы, так что необходимость в их строительстве для многих сеголетков отпадает. С ростом численности поселений каждое последующее поколение оказывается в условиях всё лучшей обеспеченности укрытиями и затрачивает всё меньше усилий на роющую деятельность. В результате развитие жевательных мышц головы задерживается, что сказывается на форме стреловидного гребня у молодых особей.

В старых поселениях на целинных участках свободные норы всегда находятся в избытке. Молодняк в период расселения в большей мере расчищает завалившиеся ходы неиспользуемых нор, нежели роет новые. Поэтому и острый стреловидный гребень образуется у немногих особей (вероятно, наиболее "трудолюбивых"). В таких поселениях ежегодный прирост намного меньше, чем в молодых, и лишь восполняет убыль взрослых особей. Сеголеткам достаточно убежищ, освобождающихся в результате естественного отмирания взрослых сусликов. На посевах люцерны в первые годы после поселения сусликов, вследствие интенсивного размножения, образуется избыток молодняка, превышающий численность взрослых и количество вырытых ими нор. Поэтому здесь сеголетки уже в первые месяцы жизни вынуждены заниматься интенсивной роющей деятельностью.

В пользу предположения, что образованию острого стреловидного гребня способствует рытьё грунта, свидетельствует и увеличение частоты встречаемости этого признака с возрастом сусликов. На рисунке 32 прослежена частота фенотипов (0, 1, 2) среди сусликов одних и тех же поколений, но добытых в разном возрасте. Наименьшая встречаемость острого стреловидного гребня была у сеголетков, а наибольшая — у двухлетних особей. Эту закономерность можно толковать как следствие постоянного роста и развития гребней в течение жизни индивидов. Роющая деятельность способствует увеличению высоты стреловидного гребня и преобразование его из низкого с уплощённой верхней частью в острый и высокий у отдельных наиболее "роющих" особей. Вероятно поэтому, со временем происходит "переход" некоторых особей из групп с фенотипом-1 и фенотипом-2 в группу особей с острым стреловидным гребнем.

Так как выборки, представленные в таблице 44, комплектовались зверьками одного года рождения, но разного возраста, то в группы первых поколений попадали и 2-3-летние суслики, добытые в последующие годы. А в выборки третьих и четвёртых поколений попадали, в основном, только годовалые особи. Поэтому частота встре-

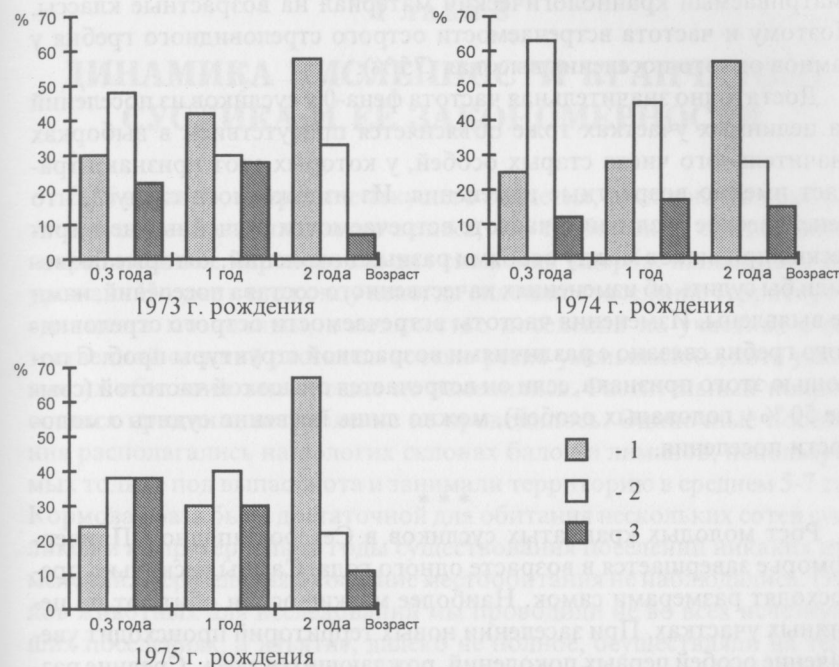


Рис. 32. Возрастные изменения частот встречаемости фенотипов (0, 1, 2) у самцов одного поселения разных годов рождения на поле люцерны. Новая Долина:

1 — особи с фенотипом-0; 2 — особи с фенотипом-1; 3 — особи с фенотипом-2. Количество зверьков в каждой группе: 19-97 экз. По оси абсцисс — возраст, в годах; по оси ординат — частота встреч, %

чаемости острого стреловидного гребня среди зверьков первых поколений оказывалась выше ещё и за счёт присутствия в них старых сусликов, у части которых этот признак образовался с возрастом.

Если сравнивать одновозрастные группы, то из рисунка 32 следует, что у годовалых особей 1973 г. рождения встречаемость фенотипа-0 была несколько выше, чем у годовалых самцов 1974 и 1975 гг. рождения (соответственно 41,2 %, (n = 97); 26,3 %, (n = 76); 28,9 %, (n = 38), а среди двухлетних сусликов этот признак распределялся со следующей частотой: у особей 1973 г. рождения — 58,2 %, (n = 55); 1974 г. — 59,1 %, (n = 22); 1975 г. — 66,7 %, (n = 9), т.е. его встречаемость уравнивалась во всех трёх поколениях.

St. Surdasky (1958) анализирует сходный признак, не разбивая рас-

смаатриваемый краниологический материал на возрастные классы. Поэтому и частота встречаемости острого стреловидного гребня у самцов одного поселения высокая (75 %).

Достаточно значительная частота фена-0 у сусликов из поселений на целинных участках тоже объясняется присутствием в выборках значительного числа старых особей, у которых этот признак отражает именно возрастные изменения. Из изложенного следует, что фенетические различия в частоте встречаемости изученных неметрических признаков между особями разных поколений, которые позволили бы судить об изменениях качественного состава поселений, нами не выявлены. Изменения частоты встречаемости острого стреловидного гребня связано с различиями возрастной структуры проб. С помощью этого признака, если он встречается с высокой частотой (свыше 50 % у годовалых особей), можно лишь косвенно судить о молодости поселения.

* * *

Рост молодых крапчатых сусликов в Северо-Западном Причерноморье завершается в возрасте одного года. Самцы несколько превосходят размерами самок. Наиболее мелкие особи обитают на целинных участках. При заселении новых территорий происходит увеличение особей первых поколений, рождающихся здесь. Средние размеры сусликов последующих поколений закономерно уменьшаются, приближаясь к размерам зверьков, обитающих на участках естественной растительности. Увеличение средних показателей величины особей первых поколений обусловлено преобладанием крупных зверьков, что определяется большей скоростью роста в первые месяцы жизни. Впоследствии их доля среди населения снижается и средние значения размеров сусликов уменьшаются. Эти процессы происходят на фоне стабильных кормовых условий обитания, их нельзя объяснить динамикой качества и обилия корма. Хронографические изменения размеров происходят закономерно в начальных фазах образования поселений сусликов и свидетельствуют о разнокачественности особей первых поколений.

ДИНАМИКА ЧИСЛЕННОСТИ КРАПЧАТОГО СУСЛИКА И ЕЁ ЗАКОНОМЕРНОСТИ

Ещё недавно, в середине текущего столетия, численность крапчатого суслика была настолько велика, что требовались специальные истребительные мероприятия для снижения ущерба, наносимого им урожаю. Но уже к его концу некогда сплошное заселение территории сменилось мозаичным, а количество поселений на участках с естественной степной растительностью резко уменьшилось, хотя условия их обитания там внешне не изменились. Растительный покров остался прежним, истребление не проводилось. Одиночные поселения располагались на пологих склонах балок и лиманов, используемых только под выпас скота и занимали территорию в среднем 5-7 га. Кормовая база была достаточной для обитания нескольких сотен сусликов и не претерпела за годы существования поселений никаких изменений. Переселения в соседние местообитания не наблюдались. Отлов животных для исследований мы проводили не во всех исчезнувших поселениях, а изъятие, далеко не полное, осуществляли на территории, занимавшей не более трети поселений, так что оказываемое воздействие не могло быть основной причиной исчезновения. Поселения прекращали своё существование не все одновременно, а поочередно на протяжении более двух десятков лет, поэтому их вымирание нельзя объяснить природными катаклизмами (засухой, вымораживанием и др., охватывающими всю исследуемую территорию). Численность сусликов неуклонно снижалась до полного их исчезновения, норы осыпались, зарастали растительностью и через год — другой ничто внешне не напоминало о недавнем обитании здесь множества грызунов.

Наряду с вымиранием поселений на целинных участках, в полевых угодьях одновременно происходило формирование новых, процветающих пространственных группировок. Следовательно, одновременно успешно функционировали популяционные механизмы, восстанавливающие и увеличивающие численность. Понять их действие позволит анализ условий обитания и факторов, оказывающих влияние на жизнедеятельность сусликов.

Факторы, влияющие на численность поселений

В природных местообитаниях пресс со стороны естественных врагов сусликов несомненно более значителен, чем в сельхозугодьях, однако считать его единственной причиной исчезновения поселений неверно. Давление хищников популяции грызунов испытывают постоянно. В ходе эволюционного развития выработались специальные регулирующие механизмы как у хищников, так и у их жертв, предотвращающие катастрофические для видов последствия. Заражённость гельминтами и наружными паразитами на целине выше, чем на посевах, однако привести к краху поселения сусликов они также не способны. Нам не приходилось отлавливать зверьков, заражённых эктопаразитами в такой степени, что позволило бы предположить их гибель в последующее время. Существенной причиной, которая ведёт к деградации и исчезновению поселений является, на наш взгляд, изменение темпов воспроизводства и, вследствие этого, нарушение баланса между рождаемостью и смертностью.

Уровень воспроизводства. Для большинства поселений сусликов в естественных биотопах характерны невысокие показатели размножения (см. главу 5). Низкая плодовитость самок на протяжении нескольких лет приводит к тому, что в составе населения преобладающими становятся зверьки старших возрастных групп. Нередко годовалые особи составляют менее четверти. В таких условиях среди причин, снижающих численность, на одно из ведущих мест выдвигается вымирание сусликов от старости. Воспроизводство населения при средней плодовитости самок в 4,8-5,0 эмбрионов становится недостаточным для компенсации значительной убыли старших возрастных групп. В этот критический для поселения период любое внешнее воздействие, дополнительно элиминирующее часть особей или снижающее размер приплода, оказывается губительным. Выводок хорьков или лисиц, появившийся вблизи такого поселения, может нарушить неустойчивое равновесие и ускорить его вымирание. Сходное воздействие оказывает внезапное снижение интенсивности размножения либо увеличение эмбриональной смертности. Подобные эпизодические воздействия оказываются достаточными для резкого снижения численности сусликов к следующему сезону размножения. Даже если давление указанных факторов на следующий год прекращается, поселение остаётся "перегруженным" старыми зверьками, дающими незначительный вклад в воспроизводство, интенсивно отмирающими от старости. Поскольку "пожилые" особи распределены равно-

мерно, то их отмирание ведёт к разреживанию населения одновременно на всей территории, занятой сусликами.

Снижение плотности, возможно, играет роль пускового механизма для увеличения воспроизводства. Уже на следующий год после массовой яловости самок процесс размножения восстанавливается, в нём участвуют все самки, однако их плодовитость существенно не возрастает и приплод остаётся по-прежнему невелик. Более значительное увеличение размеров выводков наблюдается лишь на второй—третий годы. Так в поселении у с. Мирное после сокращения численности вследствие массовой яловости самок в 1974 г. в два последующих сезона размножения на самку приходилось менее 6 эмбрионов и только в 1977 г. их количество несколько увеличилось (табл. 47). Но к

Таблица 47

Плодовитость самок крапчатого суслика после резкого сокращения численности в результате естественного снижения воспроизводства (1-3) и истребительных мероприятий (4-7).

n — количество исследованных самок

Номера и наименования поселений	Плодовитость самок, эмбрионы			
	В год перед снижением численности	после снижения численности		
		в 1-й год	во 2-й год	на 3-й год
1. Мирное	4,9±0,22 (n = 25)	5,8±0,26 (n = 20)	5,6±0,67 (n = 8)	6,8±0,44 (n = 13)
2. Прилиманское	5,0±0,19 (n = 42)	5,3±0,29 (n = 14)	5,1±0,30 (n = 15)	-
3. Карпово	5,0±0,26 (n = 13)	5,9±0,24 (n = 19)	-	-
4.* Новая Долина	5,9±0,12 (n = 45)	6,0±0,34 (n = 23)	6,3±0,26 (n = 17)	6,7±0,74 (n = 7)
5. Сычавка-1	6,0±0,11 (n = 15)	6,5±0,36 (n = 5)	-	-
6. Сычавка-2	4,9±0,25 (n = 17)	6,4±0,40 (n = 26)	-	-
7.* Мизикевича	6,4±0,16 (n = 64)	6,4±0,32 (n = 25)	7,4±0,40 (n = 17)	-

* — только годовалые самки

этому времени численность поселения оказалась настолько мала, что полученного приплода, вероятно, не хватило для его восстановления. Как и многие другие оно прекратило существование. А поселения Карпово и Прилиманское вымерли ещё до того времени, когда плодовитость самок должна была бы возрасти (на второй — третий годы после прохолодания части самок).

Изоляция поселений. Другой важной причиной исчезновения небольших поселений на целинных участках является их изоляция. Если бы условия существования сусликов в Северо-Западном Причерноморье за последние несколько десятков лет не изменились и сохранились бы обширные пространства, где поселения располагались неподалёку одно от другого, то за счёт постоянного пополнения внутривидовыми мигрантами, угасающие поселения могли бы дольше поддерживать свою численность до того момента, когда увеличенная плодовитость самок обеспечила бы поступление достаточного приплода для смещения баланса рождаемости и смертности в сторону увеличения численности и восстановления населения. Но в современных условиях поселения сусликов на целинных участках оказались надёжно изолированными от соседних многими километрами распаханых территорий, поэтому приток в них зверьков со стороны прекратился. Лишь с увеличением посевов многолетних трав появилась возможность возникновения крупных пространственных группировок, образованных родственными поселениями, расположенными на полях неподалеку друг от друга, своей структурой схожих, вероятно, с былым пространственным распределением сусликов, существовавшим до освоения степей. Расстояние между поселениями обычно составляет от нескольких сотен метров до 1-2 км и не представляет препятствие для мигрантов. Если подобный очаг обитания сусликов включает в себя ещё и неудобья, где когда-то располагались поселения этих грызунов, то возможно их вторичное заселение зверьками с посевов. Нам известны такие степные участки, где суслики сначала исчезали, а затем вдруг появлялись снова. Поблизости от них находились посевы люцерны, заселённые сусликами, и после смены в ходе севооборота многолетних трав расселяющиеся зверьки вновь возвращались на целину, на места исчезнувших поселений. Создавалась иллюзия непрерывности их обитания на целинных участках, хотя более подробное знакомство с ситуацией опровергало эти представления.

Поселения сусликов на полях многолетних трав являются моло-

дыми, формирующимися пространственными группировками. Для них характерен быстрый рост численности за счёт интенсивного размножения. В первые годы их существования размножаются все самки, средняя плодовитость максимальна, а эмбриональная смертность минимальна и не превышает нескольких процентов. Численность быстро нарастает, что ведёт к увеличению плотности населения и расширению границ занятой территории. Среди сусликов преобладают годовалые особи, плодовитость которых на начальных этапах развития поселения превышает плодовитость их матерей — его основавших.

Стремительное нарастание численности сусликов на посевах многолетних трав в течение двух — трёх лет напоминает вспышку численности или “экологический взрыв”, описанные для других видов животных. Что же приводит к такой смене темпов воспроизводства части зверьков одной популяции, обитающих зачастую на сопредельных территориях с низкопродуктивными поселениями на целинных участках? Несомненно их генетическое родство, так как нами установлена неоспоримая связь некоторых дочерних поселений на люцерновых полях с материнскими поселениями на целинных участках.

Для ответа на этот вопрос сравним и проанализируем экологические факторы, определяющие жизнедеятельность сусликов на посевах и на участках естественной растительности.

Трофический фактор. Лучшая выживаемость сусликов в зимний период и успешная подготовка к размножению обуславливаются хорошей упитанностью особей (Магомедов, 1982). Поэтому состав и обилие кормов летом нередко определяют численность популяций в следующем году.

На целинных участках крапчатые суслики поедают не только зеленые части разнообразных травянистых растений, но их луковицы, корневища, семена. Кроме того, в их рационе немалую долю составляют насекомые. На посевах люцерны они питаются исключительно листьями и молодыми побегами этой культуры с весны и до осени. Благодаря двум — трём укусам в течение лета, семена люцерны и сорняков не вызревают, поэтому суслики лишены семенного корма в течение всего сезона активности. Несмотря на такую однообразную пищу, зверьки на посевах люцерны достигают больших размеров, чем на целине, обладают более быстрыми темпами жиронакопления, большей плодовитостью.

Считается, что наиболее полноценными кормами для подготовки сусликов к спячке являются концентрированные корма (семена, лу-

ковички). С переходом на них в летние месяцы связывают высокие темпы жиронакопления у малых (Бутовский, 1960; Поляков, 1968) и краснощёких (Залесский, 1962) сусликов. В Северо-Западном Причерноморье самое интенсивное жиронакопление обеспечивается не зерновыми кормами, а зелёными листьями люцерны. Это видно при сравнении упитанности молодых сусликов, добытых нами на полях люцерны и ячменя одновременно в середине июля 1973 г. Рост и жиронакопление у них проходили в одни и те же сроки, но на разных кормах. В первом случае зверьки питались зелёной люцерной, во втором — сначала созревающим, а потом опавшим зерном, встречавшимся в изобилии. Плотности населения и в первом и во втором поселениях оказались сходными. В середине лета (отлов проводили 12-14 июля) коэффициент упитанности молодых самцов составлял соответственно $12,8 \pm 0,43$ г/см ($n = 18$) и $11,5 \pm 0,48$ г/см ($n = 11$). Примерно в эти же сроки (7-8 июля 1973 г.) коэффициент упитанности самцов-сеголетков с целинного участка составлял всего $9,2 \pm 0,62$ г/см ($n = 56$). Значит, посевы люцерны обеспечивают обитающих на них сусликов наиболее полноценным кормом. Тем более неясно, чем объясняется снижение показателей размножения и размеров сусликов, обитающих на них в последующие годы. Смены кормовых объектов не происходит, доступность и обеспечённость кормами не изменяется. Мы полагаем, что причина этих явлений не связана с их лучшим питанием на посевах многолетних трав, сравнительно с другими местообитаниями. И у белок депрессия численности происходила на фоне оптимальной кормовой базы (Михеева, 1974). Качество пищи оказывает огромное влияние на численность растительноядных грызунов, однако обилие кормов не препятствует её снижению (Cole, Batzli, 1979).

Плотность населения. Важным фактором, определяющим быстрое нарастание численности, может являться первоначально пониженная плотность населения сусликов. Действительно, в естественных местообитаниях суслики встречаются в количестве 100 экз./га и более, в то время как молодые поселения на полях многолетних трав образуются немногими зверьками-основателями, пришедшими с сопредельных территорий и отличаются исходной низкой численностью. Именно в них и происходит в первые 2-3 года скачкообразный рост населения. В плотно населённых целинных участках размножение сусликов подавленное, в то время как в молодых, малочисленных поселениях, расположенных на люцерновых полях, зверьки, наоборот, интенсивно размножаются.

Для многих видов млекопитающих, в том числе с выраженной цикличностью численности, установлено, что сокращение населения предшествует очередному его нарастанию. В популяциях белки, ондатры, лесного сурка (*M. monax L.*) и других видов с разрежением населения начинают увеличиваться выводки, раньше наступает половая зрелость и улучшается выживаемость молодняка (Бибиков, 1967). “Экологический взрыв” интродуцируемых видов тоже начинается с невысокой численности вселенцев (Чесноков, 1989).

Если согласиться с бытующими представлениями о том, что сигналом к интенсивному размножению, служит низкая плотность населения (Шилов, 1977; Козлов, 1981; Рябов, 1988 и др.), то непонятно вымирание поселений сусликов на целинных участках. Ведь снижение их численности должно было бы вызвать затем интенсивное воспроизводство оставшихся немногих особей. Однако сразу это не происходит, лишь спустя 2-3 года после резкого сокращения населения плодовитость самок несколько возрастает, но не достигает величин, свойственных первым поколениям сусликов, поселившихся на полях люцерны.

Истребительные мероприятия и некоторые сельскохозяйственные работы тоже ведут к снижению плотности населения. Изменения средней плодовитости самок после резкого сокращения численности истребительными мероприятиями отражены в таблице 47, 4-7. Из неё следует, что искусственное снижение плотности населения также не влечёт за собой столь значительного увеличения плодовитости, какое наблюдается в первые годы обитания сусликов на многолетних травах, когда их численность тоже невелика (табл. 22). После истребительных мероприятий либо после неполного вымирания поселений по иной причине уцелевшие особи остаются в пределах своих индивидуальных участков, т.е. в своих норах, в окружении части прежних соседей. В молодых, развивающихся поселениях на посевах суслики собираются из разных мест, в первое время ведут одиночный образ жизни, как правило, не контактируя с другими особями, т.е. групповое поведение у них не выражено. При равных плотностях населения эти факторы заслуживают внимания.

Наши материалы позволяют сравнить плодовитость самок в нескольких поселениях накануне их распашки и вынужденного выселения сусликов (материнские поселения) и в тех поселениях, которые были образованы ими по соседству выселившимися из них зверьками (дочерние поселения). Установлено, что плодовитость самок в до-

черных поселениях на следующий год после переселения сусликов, возрастает незначительно, на 0,4-1,6 эмбрионов (табл. 48), т.е. изменяется так же, как и после разрежения населения истребительными мероприятиями (табл. 47, 4-7). Но на второй или третий годы их существования она оказывается наиболее высокой. К этому времени большинство самок составляют годовалые особи, размножение которых и определяет средний показатель плодовитости всего поселения. Значит, "скачѣк" воспроизводства определяется поколением, родившимся уже в молодых поселениях, в их первом сезоне размножения. Так как самки сохраняют один и тот же уровень плодовитости в течение всей жизни (см. главу 5), то именно это высокоплодовитое поколение даёт существенный вклад в воспроизводство не только в свой первый, но и в последующие 2-3 сезона размножения. Следовательно, низкая плотность населения непосредственно не приводит к вспышке размножения, а лишь создаёт определённые условия для появления поколений с повышенной плодовитостью, благодаря которой впоследствии увеличивается численность поселений.

Таблица 48

Изменения средней плодовитости самок в материнских и в дочерних поселениях. n — количество осмотренных самок

Наименования поселений	Плодовитость самок, эмбрионы			
	в материнском поселении перед выселением	в дочернем поселении после вселения сусликов		
		в 1-й год	во 2-й год	на 3-й год
Григорьевка	4,9±0,25 (n=24)	6,2±0,46 (n=14)	6,5±0,28 (n=15)	-
Мизикевича-3	4,8±0,17 (n=33)	6,4±0,54 (n=11)	6,1±0,60 (n=7)	7,4±0,5 (n=10)
Мизикевича-5	6,2±0,20 (n=39)	6,6±0,35 (n=16)	8,3±0,23 (n=25)	6,5±0,28 (n=17)

Для проверки высказанных выше предположений мы провели наблюдения за размножением крапчатого суслика в искусственно созданных поселениях. Весной 1979 г. на поле люцерны, с трёх сторон изолированное от соседних угодий болотистой местностью и не заселённое сусликами, в заранее подготовленные укрытия выпустили 5

беременных самок, отловленных в поселении у с. Иосиповка, расположенном на целинном участке. В июне туда же выпустили ещё 36 сеголетков. Суслики обосновались в радиусе 100-200 м от места выпуска, вырыли на поле норы и залегли осенью в спячку. Весной 1981 г. в месте выпуска отловили 5 годовалых самок, средняя плодовитость которых составила $7,4 \pm 1,12$ эмбрионов. В материнском поселении, откуда были переселены суслики, годовалые самки имели по $5,5 \pm 0,6$ эмбрионов ($n = 6$).

В 1980 г. в том же материнском поселении мы отловили ещё 23 беременные самки и выпустили их на участке целины у с. Сухой Лиман, где раньше суслики водились в большом количестве, но потом исчезли. Некоторые старые норы сохранились, что обеспечило успешное поселение выпущенных особей. Через два года, в 1982 г. на данной территории добыты 5 годовалых самок, плодовитость которых составила $7,5 \pm 0,34$ эмбриона. Таким образом, и на целинном участке, и на люцерновом поле плодовитость самок, родившихся на новом месте, в условиях низкой плотности населения, возросла по сравнению с материнским поселением на 2 эмбриона. К сожалению, дальнейшие наблюдения за судьбой как материнского, так и дочерних поселений не удалось провести из-за хозяйственного освоения мест обитания, что заставило сусликов покинуть их и расселиться по окрестным угодьям.

Типы спаривания и их влияние на размножение и физиологическое состояние особей. Молодые, образующиеся поселения, отличаются от старых, стабильных отсутствием пространственной структуры. Зверьки, вселившиеся на поле люцерны, живут вначале изолированно друг от друга, в то время как в сформированных поселениях они объединены в обособленные группы с выраженной системой иерархических отношений. Второе различие в том, что в старых поселениях группы формируются из родственных особей, так как молодые зверьки в плотно населённых участках чаще остаются вблизи материнских нор. Этому способствует наличие достаточного количества укрытий и освоение территорий и нор умирающих от старости соседей. Поэтому в старых, стабильных поселениях сусликов выше доля спаривания между родственными особями.

В образующихся молодых поселениях спаривание первоначально происходит между неродственными особями, вселившимися сюда из разных частей одного материнского поселения или вообще из разных поселений. Нехватка укрытий вблизи материнской норы усили-

вает конкуренцию за убежища между сусликами одного выводка, что приводит к вынужденным дальним выселениям части из них. Молодые могут поселиться поблизости от нор других сусликов, группируясь с ними, либо обосноваться одиночно, вдали от места рождения. В молодых поселениях перемещения сусликов происходят чаще, чем в старых. Этому способствует и большая величина выводка и лучшая его сохранность из-за меньшего пресса хищников, паразитов и заболеваний вследствие низкой плотности. Поэтому доля спариваний между неродственными особями в формирующихся молодых поселениях значительна. Обращает внимание, что наибольшее увеличение плодовитости в молодых поселениях происходит лишь на второй — третий годы после заселения новых местообитаний и только за счёт повышения плодовитости годовалых зверьков, преобладающих в пробах в эти годы. Это означает, что первые поколения, появившиеся на новом месте, приобретают особые качества. Они могут обуславливаться спариванием неродственных родителей-основателей поселений.

В генетике известно явление гетерозиса — более мощное развитие и повышенная продуктивность потомков, полученных в результате спаривания неродственных особей — аутбридинга. Следствием проявления “гибридной мощи” могут быть увеличение размеров, жизнеспособности и плодовитости потомства. Особенность проявления гетерозиса в том, что он выражен только у помесей первого поколения. Уже во втором он теряется и затухает (Тоцкий, 1997). Возможность чередования родственных и неродственных спариваний в естественных популяциях животных и их последствий допускают многие исследователи (Гептнер, Воронцов, 1965; Ларин, 1967; Абашкин, 1974; Павлов, 1975; Зоренко, 1978). Однако в вопросе о роли типов спариваний в изменениях численности мнения расходятся. Одними она отрицается (Гептнер, Воронцов, 1965; Павлов, 1975), другими, наоборот, подчёркивается (Бондаренко и др., 1977). Закономерной сменой аутбридинга инбридингом в популяциях ондатры в Западной Сибири С. А. Абашкин (1974) объясняет ритмические изменения численности этого вида. При стабилизации среды обитания происходит инбридирование животных на отдельных водоёмах. Мечением установлено, что пары ондатры часто образуются из зверьков одной семьи (Корсаков, Шило, 1967). Увеличение обводнённости территории, периодически имеющее место на Барабе, создаёт свободные места обитания, которые заселяются мигрантами из разных поселений. Первое

поколение, полученное от инбридированных особей, будет уже гетерозиготным. Наглядное проявление гетерозиса наблюдается на второй — третий годы с начала заселения и выражается в резком повышении плодовитости и скороспелости зверьков. Временное увеличение этих показателей с последующим уменьшением величины помёта и потерей скороспелости, характерными для инбредной депрессии, отмечали особенно часто в период интенсивной акклиматизации ондатры в 50-х годах (Дёжкин, 1965; Комаров, 1965; Ларин, 1967; Абашкин, 1974).

Если предположить, что гетерозис имеет место и проявляется у сусликов, происходящих от неродственных родителей, то становится понятным высокая плодовитость и крупные размеры особей, родившихся в первые годы после заселения нового поля. Они сохраняют высокую плодовитость в течение всей жизни, а их потомство это качество утрачивает.

Чтобы проверить это предположение, мы специально искусственно создали поселение, состоящее из неродственных основателей. В августе 1980 г. на участок целины, площадью не более 5 га у с. Кoblevo, с трёх сторон окружённый водоёмами, а с четвёртой — примыкающий к селу, выпустили 66 сеголетков из двух поселений на целине (34 самца из одного и 32 самки из другого). Количество аборигенных особей, обитавших на данном участке, не превышало 15 особей и представляло собой остаток вымирающего поселения, существовавшего там в предыдущие годы. В 1981 г. сусликов не отлавливали из-за невысокой численности. В 1982 г. и в 1983 г. плодовитость самок в созданном поселении достигла высоких значений. В материнских поселениях в 1980 г. на самку приходилось чуть более пяти эмбрионов, а к 1983 г. они полностью вымерли, вероятно, из-за недостаточного прироста. В последующие 1984-1989 гг. средний размер выводка в дочернем поселении снижался, а количество яловых самок увеличивалось (табл. 49). В 1988 г. прирост оказался минимальным, а численность поселения сократилась настолько, что с трудом удалось отловить 15 особей. Весной 1989 г. там наблюдались единичные суслики.

Искусственно созданное поселение у с. Кoblevo существовало 8 лет и в течение этого времени прошло последовательно стадии формирования, увеличения численности, её спада и деградации. За всё время наблюдений вселение иммигрантов было исключено из-за топографических особенностей местности. Основателями поселения явились 70-80 сусликов, а может и меньше, так как из них до весны 1981 г.

Таблица 49

Изменения воспроизводства крапчатых сусликов в искусственно созданных поселениях на целинном участке у с. Коблево

Сезоны размножения, прошедшие после выпуска	Исследовано самок, экз.	Плодовитость самок, эмбрионы	Доля размножающихся самок, %
Поселение, основанное в 1980 г.			
Второй	13	$6,5 \pm 0,63$	100
Третий	17	$7,0 \pm 0,37$	100
Пятый	34	$6,1 \pm 0,35$	100
Шестой	36	$6,2 \pm 0,33$	97,3
Седьмой	13	$5,7 \pm 0,32$	72,7
Восьмой	6	$5,0 \pm 0,40$	46,2
Поселение, основанное в 1989 г.			
Второй	11	$7,8 \pm 0,52$	100
Третий	11	$6,6 \pm 0,34$	100
Пятый	10	$6,3 \pm 0,26$	100
Шестой	6	$4,5 \pm 1,18$	100

дожили не все. Исключительно за счёт размножения этих особей сформировалось небольшое поселение на площади в 3-4 га, с плотностью в наиболее заселённых местах не более 50-70 экз./га. Повышение плодовитости самок первых, родившихся здесь поколений, обеспечившее нарастание численности можно объяснить явлением гетерозиса, так как они происходили от неродственных родителей. Последующие поколения рождались от сусликов, имеющих уже местное происхождение, гетерозисные явления у них не проявлялись и плодовитость понижалась. Поэтому, хотя возможности для расширения границ поселения имелись, оно, не достигнув предельных плотностей (100 экз./га и выше), стало деградировать. Прирост ежегодно уменьшался из-за снижения плодовитости и прохолостания части самок, что в итоге привело поселение на грань исчезновения. Вероятно, оно в ближайшие годы прекратило бы существование, так как восстановление численности оставшимися несколькими особями представляется нам проблематичным.

В июне 1989 г. в сохранившиеся пустующие норы данного исчезающего поселения у с. Коблево выпустили 17 взрослых самок и 50 сего-

летков, отловленных в поселении Мизикевича-3 на люцерновом поле, в котором в 1989 г. плодовитость самок составляла $5,7 \pm 0,12$ эмбрионов ($n = 111$), а весной 1990 г. — $4,8 \pm 0,17$ эмбрионов ($n = 33$). Т.е. самки-основатели нового поселения являлись малопродуктивными. Его развитие происходило аналогично предыдущему. В 1991 г. плодовитость годовалых самок, рождённых в новом поселении, достигла высокой величины — $7,8 \pm 0,52$ эмбрионов ($n = 11$). Хотя суслики-основатели происходили из одного поселения, они не являлись близкими родственниками, так как отлавливались в разных его частях. Поэтому повышение плодовитости первых, рождённых здесь самок, тоже можно считать следствием неродственных спариваний на ранних этапах формирования этого поселения. В результате интенсивного размножения численность заметно возросла. Суслики встречались по всей прежде заселённой территории. В последующие годы плодовитость снижалась. Наименьших значений она достигла в 1995 г. на шестой год после основания поселения (табл. 49). К этому времени сусликов было уже очень мало, и в 1996 г. они практически не встречались.

Второе искусственно созданное на той же территории поселение завершило свой цикл развития на два года быстрее, чем первое. Отлов сусликов для исследований, как и выливание их детворой, возможно, ускорили процессы вымирания, но несомненно популяционные механизмы привели бы к исчезновению поселений и без постороннего вмешательства из-за снижения размеров ежегодного прироста.

Выше показано, что плодовитость повышается и в старых поселениях после разрежения численности (табл. 47). Однако это её увеличение незначительно, а средняя величина выводков не достигает их размеров в молодых поселениях. Естественное перемешивание населения при постепенном сокращении численности невелико и частота родственных спариваний продолжает оставаться высокой. Увеличение плодовитости самок, появившихся в результате неродственных спариваний, нивелируется в значительной мере невысокой плодовитостью сохранившихся старых самок и молодых, рождённых от родственных особей. Поэтому восстановление численности идёт медленно.

В рассматриваемых молодых поселениях на люцерне (табл. 48) повышенная плодовитость сочеталась с низкой плотностью населения и отсутствием его структурированности в год появления наиболее плодотворного потомства. Одиночно живущие особи не испытыва-

ют влияния групповых взаимоотношений. Следовательно, для появления высокоплодовитого потомства необходимы не только неродственность родителей, но и соответствующие условия развития молодняка, а именно, низкая плотность населения и отсутствие его структурированности. Известно, что эффект гетерозиса проявляется неодинаково в разных условиях и затрагивает не все признаки (Тоцкий, 1998).

Мы располагаем наблюдениями за размножением сусликов, явно происходящих от неродственных родителей, но которые, на первый взгляд, трудно объяснить явлением гетерозиса. Это касается тех случаев, когда "перемешивание" населения не приводит к возрастанию плодovitости. Так поселение Мизикевича-6 располагалось на поле люцерны, а соседнее поле занимали посевы кукурузы, где суслики отсутствовали. Весной 1996 г. на последнем была посеяна люцерна, а старые посевы трав летом распахали. Отсутствие кормов вынудило сусликов выселяться. В августе они заселили пограничную полосу молодого посева люцерны, шириной до 100 м с плотностью 100-150 экз./га. Весной следующего 1997 г. плодovitость годовалых самок, поселившихся на новом месте ($n = 16$), и самок, оставшихся зимовать на месте прежнего поселения ($n = 25$), оказалась одинаковой и составила 5,5 эмбриона. Самки, переселившиеся на новое поле ещё летом, сохранили прежний уровень плодovitости, что естественно, так как они были рождены и развивались в старом плотно населённом материнском поселении со стабильной пространственной структурой. Их потомство, появившееся в 1997 г. уже на новом месте, где смешались суслики, вселившиеся из разных частей материнского поселения, должно было происходить от неродственных родителей и нести в себе проявления гетерозиса, в том числе и высокую плодovitость. Но в 1998 г. годовалые самки имели столько же эмбрионов, сколько в предыдущем году их матери — $5,4 \pm 0,24$ ($n = 21$). Эффект увеличения плодovitости не проявился. Причина видится нам в высокой плотности образовавшегося нового поселения (150 экз./га в 1997 г.). Такая высокая плотность в дочернем поселении образовалась при вселении массы сусликов ещё летом 1996 г., что определило структурированность населения к сезону размножения.

Сходные перемещения грызунов происходили ранее и на другом поле люцерны у с. Мизикевича. Плотность веснянок в 1976 г. местами доходила до 300 нор/га, а возраст поселения исчислялся 4-5 годами. Плодovitость годовалых самок было уже невысокой —

$6,4 \pm 0,16$ эмбрионов ($n = 64$). В апреле провели истребление сусликов приманками с фосфидом цинка. Гибель грызунов оказалась значительной. Потомство от уцелевших самок, выйдя в мае из нор развивалось при пониженной численности. Но оно происходило от родителей, которые обитали в густонаселённом, сформированном поселении и в силу этого должны быть в значительной степени родственными. Поэтому в 1977 г. годовалые самки имели такое же невысокое среднее количество эмбрионов, хотя развивались в условиях низкой плотности и нарушенной структуры поселения.

В середине лета 1976 г. половину данного поля люцерны вспахали и суслики, обитавшие там, в массе устремились на оставшуюся часть посева трав. Произошло смешение населения. В результате в 1977 г. увеличилась доля зверьков, родившихся от неродственных родителей. Их развитие тоже происходило при низкой плотности (5-10 экз./га), так как против сусликов опять ещё до выхода молодняка из нор провели истребительные работы. Но на следующий 1978 г. плодovitость годовалых самок, рождённых в 1977 г., оказалась увеличенной — $7,4 \pm 0,4$ эмбриона ($n = 17$) и превысила аналогичный показатель их матерей (Лобков, 1983). Приведенный пример доказывает, что особи, родившиеся от неродственных родителей, увеличивают плодovitость только в том случае, если их развитие проходит в условиях низкой плотности населения и нарушенной пространственно-этологической структуры. Суслики, появившиеся на свет от близкородственных спариваний, развиваясь в подобных условиях, сохраняют прежний невысокий уровень размножения.

Подтверждением сказанному служат различия в плодovitости самок, добытых в центре и по краям развивающегося поселения. На периферии, куда мигрируют особи из центральных частей поселения, неродственные спаривания происходят чаще, чем в плотно населённом центре, а потомство развивается в слабо структурированных разрежённых агрегациях особей. Поле люцерны у с. Дальник начало заселяться в 1984 г. сусликами, обитавшими ранее на кургане в центре поля. В 1986 г. плотность вокруг кургана достигала уже 200 экз./га и убывала по мере удаления от него. Периферические части поселения, удалённые на 300-400 м от центра, оказались более молодыми и менее заселёнными сусликами, чем центральные. Во всём остальном условия обитания не различались. Кормовая база была одинаково обильна и представлена исключительно люцерной. В окраинных частях поселения плодovitость самок оказалась существенно увеличен-

ной сравнительно с центром, особенно в 1986 г., когда плотность населения на периферии была наименьшей — 5 экз./га (табл. 50).

Таблица 50

Плодовитость годовалых самок (эмбрионы) в разных участках одного поселения на люцерновом поле у с. Дальник в 1986 и 1987 гг.
n — количество особей в пробе

Участки поселения	1986 г.	1987 г.
Центральная часть	$6,7 \pm 0,50$ (n = 16)	$7,0 \pm 0,38$ (n = 29)
Срединная часть	$6,9 \pm 0,91$ (n = 10)	$6,6 \pm 0,24$ (n = 25)
Периферия	$9,6 \pm 0,92$ (n = 8)	$7,8 \pm 0,62$ (n = 19)

В условиях перенаселения не проявляется эффект увеличения размеров особей первых поколений, рождённых от неродственных родителей. В рассматриваемом выше поселении Мизикевича-6 годовалые самцы рождения 1997 г. размерами черепа не отличались от особей, рождённых в материнском поселении накануне переселения. По тем же причинам не наблюдался эффект хронографической изменчивости у сусликов в искусственно созданном поселении у с. Коблево (табл. 51), хотя они происходили от явно неродственных родителей. На небольшую территорию 3-4 га одновременно выпустили 66 сеголетков. Сразу после выпуска ещё до сезона размножения могла сформироваться пространственная структура, характерная для поселений средней плотности. Этому способствовало и групповое распределение большого числа нор, сохранившихся от предыдущего поселения, которые сразу занимались и использовались выпущенными особями.

Гетерозис обычно затрагивает не все признаки организма, а лишь отдельные, больше связанные с обменом веществ. Это объясняет и более высокие темпы жиронакопления у сусликов на люцерновых полях в первые годы после образования поселений. Впоследствии они снижаются и не отличаются от таковых на целинных участках.

Примером служат поселения Сычавка-2 и Большая Долина, расположенные на люцерновых полях. Из-за запаздывания сроков рождения молодняка в 1982 г. физиологический возраст особей в обо-

Таблица 51

Изменения размеров черепа крапчатых сусликов разных поколений в искусственно созданном поселении на целинном участке у с. Коблево. n — количество особей в пробе

Пол	Год рождения	Кондилобазальная длина, мм	Скуловая ширина, мм
Самцы	1981	$39,0 \pm 0,72$ (n = 5)	$26,3 \pm 0,59$ (n = 4)
	1982	$39,5 \pm 0,39$ (n = 7)	$27,3 \pm 0,28$ (n = 7)
	1983	$39,3 \pm 0,37$ (n = 8)	$27,0 \pm 0,25$ (n = 8)
	1984	$39,3 \pm 0,23$ (n = 7)	$26,9 \pm 0,22$ (n = 6)
Самки	1981	$38,7 \pm 0,49$ (n = 11)	$26,1 \pm 0,30$ (n = 9)
	1982	$38,1 \pm 0,20$ (n = 22)	$26,6 \pm 0,16$ (n = 18)
	1983	$38,2 \pm 0,21$ (n = 15)	$26,6 \pm 0,16$ (n = 15)
	1984	$38,2 \pm 0,26$ (n = 21)	$26,4 \pm 0,25$ (n = 20)

их поселениях ко времени отловов был одинаковым, но суточный прирост коэффициента упитанности самцов из Большой Долины оказался в 1,5 раза выше, чем из Сычавки-2 (табл. 52). Сычавка-2 находилось на пятом году своего развития, а первое поселение только начало развиваться.

На целинных участках темпы роста упитанности зверьков существенно уступают таковым у сусликов, живущих на многолетних травах, что на первый взгляд, объясняется худшими кормовыми условиями. В 1973 г. в середине июля коэффициент упитанности самцов-сеголетков на целине составлял $9,2 \pm 0,62$ г/см (n = 56), а на расположенном неподалеку поле люцерны — $12,8 \pm 0,43$ г/см (n = 18). Однако

Таблица 52

Скорость увеличения упитанности самцов-сеголетков крапчатого суслика в некоторых поселениях на полях люцерны

Наименования поселений	Даты отлова	Количество, экз.	Коэффициент упитанности, г/см	Суточный прирост, г/см
Сычавка-2	4.07.82 г.	11	$9,2 \pm 0,71$	
	1.08.82 г.	9	$10,0 \pm 0,68$	0,030
Большая Долина	23.06.85 г.	14	$9,5 \pm 0,80$	
	28.07.85 г.	13	$11,1 \pm 0,65$	0,045

и на целинных участках темпы жиронакопления бывают достаточно высокими. Второе поселение у с. Коблево, упомянутое выше, было сформировано нами искусственно в 1989 г. путём выпуска сусликов на участок естественной растительности. Через два года коэффициент упитанности самцов-сеголетков в середине лета составил $11,3 \pm 0,35$ г/см ($n = 8$), одновременно на поле люцерны этот показатель у молодых самцов равнялся $11,4 \pm 0,28$ г/см ($n = 9$). Значит, кормовые условия на целине как и на посевах способны обеспечить одинаковую скорость жиронакопления у сусликов. Наблюдаемые различия в упитанности особей на посевах и целинных участках объясняются не столько различиями кормовой базы, сколько несовпадением фаз развития поселений. В молодых, развивающихся скорость роста и жиронакопления сеголетков выше, чем в тех, которые вступили в фазу стабилизации численности. То же относится и к взрослым сусликам. Наиболее тяжёлые особи (по 450-500 г) отлавливались только в молодых поселениях. На поздних стадиях их развития такая масса зверьков не регистрируется. На целинных участках в конце лета взрослые самцы весят не более 350 г.

Различия в динамике массы тела, отражающие физиологическое состояние особей разных поколений, показаны ниже (рис. 33). В 1988 г. масса самцов, обитающих на поле люцерны, со времени пробуждения непрерывно увеличивалась, а в 1989 г., наоборот, снижалась и только в мае стала опять расти. Наблюдения за изменением средней массы тела самцов из этого поселения, живших в природе, согласуются с данными лабораторных наблюдений. В 1988 г. привесы у сусликов из этого поселения были положительными с первых дней содержания в неволе, а в 1989 г. — отрицательными. Исходная (старто-

вая) масса тела сразу после пробуждения в 1988 и в 1989 гг. оказалась сходной (соответственно $218,7 \pm 2,95$ г ($n = 25$) и $225,5 \pm 3,05$ г ($n = 18$)). Самцы, хотя и происходили из одного поселения, оказались неодинаковыми по способности усваивать корм и накапливать жировые запасы. Данное поселение начало формироваться в 1986 г. Выборки 1989 г. представлены поколениями, родившимися позже, чем выборки 1988 г.

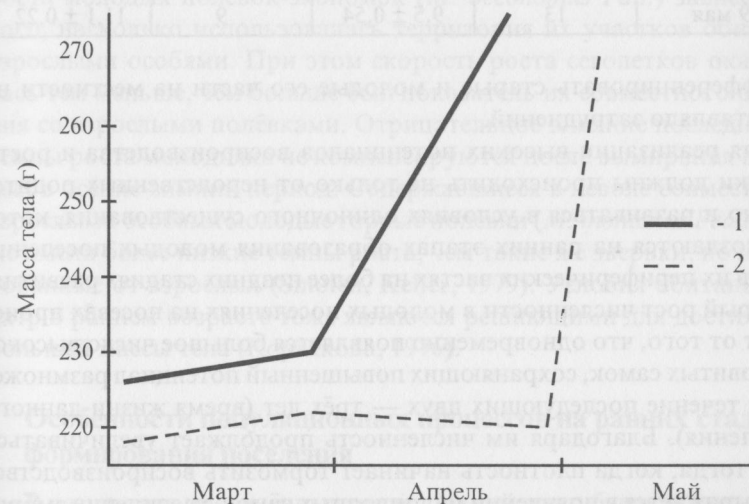


Рис. 33. Динамика массы тела самцов крапчатого суслика в одном поселении на поле люцерны, но в разные годы: 1 — 1988 г.; 2 — 1989 г.

Разнокачественность самцов по скорости жиронакопления проявляется и в один сезон, но в разных частях поселения. Темпы роста упитанности у сусликов, родившихся в центральных (старых), ниже, чем в периферических (более молодых) частях растущего поселения. В упомянутом выше поселении на поле люцерны у с. Дальник в конце апреля упитанность особей вокруг кургана и в 300-400 м от него практически не различалась, но спустя две недели самцы с периферийных участков обогнали по массе тела самцов с кургана (табл. 53).

Различия в коэффициентах упитанности за 24 апреля недостоверны ($t = 1,72$), а за 9 мая достоверны ($t = 3,36$). Суточный прирост коэффициента упитанности в центре составил 0,023, а на периферии — 0,12 г/см. Изучаемое поселение состояло из одного очага расселения

Таблица 53

Изменения коэффициента упитанности (г/см) годовалых самцов крапчатого суслика в разновозрастных частях поселения Дальник на поле люцерны в 1987 г.

Дата отлова	Центр поселения		Периферия поселения	
	экз.	$M \pm m$	экз.	$M \pm m$
24 апреля	18	$8,8 \pm 0,54$	14	$9,3 \pm 0,46$
9 мая	13	$9,5 \pm 0,54$	9	$11,1 \pm 0,22$

и дифференцировать старые и молодые его части на местности не представляло затруднений.

Для реализации высоких потенциалов воспроизводства и роста суслика должны происходить не только от неродственных родителей, но и развиваться в условиях одиночного существования, которые создаются на ранних этапах образования молодых поселений либо в их периферических частях на более поздних стадиях развития. Быстрый рост численности в молодых поселениях на посевах происходит от того, что одновременно появляется большое число высокоплодовитых самок, сохраняющих повышенный потенциал размножения в течение последующих двух — трёх лет (время жизни данного поколения). Благодаря им численность продолжает увеличиваться даже тогда, когда плотность начинает тормозить воспроизводство, что выражается в появлении малоплодных самок, увеличении эмбриональной смертности и достигает величин, не свойственных поселениям в естественных местообитаниях. На посевах мы неоднократно встречали территории с плотностью свыше 300 веснянок на гектаре, а на целинных участках их максимальная плотность не превышала 100-150 нор/га.

Наше объяснение причин появления высокоплодовитых и крупных особей в определённых ситуациях согласуется с данными других исследователей. В. В. Ширяев (1983) установил, что условия развития самок ондатр определяют их плодовитость на протяжении всего репродуктивного периода жизни. Это явление названо автором “инерцией плодовитости”. Она оказывает влияние на скорость изменения численности, ускоряя её при улучшении условий обитания и замедляя при их ухудшении. Сходная “инерция размножения” отмечена у полёвок в Канзасе, где в период подъёма численности средний размер выводков увеличился, но при последующем спаде остался на пре-

жнем уровне (Rose, Gaines, 1978), вероятно, благодаря сохранившейся высокой плодовитости уцелевших старых самок.

Условия жизни молодняка определяют не только репродуктивный потенциал самок, но и размеры особей. В природных популяциях грызунов структура даже небольших внутривидовых группировок оказывает влияние на темпы развития составляющих их особей. Ф. М. Кряжковский и Ю. М. Малафеев (1983) доказали, что скорость роста молодых полёвок-экономок (*M. oeconomus* Pall.) зависела от того, насколько использовалась территория их участков обитания взрослыми особями. При этом скорость роста сеголетков оказывалась тем меньше, чем больше был показатель их совместного обитания со взрослыми полёвками. Отрицательное влияние последних на темпы роста молодняка не компенсируются после вымирания взрослых в осенне-зимний период. Содержавшиеся в неволе совместно со взрослыми особями молодые горные полёвки (*M. montanus* Peale) также имели более низкие темпы роста, чем такие же зверьки, но изолированные от взрослых (Smolen, Keller, 1979). Условия обитания ондатр в раннем возрасте тоже являются решающими для достижения большей массы тела (Корсакова, 1976).

Особенности популяционных процессов на ранних стадиях формирования поселения

В результате проведённых исследований нами были установлены показатели размножения (плодовитость, интенсивность размножения самок) и выживаемости сусликов на разных этапах жизненного цикла. Они определены для молодых, формирующихся и для старых, стабильных поселений. Большой фактический материал даёт основание не сомневаться в их объективном отражении процессов, протекающих в популяциях.

Наиболее детально изучены воспроизводство и смертность в тех поселениях, где численность зверьков позволяла собирать массовый материал, достаточный для получения данных с высокой степенью достоверности, без нарушения хода популяционных процессов. На ранних этапах образования поселений (при общей численности в 2-3 десятка грызунов и менее) собрать такой материал, не уничтожив поселение, невозможно. Поэтому особенности выживания и гибели сусликов в этот период формирования поселений остались малоизученными. Но зная среднюю плодовитость самок, интенсивность их размножения, половую

и возрастную структуру населения в каждом году, а также средние показатели выживаемости на разных этапах сезонного цикла жизни сусликов (рассчитанные нами), можно вычислить численность конкретного населения для каждого года его развития и сравнить её с фактической численностью, определённой методами полевого учёта. Совпадение полученных теоретических показателей с фактическими подтверждает соответствие использованных при расчётах популяционных характеристик реально существующим параметрам.

В качестве примера рассмотрим развитие поселения на небольшом люцерновом поле площадью 15 га (размером 500 м × 300 м), расположенном у с. Мизикевича в 1992-1995 гг. Люцерну посеяли в 1991 г. рядом с полем, где до этого несколько лет тоже росла люцерна и обитали суслики. После распахки старого посева трав суслики переместились на смежные участки нового посева, заняв полосу в 50 м по всей протяжённости границы полей. Их количество весной 1992 г. мы определили подсчётом нор-веснянок на контрольных площадках в 115 особей. В последующие годы численность поселения весной после пробуждения составляла: в 1993 г. — 120 экз., в 1994 г. — 400 экз., в 1995 г. — 700 экз.

Для расчёта использовали следующие, установленные ранее показатели (см. главы 5, 6). Соотношение самок к самцам, завершившим зимовку — 1 : 1,3. Выживаемость самок от пробуждения до рождения молодняка — 0,5. Выживаемость сеголетков в первое лето жизни — 0,5. Доля самцов среди сеголетков — 0,57, самок — 0,43. Смертность сусликов во время спячки — 0. Выживаемость взрослых самцов в течение сезона активности — 0,21, взрослых самок — 0,12.

Интенсивность размножения самок во все годы наблюдения была стопроцентной. Плодовитость составила: в 1992 г. — 5,5, в 1993 г. — 8,3, в 1994 г. — 6,5 эмбрионов. Эмбриональная смертность во все годы была крайне мала и не учитывалась. Полученные при расчётах числа округляли до целых значений.

За исходную численность мы приняли 115 особей (весна 1992 г.), из которых в соответствии с принятым соотношением было 50 самок и 65 самцов. К рождению молодняка численность самок уменьшается наполовину, так что родит потомство только 25 самок. Количество новорождённых составит:

$$25 \times 5,5 = 136 \text{ сусят.}$$

К спячке из них сохранится только половина (68 особей), из которых:

$$\text{молодых самок} — 68 \times 0,43 = 29;$$

$$\text{молодых самцов} — 68 \times 0,57 = 39.$$

Это количество молодых сусликов должно было проснуться весной 1993 г. (зимняя смертность = 0). К весне 1993 г. из старых особей сохранится:

$$\text{самок} — 50 \times 0,12 = 6;$$

$$\text{самцов} — 65 \times 0,21 = 14.$$

Зимовочная численность весной 1993 г. составит: 88 сусликов, из которых: самок — 29 (молодых) + 6 (старых) = 35, самцов — 39 (молодых) + 14 (старых) = 53. Ко времени рождения молодняка в 1993 г. доживет опять только половина самок (35 : 2) и родится:

$$18 \times 8,3 = 149 \text{ сусят. Из них к спячке сохранится только половина} \\ — 75, \text{ из которых:}$$

$$\text{молодых самок} — 75 \times 0,43 = 32;$$

$$\text{молодых самцов} — 75 \times 0,57 = 43.$$

К весне 1994 г. из взрослых особей доживёт:

$$\text{самок} — 35 \times 0,12 = 4,$$

$$\text{самцов} 53 \times 0,21 = 11.$$

Зимовочная численность весной 1994 г. составит 90 сусликов, из которых: самок — 32 (молодых) ± 4 (старых) = 36, самцов — 43 (молодых) ± 11 (старых) = 54. К рождению молодняка сохранится опять только половина (36 : 2) самок и родится:

$$18 \times 6,5 = 117 \text{ сусят.}$$

Ко времени спячки сохранится 59 сеголетков, из которых:

$$\text{молодых самок} — 59 \times 0,43 = 25;$$

$$\text{молодых самцов} — 59 \times 0,57 = 34.$$

К весне 1995 г. из взрослых доживёт:

$$\text{самок} — 36 \times 0,12 = 4;$$

$$\text{самцов} — 54 \times 0,21 = 11.$$

Зимовочная численность весной 1995 г. составит 74 суслика, из которых: самок — 25 (молодых) ± 4 (старых) = 29, самцов — 34 (молодых) ± 11 (старых) = 45 экз.

При данных популяционных параметрах, численность гипотетического поселения не растёт, а убывает, что свидетельствует об их несоответствии тем действительным значениям, при которых численность естественного поселения увеличивалась. Нельзя сомневаться в достоверности величин средней плодовитости, интенсивности размножения, общей численности, так как они ежегодно устанавливались в ходе полевых исследований при добыче сусликов в данном поселении.

Выживаемость же сеголетков и взрослых особей — показатели гипотетические, полученные расчётным путём для других поселений, находящихся, как правило, на более поздних стадиях развития. Поэтому расхождение между расчётной и реальной численностью должно объясняться различием в выживаемости молодых и взрослых сусликов. Следует подчеркнуть, что вселения зверьков в данное поселение со стороны не происходило, так как поблизости других поселений сусликов не было. Поэтому рост численности обусловлен исключительно размножением зверьков-основателей и их потомков.

Используя имеющиеся показатели воспроизводства, зимовочной численности, соотношения молодых и взрослых, самцов и самок в каждом году, можно определить выживаемость молодых и взрослых сусликов в данном формирующемся поселении.

Весной 1993 г. в нём проснулись 120 особей, из которых должно быть 57 самок и 63 самца, так как реальное соотношение проснувшихся самок к самцам было — 1 : 1,1 (определено полным выловом из нор-веснянок).

Весной 1994 г. проснулись 400 особей, из которых 300 молодых, прошлого года рождения и 100 взрослых (годовалых сусликов в 1994 г. проснулись 75 %)

Взрослых самцов и самок в 1994 г. проснулось поровну, так что из 63 самцов, проснувшихся в 1993 г., сохранились 50, и из 57 самок — 50. Выживаемость самцов за год составила 0,79, самок — 0,88, т.е. оказалась в 3,8 раз выше расчётной у самцов и в 7 раз выше у самок. Высокая выживаемость взрослых самок в течение сезона активности 1993 г. даёт основание для упрощения дальнейших расчётов величины приплода пренебречь гибелью самок от пробуждения до рождения молодняка. Значит, весной 1993 г. в размножении участвовали все 57 особи.

Количество молодняка, проснувшегося весной 1994 г., будет определяться формулой:

$57 \times 8,3 \times B(1993) = 300$, где $B(1993)$ — выживаемость сеголетков, а 8,3 — средняя плодовитость самок в 1993 г.

Расчёт выживаемости сеголетков в 1993 г. даёт следующее:

$300 : (57 \times 8,3) = 0,63$. Полученная выживаемость несколько выше принятой при расчётах (0,5).

Весной 1994 г. проснулись 400 сусликов, из которых было 226 самцов и 174 самки (соотношение самок к самцам в 1994 г. — 1 : 1,31), а весной 1995 г. проснулись 700 особей, из которых 420 молодых и 180 взрослых (годовалых сусликов в 1995 г. проснулось 60 %). Соотно-

шение полов у взрослых в 1995 г. оказалось равным. Значит сохранились 90 из 226 самцов и 90 из 174 самок. Следовательно, выживаемость самцов составила 0,40, самок — 0,51. Если снова принять весеннюю смертность самок за 0, то количество молодняка, проснувшегося весной 1995 г., будет таким:

$$174 \times 6,5 \times B(1994) = 420,$$

где $B(1994)$ — выживаемость молодняка, а 6,5 — средняя плодовитость самок в 1994 г.

$B(1994)$ составит:

$420 : (174 \times 6,5) = 0,37$. Полученная величина выживаемости ниже, чем расчётная (0,5), но её размеры могли оказаться заниженными из-за того, что не учли весеннюю смертность самок. В результате к размножению могли приступить не все 174 самки и приплод оказался бы меньшим.

Проведённые вычисления объясняют, что быстрое нарастание численности молодых поселений в первые 2-3 года происходит не только за счёт повышенной плодовитости самок, высокой интенсивности их размножения и низкой эмбриональной смертности, но и вследствие более высокой выживаемости взрослых особей и сеголетков. По мере старения населения смертность как взрослых, так и молодняка увеличивается.

Причины изменений выживаемости следует искать в особенностях обитания сусликов на ранних этапах формирования поселений. Обычно их заселяют более подвижные молодые особи, поэтому последующие 1-2 года не происходит естественного массового отмирания зверьков от старости. Обособленное существование снижает вероятность гибели от врагов, а также от внутривидовых агрессивных контактов. Малочисленные поселения не обеспечивают постоянство и обилие жертв и поэтому не привлекают хищников. Вселившись на новую территорию, суслики освобождаются от многих эктопаразитов, остающихся запаханнми в норах на месте прежнего поселения. Снижается вероятность переноса инфекционных заболеваний, осуществляемых кровососущими насекомыми. В результате совокупного действия этих факторов выживаемость в первые годы повышенная и способствует росту численности поселения. В последующем гибель сусликов увеличивается из-за массового отмирания от старости, эпизоотий, хищников и др., что в сочетании с понижением плодовитости последующих поколений обеспечивает сокращение населения.

Динамика поселений

Многочисленные наблюдения за развитием поселений сусликов на посевах, их угасанием и исчезновением в естественных биотопах позволяют установить закономерности динамики их численности.

Поселение начинает образовываться после обоснования в новом местообитании размножающейся группировки. Она может состоять минимум из двух разнополых особей. Обычно в пределах молодого посева люцерны оказывается несколько подобных образований. Если в их состав входят молодые особи, обладающие повышенной плодовитостью и высокой выживаемостью, то численность поселения нарастает. Если в них преобладают старые малоплодовитые особи, то размер приплода иногда оказывается меньше естественной убыли родителей от старости и такая группировка вскоре исчезает.

Мы пытались создать новое поселение сусликов, выпустив 25 беременных самок в заранее изготовленные искусственные норы на площадке в 1,5 га на поле люцерны, лишённом этих грызунов. Самок отлавливали в старом поселении на посевах. В их составе преобладали трёх — пятилетние особи, а средняя плодовитость в донорском поселении составляла около пяти эмбрионов на самку. Зверьки заняли искусственные норы, вероятно, принесли приплод, но весной следующего года в месте выпуска уже не встречались. Прирост, видимо, оказался недостаточным, чтобы продлить существование этой группы. Также безуспешно окончилась попытка образовать новое поселение из сусликов, отловленных на целинном участке. Мы выпускали их на кургане в старые норы, сохранившиеся от прежнего поселения сусликов. Вокруг кургана была посеяна люцерна. На следующий год после выпуска зимовочные и строящиеся наклонные норы встречались как на самом кургане, так и в радиусе 50-100 м от него. Ещё через год суслики заселили полосу шириной 100-150 м, протяжённостью 400 м от кургана вглубь поля, где встречались единичные зимовочные и строящиеся временные норы. Но на четвёртый год после выпуска суслики уже отсутствовали, хотя посевы люцерны сохранились. Вероятно, небольшое число основателей, обладающих низкими репродуктивными возможностями (выпустили сусликов, взятых из вымирающего поселения на целинном участке), оказалось недостаточным для "вспышки" численности и заселения поля. Материнское поселение, где отлавливали сусликов, к этому времени тоже вымерло. Видимо, для зарождения поселения необходима некая "критическая масса" основателей, ниже которой поселение не образуется.

У полёвок подъём численности начинается лишь после достижения плотности, достаточной для преодоления пресса хищников (Gets, 1978). Такую плотность легче создать особям, обладающим повышенной плодовитостью и выживаемостью.

В случае успешного размножения сусликов-основателей появляются их высокоплодовитые, крупные потомки, формирующие более значительные территориальные образования. Группировка, насчитывающая 2-3 десятка зверьков, обитающих на площади 1-2 га, образует элементарное поселение. Под ним мы понимаем минимальное компактное пространственное объединение особей, обеспечивающее устойчивое воспроизводство в течение нескольких лет. В пределах одного поля из мигрантов может сформироваться одно или несколько подобных территориальных образований. Развиваясь, каждое элементарное поселение проходит все перечисленные выше этапы развития: высокую плодовитость самок и крупные размеры первых поколений, последовательное снижение воспроизводства, постарение населения и временно, в течение нескольких лет, может существовать самостоятельно, независимо от других таких группировок.

Одиночные элементарные поселения обычно образуются в том случае, если вселение на новую территорию происходит из ограниченного участка, заселённого сусликами (кургана, обочины дороги, других стаций временного проживания). Уменьшение размеров особей в трёх — четырёх последовательно появляющихся поколениях в них происходит стремительно и со скоростью, равномерно убывающей от поколения к поколению (табл. 42, 6). Так же закономерно убывает и плодовитость годовалых самок разных поколений.

Определяющим фактором, видимо, является структурированность населения, а не высокая плотность обитания, так как указанные процессы протекают и при относительно низких её значениях. В поселении на люцерновом поле у с. Прилиманское в 1977 г. среднее число эмбрионов на самку составило $7,3 \pm 0,83$ ($n = 6$), а в 1978 г. снизилось до $5,6 \pm 0,34$ ($n = 12$). При этом количество зимовочных нор не превышало 60 на гектар, а вся заселённая территория занимала всего 3-4 га.

Множественные элементарные поселения на одном поле обычно образуются в том случае, если молодые посевы люцерны заселяются кочующими сусликами. Как правило, это зверьки, изгнанные из мест постоянного обитания, реже — внутривидовые мигранты. Они поселяются в разных участках поля, приносят потомство, которое расселяется, образуя агрегации из нескольких особей, дающие нача-

ло элементарным поселениям. Поскольку последние возникают одновременно, популяционные процессы, сопровождающие последующее развитие, протекают в них сходным образом. Каждое элементарное поселение имеет густозаселённый центр и периферию, где плотность жилых нор намного ниже. Эти более молодые участки отстают в развитии от старых центральных. Когда в центре плодовитость снижается, на периферии она ещё высока, суслики вырастают там более крупными. В ходе расселения одни из них устремляются в плотно заселённые центральные участки, другие занимают ещё незаселённые территории, где в результате могут формироваться новые элементарные поселения, но уже второго порядка. Популяционные процессы в них запаздывают на 1-3 года. Поэтому на одном поле одновременно встречаются участки, которые различаются размерами сеголетков и плодовитостью самок. Выявить их в пределах однородного местообитания достаточно сложно, к тому же различия нивелируются из-за постоянного перемешивания населения в результате летних и весенних переселений сусликов. В состав ранее сформировавшихся элементарных поселений, наряду с родившимися здесь сусликами, имеющими уже небольшие размеры и пониженную плодовитость, входят особи из соседних, более молодых группировок, отличающиеся крупными размерами и высокой плодовитостью.

В пределах одного поля многолетних трав, заселённого сусликами и состоящего из разновозрастных элементарных поселений, средние показатели размеров особей и плодовитости самок одного поколения занимают промежуточные значения между максимальными и минимальными показателями особей из разных группировок. Поэтому в больших поселениях сусликов на люцерне, занимающих десятки гектаров, снижение средних размеров особей и показателей плодовитости в ряду поколений в отличие от элементарных поселений обычно происходит с неодинаковой скоростью между поколениями. Между вторым — третьим поколениями скорость уменьшается, а затем в последующие годы вновь увеличивается (см. табл. 42, 1-4), т. е. средние показатели размеров особей третьего поколения мало отличаются от второго и лишь у зверьков четвёртого поколения они снова существенно снижаются. Это происходит потому, что в выборку одного поколения, но собранную в разных частях поселения, попадают суслики, рождённые как в относительно старых группировках, так и в молодых, различающиеся в связи с этим размерами и плодовитостью. Поэтому происходит усреднение значений краниологических промеров и показателей плодовитости.

В первые годы заселения поля разница в стадиях развития между элементарными поселениями первого и второго порядка существенна, но позже, на четвёртый — пятый годы различия нивелируются, так как и в первых и во вторых показатели размножения и размеры особей оказываются одинаково небольшими, а новые пространственные группировки уже не образуются из-за отсутствия свободных территорий на данном поле. Выборки сусликов из разных частей поселения становятся тождественными по размерам и плодовитости особей. Со временем из-за возрастающей численности грызунов границы разных элементарных поселений сливаются, образуется единое поселение, охватывающее всё или большую часть поля. На этом развитие поселений на посевах многолетних трав заканчивается, так как они распахиваются и суслики выселяются на соседние поля, где процессы формирования поселений начинаются заново.

Следующий этап — этап угасания поселений сусликов можно проследить в естественных местообитаниях, не затронутых хозяйственной деятельностью. Если они невелики, площадью 3-5 га, то снижение воспроизводства быстро приводит к возрастанию доли трёх — пятилетних зверьков. К этому времени население представлено низкопродуктивными и мелкими поколениями, так как высокоплодовитые и крупные первые поколения вымирают спустя 3-4 года после появления. Численность населения начинает уменьшаться. Её снижению способствуют увеличение эмбриональной смертности, сокращение плодовитости и яловость некоторых самок, а также массовое вымирание старых особей, составляющих основную часть населения.

Оставшиеся суслики обладают невысокой плодовитостью и не могут быстро восполнить естественные потери. В условиях последующего глубокого разреживания населения возможны их перегруппировки и рождение в условиях низкой плотности высокоплодовитого потомства. Но в небольших поселениях его настолько мало, что восстановления прежней численности не происходит и в итоге они вымирают. Условия развития этого поколения на целинных участках отличается от условий развития первых поколений на посевах ещё и тем, что здесь молодые суслики появляются и живут в старом поселении, где территория и норы заражены паразитами и возбудителями инфекционных заболеваний, увеличивающими смертность молодняка и взрослых особей.

Заражённость гельминтами играет немаловажную роль в снижении численности многих млекопитающих. Особенно часто ими пора-

жаются животные на пике численности. У водяной полёвки общая инвазированность увеличивалась с $66,67 \pm 12,17$ до $99,01 \pm 0,90$ %, при этом возрастание интенсивности инвазий кишечных гельминтов вдвое, а тканевых в семь раз предполагают изменения внутренних свойств хозяев и повышение патологического влияния возбудителей гельминтозов (Ковальчук, 1983). Высокая заражённость сусликов гельминтами, отмечаемая в старых поселениях, ослабляет их организм, снижает его устойчивость к неблагоприятным факторам и болезням.

Наряду с густозаселёнными территориями в пределах ареала крапчатого суслика встречаются и разреженные поселения, в которых плотность жилых нор на гектаре не превышает 10 (Стойко и др., 1980; Леонтьева, Бакка, 1999; Титов, 1999). Подобный характер обитания может определяться либо высоким уровнем смертности от врагов, неблагоприятных погодных условий, дисперсии молодняка из-за недостатка кормов и других причин, либо малочисленностью приплода и, следовательно, "пожилым" средним возрастом населения, приводящим к постоянному его разреживанию из-за отмирания зверьков от старости. В Северо-Западном Причерноморье разреженные поселения можно встретить на отдельных полях зерновых или пропашных культур. Хотя обитающие на них немногочисленные зверьки имеют высокую плодовитость, они не образуют плотных скоплений вследствие повышенной гибели или выселения приплода из-за недостатка кормов или других причин (высоты растений, глубокой вспашки и т.д.). На целинных участках в разреженных поселениях зверьки, наоборот, отличаются низким уровнем воспроизводства и не увеличивают численность из-за постоянного отмирания старых сусликов. Такие изолированные поселения, как правило, находятся в стадии угасания и со временем исчезают.

Сроки существования небольших поселений исчисляются немногими годами. Созданное нами в 1980 г. искусственное поселение у с. Коблево существовало 8 лет, а новое, созданное нами на этом же месте в 1989 г., оказалось ещё более недолговечным и исчезло уже через 7 лет после образования.

Если в небольших поселениях, площадью всего в несколько гектаров, все суслики вскоре оказываются состоящими в той или иной степени родства и переселение некоторых зверьков из одной его части в другую существенно не влияет на повышение генетического разнообразия населения, то в крупных, сплошных поселениях, занимавших

ранее десятки и сотни гектаров целины, процесс вымирания затягивался из-за того, что обмен зверьками-переселенцами между различными, более удалёнными частями такого поселения существенно снижал степень его инбридирования. В крупных поселениях могло происходить, как мы считаем, и полное вымирание некоторых участков с последующим, повторным заселением их кочующими зверьками. Процессы формирования новых группировок начинались там заново, но не принимали такого "скачкообразного" характера, какой отмечается сейчас на посевах, а протекали постепенно из-за небольшого количества основателей и более высокого уровня смертности от инфекционных заболеваний на ранее заселённой территории. Характер обитания крапчатых сусликов в начале прошлого века в естественных условиях представляется нам именно совокупностью близкорасположенных поселений, в которой постоянно происходило вымирание одних и возникновение других поселений.

В прошлом в естественных биотопах толчком к переселению сусликов из одних мест в другие могли служить природные факторы: засухи, степные пожары, изменения высоты и густоты травостоя во влажные и сухие периоды, вынуждавшие этих грызунов совершать дальние переселения в поисках корма и подходящих местообитаний. Массовые перекочёвки сусликов происходили в XIX столетии (Черняев, 1857). Заселение новых территорий сопровождалось вспышками численности, в результате чего видом осваивались значительные площади и обеспечивалось существование сусликов до следующих вынужденных расселений и новых подъёмов численности. В ходе исторического развития степных биоценозов значительные территории могли временно освобождаться от этих грызунов, а впоследствии заниматься ими заново.

Сходные изменения размеров и характера заселения территории в естественных местообитаниях известны и у сусликов других видов. В Северо-Западном Прикаспии сплошные непрерывные поселения малого суслика с высокой численностью (до 100 экз./га) занимали обширные пространства. Истребительные работы почти не проводились. Несмотря на это, численность по естественным причинам снизилась приблизительно втрое. При этом непрерывные сплошного типа поселения преобразились в разобщённые (мозаичные), локального типа поселения (Ширанович, 1968). У арктического длиннохвостого суслика в зоне высокой численности отмечаются сплошные ленточные поселения, насчитывающие несколько сотен зверьков, а в зоне

низкой численности — лишь мозаичные отдельные поселения (Бромлей и др., 1976), что, вероятно, отражает сокращение числа поселений в менее благоприятных условиях существования. Сходная структура поселений отмечена и в естественных местообитаниях горного суслика. В Центральном Кавказе его изолированные поселения, занимающие площади до 300-500 га, имеют пятнисто-мозаичный характер (Крылова, Дейтсфельд, 1987). На отдельных участках плотность достигает 135-180 экз./га (Иванковский, 1987), но в то же время в пределах поселений имеются площадки, где суслики не живут (Ткаченко, 1987). Образование и функционирование отдельных группировок внутри крупных поселений указанных видов, вероятно, управляются теми же популяционными механизмами, что и у крапчатого суслика. Дробление популяции на всё более мелкие группировки с возрастанием степени их изоляции обуславливается не только антропогенным воздействием, но и естественными причинами.

Условия обитания и численность крапчатых сусликов в XIX — XX столетиях

Численность крапчатого суслика в Северо-Западном Причерноморье неуклонно снижалась в течение последних десятилетий, что выражалось в сокращении заселённых им площадей. Объяснение этому находим в особенностях исторического развития региона и закономерностях изменений численности сусликов на протяжении двух столетий.

Научные наблюдения за распространением сусликов в XVIII — XIX вв. крайне скудны. Но мы располагаем любопытным оттиском Издания Херсонской губернской земской управы “Крапчатый суслик”, датированным 1888 г. и подписанным: “Сельский учитель Афанасий Махно”. Кроме обстоятельного описания экологии суслика автор, являясь очевидцем первоначального заселения им полей, уделяет много внимания истории формирования вредоносной деятельности вида на полях в южной части Елисаветградского уезда (ныне Кировоградская область), расположенном в 200 км к северо-востоку от района наших исследований. Из его материалов следует, что сусликов в начале XIX века было “весьма мало: на 100 десятин, как передают, приблизительно можно было насчитать не более 2 — 3 штук” (Махно, 1888, с. 1). Суслики селились на выгонах и выпасах, но избегали хлебных полей и сенокосов с высоким травостоем. Жалоб на их

вредоносную деятельность от земледельцев в первой четверти XIX столетия не поступало (Черняев, 1857).

До середины прошлого века продолжалась прохладно-влажная многовековая климатическая эпоха (Шнитников, 1957). В эту пору в Причерноморье широко распространились высокотравные многовидовые сообщества “в два фута вышиной.” Ещё в конце XVIII века в Бессарабии произрастали такие высокие травостои, среди которых не было видно пасущегося скота (Эварницкий, 1888, по Кривенко, 1991). Естественно предположить, что крапчатые суслики, избегающие и в наше время высокотравья, имели ограниченные пространства для существования. А. Махно (1888) сообщает, что в начале прошлого столетия они селились по бугристым и щебнистым склонам, где травостой был разрежен и угнетён.

Северо-Западное Причерноморье начало заселяться оседлым населением с конца XVIII века, после перехода этой территории к России. До этого степные пространства использовались немногочисленными кочевыми племенами ногайцев. С увеличением народонаселения и развитием сельского хозяйства, а также с началом потепления климата арена жизни для сусликов стала увеличиваться. “Там, где прежде были непролазные бурьяны и высокие травы, остававшиеся нетронутыми круглый год, и где суслики селились неохотно и даже совсем их не было, там стали ходить стада и сеяться хлеб, от чего поля представляли больше простора и удобства для обиталища сусликов” (Махно, 1888, с. 2). В 50-х годах прошлого века суслики уже встречались во многих местах, а к 1883 г. заселили всю местность. В этом году на десятине их насчитывали до 40 штук (Махно, 1888).

Увеличению численности сусликов способствовали как изменения климатических условий в связи с началом теплой сухой климатической эпохи, повлекшие интенсивную деградацию степных высокотравных растительных сообществ, так и освоение целинных земель под зерновое хозяйство и пастбища. Появление обширных пространств, используемых для выпаса скота, с низким травостоем и твёрдым грунтом создало благоприятные условия обитания для сусликов и способствовало расширению заселённой территории.

Животноводство, в особенности овцеводство, бурно развивалось в Степном Причерноморье до середины прошлого столетия. Но уже с конца шестидесятых годов, когда пастбища ещё составляли около 70 % общей площади, началось сокращение овцеводства в связи с понижением цены на шерсть и повышением цены на хлеб, особенно пше-

ницу. С 1871 г. по 1881 г. овцеводство уменьшилось на 10 %, с 1881 г. по 1890 г. также на 10 %, но с 1890 г. по 1900 г. — уже на 24 %, а с 1900 г. по 1910 г. — на 27 %. Одновременно увеличивалась площадь пахотных земель. В начале шестидесятых годов они занимали около 15 % всей площади угодий, в 1881 г. запашка составила 37 %, в 1887 г. — 48 % в 1890 г. — 53 %, а в 1900 г. — 61 % всей территории (Браунер, 1922). Таким образом, за 20 лет пахотные земли значительно расширились, а выпасы соответственно сократились. По мере распашки бывших пастбищ всё большее число сусликов вынужденно оказывалось на посевах.

На первых этапах развития зернового хозяйства увеличилась и площадь залежей. Создалась ситуация, сходная с современной, когда сусликов стали “перегонять” с одного поля на другое или на смежные залежи и неудобья распашкой и чёрным паром, чем стимулировали воспроизводственные процессы. Залежные земли из-за интенсивного размножения на них сусликов стали играть роль стаций-накопителей. Уже тогда заметили, что суслики не любят и избегают пашни (Виноградов, 1914; Мартино, 1915). Появление их на посевах Б. С. Виноградов (1914) объясняет временным переселением с соседних участков целины в начале лета в поисках корма. После уборки урожая на полях оставалось мало пищи и зверьки возвращались на целину. Увеличение общей численности сусликов обусловило рост их вредоносной деятельности на посевах. По словам А. А. Браунера (1923, с. 46) на юге Украины в 80-90-х годах прошлого столетия “суслики считались главным и почти непобедимым врагом”.

Однако высокий уровень их численности продержался сравнительно недолго. В начале XX столетия завершился переход к преимущественному ведению зернового хозяйства, что заставило сельских жителей обратить в пахотные поля всё, что было возможным и почти уничтожить сенокосы и пастбища. Суслики сохранились в основном на неудобьях, доля которых в структуре посевных площадей резко снизилась, а их численность и наносимый посевам вред резко сократились. “Перед войной широкая распашка полей уничтожила места, годные для жизни сусликов, и тогда суслики приносили вред лишь в немногих местностях” (Браунер, 1923, с. 46). За время первой мировой и гражданской войн сельское хозяйство юга Украины пришло в запустение. Об этом периоде А. А. Браунер (1923, с. 43) писал: “Теперь, когда сенокосы и перелог не бывало увеличились, суслики стали умножаться в числе и снова угрожать посевам”. Аналогичная

ситуация повторилась во время Великой Отечественной войны. Первое послевоенное десятилетие характеризовалось увеличением численности и вредоносности сусликов.

В послевоенные сороковые годы, несмотря на активную систематическую борьбу с сусликами, их численность сохранялась на высоком уровне. Особенно густо были заселены земли южных областей: Одесской, Измаильской, Херсонской и Николаевской (Решетник, 1948). Усиление борьбы с этим видом в 50-е годы и новые агротехнические мероприятия привели к резкому сокращению заселённых сусликами площадей. Численность крапчатых сусликов в Украине за 15 послевоенных лет уменьшилась почти в два раза (Сокур, 1963). Такое же значительное падение численности этого вида отмечает В. А. Попов (1960) в Волжско-Камском крае. Если в 1948 г. на юго-западе Татарии крапчатый суслик встречался на отдельных участках с довольно высокой плотностью, то уже в 1956 г., несмотря на специальные поиски, не удалось добыть ни одного зверька. В 1950 г. в Татарии было заготовлено 38561, а в 1959 г. только 79 шкурок крапчатых сусликов.

Восстановление сельского хозяйства с преимущественным развитием зернового направления сопровождалось увеличением посевов пропашных культур, что ещё более снизило численность сусликов в Причерноморье. Ко времени начала наших исследований разобщённые поселения сохранились по неудобьям, поросшим естественной растительностью и используемым под выпасы. Также в других местах ареала суслики исчезли в конце 60-х годов совсем или стали малочисленны (Груздев, 1969). Снижение их численности происходило и в последующие годы. А. С. Горбенко (1980) пишет, что в Среднем Приднепровье к концу 70-х годов многие поселения, изученные автором в 1965 — 1975 гг., уже не существовали. Аналогичные процессы шли и на юго-западе ареала вида. Большинство поселений на целине, известных нам с конца 60-х годов, в течение последующих двух десятилетий прекратили своё существование (Лобков, 1993). Одной из важных причин уменьшения их числа стало продолжающееся сокращение площадей степных участков. В связи со снижением численности и вредоносности сусликов в начале 80-х годов было официально рекомендовано отказаться от химических средств борьбы с крапчатым сусликом в Молдавской ССР, Правобережной Украине и Центрально-Черноземном районе (Гладкина, 1983).

Посредством статистического анализа данных Службы защиты

растений за 1958-1984 гг. М. Е. Саулич (1986) выявлены особенности снижения численности сусликов на всей территории бывшего СССР. Характер многолетнего снижения уровня численности оказался одним и тем же на всей территории обитания сусликов, независимо от их вида. После распашки естественных мест обитания сначала происходил относительно быстрый подъём их численности. Истребительные мероприятия не могли сдержать его и вызывали только лишь ежегодные флуктуации вокруг линии многолетнего тренда. Эта фаза длилась 3-4 года. Достигнув пика, численность удерживалась некоторое время на высоком уровне, а затем начинался многолетний спад.

По мере увеличения площади распашки происходило постепенное дробление популяций сусликов на всё более мелкие группировки, степень изоляции которых с течением времени возрастала, вплоть до полного прекращения контактов между особями разных поселений. Изоляции способствовала интенсификация сельскохозяйственного производства, проведение истребительных мероприятий и ухудшение условий обитания на нераспаханных участках пастбищ из-за перевыпаса скота. О размерах освоения естественных местообитаний сусликов свидетельствуют следующие данные. В Пензенской области на залежи в 1955 г. приходилось 104 тыс.га, в 1972 г. — 4 тыс.га, а в 1975 — 0 га (Стойко и др., 1980). В Одесской области с 1956 по 1974 гг. площадь неудобий сократилась на 80,7 тыс.га (Лобков, 1980).

На протяжении двух веков численность сусликов изменялась несколько раз. Периоды её высоких значений не превышали трёх десятков лет каждый (1880-1900 гг.; 1920-1950 гг.). Они были связаны с уровнем и характером хозяйственного использования территории Северо-Западного Причерноморья и обуславливались сельскохозяйственной деятельностью, которая приводила в действие внутривидовые механизмы увеличения воспроизводства, рассмотренные нами в настоящей работе.

Антропогенное воздействие на данный вид нельзя оценивать однозначно. В конце прошлого века именно оно, изменив условия существования в одну сторону (увеличение пастбищ и частичная распашка местообитаний), “сделало” крапчатого суслика массовым видом, а в начале и в конце текущего столетия опять через изменение этих условий, но уже в другую сторону (сплошная распашка территории и освоение последних целинных участков), сократило его численность.

Популяция крапчатого суслика во второй половине XX столетия стала уменьшаться вследствие увеличения площадей под пропашными и зерновыми культурами, малопригодными для обитания сусликов, проведения специальных истребительных и агротехнических мероприятий, что привело сначала к образованию изолированных поселений на сохранившихся целинных участках, а затем, по мере уменьшения числа этих поселений, к освобождению от сусликов обширных пространств.

По мере сокращения естественных местообитаний и ухудшения условий существования на посевах в отдельных районах выживанию сусликов на полях способствовали изменения в структуре посевных площадей, связанные с массовым введением в севооборот посевов многолетних кормовых трав. Аэровизуальный учёт поселений в апреле 1984 г. в окрестностях г. Одессы выявил, что сусликами заселено 64 % полей многолетних трав, 67 % целинных участков и 28 % озимых зерновых. Из этого числа 3/4 трав, половина неудобий и озимых были заселены с плотностью свыше 20 экз./га (Лобков, Олейник, 1983). Сходный уровень заселённости полевых угодий сусликами отмечается и в 90-х годах нынешнего столетия в некоторых районах Северо-Западного Причерноморья.

Сокращение численности сусликов в последние десятилетия вызвало обеспокоенность дальнейшей судьбой этого вида. Раздаются призывы отнести его к редким видам, включить в Красные книги областей и некоторых стран (Стойко и др., 1980; Васильев, Михайленко, 1996; Леонтьева, Бакка, 1999). При этом не учитываются причины сокращения численности, а предлагаемые меры формальной охраны не основываются на знании особенностей биологии и существования вида в прошлом. Снижение численности — следствие современного антропогенного изменения местообитаний. В полевых угодьях только территории со значительной долей в севообороте многолетних трав или залежных земель способны обеспечить длительное существование вида.

Крапчатый суслик издавна считался вредителем сельского хозяйства и сейчас в местах своего устойчивого обитания на посевах он представляет серьёзную угрозу урожаю. Особенно вредит бахчевым и зерновым культурам. На участках с плотностью 100 и более сусликов на гектаре полностью уничтожаются все растения ещё до созревания колосьев. Внесение его в Красные книги областей и стран, выполняющие в настоящее время функции охранных грамот, сделает

незаконным его уничтожение в местах вредоносности, ограничит возможности проведения дальнейших научных исследований, связанных с изъятием животных, а также использование их в хозяйственных целях (в качестве корма для разводимых или содержащихся в неволе ядовитых змей, хищных птиц, пушных зверей).

Для сохранения вида в малочисленных поселениях прежде всего необходимо снизить гибель особей. Но основные потери суслики несут не только и не столько от изъятия их человеком, сколько от своих естественных врагов, многие из которых тоже являются редкими (степной хорёк, хищные птицы, змеи) и болезней. Формальная охрана (занесением в Красные книги) не в состоянии противостоять тем популяционным процессам, которые происходят в изолированных поселениях и ведут к их деградации и исчезновению. Только искусственное расселение и последующее поддержание жизнеспособности популяций специальными методами путём регулярных переселений позволит сохранить этих грызунов на отдельных территориях. Но подобные мероприятия экономически не оправданы. Суслики не представляют такой хозяйственной и эстетической ценности, ради которой стоит заниматься их специальным воспроизводством. Интродукция близкого, хозяйственно более ценного вида — степного сурка (*M. bobak Mull.*) в агроценозы Украины часто приводит к негативным последствиям для сельскохозяйственного производства, в связи с чем возникает вопрос о целесообразности проведения этого мероприятия во многих районах (Машкин, 1997; 1997а).

Экологическую нишу крапчатого суслика занимают другие грызуны, более приспособленные к обитанию в современных агроценозах (мыши, полёвки, обыкновенный хомяк и др.). Хищные птицы переходят на питание новыми массовыми видами. Так, например, балобан, ранее кормившийся почти исключительно сусликами, успешно адаптировался к питанию грачами, количество которых в степной зоне Украины резко возросло. Сокращение численности сусликов, таким образом, не может являться основной причиной вымирания пернатых хищников, тем более, что оно началось в 50-х-60-х годах на фоне ещё достаточно высокой встречаемости сусликов в естественных местообитаниях и на полях.

Исчезновение крапчатого суслика в некоторых частях ареала не приведёт к его полному вымиранию в ближайшие десятилетия. В Поволжье он уже более двух десятков лет считается исчезающим, но так и не исчезнувшим пока ещё видом (Стойко и др., 1980; Титов,

1999). История распространения и динамики численности сусликов в последние два столетия показывает, что они способны быстро наращивать свою численность и расширять заселённые территории при возникновении условий обитания, соответствующих их жизненным потребностям.

Недавно крапчатый суслик всё же был включён в Красную книгу МСОП (категория UV-уязвимый), что справедливо вызывало недоумение у отечественных специалистов (Кузьмин и др., 1998). На территории Северо-Западного Причерноморья состояние популяции этого грызуна не “вписывается” ни в один из критериев, установленных для видов, находящихся в угрожаемом состоянии (Категории ..., 1997). В настоящее время вид не нуждается здесь ни в каких мерах по ограничению его изъятия из природы и консервации его местообитаний. Заповедание небольших степных участков не сохранит длительное время расположенные на них изолированные поселения сусликов. Значительных естественных территорий, могущих обеспечить существование целостной системы взаимосвязанных поселений в регионе не сохранилось. Да и прекращение на них хозяйственной деятельности обошлось бы неоправданно дорого для экономики Украины.

Перспектива существования крапчатого суслика в Причерноморье определяется тем, сохранится ли действие факторов, благоприятствующих функционированию популяций. Тенденции в развитии сельского хозяйства юга Украины дают основание предполагать, что существованию крапчатого суслика в ближайшие несколько десятилетий ничто не будет угрожать, в связи с чем специальные меры его сохранения в регионе не требуются. Более того, мы не исключаем возможности увеличения его вредоносной деятельности в недалёком будущем. Соответственно вновь станут проводиться истребительные мероприятия. Чтобы при этом избежать уничтожения полезной фауны, особенно при использовании отравленных приманок и бактериологических препаратов, следует вернуться к применению агротехнических методов борьбы. Одним из эффективных средств ограничения численности сусликов и снижения их вредоносности являются ранняя вспашка стерни зерновых, вспашка многолетних трав, заселённых сусликами, после первого укуса в мае — июне с оставлением поля на 1-2 месяца под чёрный пар, недопущение выращивания на полях, граничащих с поселениями сусликов, особо повреждаемых ими бахчевых и других культур.

Наиболее быстро увеличивается численность сусликов на многолетних травах. Изолированные поселения, расположенные в естественных местообитаниях постепенно вымирают. В Северо-Западном Причерноморье трофический фактор на посевах трав и на целинных участках не влияет на темпы воспроизводства и выживаемость сусликов. Длительный период вегетации растений позволяет зверькам успешно подготовиться к зимовке даже после продолжительной летней засухи как на посевах, так и на целинных участках. Снижение плотности населения непосредственно не приводит к вспыху размножения, а лишь создаёт некоторые условия для появления высокоплодовитых поколений.

Длительное существование поселения на одном месте увеличивает частоту родственных спариваний, в результате чего повышается доля низкопродуктивных и мелких особей. В формирующихся поселениях преобладают спаривания между неродственными родителями. Их потомки, развивающиеся вне структурированных группировок, приобретают особые свойства: высокую плодовитость самок, крупные размеры, способность к интенсивному жиронакоплению, сохраняющиеся пожизненно. Чем выше доля таких особей в поселении, тем интенсивнее размножение и тем больше ежегодный прирост. По мере развития поселений образуются территориальные группировки с выраженной пространственно-этологической структурой и условия для появления высокоплодовитых самок не создаются. Происходит изменение соотношения высокоплодовитых, крупных и малоплодовитых, мелких сусликов. Доля последних увеличивается, а первых — уменьшается из-за вымирания зверьков от старости. В результате изменения качественного состава населения прирост сокращается, а численность убывает, нередко до полного исчезновения поселения. В этих условиях стабилизация или повторный рост численности возможны либо за счёт иммиграции особей из соседних поселений, либо в результате массовых перегруппировок зверьков на фоне очень низкой плотности населения, активизирующих процессы воспроизводства и возвращающих поселение на начальные этапы развития.

На посевах, где суслики обитают на одном месте всего несколько лет, не успевают сформироваться устойчивые очаги инфекционных заболеваний и фауна их переносчиков (блох, клещей, вшей и др.). Поэтому выживаемость грызунов здесь выше, чем в постоянных мес-

тообитаниях на целинных участках, что способствует более быстрому росту населения на полях многолетних трав.

В основе динамики численности поселений лежат изменения двух главных популяционных показателей — плодовитости самок и выживаемости особей. Подъём численности обусловлен увеличением их значений. Длительное, изолированное существование поселений на одном месте снижает воспроизводство и повышает естественный отход сусликов.

Численность крапчатых сусликов Северо-Западном Причерноморье на протяжении последних столетий не оставалась стабильной, а колебалась в соответствии с изменениями условий обитания. Сельскохозяйственное освоение степей сделало нормой постоянные переселения сусликов из одних мест обитания в другие, чем активизировало процессы их размножения в конце XIX и в середине XX столетий, а позднее, повсеместная распашка территории, преобладание в севообороте зерновых и пропашных культур повлекли дробление сплошных поселений на мелкие изолированные группировки, впоследствии вымирающие через несколько лет. Расширение площадей под залежные земли и посевы многолетних трав способствует интенсивному размножению сусликов в регионе и заселению ими полевых угодий.

ЗАКОНОМЕРНОСТИ ФУНКЦИОНИРОВАНИЯ ПОПУЛЯЦИЙ

Суслики относятся к видам, численность которых в естественных местообитаниях не подвержена регулярным циклическим колебаниям (Татаринов, 1956; Аверин и др., 1979; Скалинов, Сергеев, 1983; Ткаченко, 1986). Но в агроландшафтах, где условия обитания благодаря севооборотам непостоянны и вынуждают зверьков периодически менять места проживания, их количество колеблется по годам достаточно заметно, о чём можно косвенно судить по плотности населения и размерам заселённой территории, изменяющимся в десятки раз.

Поселение крапчатых сусликов, возникающее на поле многолетних трав из немногих особей, за несколько лет вырастает в многочисленную колонию, ходом своего развития напоминая вспышку численности мышевидных грызунов или “экологический взрыв” интродуцированных в новую среду других млекопитающих. Вымирание поселений на целинных участках своим ходом также сходно с завершающими стадиями циклов, ведущими к сокращению численности и освобождению от грызунов ранее заселённых территорий. Правомочен вопрос, не являются ли общими популяционные механизмы, обеспечивающие изменения численности для сусликов и других видов млекопитающих?

Явления, сопровождающие изменения численности млекопитающих

Как было показано выше, развитие молодых поселений крапчатых сусликов на многолетних травах в значительной степени обусловлено повышенными темпами воспроизводства и, прежде всего, высокой плодовитостью самок. Аналогичное увеличение размеров выводков при росте численности установлено и у хищных: песца (Смирнов, 1964; Поляков, 1974), лисицы (Корытин, 1983), волка (Рябов, 1988); копытных: лося (*Alces alces* L.) (Тимофеева, 1974); кабана (*Sus scrofa* L.) (Иванова, 1986), у многих грызунов. Так плодовитость башкирской полёвки (*Alticola macrotis* Radde) увеличивалась в течение двух лет с 4,95 эмбрионов в 1985 г. до 6,09 эмбрионов в 1987 г. (Епифанце-

ва, 1990). В фазе нарастания и пика численности увеличивается плодовитость копытного лемминга (*Dicrostonyx torquatus* Pall.) в Таймырской тундре (Винокуров, Орлов, 1974) и на острове Врангеля (Чернявский, Ткачев, 1982). В год пика повышается средняя плодовитость и взрослых самок сибирского лемминга (*Lemmus sibiricus* Kerr.). Средняя величина летнего помёта в фазе максимума равна $7,7 \pm 0,2$, а в фазе минимума — $6,4 \pm 0,3$ детёнышей (Mullen, 1968, по Чернявскому и Ткачеву, 1982). Ещё большие различия в плодовитости у этого вида обнаружили Н. Н. Соколов с соавторами (1957). В год пика среднее число эмбрионов у взрослых самок равно $7,4 \pm 0,2$ ($n = 83$), а в фазе депрессии — $5,9 \pm 0,3$ ($n = 40$). По данным Т. В. Кошкиной и А. С. Халанского (1962), во время нарастания и в год пика численности плодовитость норвежского лемминга (*L. lemmus* L.) оказывалась выше, чем в другие годы (соответственно 6,9 и 6,6 против 5,5 и 5,9 эмбрионов).

Увеличение темпов воспроизводства происходит не только на фазе естественного подъёма численности, но и в процессе её восстановления после истребительных мероприятий, что наблюдается у многих грызунов. При этом рост обеспечивается не только увеличением количества эмбрионов, приходящихся на одну самку, но и участием в размножении большинства самок, снижением эмбриональной смертности, а у полициклических видов и за счёт раннего размножения молодняка и увеличения количества помётов. Подъём численности у серых крыс (*Rattus norvegicus* Berk.) в группировках, подвергнутых дератизационным обработкам, начинается при низких показателях плотности. Среднее число эмбрионов у самок повышалось до 10,2, в то время как при исходной плотности населения, до обработки оно составляло всего 7,0 (Козлов, 1981). У сурков после истребления тоже увеличивались размер выводков и доля размножающихся самок (Бибиков, 1967; 1988; Михайлюта, 1983; Бибиков, Поле, 1986; Поле, Бибиков, 1991). Интенсивное размножение на обработанных участках отмечено у малого суслика (Лисицын и др., 1959), хомяка обыкновенного (*Cricetus cricetus* L.) (Ружич, 1974), больших песчанок (*Rhombomys opimus* Licht.) (Яковлев и др., 1967; 1968), полуденных (*Meriones meridianus* Pall.) и гребенщиковых (*M. tamariscus* Pall.) песчанок (Глеженов и др., 1979), лесных полёвок и мышей (Евдокимов, 1979). После депрессии численности волка, вызванной преследованием человеком, на этапе её восстановления (с 1965 по 1985 гг.) размер выводка составил 7 волчат, в то время как в период высокой численности (1936-1950 гг.) всего 5 волчат (Рябов, 1988).

Повышение плодовитости выступает одним из главных факторов, обеспечивающих “экологический взрыв” у видов, интродуцируемых в новую среду обитания. В начале роста численности в дельте Аму-Дарьи в 1947-1949 гг. у одной самки ондатры рождались за сезон 23 детёныша (Покровский, 1951), а в 1956-1957 гг. (вершина фазы) — уже только 20 (Корсаков, 1959, по Чеснокову, 1976). Снижение численности этого вида тоже в значительной мере “обеспечивалось” сокращением плодовитости после периода высокой численности. Н. И. Чесноков (1989) сообщает, что в низовьях Оби в 1955-1956 гг. у одной самки ондатры в среднем рождались 18 молодых, а в 1961 г. на матках старых ондатр насчитывали лишь 14 тёмных пятен. В Курганской области в 1947-1948 гг. в фазу “экологического взрыва” количество плацентарных пятен на одну самку ондатры за сезон размножения составляло 20,1-22,3 (Корсаков, 1959, по Чеснокову, 1976), а в 1955-1957 гг. — 14,85-15,73 (Смирнов, Шварц, 1959, по Чеснокову, 1976).

О. В. Митропольский с соавторами (1986) сообщает, что у серой крысы, проникшей в 40-х годах в Ташкентский оазис, среднее число эмбрионов было достоверно выше в начальный период освоения новой территории, чем в последующий (соответственно 7,9 и 7,0).

Снижение численности у видов с выраженной её цикличностью и у видов без цикличности, в значительной степени обеспечивается замедлением темпов воспроизводства путём уменьшения среднего числа эмбрионов, приходящихся на одну самку, сокращением доли размножающихся самок и увеличением эмбриональной смертности. Величина приплода при спаде численности уменьшалась у леммингов (Чернявский, Ткачев, 1982; Кузнецова, 1988), песца (Смирнов, 1964), лося (Приклонский, Червонный, 1970; Тимофеева, 1974; ЗаблOCKая, 1975), бобра (*Castor fiber* L.) (Борисов, 1982); зайца-беляка (*Lepus timidus* L.) (Наумов, 1960; Когтева, Морозов, 1972).

Интенсивность размножения красной (*Clethrionomys rutilus* Pall.) и красно-серой (*C. rufocanus* Sund.) полёвок снижалась уже в год пика, перед спадом численности (Семёнов, Судьбин, 1980; Курышев, Курышева, 1990). У ондатры после достижения высокой плотности населения уменьшалась не только плодовитость, но увеличивалась яловость самок (Ширяев, 1988; Errington et al., 1963). В фазе спада численности у ондатр существенно возрастает также количество резорбирующихся эмбрионов, достигая 14,3 % (Лаанету, 1990). Увеличение эмбриональной смертности при максимуме численности отмече-

но и для серой крысы. Доля самок с резорбирующимися эмбрионами была в 2-3 раза выше, чем при низкой плотности (Козлов, 1980). У рыжей полёвки (*C. glareolus* Schreb.) число самок с эмбриональными потерями наиболее велико в год депрессии (Окулова, Казанцев, 1978), что можно объяснить сохранением в стадиях переживания особей, рождённых ещё на пике численности. У зайца-беляка величина резорбции тоже находится в прямой зависимости от численности популяции (Ивантер, 1969).

П. Б. Юргенсон (1966) отмечает, что одна из главных причин снижения численности животных заключается в постепенном накоплении в популяциях молодых самок с более низкой плодовитостью. По этой причине у белки из-за преобладания молодых особей с пониженной плодовитостью, происходит снижение её средних показателей в годы пиков численности (Сорокин, 1966; Карпухин, 1967). Накоплением молодых самок, обладающих невысокой плодовитостью, объясняет снижение численности зайца-беляка в европейской части России Т. П. Томилова (1972).

Изменения возрастной структуры населения, определяющие снижение темпов воспроизводства у вышеназванных видов, сходны с увеличением доли самок крапчатого суслика, обладающих невысокой плодовитостью в поселениях на посевах трав. Однако сокращение прироста определяется здесь не столько изменением возрастного состава, сколько заменой более плодovitых поколений менее плодovitыми. Не исключено, что пониженная плодовитость молодых белок и зайцев-беляков в указанных выше работах, также обусловлена не столько возрастом животных, сколько особенностью тех новых поколений в популяциях, которые эти особи представляют. Это предположение подтверждают данные С. В. Курышева и Л. П. Курышевой (1988), изучавших динамику демографических показателей лесных полёвок в ходе популяционного цикла. “Запуск” фазы подъёма осуществлялся у них за счёт вступления в размножение молодых особей из первых весенне-летних помётов, обладающих более высокой плодовитостью, нежели перезимовавшие самки (у красно-серой полёвки соответственно 5,7 и 4,3; у красной — 8,0 и 6,8 эмбрионов). Ими высказано предположение, что эти молодые животные обладают генетически детерминированной способностью к более интенсивному размножению. Л. М. Шиляева (1971) тоже считает, что генерации песца, рождённые на разных стадиях цикла численности, отличаются друг от друга уровнем плодовитости и средней продолжитель-

ностью жизни, так как они появляются на свет в разных циклически изменяющихся условиях обитания. Смена генераций поэтому определяет и динамику численности песцов.

Разнокачественность поколений на разных фазах численности подтверждается не только их уровнем воспроизводства, но и различными соотношениями фенотипов в популяциях. В. М. Ефимов с соавторами (1988) обнаружили у водяной полёвки (*Arvicola terrestris* L.) соответствие фенотипической структуры популяции фазам динамики численности. Хронографическая изменчивость фенотипических признаков белки тоже связана с изменением её численности (Михеева, 1977; Бадмаев, 1988). С плотностью населения и фазой численности коррелируют частоты разных фенотипов у красной полёвки и полёвки-экономки (Кривошеев, Цветкова, 1982), большеухой полёвки (Епифанцева, 1990), европейской рыжей полёвки (Истомин, Алексеева, 1990), восточно-европейской полёвки (*M. subarvalis* Meyer) и лесной мыши (*Apodemus sylvaticus* L.) (Ларина и др., 1983).

Изменение качественного состава популяции млекопитающих во времени подтверждается наблюдениями за динамикой массы тела, средних размеров черепа и других морфологических показателей. Снижение массы тела в период депрессии численности отмечено у зайца-беляка (Наумов, 1960), серой крысы, домовый мыши (*Mus musculus* L.), каролинской белки (*S. carolinensis* Gmelin), ондатры (Scheffer, 1935, по Наумову, 1960). Увеличение средней массы животных при повышении численности является одной из характерных черт популяционных циклов мышевидных грызунов. Такая закономерность установлена у копытного лемминга в природных условиях (Чернявский, Ткачев, 1982). У красной и красно-серой полёвок в фазе максимума сеголетки были мельче а в фазе минимума — крупнее, в то время как масса тела перезимовавших самцов и самок была особенно высокой, напротив, в фазе максимума и самой низкой в последней фазе минимума популяционного цикла (Кошкина, 1974). Подобная закономерность в вариациях массы тела зверьков в зависимости от фазы популяционного цикла обнаружена у некоторых полёвок (Chitty, 1952; Krebs, 1964 по Кошкиной, 1974; Rose, Gaints, 1978; Southern, 1979;) и бурого лемминга (*L. trimicronatus* Rich.) (Krebs, 1963). Отмечено уменьшение веса сурчат лесного сурка перед спячкой в период сокращения популяции (Davis, 1981).

Среди хищных наиболее полно изучена хронографическая изменчивость черепа песца. С. Е. Раменский (1982) с помощью одно-

факторного дисперсионного анализа на большом материале (свыше 700 черепов) доказал, что кондилобазальная длина, длина и масса тела молодых как самцов, так и самок достоверно различались ($P > 0,99$) в сезоны сбора материала. Средние значения этих показателей изменялись одновременно и однонаправленно с динамикой численности песцов на севере Западной Сибири. У соболя также отмечена связь размеров прибылых особей с динамикой численности (Монахов, Раменский, 1988).

Хронографические изменения размеров черепа при сравнении выборок сочетающихся годов, когда происходит резкое изменение численного потенциала популяций, установлены у обыкновенной (*Sorex araneus* L.) и равнозубой (*S. isodon* Turov) бурозубок (Сергеев и др., 1990). Хронографические изменения веса, размеров тела и черепа, происходящие в естественных условиях, обнаружены также у лося (Тимофеева, 1974), лисицы (Корытин, Соломин, 1978), полёвок (Кошкина, 1974; Бойкова, 1978; Сосин, 1978; Mallory et al., 1981), леммингов (Чернявский, Ткачев, 1982), белок (Михеева, 1985), обыкновенных бурозубок (Шарова, 1982).

Увеличение размеров особей наблюдается и в ходе акклиматизации в фазе “экологического взрыва”. Так, применение однофакторного дисперсионного анализа показало, что самцы и самки ондатры, добытые на Приобском Севере в 50-х — начале 60-х годов в первые годы после выпусков, имели максимальные размеры кондилобазальной длины черепа и других краниометрических параметров. Впоследствии происходило постепенное уменьшение размеров особей и приближение их к прежним, “доинтродукционным” величинам (Раменский и др., 1988). Сравнение размеров черепов соболей, выпущенных в новые местообитания с аналогичными размерами соболей из донорских популяций, выявило, что акклиматизанты через 10-15 лет оказались крупнее прародителей по длине, высоте и ширине черепа (Монахов, 1984).

Изменение конечных размеров особей в ходе цикла численности обуславливается неодинаковой скоростью роста молодняка на разных его стадиях. О темпах роста молодых особей нередко судят по приросту массы тела. А. Н. Данилов (1983) изучал динамику роста детёнышей копытного лемминга в экспериментальных условиях. При сходной начальной массе зверьков средний темп суточного прироста для всех выводков составил в год депрессии численности $0,551 \pm 0,092$ г ($n = 60$), а в следующий год начала её подъёма — $1,011 \pm 0,116$ г

($n = 190$). Особенно примечателен тот факт, что и зверьки, посаженные в клетку по одному, ежедневно увеличивали приросты соответственно на $1,219 \pm 0,216$ г ($n = 16$) и $1,713 \pm 0,222$ г ($n = 31$).

Потомки жёлтобрюхих леммингов в фазу подъёма численности в возрасте 5 и 45 дней оказались крупнее, чем их сверстники, рождённые особями, отловленными в период её спада (Кузнецова, 1988). Аналогичные результаты получены в виварии у молодых водяных полёвок. Скорость их роста также изменялась по фазам численности. На подъёме она была наибольшей, а на спаде — наименьшей (Чубыкина, 1990).

Темпы роста и полового созревания определяются фазой динамики численности и у красно-серой полёвки. Размеры зимовавших особей были максимальны на пике численности и минимальны на подъёме. Наибольший прирост размерных показателей в период с осени года рождения до следующего лета отмечается у полёвок, родившихся в год подъёма численности, наименьший — в год спада (Новиков, Фалеев, 1988). Молодые пенсильванские полёвки (*M. pennsylvanicus* Ord) быстрее росли на стадии подъёма, чем на стадии пика численности (Boonstra, Peter, 1987). Более крупные молодые уинтские суслики (*S. armatus* Kenn.) появляются после спада популяции (Sauer, Slade, 1987).

Увеличение размеров, в частности кондилобазальной длины черепа, в 60 — 70-х гг. произошло у прибылых волков в Молдавии и Украине. В течение 10 лет одновозрастные молодые волки становились также тяжелее. Причиной более крупных размеров взрослых волков послужило увеличение скорости роста щенков (Раменский, 1982). В период сбора материала численность волков была минимальной (Раменский и др., 1983;). Более интенсивный рост щенков песца происходил одновременно с нарастанием численности населения (Раменский, 1982). Изменение размеров сеголетков соболя также связано с фазами численности, на что обратили внимание В. Г. Монахов и С. Е. Раменский (1988). Синхронные изменения кондилобазальной длины черепа сеголетков и численности популяции обнаружены у горностая (*Mustela erminea* L.) (Копеин, 1965; 1967). Особенности роста лесных мышей тоже не одинаковы на разных фазах популяционного цикла (Беляченко, 1983).

Явление ускоренного развития молодых особей с соответствующим увеличением размеров взрослых отмечено и у человека (*Homo sapiens*) в последние 100-150 лет, получив название акцелерация. По-

скольку человек относится к млекопитающим, логично ожидать, что некоторые популяционные процессы, протекающие у животных, происходят и в человеческих популяциях. Возможности и методы изучения морфологической изменчивости у человека имеют свои особенности, которые позволяют выяснить отдельные стороны этого процесса лучше, чем у животных. Так установлено, что различия в длине тела взрослых проявляются уже в младенческом возрасте и представляют собой выражение свойственной данной группе интенсивности роста. О генетической детерминации как темпов роста тела, так и значений дефинитивной длины тела свидетельствуют данные близнецовых исследований и семейных наблюдений (Чеснис, 1971; Никитюк, 1976). Аналогичные различия в размерах молодых животных, отловленных на фазах роста или снижения численности, а также особенности роста крапчатых сусликов в молодых и старых поселениях, установленные нами, могут быть тоже генетически предопределены. Картина изменений кондилобазальной длины черепа сусликов в развивающихся поселениях схожа с увеличением длины тела в процессе акцелерации у мужчин и женщин, которое также происходило путём уменьшения частоты индивидов с длиной тела ниже и равной средней, при одновременном увеличении числа индивидов с длиной тела выше средней и высокой (Волкова, 1988). Наряду с удлинением тела у современных мужчин наблюдается изменение его пропорций (Волкова, 1988). Также непропорционально происходят хронографические изменения черепа у белок (Михеева, 1985) и крапчатых сусликов (наши данные), что может свидетельствовать о генетической разнотемпности поколений.

Динамика численности млекопитающих сопровождается изменением не только размеров тела, но и морфофизиологических показателей. У белки такую связь показал А. Н. Куликов (1985). У леммингов в ходе цикла происходят специфические изменения не только массы тела, но также индексов и абсолютных показателей внутренних органов (Чернявский, Ткачев, 1982). Они затрагивают и эндокринный комплекс. Для каждой фазы цикла установлены характерные особенности эндокринных реакций. На пике численности система “гипофиз — надпочечники” максимально активна. С динамикой функции надпочечников коррелирует также функционирование системы “гипофиз — щитовидная железа”. Структура последней у леммингов в период максимума численности имеет существенные различия по сравнению с её структурой в другие периоды. У красно-серой

полёвки на пике численности тиреоидный статус невысок, а у красной полёвки в этой фазе функциональное строение выше (Хлыновская, 1990).

Изучение состояния щитовидной железы у крапчатого суслика свидетельствует об уменьшении морфометрических показателей её активности с увеличением возраста поселений и плотности населения. В ней существенно уменьшается высота тироцитов и количество резорбционных вакуолей (Олійник, 1995). Изменения активности щитовидной железы в ходе нарастания численности в молодых поселениях сусликов похожи по характеру на её изменения в ходе циклов у леммингов (Чернявский, Ткачёв, 1982).

Таким образом, изменения численности у многих видов млекопитающих сопровождаются явлениями, сходными с наблюдаемыми у крапчатого суслика в ходе развития и угасания поселений. Её увеличение определяется повышением средней плодовитости, участием в размножении большинства самок, сопровождается укрупнением особей и постепенным понижением активности щитовидной железы. На фазе спада популяции характеризуются снижением темпов воспроизводства, уменьшением скорости роста молодняка, мельчанием особей.

Особенности функционирования популяционных механизмов у млекопитающих и их применение в практической деятельности

Сходство внешних проявлений популяционных процессов у разных видов млекопитающих может определяться одинаковыми внутренними причинами, т.е. внутривидовыми механизмами, действующими по одной схеме. У крапчатого суслика в Северо-Западном Причерноморье они проявляются, на наш взгляд, в наиболее неискажённой форме, у других же видов на динамику численности существенно влияют, кроме внутривидовых, многочисленные внешние факторы, суммарное действие которых опосредует и маскирует проявление этих механизмов.

Основу популяционного механизма повышения численности млекопитающих составляет увеличение темпов воспроизводства, обусловленное появлением поколений особей с повышенной плодовитостью, сохраняющейся на протяжении всей их жизни. Возможно, как и у сусликов, для этого необходимо значительное снижение плотности

населения, нарушение пространственно-этологической структуры, повышение частоты неродственных спариваний.

Увеличение доли высокоплодовитых особей в популяциях определяет инерцию высоких приростов в последующие сезоны. В результате, нарастание численности продолжается ещё некоторое время после включения механизма, постепенно снижающего воспроизводство в последовательно появляющихся следующих поколениях. В результате его функционирования в переуплотнённых популяциях рождаются поколения животных, отличающихся пониженным репродуктивным потенциалом. Смена высокоплодовитых поколений менее плодовитыми определяет популяционную составляющую в группе факторов, формирующих динамику численности. Действия внутривидовых механизмов усиливаются или ослабляются внешними воздействиями. Рост численности может ускоряться наступлением благоприятных условий, а спад усугубляться дополнительными экстремальными ситуациями (погодные аномалии, эпизоотии и др.). В результате темпы роста популяций, а также амплитуды колебаний численности могут различаться на одноименных фазах разных циклов.

Важной особенностью регуляторных механизмов является их “инерционность”, которая определяет возвращение популяций после запускающего цикл воздействия не к исходному состоянию, а к противоположной фазе численности. После однократного воздействия, численность популяций, подобно маятнику, некоторое время колеблется в затухающем режиме пока не вернётся к первоначальному уровню. Но внешние воздействия обычно повторяются либо сменяются другими, порождая непрерывность колебаний численности. Однако амплитуда этих колебаний может различаться в зависимости от интенсивности провоцирующих их факторов, а регулярность циклов — нарушаться нерегулярностью самих воздействий. Этим, вероятно, объясняются неожиданные длительные депрессии численности зайцеобразных и грызунов.

У видов с периодическими колебаниями численности выведение популяции из равновесного состояния, при котором прирост уравновешен смертностью, осуществляется естественными факторами, выступающими в роли пускового механизма. Ими могут быть резкие колебания метеоусловий, урожайности кормовых объектов, динамика солнечной активности, циклика природной среды и др. При этом одни факторы могут действовать в направлении повышения гибели животных, а другие, наоборот, в противоположном и понижать её.

Но и первые, и вторые будут провоцировать циклические изменения численности. Экстремальные воздействия (гололёд, наводнения, голод и др.), сокращающие популяции до минимума, включают механизм повышения численности путём интенсификации размножения, а факторы, сокращающие элиминацию особей (благоприятные погодные условия, обилие кормов и др.), способствуют росту плотности населения, что приводит в действие механизм, ограничивающий воспроизводство. В первом случае создаются условия, ведущие к увеличению численности, а во втором — к началу её снижения. Чем интенсивнее воздействие, тем больше амплитуда колебаний. Значительная гибель животных будет способствовать и более высокому последующему её подъёму и наоборот. Чем выше численность норвежского лемминга, тем глубже наступающая депрессия (Катаев, 1987). Если воздействия на популяцию незначительны, то и колебания численности невелики, либо вовсе отсутствуют. Так, в Лапландском заповеднике микропопуляциям красно-серой полёвки в разных высотных поясах присущи неодинаковые уровни численности, а также темпы её нарастания и снижения (Катаев, 1987). Вероятно, давление факторов, вызывающих динамику численности, различается по интенсивности в разных местообитаниях полёвок.

Аналогичный процесс происходит при интродукции животных в новую среду обитания. На первой фазе этого процесса с момента выпуска до начала интенсивного размножения часть особей гибнет или эмигрирует на далёкие расстояния, а другая адаптируется к новым условиям. Именно в этот период в так называемой “беспопуляционной фазе” появляется высокоплодовитое потомство, обеспечивающее высокую продуктивность акклиматизантов в следующей фазе “экологического взрыва”. Нечто подобное наблюдается и при восстановлении численности грызунов после массового истребления человеком. В обоих случаях внешним иницирующим размножение фактором служит антропогенное вмешательство в популяционные процессы изменяющее структуру популяций. К. А. Айрумян с соавторами (1983) считают, что “вспышки” численности полёвок вызваны не максимально благоприятными условиями существования, а нарушением структуры местообитаний и коммуникаций, исключающим действие механизмов саморегуляции.

В любом случае, независимо от факторов (естественных или антропогенных), которые включают внутривидовые механизмы повышения воспроизводства, их действие должно сводиться к обра-

зованию “беспопуляционной фазы” с последующим появлением крупного, высокоплодовитого потомства. Длительность фазы нарастания численности определяется продолжительностью жизни поколений, обладающих повышенными репродуктивными свойствами. Поэтому у животных, срок жизни которых не более одного — двух лет, продолжительность циклов составляет всего 3-4 года, а у тех видов, особи которых живут дольше, их продолжительность достигает 11 и более лет, что следует из таблицы, составленной А. А. Максимовым (1984).

Нашими представлениями о механизмах регуляции численности млекопитающих можно объяснить и другие процессы, происходящие в популяциях. Например, считают, что после искусственного снижения численности происходит интеграция уцелевших животных и образование стабильных поселений из разнокачественных особей, где начинается интенсивное размножение (Шилова, 1993). Но интенсивное размножение является не следствием их объединения, а, как показано нами для крапчатого суслика, следствием появления на свет потомства от одиночно живущих особей ещё на доинтеграционном этапе. На размножение одиночных зверьков до начала формирования устойчивых группировок указывает и сама С. А. Шилова (1993). Объединяются в группы, вероятно, не столько сами уцелевшие особи, сколько их потомки, родившиеся в условиях относительной изоляции и обладающие высокой способностью к репродукции.

В литературе имеются сведения о том, что интеграция животных и резкий подъём численности следуют не сразу после разрежения населения. Так, серые сурки (*M. baibacina* Kast.), уцелевшие после массового истребления, продолжали жить поодиночке ещё два года и только потом объединились в новые семьи, а объединение отдельных семей в колонии произошло ещё позднее (Бибиков, Жирнова, 1956). После массового истребления больших песчанок достоверное увеличение плодовитости у самок происходило не в первый, а только во второй год после снижения численности (Дмитриев, 1977). Аналогичное явление задержки роста численности малого суслика на обработанных участках на один год отмечают Б. С. Кубанцев и В. Н. Дьяков (1980). Но уже через два года после эффективного уничтожения сусликов их численность достигла прежнего уровня. Одним из факторов, способствующих восстановлению численности, эти авторы считают заселение обработанных участков молодыми сусликами, набегающими с соседних необработанных территорий (которые, размножаясь в новых местах, способны произвести высокоплодовитое потомство. Прим. автора).

Среди мигрантов у домовых мышей, полуденных песчанок и малых белозубок (*Crocidura suaveolens* Pall.) встречаются и беременные самки (Щипанов, 1986). Поэтому можно допустить, что интегрируются не только потомки местных особей, выживших после истребительных мероприятий, но также потомки иммигрантов, заселивших освобожденную территорию, появившиеся на свет и выросшие в условиях изоляции, которые приобрели в связи с этим высокую пожизненную плодовитость. Они численно преобладают над родителями и обеспечивают интенсивное размножение в образовавшихся группировках в течение всей своей жизни. Вероятно, поэтому во временных поселениях мелких млекопитающих, образованных мигрантами и их потомками, интенсивное размножение не коррелирует с плотностью, авторегуляторные механизмы снимаются и численность быстро увеличивается (Щипанов, 1986; 1988).

Т. С. Гладкина (1958) отмечает, что после обработок поселения фосфидом цинка, численность малого суслика увеличилась в 15 раз, в то время как на контрольной, необработанной территории — всего в два раза. Такое ускоренное нарастание численности, вероятно, происходит за счёт массового появления высокоплодовитых молодых сусликов, обладающих повышенными репродуктивными свойствами и сохраняющими их в течение двух — трёх сезонов размножения этих поколений.

Молодые, впервые рожающие самки лисиц, “более “чутко” реагируют на изменение плотности популяции, чем взрослые” (Корытин, 1983, с. 81), так как родившись и развиваясь в условиях невысокой численности, как мы полагаем, они приобретают повышенную способность к воспроизводству и увеличивают свой вклад в размножение популяции. И наоборот, появившись в переуплотнённых популяциях, они прекращают размножение, в то время как взрослые звери продолжают размножаться, реализуя свой ранее приобретённый воспроизводственный потенциал.

Повышенными темпами размножения потомков популяционных мигрантов можно объяснять расширение ареалов некоторых млекопитающих. Выселение части особей из сформированных поселений происходит постоянно. Пока на смежной территории условия обитания неблагоприятны для проживания, они и их потомки гибнут и образование новых поселений не происходит или они, образовавшись, вскоре вымирают. Вероятно, поэтому поселения европейского и крапчатого сусликов на периферии их ареалов непостоянны: существуют

несколько лет и исчезают (Сокур и др., 1988). Но как только природная среда приходит в соответствие с требованиями вида, приплод у переселившихся в новые местообитания особей сохраняется. Обладая повышенными репродуктивными способностями, молодые животные быстро наращивают численность. При высокой плотности таких вновь образовавшихся поселений из них увеличивается поток мигрантов во все направления. Попав в прежние материнские поселения, они утрачивают возможность производить высокоплодовитое потомство, так как оно появляется в структурированных, плотно населённых группировках и приобретает тот же невысокий уровень воспроизводства. Лишь те мигранты, которые переселяются в незаселённые местообитания, продуцируют высокоплодовитых особей, способных образовать новые поселения за пределами границ распространения вида. Сходно происходит превращение кружевного ареала в сплошной за счёт интенсификации размножения в периферийных участках очаговых поселений при возникновении там благоприятных условий.

В пользу предложенного нами объяснения механизмов расселения свидетельствуют данные о скорости изменения границ ареалов. Так, распространение малого суслика происходило со скоростью 5–6 км в год (Свириденко, 1927, по Калабухову, Раевскому, 1935), большого суслика в Заволжье — 3–4 км в год (Ермаков, 1996), байбака — 7–8 км в год (Бибиков, Дёжкин, 1988), что сопоставимо с дальностью выселения внутривидовых мигрантов этих видов. Т.е. расширение ареалов идёт путём последовательного образования новых поселений, выселяющимися за их границы особями. Предполагают, что увеличение численности в таких новообразованных поселениях сурков происходит за счёт возрастания рождаемости и сокращения смертности (Бибиков, Дёжкин, 1988).

Повышенные темпы размножения, а также крупные размеры животных, согласно нашим представлениям, должны наблюдаться лишь в зоне освоения видами новых территорий за пределами прежних ареалов. В старых границах будут сохраняться прежние невысокие показатели размножения и мелкие размеры особей. Нашу точку зрения подтверждают данные А. С. Горбенко (1974; 1983) о продвижении границ ареала малого суслика на север. В самых северных поселениях эти грызуны имеют значительно большую длину тела и черепа, чем в южных.

Увеличение численности мелких грызунов после депрессии мож-

но объяснять выселением особей из стадий переживания в соседние угодья, рождением ими потомства, приобретающего при разреженном распределении по территории и дезинтегрированном обитании особые качества, в том числе способность к интенсивному размножению. Оно то и обеспечивает последующий стремительный рост численности. Выселение из сохранившихся очагов может происходить спонтанно (у больших песчанок в период, предшествующий резкому подъёму численности, происходит интенсивное расселение на свободные территории (Бокштейн и др., 1988), резко возрастает обмен особями на фазе депрессии численности и у белок (Павлов, Смышляев, 1974)), а может усиливаться благоприятными условиями существования, образующимися на окружающих территориях природными и антропогенными факторами (метеоусловия, посевы некоторых сельскохозяйственных культур, привлекающие животных и др.). Множественность и однонаправленность процессов размножения, возникающих вокруг отдельных очагов переживания животными неблагоприятных условий, создают впечатление одновременного “всплеска численности” на большой территории, в то время как это суммарный эффект воспроизводства формирующихся элементарных структурных единиц, размножающихся независимо друг от друга (семей, демов, парцелл, элементарных поселений и др.). В качестве “синхронизатора” подъёмов численности могут выступать некоторые естественные колебания состояния среды (изменения погоды, солнечной активности и др.), действующие на значительных пространствах одновременно. При отсутствии последних, подъёмы численности происходят поочередно на отдельных небольших территориях, где для этого создаются необходимые условия. В Северо-Западном Причерноморье массовые размножения полёвок и мышей наблюдаются нерегулярно, но почти каждый год можно обнаружить отдельные поля с повышенной численностью мышевидных грызунов.

Такие процессы, вероятно, происходят и среди животных, интродуцируемых в новые места обитания. На “беспопуляционной фазе” происходит рождение особо плодовитого потомства, которое обеспечивает высокие приросты населения в течение своей жизни и обуславливают последующую фазу “экологического взрыва” численности, во время которой расселяющиеся на свободные территории особи тем же способом продолжают продуцировать высокоплодовитое потомство. Например, рост численности ондатры именно на фазе “экологического взрыва” сопровождался интенсивным расселением

зверьков (Чесноков, 1976). По мере насыщения угодий особями данного вида и формирования пространственно-этологической структуры населения, появляется потомство с пониженной плодовитостью, а высокопродуктивное материнское поголовье постепенно вымирает от старости. Численность стабилизируется и уже не увеличивается до прежних высоких значений, так как из-за полной занятости территории уже не создаются повторные условия для появления значительного количества высокоплодовитых молодых самок. В таких популяциях колебания численности, если и происходят, то не достигают первоначальных величин (Элтон, 1960).

Сокращение населения может ускоряться внешними регулирующими факторами (неблагоприятной погодой, эпизоотиями и др.). Мы согласны с концепцией Н. И. Чеснокова (1989) о роли внешних регулирующих факторов в динамике численности, но лишь в той части, где она объясняет повышение смертности животных на пике и спаде численности. Неблагоприятные воздействия на популяцию в фазе роста не оказывают особого регулирующего эффекта, потому что элиминация части особей не влияет на продуктивность оставшихся, которая определяется сохраняющимися высокоплодовитыми животными. На спаде численности остающиеся в живых особи малоплодовиты и не дают прироста, компенсирующего убыль населения. Поэтому внешние регулирующие факторы существенно ускоряют вымирание. Подтверждением служат наблюдения П. А. Пантелеева (1974). В период массового размножения водяной полёвки отмечены эпизоотии, но в первые два года смертность от них не перекрывала прирост и лишь на третий год они привели популяции к краху. К этому времени, по-видимому, вымерли от старости наиболее продуктивные поколения полёвок, обеспечивавшие интенсивное воспроизводство на фазах роста и пика численности, а сменившие их малоплодовитые поколения принесли незначительный приплод, не способный компенсировать смертность от эпизоотий. Так же, считает автор, и хищники не играют регулирующей роли при интенсивном воспроизводстве водяной полёвки, и лишь в период краха популяции они добывают её до состояния глубокой депрессии.

Спад численности у других млекопитающих, как и у сусликов, определяется снижением воспроизводства вследствие формирования и стабилизации пространственно-этологической структуры, обуславливающей появление низкопродуктивных поколений, сохраняющих в течение всей жизни невысокие показатели размножения, мелкие раз-

меры и другие характерные морфологические и физиологические особенности. С вымиранием высокопродуктивных поколений ежегодный прирост популяций снижается, а общая численность падает. Скорость и конечный уровень этого падения определяются также размерами естественной смертности, зависящей от многих факторов (хищников, условий среды, болезней и др.).

На основании проведенных исследований экологии крапчатого суслика и сравнений с популяционными процессами, протекающими у других млекопитающих мы не предлагаем, собственно, объяснение периодическим колебаниям численности и массовым размножениям животных, которые обычно имеют полифакторную обусловленность, а лишь обращаем внимание на компенсаторный популяционный механизм, отвечающий на внешние воздействия и обеспечивающий устойчивость к ним популяций. Как возникают качественные отличия поколений в процессе изменений численности, мы не выясняли. Возможно они формируются в процессе постнатального развития индивидов, воспринимающих условия обитания органами чувств и реализующих ответы на них ускорением или замедлением роста, изменением доимплантационной смертности и другими путями.

Возможность гормонального влияния на массу потомков ещё в период беременности подтверждают наблюдения С. В. Найдено с соавторами (1999). Запах хищника вызывает повышение уровня кортикостероида в крови и оказывает стрессорное воздействие на беременных самок красной полёвки, в результате чего масса детёнышей оказывается пониженной. Аналогичное воздействие стрессорные ситуации, возможно, могут оказывать и на репродуктивные функции будущих самок, снижая их плодовитость в последующей жизни.

Ещё раз сошлёмся на исследования развития полёвок-экономок (Кряжимский, Малафеев, 1983). Скорость роста молодняка оказывалась тем ниже, чем больше была степень использования их участков взрослыми животными. В этих условиях медленно растущие полёвки достигают меньших размеров, становясь взрослыми. Поэтому размеры половозрелых особей определяются структурой тех небольших внутривидовых группировок, в которые они входили в год своего рождения. Если численность, а значит и плотность населения в таких агрегациях высокие, то велик и уровень контактов молодняка со взрослыми в процессе развития и, как следствие этого, замедление роста и появление мелких полёвок.

Знания популяционных механизмов, управляющих численностью,

можно применять в практической деятельности. В охотхозяйственной практике заселения угодий новыми видами нередко практикуют одновременные выпуски больших партий животных. При этом предполагается, что зверьки сами распределятся по пригодным местообитаниям с оптимальной плотностью, а не будут сосредотачиваться в месте выпуска. Не исключено, что некоторые из них разбегутся по территории в поисках более подходящих местообитаний, но при этом не гарантируется их встреча с особями противоположного пола в следующем сезоне размножения и оставление ими потомства. Но те зверьки, которые остаются в месте выпуска, сразу агрегируются, образуя размножающиеся группировки с изначальными структурированностью и высокой плотностью, что исключает появление потомства с повышенной плодовитостью и отрицательно сказывается на результатах интродукции.

Наши опыты по созданию искусственных поселений сусликов, а также и диких кроликов, подтверждают это предположение. Если животные выпускаются в благоприятную и подготовленную для них среду обитания (в пустующие или заранее устроенные норы), то они остаются в месте выпуска, не проявляя стремления к расселению. Выпускаемые нами в течение трёх лет дикие кролики поселялись в месте выпуска, используя в течение года территорию радиусом не более 200 м, и не уходили в соседние угодья. Молодняк оставался в месте рождения, не предпринимая попыток к расселению, что подтверждали ежегодные осмотры территории и зимние тропления следов по снегу. Аналогичная картина наблюдалась у крапчатого суслика. Выпущенные в старые норы зверьки оставались в месте выпуска и встречались там же в следующем году.

Для успеха интродукции приплод должен значительно превосходить смертность, т.е. необходим "скачок" воспроизводства, по сравнению с донорскими популяциями, численность которых, как правило, стабильна. Этот "скачок" может произойти в том случае, если образовавшиеся группы интродуцентов будут малы (состоять из двух — трёх желательных неродственных особей). Лишь тогда можно ожидать, что потомство, родившееся в условиях относительной изоляции, приобретёт свойство повышенной плодовитости.

Создавая новые поселения животных, целесообразно формировать из интродуцентов небольшие группы, обеспечивая это условие выпуском животных малыми партиями на достаточном удалении одна от другой. Каждая из таких групп даст высокопродуктивное потом-

ство, из которого впоследствии возникнут первичные очаги интенсивного размножения интродуцентов. Последние, разрастаясь и сливаясь друг с другом, быстро обеспечат сплошное заселение территории.

Приведенные выше представления о ходе популяционных процессов в ходе расселения животных подтверждает практика акклиматизационных работ. Выпуски ондатр крупными партиями (по 500 и более экземпляров) в плавни Волги и Кубани не вызвали быстрого увеличения численности. А в Финляндии, где на одну точку выпуска приходилось в среднем 8 голов, наблюдался высокий эффект акклиматизации (Чесноков, 1989). Известно, что популяция австралийских диких кроликов произошла всего от трёх выпущенных зверьков (Литус, 1986). В Одесской области многочисленные поселения диких кроликов образовались в прошлом столетии тоже в результате интродукции всего нескольких пар (Шаталова, 1972).

Конечно, выпуск животных малыми партиями чреват угрозой гибели особей ещё до начала размножения. Поэтому при расчёте норм выпуска следует принимать во внимание отход, чтобы к сезону размножения группы состояли из минимального числа производителей обоих полов. Успех вселения будет определяться ещё и свойствами самих выпускаемых животных. Если они взяты из популяций, находящихся в фазе нарастания численности, то уже в первом сезоне размножения дадут большее количество потомков и, наоборот, взятые на стадии спада произведут их немного, что может сразу свести на нет усилия создать необходимую плотность производителей в начальный период интродукции. Отловленные нами в вымирающих поселениях суслики не образовали новых поселений на люцерновых полях, вероятно, по причине своих невысоких воспроизводственных возможностей. Из-за более высокой жизнеспособности и плодовитости норвежских леммингов, взятых на фазах нарастания и пика численности, И. А. Кузнецова (1983) рекомендует создавать лабораторные колонии этих грызунов из животных, отловленных в период увеличения численности.

Многолетние наблюдения за динамикой населения диких кроликов, которые живут в окрестностях г. Одессы более 100 лет на склонах Хаджибейского лимана, показали, что размеры территории, занятой поселением не увеличиваются, хотя плотность обитания достигала в отдельные годы значительных величин, а свободное пространство для расселения кроликов всегда имелось в избытке. Пищу

и места обитания зверьки могли бы найти в прилегающих к лиману лесопосадках и на соседних полях, однако выселения за пределы склонов не происходило. Мы считаем, что для освоения кроликами новых территорий необходимо либо их принудительное изгнание из мест обитания преобразованием последних (распашка, строительство), либо искусственное расселение небольшими партиями, что может повысить интенсивность размножения у потомков, выселенных и рассредоточенных по территории одиночных животных.

Наши представления объясняют случаи, когда в так называемых воспроизводственных участках и на заповедных территориях на юге Украины численность зайца-русака (*L. europaeus* Pall.) не достигает ожидаемых значительных величин и не обеспечивает пополнение зайцами окрестных угодий. Как правило, в этих неопромысливаемых участках плотность населения существенно не отличается от соседних территорий, а нередко даже ниже, чем в них. Мы объясняем это тем, что отсутствие изъятия в местах, наиболее благоприятных для обитания зайцев, вначале влечёт их локальное накопление за счёт лучшего выживания и подселения с соседних участков, а это включает популяционный механизм торможения воспроизводства. Из-за появления малоплодовитого потомства и отсутствия избыточного прироста численность не увеличивается и смежные угодья не заселяются. Следовательно, естественным интенсивным рассадником дичи такие неэксплуатируемые группировки быть не могут. Проведенный Ю. А. Кузьминых и В. В. Ширяевым (1992) эксперимент показал, что в условиях отсутствия промысла состояние популяции ондатры ухудшилось. Увеличения запасов не произошло, популяция “старела”, а плодовитость самок оказалась ниже, чем на соседнем интенсивно опромысливаемом озере. По тем же причинам численность охотничьих животных может уменьшаться в заповедниках, где они не подвергаются прессу охоты. В Байкало-Ленском заповеднике сократилось количество черношапочного сурка (Попов, 1999), прогнозируется вымирание видов в Хоперском заповеднике (Марченко, 1999). В то же время в случае полной элиминации особей в хронологическом ядре микропопуляции численность белок резко возрастает за счёт интенсификации размножения иммигрантов и уменьшения уровня смертности (Павлов, Смышляев, 1974). Сходно изменяется и численность лесной куницы (*Martes martes* L.), что явилось поводом рекомендовать для управления популяциями этого вида принцип “экологического вакуума” путём почти полного опромысливания куниц на отдельных охотничьих участках (Ефимов, 1982).

Теоретически полное освобождение значительных территорий от отдельных видов создаёт прецедент повторного заселения со всеми характерными последствиями и фазой “экологического взрыва” в том числе. Однако, добиться такого глубокого сокращения численности в результате любительской да и промысловой охоты, при котором включились бы механизмы повышения плодовитости, в современных условиях очень сложно. Остающиеся в живых особи группируются в наиболее благоприятных местообитаниях, образуя локальные достаточно плотно населённые скопления, препятствующие появлению высокоплодовитых потомков. Поэтому, несмотря на то, что в охот-угодьях имеются воспроизводственные участки, где охота запрещена на длительный срок, и территории, открытые для охоты, популяционные механизмы увеличения численности не включаются в обоих типах угодий из-за недостаточного разрежения плотности населения. Повышение численности зайцев-русаков и некоторых других охотничьих видов на юге Украины происходит повсеместно лишь после её резких естественных сокращений от эпизоотий, неблагоприятных погодных условий как в охраняемых, так и в опромышляемых угодьях одновременно.

Разработка практических путей повышения продуктивности охотугодий включением внутрипопуляционных механизмов — дело будущего. Возможно, её удастся осуществить, тщательно изучив эндокринные, биохимические и другие реакции организма на условия развития.

* * *

Изменения численности многих млекопитающих сопровождаются теми же явлениями, что и изменения численности поселений крапчатого суслика. Её рост обеспечивается интенсификацией воспроизводства, снижением смертности и сопровождается укрупнением особей, изменениями фенетической структуры. На спаде численности популяции характеризуются подавленным размножением, снижением темпов роста молодняка, уменьшением выживаемости. Общность популяционных явлений позволяет предположить и сходство механизмов, управляющих численностью млекопитающих. Как и у сусликов интенсификация воспроизводственных процессов должна обеспечиваться появлением высокопродуктивных поколений, сохраняющих высокие репродуктивные свойства в течение всей жизни. Их появление должно обуславливаться нарушениями пространственно-

этологической структуры, разреженным обитанием и спариванием неродственных родителей. Наоборот, в условиях стабильной экологической структуры, высокой плотности обитания и инбридированности населения, рождающийся молодняк эти качества утрачивает. Чем выше доля высокопродуктивных особей в популяции, тем интенсивнее будет нарастание численности. Изменение соотношения между высокопродуктивными крупными и низкопродуктивными мелкими особями — одна из главных причин изменений численности. Данный популяционный механизм включается воздействием на популяции факторов, нарушающих баланс между воспроизводством и смертностью, складывающийся в результате взаимодействия популяций с другими компонентами окружающей среды. Обладая инерционностью, определяемой продолжительностью жизни доминирующих поколений, он компенсирует оказываемое воздействие не сразу, а в процессе нескольких волн затухающих колебаний численности. Интенсивность и регулярность провоцирующих факторов определяет характер динамики населения. Популяции, обитающие в экстремальных условиях, постоянно испытывают давление разных неблагоприятных факторов, которые формируют у них циклические колебания численности с той или иной периодичностью и регулярностью. Популяции, обитающие в стабильной среде, имеют постоянную численность, лишь изредка нарушаемую случайными природными катаклизмами.

Заключение

Крапчатый суслик Северо-Западного Причерноморья является собой пример успешной адаптации вида к обитанию в современном агроландшафте. Хорошая обеспеченность кормом в летний период на посевах многолетних трав и мягкие тёплые зимы в регионе снижают до минимума гибель сусликов во время спячки от истощения. Выживание его в сельскохозяйственных угодьях стало возможным также благодаря особым преимуществам условий существования, создающимся при выращивании культурных растений: а) обильной кормовой базе, превосходящей пищевые ресурсы степных участков; б) более длительному периоду вегетации растений на посевах; в) низкой численности врагов и, в первую очередь, пернатых хищников. Эти факторы обеспечили возможность достижения более высокой плотности населения, которая невозможна на стравленных скотом пастбищах, расположенных на целинных участках. Повышенная плотность населения ведёт к усилению черт группового поведения, совместного использования территории и роли плотно-зависимых механизмов регуляции численности (распространение эпизоотий, снижение воспроизводства и др.). Смена посевных культур в ходе севооборотов увеличивает масштабы переселений сусликов, слабо выраженных в естественных биотопах. В результате, в агроценозах постоянно происходят процессы принудительного разрушения и возникновения поселений, что привело к трансформации естественного стабильного типа пространственной структуры популяции в лабильный. При формировании новых территориальных группировок активизируется размножение путём появления высокоплодовитых поколений и увеличивается годовой прирост сусликов. Следствием являются более молодой средний возраст населения и крупные размеры особей в агроценозах, сравнительно с целинными участками.

Н. А. Щипанов с соавторами (1992) предложили обозначать функциональные части популяции, называя их по выполняемой функции. Согласно их представлениям длительно существующие на одном месте поселения сусликов в естественных местообитаниях являются стабилизирующей частью популяции, а интенсивно размножающиеся молодые поселения — реставрирующей. Успешное приспособление крапчатого суслика к обитанию в агроценозах произошло в результате вынужденного изменения функциональной структуры популяции путём увеличения доли реставрирующей части. Сельско-

хозяйственное производство сменой культур в ходе севооборотов не даёт трансформироваться их реставрирующей функции в стабилизирующую, выполняемую поселениями сусликов, находящимися в фазе устойчивого существования, и искусственно нарушает равновесие между разными функциональными частями популяции, исторически сложившееся в естественных биоценозах.

Успешное выживание той части популяции, которая освоила новые местообитания на полях, вынужденно изменив естественное соотношение своих составляющих функциональных частей, представляет пример сохранения вида с быстро сокращавшейся численностью путём изменения его популяционной структуры. У крапчатого суслика это произошло в ходе непреднамеренного стечения обстоятельств (вытеснение части популяции с целинных участков на посевы с одновременным введением в севооборот многолетних трав с последующей периодической их сменой другими культурами). Сходными мероприятиями, нарушающими пространственно-этологическую структуру, вероятно, можно вызвать интенсивное размножение и других видов, снижающих численность в результате воздействия антропогенных и природных факторов. Пример крапчатого суслика обнадёживает. Искусственным изменением соотношения функциональных частей популяций можно добиться успеха в деле увеличения численности редких и исчезающих видов.

Полагаем, что наше видение хода и особенностей популяционных процессов у сусликов и некоторых млекопитающих послужит поводом для размышлений, для анализа ранее собранных материалов по другим видам, с позиций, выдвинутых автором в настоящей работе. Если результатом явится дальнейшее развитие представлений о регуляторных механизмах и разработка базирующихся на них мероприятий, увеличивающих или снижающих численность животных, то это будет означать, что усилия, приложенные в ходе проведения наших многолетних исследований, потрачены не зря.

Отзывы, замечания и предложения можно направить автору по адресу: Зоологический музей, биологический факультет ОГУ, Шампанский пер. 2. 65058, г.Одесса, Украина. E-mail: vlobkov@chat.ru

Список животных, упомянутых в тексте

Млекопитающие *Mammalia**

Белка обыкновенная — *Sciurus vulgaris* L.
Белка каролинская — *Sciurus carolinensis* Gmelin
Белозубка малая — *Crocidura suaveolens* Pall.
Бобр — *Castor fiber* L.
Бурозубка обыкновенная *Sorex araneus* L.
Бурозубка равнозубая — *Sorex isodon* Turov
Волк — *Canis lupus* L.
Горностай — *Mustela erminea* L.
Заяц-беляк — *Lepus timidus* L.
Заяц-русак — *Lepus europaeus* Pall.
Кабан — *Sus scrofa* L.
Кролик дикий — *Oryctolagus cuniculus* L.
Крыса серая — *Rattus norvegicus* Berk.
Куница лесная — *Martes martes* L.
Лемминг норвежский — *Lemmus lemmus* L.
Лемминг копытный — *Dicrostonyx torquatus* Pall.
Лемминг сибирский — *Lemmus sibiricus* Kerr
Лемминг бурый — *Lemmus trimucronatus* Rich.
Ласка — *Mustela nivalis* L.
Лисица — *Vulpes vulpes* L.
Лось — *Alces alces* L.
Мышь лесная — *Apodemus sylvaticus* L.
Мышь домовая — *Mus musculus* L.
Ондатра — *Ondatra zibethicus* L.
Песец — *Alopex lagopus* L.
Песчанка большая — *Rhombomys opimus* Licht.
Песчанка полуденная — *Meriones meridianus* Pall.
Песчанка гребенщикова — *Meriones tamariscinus* Pall.
Полёвка большеухая — *Alticola macrotis* Radde
Полёвка водяная — *Arvicola terrestris* L.
Полёвка восточно-европейская — *Microtus subarvalis* Meyer
Полёвка горная — *Microtus montanus* Peale
Полёвка красная — *Clethrionomys rutilus* Pall.
Полёвка красно-серая — *Clethrionomys rufocanus* Sund.
Полёвка обыкновенная — *Microtus arvalis* Pall.
Полёвка рыжая — *Clethrionomys glareolus* Schreb.
Полёвка пенсильванская — *Microtus pennsylvanicus* Ord
Полёвка-экономка — *Microtus oeconomus* Pall.
Соболь — *Martes zibellina* L.
Сурок лесной — *Marmota monax* L.

Сурок серый — *Marmota baibacina* Kast.
Сурок степной — *Marmota bobak* Mull.
Сурок черношапочный — *Marmota camtschatica* Pall.
Суслик американский — *Spermophilus parryi* Rich.
Суслик Белдинга — *Spermophilus beldingi* Merr.
Суслик большой (рыжеватый) — *Spermophilus major* Pall.
Суслик горный — *Spermophilus muzicus* Menetr.
Суслик длиннохвостый — *Spermophilus undulatus* Pall.
Суслик европейский — *Spermophilus citellus* L.
Суслик жёлтый — *Spermophilus fulvus* Licht.
Суслик крапчатый — *Spermophilus suslicus* Guld.
Суслик колумбийский — *Spermophilus columbianus* Ord
Суслик малый — *Spermophilus pygmaeus* Pall.
Суслик краснощёкий (средний) — *Spermophilus erythrogenys* Brandt
Суслик Ричардсона — *Spermophilus richardsoni* Sabine
Суслик реликтовый — *Spermophilus relictus* Kash.
Суслик уинтский — *Spermophilus armatus* Kenn.
Хомяк обыкновенный — *Cricetus cricetus* L.
Хорёк степной — *Mustela eversmanni* Less.

Птицы *Aves***

Балобан — *Falco cherrug* Gray
Ворон — *Corvus corax* L.
Грач — *Corvus frugilegus* L.
Канюк-зимняк — *Buteo lagopus* Pontopp.
Сорока — *Pica pica* L.
Цапля серая — *Ardea cinerea* L.
Цапля рыжая — *Ardea purpurea* L.
Чайка серебристая — *Larus argentatus* Pontopp.

Пресмыкающиеся *Reptilia****

Жёлтобрюхий полоз — *Coluber jugularis* L.
Четырёхполосый полоз — *Elaphe quatuorlineata* Lacép.

Латинские названия приведены по:

* — В. Е. Соколову (1973, 1977); Млекопитающие Евразии I, 1995.

** — А. И. Иванову и Б. К. Штегману (1964);

*** — по А. Г. Банникову, И. С. Даревскому, А. К. Рустамову (1971).

Литература

- Абатуров Б. Д. Млекопитающие как компонент экосистем (на примере растительноядных млекопитающих в полупустыне). М.: Наука, 1984. 286 с.
- Абатуров Б. Д., Кузнецов Г. В. Формирование вторичной биологической продукции малыми сусликами (*Citellus pygmaeus*) // Зоол. журн. 1976. Т. 55, вып. 10. С. 1526-1537.
- Абашкин С. Инбридинг и аутбридинг в природе // Охота и охотничье хозяйство. 1974. № 3. С. 16-17.
- Аверин Ю. В., Лозан М. Н., Розинский Ш. А. Вредные грызуны Молдавии и меры борьбы с ними. Кишинёв: Штиинца, 1962. 68 с.
- Аверин Ю. В., Лозан М. Н., Мунтяну А. М., Успенский Г. А. Млекопитающие. Кишинев: Штиница, 1979. 188 с.
- Агроклиматический справочник по Одесской области. Л.: Гидрометиздат, 1958. 247 с.
- Айрумян К. А., Попаян С. Б., Матевосян Л. А., Айвазян С. А. Особенности поведения, формирования и функционирования популяций полевых грызунов: Материалы VI Всесоюз. совещ. Л.: Наука, 1983. С. 354-355.
- Акопян М. М. Об усовершенствовании способов учёта сусликов // Зоол. журн. 1959. Т. 38, вып. 2. С. 273-279.
- Артемов Ю. Т. К вопросу о размещении вида внутри ареала на примере рыжеватого и малого сусликов (*Citellus major* Pall., *Citellus pygmaeus* Pall.) // Природные ресурсы Волжско-Камского края. М.: Наука, 1964. С. 53-59.
- Бадмаев Б. Б. Фенотипические особенности популяции белки обыкновенной хребта Малый Хамаар-Дабан // Проблемы экологии Прибайкалья: Тез. докл. III Всесоюз. науч. конф. 1988. Ч. 2. 86 с.
- Бадмаев Б. Б. Экология длиннохвостого суслика, *Citellus* (= *Spermophilus*) *undulatus*, Pallas, 1778, в Западном Забайкалье: Автореф. дис. ... канд. биол. наук М., 1996. 19 с.
- Бажанов В. С. Вопросы эмбриогенеза и возрастная изменчивость большого суслика (*Citellus major* Pall. 1770) // Зоол. журн. 1948. Т. 27, вып. 6. С. 547-554.
- Банников А. Г., Даревский И. С., Рустамов А. К. Земноводные и пресмыкающиеся СССР. М.: Мысль, 1971. 303 с.
- Бельский Б. И. О значении особенностей вкуса у крапчатого суслика // Природа. 1948. № 3. С. 68-69.
- Беляев А. М. Суслики Казахстана: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Алма-Ата, 1953. 15 с.
- Беляев А. М. Суслики Казахстана // Труды республиканской Казахской станции защиты растений. Алма-Ата: Казгосиздат, 1955. Т. 2. 102 с.
- Белянин А. Н., Гайченко В. А. Новые данные о хромосомных формах крапчатого суслика // Вид и его продуктивность в ареале. Млекопитающие (насекомоядные, грызуны). Свердловск, 1984. Ч. 1. С. 8-9.
- Белянина И. С., Денисов В. П. Возрастные изменения краниометрических показателей малого суслика (*Citellus pygmaeus* Pall.) // Биол. науки. 1975. № 6. С. 63-68.
- Беляченко А. В. Особенности роста и развития лесных мышей в островной популяции на разных фазах популяционного цикла // Грызуны: Материалы VI Всесоюз. совещ. Л.: Наука, 1983. С. 291-292.
- Бибиков Д. И. Горные сурки Средней Азии и Казахстана. М.: Наука, 1967. 199 с.
- Бибиков Д. И. Воспроизводство и промысел сурков // Ресурсы фауны сурков в СССР: Матер. совещ. 27-29 марта 1967 г. М.: Наука, 1967. С. 5-7.
- Бибиков Д. И. Некоторые черты экологии и поведения сурков при низкой численности популяции и по ходу её восстановления // Актуал. пробл. морфологии и экологии высших позвоночных. М., 1988. Ч. 2. С. 553-581.
- Бибиков Д. И., Дёжкин А. В. Возрождение европейского байбака // Природа. 1988. № 3. С. 46-49.
- Бибиков Д. И., Жиринова Н. М. О поведении сурков, сохранившихся после истребления // Труды Среднеазиат. н.-и. противочумн. ин-та. 1956. Вып. 3. С. 81-85.
- Бибиков Д. И., Мокроусов Н. Я., Хрущевский В. П., Яковлев М. Г. Некоторые черты образа жизни грызунов при низкой их численности в связи с оздоровлением природных очагов чумы // Проблемы особо опасных инфекций. Саратов, 1968. № 1. С. 159-164.
- Бибиков Д. И., Поле С. Б. Экология восстанавливающейся популяции сурков // IV съезд Всесоюз. териолог. общ-ва АН СССР. М.: 1986. Т. 3. С. 189-190.
- Бируля Н. Б. Экологические закономерности распределения малого суслика (*Citellus pygmaeus* Pall.) в пространстве // Сб. н.-и. ин-та зоол. Московского ун-та. М., 1936. Вып. 3. С. 117-144.
- Бобринский Н. А., Кузнецов Б. А., Кузякин А. П. Определитель млекопитающих СССР. М.: Просвещение, 1965. 382 с.
- Бойкова Ф. И. Хронологическая изменчивость веса и размеров тела темной полевки в Субарктике // Фауна, экология и изменчивость животных. Свердловск, 1978. С. 23-24.
- Бойкова Ф. И. Циклы численности и морфологические особенности темной полевки в Субарктике Западной Сибири // Численность и распределение наземных позвоночных Ямала и прилегающих территорий. Свердловск, 1981. С. 63-79.
- Бокштейн Ф. М., Понировский Е. Н., Фильчагов А. В. Восстановление численности большой песчанки в островных внутриазиатских поселениях // Экология. 1988. № 3. С. 79-82.
- Большаков В. Н., Кубанцев Б. С. Половая структура популяций млекопитающих и её динамика. М.: Наука, 1984. 233 с.
- Бондаренко Н. В., Поляков И. Я., Стрелков А. А. Вредные нематоды, клещи, грызуны. 2-е изд., перераб. Л.: Колос, 1977. 264 с.

Борисов Б. И. Некоторые данные о размножении речного бобра и факторах, влияющих на динамику его численности // Промысловые звери РСФСР: распространя. и времен. изменения населения. М., 1982. С. 191-205.

Бородин А. Л., Абатуров Б. Д., Магомедов М.-Р. Д. Оптимизация учёта малого суслика *Citellus pygmaeus* // Зоол. журн. 1981. Т. 60, вып. 10. С. 1565-1573.

Браунер А. А. О вредных и полезных животных. I. Крапчатый суслик // Бессарабское сельское хозяйство. 1912. № 11. С. 23-29.

Браунер А. А. Животноводство. Одесса: Всеукр. гос. изд., 1922. 344 с.

Браунер А. А. Сельскохозяйственная зоология. Одесса: Госиздат Украины, 1923. 435 с.

Бромлей Г. Ф., Костенко В. А., Сердюк В. А. Особенности биотопического распределения арктического длиннохвостого суслика (*Citellus (urocitellus) parryi* Rich. 1987) на Чукотском полуострове // Наземные млекопитающие Дальнего Востока СССР. Труды Биолого-почвенного ин-та. 1976. Т. 37 (140). С. 63-69.

Бутовский П. М. Сезонные изменения в питании малого суслика и характер его распределения в Западном Казахстане // Материалы по фауне и экологии наземных позвоночных Казахстана. Алма-Ата: Изд-во АН КазССР, 1960. С. 18-36.

Варшавский С. Н. Сезонные изменения цикла жизни малого суслика (*Citellus pygmaeus* Pall.) // Зоол. журн. 1938. Т. 17, вып. 5. С. 795-810.

Варшавский С. Н. Географические особенности дневной активности малого суслика (*Citellus pygmaeus* Pall.) // Зоол. журн. 1941. Т. 20, вып. 2. С. 290-301.

Варшавский С. Н. Современные методы учёта численности сусликов и больших песчанок // Методы учёта численности и географического распространения наземных позвоночных. М.: Изд-во АН СССР. 1952. С. 47-66.

Варшавский С. Н. Некоторые особенности внутривидовых отношений у сусликов и их экологическое значение // III эколог. конф. Киев, 1954. Ч. 3. С. 18-22.

Варшавский С. Н. Некоторые особенности внутривидовых отношений у сусликов и их экологическое значение // Вопросы экологии. Киев: Изд-во КГУ, 1957. Т. 2. С. 12-35.

Варшавский С. Н. Использование территории популяцией рыжеватого суслика у южной границы ареала в Саратовском Заволжье // Коммуникативные механизмы регулирования популяционной структуры у млекопитающих (Всесоюзное совещание). Москва, 1988. С. 13-17.

Варшавский С. Н., Крылова К. Т. Экологические особенности популяции малого суслика (*Citellus pygmaeus* Pall.) в разные периоды жизни // Зоол. журн. 1939. Т. 18, вып. 6. С. 1026-1046.

Варшавский С. Н., Крылова К. Т. Некоторые важнейшие черты экологии малого суслика в пустынной зоне // Вопросы экологии. М.: Высшая школа, 1962. Т. 6. С. 36-38.

Варшавский С. Н., Шилов М. Н. Южная граница распространения малого суслика в Приаралье // Проблемы зоогеографии суши. Львов: Изд-во Львовского ун-та, 1958. С. 36-43.

Васильев А. Г., Михайленко А. Р. Редкие и исчезающие млекопитающие Молдавии // Состояние териофауны в России и ближнем зарубежье: Труды Междунар. совещ. 1 - 3 февраля 1995 г., Москва. М., 1996. С. 74-77.

Васильев В. Н. Экология зимней спячки черношапочного сурка (*Marmota camtschatica* Pall., 1811). Автореф. дисс. ... канд. биол. наук. М., 1989. 22 с.

Вершинина Т. А., Елгышев Ю. А., Лямкин В. Ф., Рященко С. В. Длиннохвостый суслик (*Citellus undulatus* Pall.) Баргузинской котловины (биология и значения в формировании природных предпосылок болезней человека) // Териология. Т. 1. Новосибирск: Наука СО, 1972. С. 290-302.

Виноградовъ Б. С. Биологическія наблюдения надъ крапчатымъ сусликомъ (*Spermophilus guttatus* Temm). Харьковъ, 1914. 14 с.

Винокуров А. А., Орлов В. А. Структура и динамика населения *Lemmus obensis* Br. и *Dicrostonyx torquatus* Pall. в Таймырской тундре // Первый Международный конгресс по млекопитающим. Москва, 6 - 12 июня 1974 г. М.: ВИНТИ, 1974. Т. 2. С. 118-119.

Волкова Т. В. Акцелерация населения СССР. Изд-во МГУ, 1988. 72 с.

Володин Н. М. Биология и хозяйственное значение длиннохвостого суслика в Верхоянском районе Якутской АССР // Труды н.-и. института сельского хозяйства Крайнего Севера. Л., 1959. Вып. 9. С. 143-153.

Волянський Ю. О. Крапчатий ховрах південно-західної частини Одеської області // Екологія та історія хребетних України. Київ: Вид-во Київського ун-ту, 1966. С. 40-46.

Гарбузов В. К., Варшавский Б. С. Некоторые особенности экологии жёлтого суслика в Северном Приаралье // Проблемы особо опасных инфекций. Саратов, 1977. Вып. 2 (54). С. 18-23.

Галактионов Ю. К., Ефимов В. М., Шушпанова Н. Ф., Фалеев В. И. Соотношение быстро и медленно растущих полёвок в зависимости от фазы динамики численности // Экология горных млекопитающих: (информационные материалы). Свердловск: УНЦ АН СССР, 1982. С. 17-18.

Гептнер В., Воронцов Н. Инбридинг и охотничье хозяйство // Охота и охотничье хозяйство. 1965. № 10. С. 17-18.

Гладкина Т. С. Методика учёта эффективности истребительных мероприятий по борьбе с малым сусликом // Третья эколог. конф. Киев, КГУ, 1954. Ч. 3. С. 29-32.

Гладкина Т. С. Некоторые закономерности восстановления численности малого суслика на территории, обработанной зерновыми приманками с фосфидом цинка // Биол. основы борьбы с грызунами. М., 1958. С. 168-188.

Гладкина Т. С. Принципы многолетнего прогноза распространения грызунов и его использование в защите растений // Грызуны: Матер. VI Всесоюз. совещ. Ленинград 25-28 января 1984 г. Л.: Наука, 1983. С. 515-517.

Горбенко А. С. Особенности размножения и плодовитости в популяциях крапчатого суслика на территории Среднего Приднепровья // Биологическая наука в университетах и пединах Украины за последние 50 лет. Харьков: Изд-во Харьковского ун-та, 1968. С. 187-188.

Горбенко А. С. К познанию экологии сусликов на стыке их ареалов в условиях Среднего Приднепровья (*Citellus suslicus* Guld, *Citellus pygmaeus* Pall.): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Днепропетровск, 1970. 22 с.

Горбенко А. С. Некоторые особенности экологии сусликов *Citellus suslicus* Guld., *Citellus pygmaeus* Pall. (Rodentia) на стыке их ареалов в условиях Среднего Приднепровья // Первый Международный конгресс по млекопитающим. Москва, 6-12 июня 1974 г. М.: ВИНТИ, 1974. Т. 1. 156 с.

Горбенко А. С. Адаптация сусликов к условиям интенсивного земледелия Украины // Грызуны. Матер. V Всесоюз. совещ. М.: Наука, 1980. С. 398-399.

Горбенко А. С. Изменения содержания жира в организме малого и крапчатого сусликов // Млекопитающие СССР. III съезд Всесоюз. териолог. общ-ва АН СССР. М.: 1982. Т. 2. С. 25.

Горбенко А. С. О продвижении ареала малого суслика на территории Среднего Приднепровья // Грызуны. Матер. VI Всесоюз. совещ. Л.: Наука, 1983. С. 5-7.

Горбенко А. С. Влияние антропогенных факторов на численность сусликов Среднего Приднепровья // V съезд Всесоюз. териолог. общ-ва АН СССР. М.: 1990. Т. 2. С. 65-66.

Громов И. М., Бибииков Д. И., Калабухов Н. И., Мейер М. Н. Наземные беличьи (*Marmotinae*) // Млекопитающие фауны СССР. М., Л.: Наука, 1965. Т. 3, вып. 2. 468 с.

Груздев В. В. Распространение и объём вреда, причинявшегося сусликами в сельскохозяйственных районах СССР // Вестник МГУ. Биология, почвоведение. 1969. № 4. С. 20-26.

Гурылева Г. М., Денисов В. П. Суточная активность малого суслика в Саратовской области // Влияние хозяйственной деятельности человека на животный мир Саратовского Поволжья. Саратов, Изд-во Саратовского ун-та, 1969. С. 87-91.

Давыдов Г. С. Фауна Таджикской ССР // Млекопитающие (зайцеобразные, суслики, сурки). Душанбе: Дониш, 1974. Т. 20, ч. 1. 258 с.

Данилов А. Н. Рост молодых копытных леммингов на разных фазах популяционного цикла // Исследования актуальных проблем териологии. Свердловск: УНЦ АН СССР, 1983. С. 25-26.

Девис Д. Е., Христиан Дж. Дж. Популяционная регуляция у млекопитающих // Первый Международный конгресс по млекопитающим. Москва, 6-12 июня 1974 г. М.: ВИНТИ, 1974. Т. 1. С. 201-204.

Демяшев М. П. Многолетние данные по размножению и структуре популяции малого суслика в Зауральском природном очаге чумы // Проблемы особо опасных инфекций. Саратов, 1977. Вып. 2 (54). С. 12-17.

Денисов В. Е. Уменьшение численности сусликов на юге Западной Сибири // VI съезд териолог. общ-ва: Тез. докл. М., 1999. С. 74.

Денисов В. П., Белянина И. С. Внутривидовые особенности половых различий краниологических показателей малого суслика // Физиологическая и популяционная экология животных. Саратов, Изд-во Саратовского ун-та, 1976. Вып. 4 (6). С. 32-39.

Дёжкин В. Некоторые аспекты практической и исследовательской работы в области ондатрового хозяйства // Проблемы ондатроводства. М.: 1965. С. 13-17.

Дмитриев П. П. Размножение больших песчанок после резкого сокращения их численности в Приаральских Каракумах // Экология. 1977. № 1. С. 101-104.

Добронравов В. П. Особенности фенологии малого суслика в Терско-Кумском междуречье // Грызуны и их эктопаразиты. Саратов, 1967. С. 39-43.

Дымин В. А. Распределение и численность суслика длиннохвостого (*Citellus undulatus* Pall.) на Зейско-Буреинской равнине // Мелкие млекопитающие Приамурья и Приморья. Владивосток, 1970. С. 130-139.

Евдокимов Н. Г. Исследование механизмов восстановления численности в искусственно разреженной популяции грызунов лесного биоценоза // Труды ин-та экологии растений и животных УНЦ АН СССР. 1979. № 122. С. 84-95.

Евтушенко Е. Х. О размножении крапчатого суслика в Кривбассе // V съезд Всесоюз. териолог. общ-ва АН СССР. М.: 1990. Т. 2. С. 72-73.

Емельянов И. Г., Михалевич О. А., Золотухина С. И. Теоретическая модель сезонных ритмов животных и возможности их проявления у грызунов в условиях Украины // Вестн. зоологии. 1978. № 1. С. 3-7.

Емельянов П. Ф. Распространение малого суслика в Ставропольском крае // Зоол. журн. 1965. Т. 44, вып. 6. С. 1425-1427.

Емельянов П. Ф. Биоэнергетические периоды малого суслика в различных климатических районах Ставропольского края // Проблемы особо опасных инфекций. Всес. НИИ "Микроб". Саратов, 1972. Вып. 5 (27). С. 81-84.

Емельянов П. Ф., Брюханова Л. В., Глушко Н. В., Калмыкова Н. П., Рейтблат А. Г., Тифлова Л. А. Некоторые стороны экологии малого суслика в изолированных поселениях в Ставропольском крае // Экология. 1979, № 3. С. 69-74.

Епифанцева Л. Ю. Динамика фенотипической структуры популяции высокогорной большеухой полевки // V съезд Всесоюз. териолог. общ-ва АН СССР. М.: 1990. Т. 1. С. 180-181.

Ефимов В. Принцип "экологического вакуума" — один из путей управления популяциями лесной куницы // Охотничье-промысловые ресурсы и их использование. Киров, 1982. С. 100-104.

Ермаков О. А. Большой и малый суслик в Поволжье: их распространение и взаимоотношения: Автореф. дис. ...канд. биол. наук. М., 1996. 24 с.

Ефимов В. М., Галактионов Ю. К., Николаева Н. Ф. Соответствие фенотипической структуры в фазе динамики численности популяции водяной полёвки // Вопросы динамики численности популяций млекопитающих. Свердловск: УрО АН СССР, 1988. С. 24-25.

Заблоцкая Л. В. Плодовитость и структура популяции лоса в годы подъёма его численности // Труды 2-го Всесоюз. совещ. по млекопитающим. М.: МГУ, 1975. С. 124-128.

Залесский А. Н. Влияние узкополосных посевов житняка на численность краснощёкого суслика // Докл. научн. учреждений МСХ КазССР. 1962. Вып. 1. С. 28-30.

Залесский А. Н., Тoleбаев А. К. Морфологические и экологические особенности сусликов левобережья Иртыша в Павлодарской области // Труды н.-и. ин-та защиты растений. 1964. Вып. 8. С. 186-200.

Зверев М. Д. Материалы по биологии краснощёкого суслика // Защита растений от вредителей. Л., 1927. № 4-5.

Зонов Г. Б., Вержуцкий Д. Б., Попов В. В., Ткаченко В. А. Внутрипопуляционные группировки длиннохвостого суслика в Тувинском природном очаге чумы // Природная очаговость чумы в Монгольской Народной Республике. Иркутск, 1988. С. 58-60.

Зоренко Т. А. Разнокачественность самцов обыкновенной полевки по уровню агрессивности // II съезд Всесоюз. териолог. общ-ва. М.: Наука, 1978. С. 218-220.

Иванов И. В. Экологические и морфологические особенности некоторых популяций малого суслика Северного Кавказа: Автореф. дисс. ... канд. биол. наук. Нальчик, 1974. 20 с.

Иванов И. В. Малый суслик Северного Кавказа // Фауна, экология и охрана животных Северного Кавказа. Нальчик, 1976. Вып. 3. С. 36-88.

Иванов О. А. Активность и особенности внутривидовых связей у малого суслика (*Citellus pygmaeus* Pall.) в Западном Казахстане: Автореф. дисс. ... канд. биол. наук. Л., 1958. 19 с.

Иванова Г. И. Влияние особенностей размножения кабана на прирост // IV съезд Всесоюз. териолог. общ-ва АН СССР. М.: 1986. Т. 2. 230 с.

Ивановский В. В. Численность и особенности размножения горного суслика на Центральном Кавказе // Экология и охрана горных видов млекопитающих. М., 1987. С. 77-79.

Ивантер Э. В. Заяц-беляк в Карельской АССР // Вопросы экологии животных. Петрозаводск, 1969. С. 137-156.

Ипатьева Н. В. Факторы, влияющие на выживание сусликов в период спячки и на их размножение: Автореф. дисс. ... канд. биол. наук. Л., 1968. 21 с.

Ипатьева Н. В. Влияние условий спячки на выживание сусликов // Тр. Всесоюз. н.-и. ин-та защиты растений, 1970. Вып. 30, ч. 2. С. 82-102.

Исмагилов М. И. Характеристика популяции суслика-песчаника (*Citellus*

fulvus Licht.) на острове Барса-Кельмес // Зоол. журн. 1952. Т. 3, вып. 6. С. 932-939.

Исмагилов М. И. О спячке суслика-песчаника (*C. maximus* Pall.) на острове Барса-Кельмес // Зоол. журн. 1955. Т. 34, вып. 2. С. 454-459.

Исмагилов М. И. Экология ландшафтных грызунов Бетпак-Далы и Южного Прибалхашья // Алма-Ата: Изд-во АН КазССР, 1961. 368 с.

Истомин А. В., Алексеева Т. А. Встречаемость фенов жевательной поверхности M_1 Европейской рыжей полевки на разных фазах динамики численности // V съезд Всесоюз. териолог. общ-ва АН СССР. М.: 1990. Т. 2. С. 156-157.

Кавешникова Н. А. Микроморфологические исследования полового цикла самок краснощёкого суслика в Западной Сибири: Автореф. дисс. ... канд. биол. наук. Томск, 1974. 21 с.

Калабухов Н. И. Летняя спячка сусликов (*Citellus pygmaeus* Pall. и *C. fulvus* Licht.) // Труды лаборатории экспериментальной биологии Московского зоопарка. М., 1929. Т. 5. С. 163-176.

Калабухов Н. И. Спячка животных. М.-Л.: Биомедгиз, 1936. 204 с.

Калабухов Н. И. Методика экспериментальных исследований по экологии наземных позвоночных. М.: Советская наука, 1951. 176 с.

Калабухов Н. И. Эколого-физиологические особенности географических форм существования видов и близких видов животных // Бюлл. МОИП. 1954. Т. 59, вып. 1. С. 9-22.

Калабухов Н. И. Влияние витамина Е (токоферола) и С (аскорбиновой кислоты) на грызунов, впадающих в спячку // Бюлл. МОИП, отд. биол., 1964. Т. 69, вып. 4. С. 15-29.

Калабухов Н. И. Периодические (сезонные и годовые) изменения в организме грызунов, их причины и последствия. Л.: Наука, 1969. 249 с.

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

Калабухов Н. И., Раевский В. В. Цикл жизни малого суслика (*Citellus pygmaeus* Pall.) и закономерности в развитии чумной эпизоотии. I. Физиологические изменения в организме сусликов в различные периоды цикла жизни // Вестн. микробиол., эпидемиол. и паразитол. Саратов. 1934. Т. 12, вып. 3. С. 223-233.

Калабухов Н. и Раевский В. Изучение передвижений сусликов в степных районах Северного Кавказа методом кольцевания // Вопр. эколог. и биоценол. Л.: ОГИЗ, 1935. С. 170-195.

Калабухов Н. И. и Раевский В. В. Цикл жизни малого суслика и закономерности в развитии чумной эпизоотии. IV. Экологические особенности малого суслика в различные периоды годового цикла // Вестн. микробиол., эпидемиол. и паразитол. 1936. Т. 15, вып. 1. С. 109-130.

Камнев П. И. О стационарном размещении малого суслика в условиях комплексной полупустыни // Грызуны и борьба с ними. Саратов: Саратовское книжное изд-во, 1955. Вып. 4. С. 3-19.

Карпухин И. П. Анализ экологического механизма регуляции численности белки // Млекопитающие Уральских гор. Свердловск, 1979. С. 23-24.

Карпухин И. П., Карпухина Н. М. Вес хрусталика глаза как критерий возраста белки обыкновенной (*Sciurus vulgaris*) // Зоол. журн. 1971. Т. 50, вып. 2. 274 с.

Катаев Г. Д. Особенности популяционной структуры полёвок и леммингов в горах Кольской Лапландии // Экология и охрана горных видов млекопитающих. М., 1987. 82-84.

Категории МСОП для внесения видов в Красную книгу. Караганда, Экоцентр, 1997. 22 с.

Кахикайло В. Г. Мечение сельскохозяйственных животных. М.: Агропромиздат, 1987. 29 с.

Кичатов Э. Л. О перемещениях серых сурков // Матер. VII научн. конф. противочумных учреждений Средней Азии и Казахстана. Алма-Ата, 1971. 299 с.

Клевезаль Г. А., Клейнберг С. Е. Определение возраста млекопитающих по слоистым структурам зубов и кости. М.: Наука, 1967. 144 с.

Клевезаль Г. А., Мина М. В. Методика группового мечения грызунов с помощью тетрациклина и возможности её использования в экологических исследованиях // Зоол. журн. 1980. Т. 59, вып. 6. С. 936-941.

Климентов Л. В. Растительность Одесской области // Труды Одесского госуниверситета, серия геолог. и географ. наук. Одесса, 1962. Т. 152, вып. 10. С. 85-95.

Ковальчук Е. С. Динамика заражённости водяной полёвки (*Arvicola terrestris* L.) гельминтами при изменении её численности // Экология. 1983. № 3. С. 65-69.

Когтева Е. З., Морозов В. Ф. К экологии зайца-беляка на Северо-Западе РСФСР // Труды ВНИИОЗ. М., 1972. Вып. 24. С. 148-161.

Козакевич В. П. Сезонные изменения некоторых эколого-физиологических особенностей жёлтого и малого сусликов Волжско-Уральских песков: Автореф. дис. ...канд. биол. наук. Саратов, 1956. 15 с.

Козло П. Г. Динамика численности и морфологические особенности популяции *Alces alces* L. Березинского заповедника // Первый Международный конгресс по млекопитающим. Москва, 6-12 июня 1974 г. М.: ВИНТИ, 1974. Т. 1. 280 с.

Козлов А. Н. Особенности изменения численности серой крысы в животноводческих помещениях Северного Казахстана // Грызуны: Матер. V Всесоюз. совещ. Л.: Наука, 1980. С. 208-210.

Козлов А. Н. Размножение серой крысы (*R. norvegicus* Berk.) в животноводческих помещениях Северного Казахстана // Зоол. журн. 1981. Т. 60, вып. 4. С. 17-22.

Колесников И. И. Грызуны Янчимазарского массива и их динамика // Труды ин-та зоол. и паразитол. Ташкент: Изд-во АН УзбССР, 1954. Т. 3. С. 135-157.

Комаров А. В. Численность и структура популяции ондатры // Проблемы ондатроводства. М., 1965. С. 13-17.

Копеев К. И. Соотношение возрастной и индивидуальной изменчивости у горностая // Тр. ИЭРиЖ УФАН СССР. Свердловск, 1969. Вып. 71. С. 106-112.

Кораблёв В. П., Сузуки Х., Ляпунова Е. А., Брандлер О. В., Воронцов Н. Н. Молекулярно-генетическое изучение хромосомных форм крапчатого суслика *Spermophilus suslicus* Guld. 1770 // VI съезд териолог. общ-ва: Тез. докл. М., 1999. 125 с.

Корсаков Г. К. Размножение ондатры в лесостепи Западной Сибири // Труды ВНИИЖП. М.: Изд-во Центросоюза, 1959. Вып. 18.

Корсакова И. Б. Влияние условий существования на рост и развитие молодняка ондатры в дельте реки Амударьи // Вопросы биологии промыслов. животных и организация охотничьего хозяйства. Пермь, 1976. С. 12-25.

Корсаков Г. К., Шилов А. А. К вопросу о внутривидовых взаимоотношениях ондатры // Сб. научно-технич. информ. (Охота, пушнина, дичь). М.: Экономика, 1967. Вып. 17. С. 9-19.

Корыгин Н. С. Регуляция плодовитости в эксплуатируемых популяциях лисиц // Экология. 1983. № 2. С. 79 - 81.

Корыгин Н. С., Соломин Н. Н. Анализ хронологической изменчивости черепа красной лисицы // Информ. матер. ИЭРиЖ УНЦ АН СССР. Свердловск, 1978. С. 59-60.

Кошкина Т. В. Популяционная регуляция численности у грызунов: Дисс. ...докт. биол. наук. Москва, 1974. Ч. 1. 195 с.; Ч. 2. 381 с.

Кошкина Т. В., Халаский А. С. О размножении норвежского лемминга на Кольском полуострове // Зоол. журн. 1962. Т. 41, вып. 4. С. 604-615.

Кривенко В. Г. Водоплавающие птицы и их охрана. М.: Агропромиздат, 1991. 271 с.

Кривошеев В. Г., Цветкова А. А. Полиморфизм популяций и динамика численности субарктических полевок // Млекопитающие СССР. III съезд Всесоюз. териолог. общ-ва АН СССР. М.: 1982. Т. 1. 248 с.

Крылова К. Т. О рационализации и усовершенствовании способов учёта эффективности борьбы с сусликами и большими песчанками // Научная конференция по природной очаговости и эпидемиологии особо опасных инфекционных заболеваний 25.I - 2.II 1957 г. Саратов: Изд-во "Коммунист", 1957. С. 195-198.

Крылова Т. В., Дейтсфельд Л. А. Экологическая пластичность малого горного суслика в высотных ландшафтах Центрального Кавказа // Экология и охрана горных видов млекопитающих. М., 1987. С. 93-95.

Крылова Т. В., Лыскова Н. Н. Формирование общественного поведения горного суслика (*Citellus musicus*, Rodentia, Sciuridae) в онтогенезе // Экология. 1990. № 6. С. 77-78.

Кряжмский Ф. М., Малафеев Ю. М. Внутривидовая регуляция

роста полёвок-экономок в естественных условиях // Экология. 1983. № 5. С. 69-74.

Кряжимский Ф. В., Малафеев Ю. М., Добринский Л. Н. Регуляция роста и выживаемости в природной популяции полёвок-экономок // Грызуны: Мат. 6-го Всесоюз. совещания. Л.: Наука, 1983. С. 400-401.

Кубанцев Б. С. Влияние эффективности отработок на стацимальное распределение и возрастной состав популяций малого суслика в Западном Казахстане // Третья экологическая конференция. Киев: Изд-во Киевского ун-та, 1954. Ч. 2. С. 85-88.

Кубанцев Б. С. Значение сусликов, как мест концентрации малого суслика // Труды проблемных и тематических совещаний ЗИН АН СССР. Л., 1955. Вып. 3. С. 72-73.

Кубанцев Б. С., Дьяков В. Н. Антропогенные воздействия на природные комплексы и экосистемы. Волгоград, 1980. С. 14-26.

Кузьмин С. Л., Павлов Д. С., Степанян Л. С., Рожнов В. В., Мазин Л. Н. Состояние и перспективы развития Красной книги животных Международного союза охраны природы // Зоол. журн. 1998. Т. 77, вып. 10. С. 1093-1102.

Кузнецов Г. В. Суточная активность и размер используемой территории у малых сусликов Северного Прикаспия // Групповое поведение животных. М.: Наука, 1976. С. 200-202.

Кузнецов Г. В. Энергетический обмен популяции малого суслика в условиях полупустыни Северного Прикаспия // Зоол. журн. 1976а. Т. 55, вып. 7. С. 1061-1071.

Кузнецова И. А. Сохранение биологических особенностей животных разных фаз динамики численности популяций в лабораторных условиях // Экология и охрана горных видов млекопитающих. М., 1987. С. 98-100.

Кузнецова И. А. Биологические особенности животных, добытых на различных фазах динамики численности популяции (лабораторные исследования) // Вопросы динамики популяций млекопитающих. Свердловск, 1988. С. 34-35.

Кузьминых Ю. А., Шириев В. В. Экология и хозяйственное значение ондатры на Урале // Экология млекопитающих Уральских гор. Екатеринбург: Наука. Урал. отделение, 1992. С. 120-134.

Куликов А. Н. Динамика фенотипического полиморфизма маньчжурской белки // Популяционная изменчивость вида и проблемы охраны генофонда млекопитающих. М., 1983. С. 103-105.

Куликов А. Н. Морфо-физиологические особенности маньчжурской белки на разных фазах динамики численности // Динамика численности грызунов на Дальнем Востоке СССР и их роль в естественных сообществах и агроценозах. Владивосток, 1985. С. 20-21.

Кулькова Н. А., Попов В. К. Материалы по размножению серых сурков в Тянь-Шане // Матер. 5-й научн. конф. противочумных учреждений Средней Азии и Казахстана. Алма-Ата, 1967. 299 с.

Курышев С. В., Курышева Л. П. Динамика демографических показателей в ходе популяционного цикла лесных полёвок (род *Clethrionomys*) Приохотья // Экология. 1988. № 6. С. 24-28.

Курышев С. В., Курышева Л. П. Динамика экологических показателей в популяциях полёвок р. *Clethrionomys* // V съезд Всесоюз. териолог. общ-ва АН СССР. М., 1990. Т. 2. С. 170-171.

Кыдырбаев Х. К. К экологии длиннохвостого и краснощёкого сусликов в Калбинском Алтае // Известия АН КазССР. Серия биол. 1971. № 5. С. 50-57.

Кыдырбаев Х. К. Изменение плодовитости *Citellus* (Rodentia) в разных частях ареала // Первый Международный конгресс по млекопитающим: Реф. докл. М.: ВИНТИ, 1974. Т. 1. 341 с.

Кыдырбаев Х. К., Алимбаев Р. А. Экология краснощёкого суслика северо-востока Казахстана // Известия АН КазССР. Серия биол. 1977. № 2. С. 18-25.

Кыдырбаев Х. К., Афанасьев Ю. Г. Некоторые факторы, ограничивающие численность жёлтого суслика в восточной части ареала // Материалы по фауне и экологии наземных позвоночных Казахстана. Алма-Ата: Изд-во АН КазССР, 1962. С. 201-205.

Лаанету Н. П. Продуктивность популяции ондатры в Эстонии // V съезд Всесоюз. териолог. общ-ва АН СССР. М., 1990. Т. 1. С. 171-172.

Лавровский А. А. Особенности распространения малого суслика в Дагестане в связи с историей ландшафтов Сулако-Терской равнины // Грызуны и борьба с ними. Саратов: Саратовское книжное изд-во, 1957. Вып. 5. С. 99-114.

Лавровский А. А., Шатас Я. Ф. Причины колебания плодовитости малого суслика (*Citellus pygmaeus* Pall.) // Фауна и экология грызунов. М.: Изд-во МОИП, 1948. Вып. 3. С. 191-201.

Ларин Б. А. Об инбридинге в популяциях диких животных // Сб. научно-технич. информ. (Охота, пушнина, дичь). М.: Экономика, 1967. Вып. 17. С. 3-8.

Ларина Н. И., Шляхтин Г. В., Родниковский В. Б., Герасименко О. Г., Сонин К. А., Беляченко А. В., Федотова К. В., Бурлакова Л. П., Дашковский В. С. Комплексное изучение грызунов в надорганизменных биологических системах на островах в верхней зоне Волгоградского водохранилища // Грызуны: Материалы VI Всесоюз. совещ. Л.: Наука, 1983. С. 409-410.

Лебедев Ф. Н. Мугоджарский суслик. Биологические наблюдения // Вестн. микробиол. и эпидемиол. 1925. Т. 4, вып. 3.

Леонтьев А. Н. К экологии длиннохвостого суслика // Научная конференция по природной очаговости и эпидемиологии особо опасных инфекционных заболеваний 25. I - 2. II 1957 г. Саратов: Изд-во "Коммунист", 1957. С. 211-212.

Леонтьева М. Н., Бакка С. В. Крапчатый суслик в восточной части Межпьянья // VI съезд териолог. общ-ва / Тез. докл. М., 1999. 138 с.

Лисицын А. А. Способы учёта численности малых сусликов // Вопросы организации и методы учёта ресурсов фауны наземных позвоночных. М., 1961. С. 63-65.

Лисицин А. А., Карпушев А. М. Вторичная спячка у малых сусликов // Третья экол. конф. Киев: Изд-во КГУ, 1954. Ч. 3. — С. 95-97.

Лисицин А. А., Карпушев А. М. Некоторые особенности жизнедеятельности малых сусликов в условиях Северо-Западного Прикаспия // Грызуны и борьба с ними. Саратов: Саратовское книжное изд-во, 1957. Ч. 3. С. 142-154.

Лисицын А. А., Клименко И. З., Петров П. А., Симановский В. Л. Динамика численности сусликов на обработанных площадях в природном очаге чумы Северо-Западного Прикаспия // Сб. научных работ Элистинской противочумной станции. Элиста, 1959. Вып. 1. С. 155-164.

Лисицын А. А., Миронов Н. П. Новая методика учёта численности сусликов // Сб. научн. работ Приволжской противоэпидемической станции. Астрахань, 1953. Вып. 1. С. 72-80.

Литус И. Е. Акклиматизация диких животных. Киев: Урожай, 1986. 186 с.

Лозан М. Н. К вопросу о распространении и экологии Sciuridae в Молдавии // Вопросы экологии и практического значения птиц и млекопитающих Молдавии. Кишинёв: Штиинца, 1962. С. 39-48.

Лозан М. Н. Грызуны Молдавии. Кишинев: АН МССР, 1970. Т. 1. 168 с.

Лобков В. А. О сезонных изменениях активности крапчатого суслика (*Citellus suslicus*) // Зоол. журн. 1977. Т. 56, вып. 12. С. 1900-1904.

Лобков В. А. Особенности внутривидовых отношений крапчатого суслика (*Citellus suslicus*) Зоол. журн. 1978. Т. 57, вып. 7. С. 1054-1061.

Лобков В. А. О хронографической изменчивости крапчатого суслика (*Citellus suslicus*) // Зоол. журн. 1978. Т. 57, вып. 12. С. 1897-1899.

Лобков В. А. О размножении крапчатого суслика (*Citellus suslicus* Guld.) в антропогенном ландшафте Северо-Западного Причерноморья // Экология. 1983. № 2. С. 44-49.

Лобков В. А. Опыт группового мечения тетрациклином молодых крапчатых сусликов для изучения их расселения // Зоол. журн. 1984. Т. 63, вып. 2. С. 309-311.

Лобков В. А. Изменения численности и половой структуры поселений крапчатого суслика (*Citellus suslicus*) в весенний период // Зоол. журн. 1991. Т. 70, вып. 10. С. 114-122.

Лобков В. А. Динамика поселений суслика крапчатого (*Citellus suslicus*) в Северо-Западном Причерноморье // Млекопитающие Украины. Киев: Наукова думка, 1993. С. 105-113.

Лобков В. А., Олейник Ю. Н. Изменения численности крапчатого суслика в течение весенне-летнего периода жизнедеятельности // Крапчатый суслик в Северо-Западном Причерноморье. Киев, 1990. С. 3-6. (Препринт/ АН УССР, Ин-т зоологии; 90.17).

Лобков В. А., Трунова Ю. Е. Оценка некоторых особенностей весенней активности крапчатого суслика (*Spermophilus suslicus* Guld.) методом анализа регистрирующих структур // Исследования разнообразия животного мира/ Научн. труды Зоологического музея ОГУ. Одесса, Астропринт, 1998. С. 69-75.

Лысикова Н. Н. Влияние плотности населения на характер взаимоотношений у горного суслика в период расселения молодых // Коммуникативные механизмы регулирования популяционной структуры у млекопитающих. М., 1988. С. 73-75.

Магомедов М.-Р. Д. Влияние плотности населения на интенсивность размножения малого суслика *Citellus pygmaeus* (Rodentia, Sciuridae) // Зоол. журн. 1981. Т. 60, вып. 7. С. 1048-1057.

Магомедов М.-Р. Д. Регуляция плодовитости и смертности в популяции малого суслика // Млекопитающие СССР. III съезд Всесоюз. териолог. общ-ва. М., 1982. Т. 1. 248 с.

Магомедов М.-Р. Д. Регуляция численности малого суслика в полупустыне Северного Прикаспия: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1982а. 20 с.

Майерс К. Влияние плотности и пространства на социальность и состояние диких кроликов // Экология. 1970. № 3. С. 96-106.

Максимов А. А. Многолетние колебания численности животных, их причины и прогноз. Новосибирск: Наука, 1984. 250 с.

Марченко Н. Ф. Тенденции изменения териофауны Хоперского заповедника // VI съезд териолог. общ-ва: Тез. докл. М., 1999. 153 с.

Мартини В. Суслики, водящиеся в Европейской России. Петроград, 1915. 15 с.

Махно А. Суслик крапчатый (*Spermophilus guttatus*). Херсон: Издание Херсонской губернской земской управы, 1888. 6 с.

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

Машкин В. И. Байбак на пахотных землях // Возрождение степного сурка: Тез. докл. Междунар. семинара по суркам стран СНГ. М.: Изд-во АВФ, 1997а. С. 24-25.

Медзыховский Г. А., Маштаков В. И. О пространственных перемещениях малого суслика на северной окраине Волго-Уральских песков // Проблемы особо опасных инфекций. Саратов, 1972. Вып. 2 (24). С. 88-93.

Мейер М. Н. Изменение черепа малого суслика в зависимости от возраста и экологических условий // Третья экол. конф. Киев, КГУ, 1954. Ч. 3. С. 86-87.

Мейер М. Н. Критерии возраста малого суслика (*Citellus pygmaeus* Pall.) и их использование в экологических исследованиях: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л., 1956. 19 с.

Мейер М. Н. О возрастной изменчивости малого суслика // Зоол. журн. 1957. Т. 36, вып. 9. С. 1393-1402.

Мина М. В., Клевезаль Г. А. Рост животных. М.: Наука, 1976. 291 с.

Митропольский О. В., Лобызова В. П., Седин В. И. Размножение серой крысы в Узбекистане // IV съезд Всесоюз. териолог. общ-ва АН СССР. М.: 1986. Т. 3. С. 250-252.

Михайлюта А. А. Размножение серых сурков в условиях искусственно

сниженной численности // Охрана, рациональное использ. и экология сурков. Матер. Всесоюз. совещ. Москва, 3-5 февр., 1983. М., 1983. С. 68-71.

Михеева К. В. Динамика численности и экологической структуры популяции белки северо-таёжного Урала // Экология. 1974. № 2. С. 85-87.

Михеева К. В. Динамика численности белки как признак популяционной самостоятельности // Экология. 1977. № 4. С. 78-85.

Михеева К. В. Особенности краниометрических признаков белки отдельных районов Среднего Урала // Экологические аспекты скорости роста и развития животных. Свердловск, 1985. С. 37-48.

Млекопитающие Евразии. I. Rodentia: систематико-географический справочник. (Исследования по фауне) / Под ред. О. Л. Россолимо. М.: Изд-во МГУ, 1995. 336 с.

Монахов В. Г. Морфологические изменения соболей Средней Сибири и Приобья под влиянием интродуцентов из Прибайкалья: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Свердловск, 1984. 22 с.

Монахов В. Г., Раменский С. Е. Динамика численности и размеры сезонов соболей на Урале // Вопросы динамики популяций млекопитающих. Свердловск: УрО АН СССР, 1988. С. 46-47.

Найденко С. В., Найденко Св. В., Вознесенская В. В., Осипова О. В. Влияние запаха хищника на вес детёнышей красной полёвки // VI съезд териолог. общ-ва: Тез. докл. М., 1999. 172 с.

Наумов Н. П. Структура популяций и динамика численности наземных позвоночных // Зоол. журн. 1967. Т. 46, вып. 10. С. 920-927.

Наумов Н. П. Некоторые итоги мечения наземных млекопитающих в связи с изучением их внутривидовых связей // Третья эколог. конф. Киев, КГУ, 1954. Ч. 3. С. 53-54.

Наумов С. П. Общие закономерности численности вида и её динамики // Исследования причин и закономерностей динамики численности зайца-беляка в Якутии. М.: Изд-во АН СССР, 1960. С. 245-263.

Некрасов Е. С. Особенности сезонной жизнедеятельности большого суслика на северной границе ареала (Средний Урал) // Популяционная изменчивость животных. Свердловск, 1975. С. 76-90.

Некрасов Е. С. Динамика численности большого суслика на Среднем Урале и определяющие её факторы // Млекопитающие Уральских гор (информационные материалы). Свердловск. 1979. С. 50-52.

Немченко Л. С., Кардаш А. И., Садков Ю. А. Особенности восстановления численности мелких млекопитающих на различных участках после истребления // V съезд Всесоюз. териолог. общ-ва. М., 1990. Т. 2. С. 245-246.

Нестеров А. П. Численность и структура поселений малого суслика в центральных частях посевов яровой пшеницы в Западном Казахстане // Грызуны: Материалы V Всесоюз. совещ., Саратов, 1980. М., 1980. 433 с.

Никитюк Б. А. Генотипические влияния на размеры тела детей разного возраста по данным близнецовых и внутрисемейных исследований // Вопр. антропологии. 1976. Вып. 52. С. 17-35.

Новиков Г. А. Полевые исследования по экологии наземных позвоночных. М.: Сов. наука, 1953. 600 с.

Новиков Е. А., Фалеев В. И. Развитие красной полёвки на разных фазах цикла численности // Грызуны: Тез. докл. VII Всесоюз. совещ. Свердловск, 1988. Т. 2. С. 96-97.

Огнев С. И. Звери СССР и прилежащих стран. М., Л.: Изд-во АН СССР, 1947. Т. 5. 810 с.

Окулова С. М., Казанцев И. П. Особенности изменений плодовитости и эмбриональной смертности в двух популяциях рыжей полёвки (*Clethrionomys glareolus* Schreber) // Природные ресурсы Волжско-Камского края. Казань, 1978. Вып. 5. С. 60-64.

Олійник Ю. М. Щитовидна залоза крапчастого ховраха (*Citellus suslicus* Guld.) в постнатальний період в різних умовах його існування: Автореф. дис. ... канд. біол. наук. Київ, 1995. 24 с.

Орленев Д. П., Кайдун И. А. Факторы, влияющие на репродуктивную активность монгольских песчанок в искусственно разреженной популяции // V съезд Всесоюз. териолог. общ-ва АН СССР. М.: 1990. Т. 2. С. 191-192.

Орлова А. Ф. К вопросу о половом цикле у малого суслика (*Citellus pygmaeus* Pall.) // Ученые записки Ленинградского педагогического ин-та им. А.И.Герцена. Л., 1955. Вып. 110. С. 5-21.

Орлова А. Ф. Влияние засушливого лета на срок размножения малого суслика // Докл. АН СССР. 1955а. Т.105, № 6. С. 1368-1370.

Павлов Б. Инбредная депрессия и гетерозис // Охота и охотничье хозяйство. 1975. № 5. С. 14-15.

Павлов Б. К., Смышляев М. И. Определение возраста и возрастной структуры популяции белки по весу сухого хрусталика глаза // Сб. научно-техн. информ. ВНИИЖП. Киров, 1968. Вып. 22. С. 64-71.

Павлов Б. К., Смышляев М. И. Пространственная структура популяций и использование её особенностей при эксплуатации // Первый Международный конгресс по млекопитающим. Москва, 6-12 июня 1974 г. М.: ВИНТИ, 1974. Т. 2. 98 с.

Пакиж В. И. Распространение европейского суслика в Молдавской ССР и некоторые данные по его экологии // Зоол. журн. 1958. Т. 37, вып. 1. С. 105-119.

Пантелеев П. А. Исследование цикла динамики популяции *Arvicola terrestris* L. (Rodentia) // Первый Международный конгресс по млекопитающим. Москва, 6-12 июня 1974 г. М.: ВИНТИ, 1974. Т. 2. С. 102-103.

Передрий Н. С. Биотопическая дифференциация суслика малого (*Citellus pygmaeus* Pall.) // Некоторые вопросы экологии и морфологии животных. Киев: Наукова думка, 1973. С. 38-40.

Петровский Ю. Т. Особенности экологии крапчатого суслика в Белоруссии // Зоол. журн. 1961. Т. 40, вып. 5. С. 736-748.

Писарева М. Е. Характеристика популяций малого суслика-основа про-

гноза его численности // Изучение ресурсов наземных позвоночных фауны Украины. Киев: Наукова думка, 1969. С. 90-91.

Писарева М. Е. Некоторые данные по фенологии малого и крапчатого сусликов в Степном Приднепровье // Сезонное развитие природы. М., 1976. С. 26-27.

Покровский В. С. Акклиматизация ондатры в дельте Амурары: Автореф. дис. ... канд. биол. наук М., 1951. 19 с.

Поле С. Б. Расселение при восстановлении численности *Marmota baibacina* Kast. (Rodentia) в искусственно разреженной популяции // Первый Международный конгресс по млекопитающим. Москва, 6-12 июня 1974 г. М.: ВИНТИ, 1974. Т. 1. 342 с.

Поле С. Б., Бибиков Д. И. Динамика структуры и механизмы поддержания оптимальной плотности популяции серого сурка // Структура популяций сурков. М., 1991. С. 148-171.

Поляков А. В. Структура и характер промысла колымской популяции *Alopex lagopus* L. (Carnivora) в различных условиях обитания // Первый Международный конгресс по млекопитающим. Москва, 6 - 12 июня 1974 г. М.: ВИНТИ, 1974. Т. 2. 133 с.

Поляков И. Я. Биологические основы борьбы с грызунами — вредителями полевых культур и пастбищ // Биологические основы борьбы с грызунами. М.: Изд-во Мин. сельск. хоз-ва СССР, 1958. С. 3-17.

Поляков И. Я. Вредные грызуны и борьба с ними. Л.: Колос, 1968. 256 с.

Поляков И. Я. Приспособительная изменчивость грызунов. Л., 1969. С. 5-45.

Поляков И. Я., Быковский В. А. Совещание по грызунам // Защита растений. 1977. № 7. С. 55-56.

Попов В. А. Млекопитающие Волжско-Камского края. Казань: Изд-во АН СССР, 1960. 467 с.

Попов В. В., Вержуцкий Д. Б. Характеристика внутривидовых группировок длиннохвостого суслика (*Citellus undulatus* Pall.) в период депрессии численности // Бюлл. МОИП, отд. биол., 1988. Т. 93. № 6. С. 47-50.

Попов В. В., Вержуцкий Д. Б. Изменение миграционного потока при разном состоянии численности длиннохвостого суслика // V съезд Всесоюз. териолог. общ-ва АН СССР. М.: 1990. Т. 2. С. 192-193.

Попов В. В. Черношапочный сурок в Байкало-Ленском заповеднике // VI съезд териолог. общ-ва: Тез. докл. М., 1999. С. 201.

Приклонский С. Г., Червонный В. В. О плодовитости лоса в центральных областях Европейской части РСФСР // Экология. 1979. № 2. С. 100-101.

Природа Одесской области. Ресурсы, их рациональное использование и охрана / Ред. Швец Г. И., Амброз Ю. А. Киев-Одесса: Выща школа, 1979. 144 с.

Прочан О. А. Особенности размножения трёх видов лесных полёвок (*Clethrionomys Tilesius*, 1850) в различных популяциях // VI съезд териолог. общ-ва: Тез. докл. М., 1999. 209 с.

Раль Ю. М. Некоторые методы экологического учёта грызунов // Вопросы экол. и биогеоценол. 1936. Вып. 3. С. 140-157.

Раль Ю. М., Флегонтова А. А., Шейкина М. В. Заметки по биологии малого суслика (*Citellus pygmaeus* Pall.) в эндемичном и благополучном по чуме районах Западного Казахстана // Вестник микробиол., эпидемиол. и паразитол. 1933. Т. 12, № 2. С. 139-148.

Раменский (Рыбцов) С. Е. Экологические закономерности хронографической изменчивости Canidae: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Свердловск, 1982. 22 с.

Раменский С. Е., Гурский И. Г., Павлов М. П. Увеличение размеров одновозрастных волков в XX веке // Колич. методы в экол. позвоночных. Свердловск, 1983. С. 92-102.

Раменский С. Е., Кузьминых Ю. А., Малафеев Ю. М., Ширяев В. В. Изменение размеров взрослых ондатр во время акклиматизации на Приобском Севере // Рационализация хозяйственного использования биологических ресурсов Западной Сибири. Тюмень, 1988. С. 75-77.

Раменский С. Е., Кузьминых Ю. А., Малафеев Ю. М., Ширяев В. В. Скорости однонаправленных изменений размеров ондатры и бобра при их акклиматизации на Севере // Грызуны: Тез. докл. VII Всесоюз. совещ. Свердловск, 1988. Т. 1. С. 43-44.

Рашкевич Н. А. Влияние тёплой зимы 1947-48-го года на пробуждение сусликов // Природа. 1949. № 11. С. 38-40.

Решетник Е. Г. Систематика і географічне поширення ховрахів (*Citellus*) в УРСР // Труды інституту зоології. Київ: Вид-во АН УРСР, 1948. Т. 1. С. 84-113.

Решетник Е. Г. Про деякі еколого-фізіологічні особливості крапчатого і сірого або малого ховрахів // Екологія та історія хребетних фауни України. 1966. С. 33-39.

Рогов Р. Г. Половая структура циклирующей популяции водяной полевки // V съезд Всесоюз. териолог. общ-ва АН СССР. М.: 1990. Т. 2. С. 196-197.

Рогов В. Г. Циклы численности водяной полевки в Западной Сибири // VI съезд териолог. общ-ва: Тез. докл. М., 1999. 217 с.

Ротшильд Е. В. Методика и результаты картографирования поселений малых сусликов (*Citellus pygmaeus* Pall.) в низовьях Урала // Териология. Новосибирск: Наука, 1974. Т. 2. С. 116-129.

Руди В. Н. Возрастная и половая структура популяций малого суслика (*Citellus pygmaeus* Pall.) в Оренбургской области // Научные доклады высш. школы. Биол. науки, 1975. № 9. С. 21-23.

Руди В. Н. Популяционная изменчивость краниологических признаков малого суслика в Оренбургской области // Физиологическая и популяционная экология животных. Саратов, 1976. С. 40-48.

Руди В. Н. Морфология, распространение и экология малого суслика на Южном Урале: Автореф. дис. ...канд. биол. наук. М.: МОИП, 1979. 22 с.

Руди В. Н., Малеванная Н. И. Особенности размножения малого суслика в Оренбургской области // Экология и морфология животных Поволжья и Приуралья. Куйбышев: Куйбышевский пед. ин-т. 1977. Т. 199. С. 3-10.

Ружич А. А. Некоторые особенности экологии *Cricetus cricetus* L. (Rodentia) в условиях интенсивного земледелия в южной части Панонской низменности // Первый Международный конгресс по млекопитающим. Москва, 6-12 июня 1974 г. М.: ВИНТИ, 1974. Т. 2. С. 173-174.

Рыбцов С. Е., Вигоров Ю. Л. Особенности черепа песцов на пике и минимуме численности // Фауна, морфология и изменчивость животных / Информ. матер. зоол. музея ИЭРЖ УНЦ АН СССР. Свердловск, 1976. С. 22-23.

Рютова В. П. Болезни пушных зверей и кроликов. М.: Экономика, 1970. 136 с.

Рябов Л. С. Особенности размножения волков (*Canis lupus* L.) в Центральном Черноземье // Экология. 1988. № 6. С. 42-48.

Самарский С. Л. Размножение малого суслика (*Citellus pygmaeus*) в Лесостепном Приднепровье // Зоол. журн. 1977. Т. 61. Вып. 1. С. 119-131.

Самарский С. Л., Горбенко А. С. Изменчивость экстерьерных и интерьерных показателей сусликов Среднего Приднепровья // Изучение ресурсов наземных позвоночных фауны Украины. Киев: Наукова думка, 1969. С. 102-104.

Свириденко П. А. Распространение сусликов в Сев.-Кавк. крае и некоторые соображения о происхождении фауны Предкавказских и Калмыцких степей // Изв. Сев.-Кавк. Крайстаза, 1927. № 3.

Семёнов Н. Некоторые данные к размножению крапчатого суслика (*Citellus suslica* Guld.) // Журн. опытной агрономии юго-востока. 1930. Т. 3, вып. 1. С. 215-220.

Семёнов Н. М., Агафонов А. В., Резинко Д. С., Рожков А. А. Степень соответствия коэффициентов упитанности (отношение веса к длине тела) фактическим запасам жира у малых сусликов // Научная конф. по природной очаговости и эпидемиологии особо опасных заболеваний. 25.01-2.02 1957 г. Саратов: Коммунист, 1957. С. 350-352.

Семёнов Р. А., Судьбин А. В. Динамика размножения, структуры популяции и хронографическая изменчивость морфо-физиологических показателей красно-серой полёвки на Полярном Урале // Внутри- и межпопуляционная изменчивость млекопитающих Урала. Свердловск, 1980. С. 54-64.

Сергеев В. Е., Онищенко С. С., Пермитин Д. В. Взаимосвязь популяционной динамики и хронографической изменчивости конкурирующих видов в зоне симпатрии // V съезд Всесоюз. териолог. общ-ва АН СССР. М.: 1990. Т. 2. С. 300-301.

Сердюк В. А. Арктический суслик. Владивосток. ДВНЦ АН СССР. 1986. 138 с.

Скалинов С. В., Сергеев Г. Е. Оценка многолетней динамики численно-

сти малого суслика и её прогноз по данным заготовок // Грызуны: Материалы VI Всесоюз. совещ. Л.: Наука, 1983. С. 438-439.

Скалинов В. А., Васильев С. В. Оптимизация методов учёта малых сусликов // V съезд Всесоюз. териол. общ-ва АН СССР. М., 1990. Т. 2. С. 199-200.

Слоним А. Д. Экологическая физиология животных. М.: Высшая школа, 1971. 447 с.

Слудский А. А., Варшавский С. Н., Исмаилов М. И., Капитонов В. И., Шубин И. Г. Млекопитающие Казахстана. Грызуны (сурки и суслики). Алма-Ата: Наука, 1969. Т. 1., ч. 1. 455 с.

Смирнов П. К. К изучению суточной активности крапчатого суслика // Вестник Ленинградского университета. 1964. Т. 115, вып. 3. С. 42-44.

Смирнов В. С. Периодические снижения плодовитости песца на Ямале и их причины // Современные проблемы изучения динамики численности популяций животных. М.: Наука, 1964. С. 94-97.

Смирнов В. С., Шварц С. С. Сравнительная эколого-физиологическая характеристика ондатры в лесостепных и приполярных районах // Вопросы акклиматизации млекопитающих на Урале: Тр. ин-та биологии УФ АН СССР. Свердловск, 1959. Вып. 18. С. 91-139.

Соколов В. С. Систематика млекопитающих. М.: Высшая школа, 1973. 432 с.

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

Соколов Н. Н., Сидоров Б. И., Ча Н. И. и др. Вопросы экологии обского и копытного леммингов // Докл. на 8-й научн. сессии Якутск. филиала АН СССР. Якутск, 1957. С. 157-177.

Сокур І. Т. Шкідливі гризуни і боротьба з ними. Київ: Вид-во АН УРСР, 1963. 95 с.

Сокур И. Т., Дворников М. В., Лобков В. А., Полушина Н. А., Реут Ю. А., Токарский В. А., Филипчук Н. С. Наземные беличьи Украины (современное состояние, особенности экологии, рациональное использование и охрана) // Изученность териофауны Украины, её рациональное использование и охрана. Киев: Наукова думка, 1988. С. 51-63.

Солдатова А. Я. О некоторых особенностях периодических явлений жизни малого суслика в Южном Заволжье // Материалы по биогеографии СССР. М.: Изд-во АН СССР, 1955. Т. 66, № 2. С. 103-109.

Солдатова А. Я. Влияние плотности населения на характер использования территории малым сусликом // Зоол. журн. 1962. Т. 41, вып. 6. С. 913-921.

Солдатова А. Я. Влияние плотности населения и погодных условий на характер передвижений малого суслика // Биол. науки, 1966. № 1. С. 37-42.

Соломатин А. О. Некоторые особенности поведения малых сусликов, выявленные при визуальном наблюдении за зверьками // Фауна и экология грызунов. М.: Изд-во МГУ, 1975. Вып. 12. С. 155-162.

Соломонов Н. Г. Очерки популяционной экологии грызунов и зайца-беляка в Центральной Якутии. Якутск: Якутское книжн. изд-во, 1973. 248 с.

Сорокин Е. П. Динамика возрастной структуры популяции белок Восточной Сибири в связи с изменением её численности // Вопросы зоологии. Томск, 1966.

Сосин В. Ф. К морфологии водяной полёвки Приобского Севера // Материалы по фауне Субарктике Западной Сибири. Свердловск: УНЦ АН СССР, 1978. С. 71-77.

Сосин В. Ф. Некоторые особенности воспроизводства популяции водяной полёвки на севере Западной Сибири // Млекопитающие СССР. III съезд Всесоюз. териолог. общ-ва. М.: 1982. Т. 1. С. 302-303.

Строганова А. С., Чжу-Динь. Систематическое положение реликтового суслика и материалы по его экологии в горах Куулук-Тау (Центральный Тянь-Шань) // Морфология и экология позвоночных животных. Труды Зоологич. ин-та АН СССР. М., Л.: Изд-во АН СССР, 1961. Т. 26. С. 81-100.

Стариков В. П., Гумаров А. М. Некоторые особенности биологии рыжеватого суслика юга Курганской области // Вопросы динамики популяций млекопитающих. Информац. матер. Свердловск: УрО АН СССР, 1988. С. 57-58.

Стариков В. П., Жилин М. Е. Некоторые особенности гибридных форм сусликов (*Spermophilus major* x *S. erythrogenys*) Южного Зауралья // VI съезд териолог. общ-ва/ Тез. докл. М., 1999. 248 с.

Схоль Е. Д. Особенности экологии малого суслика в условиях интенсивного земледелия Левобережной Украины // III экол. конф. Киев: Изд-во КГУ, 1954. Ч. 3. С. 162-165.

Схоль Е. Д. Особенности биологии малого суслика в условиях интенсивного земледелия Левобережной Украины: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л., 1956. 18 с.

Тавровский В. А., Егоров О. В., Кривошеев В. Г., Попов М. В., Лабутич Ю. В. Млекопитающие Якутии. М.: Наука, 1971. 660 с.

Татаринев К. А. Звірі Західних областей України. Київ: Вид-во АН УРСР, 1956. 185 с.

Тимофеева Е. К. Лось. Л.: Изд-во ЛГУ, 1974. С. 167.

Титов С. В. Взаимоотношения крапчатого и большого сусликов в недавно возникшей зоне симпатрии: Автореф. дис. ...канд. биол. наук. М., 1999. 24 с.

Тихвинский В. А., Соснина Е. Ф. Опыт исследования экологии крапчатого суслика методом экологических индикаторов // Вопросы экол. и биоценол. Л.: Изд-во ЛГУ, 1939. В. 7. С. 125-140.

Ткаченко В. С. Взаимосвязь между плодовитостью грызунов и пространственной структурой их популяций // IV съезд Всесоюз. териолог. общ-ва. М.: 1986. Т. 1. С. 358-359.

Ткаченко В. С. Размещение нор горных сусликов внутри изолированных

поселений // Экология и охрана горных видов млекопитающих. М., 1987. С. 183-185.

Тлегенов Т. Т., Павлов А. Н., Волков В. М., Мазуров В. И., Скиртачёв В. Л. О динамике численности полуденных и гребенщиковых песчанок в Волго-Уральских песках при систематическом истреблении этих грызунов // Тезисы 10-й Научн. конф. противочумн. учреждений Средней Азии и Казахстана. Вып. 2. Алма-Ата, 1979. С. 62-64.

Томилова Т. П. Состав популяции как фактор динамики численности зайца-беляка в подзоне южной тайги европейской части РСФСР // Охотоведение. М.: Лесная промышленность, 1972. С. 128-140.

Тоцкий В. М. Генетика. Одеса: Астропринт, 1998. Т. 2. 274 с.

Тристан Д. Ф. Жёлтый суслик (*Citellus fulvus* Licht.) Чу-Таласских Муңкумов: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Саратов: НИИ Микроб, 1978. 19 с.

Трунова Ю. Е., Лобков В. А. Регистрация особенностей спячки дентином резцов крапчатого суслика *Spermophilus suslicus* (Sciuridae, Rodentia) // Зоол. журн. 1997. Т. 76, вып. 8. С. 940-947.

Труфанов Г. Ф., Козлов М. П., Голубев П. Д. Географическая изменчивость морфологических признаков горного суслика // Грызуны: Материалы V Всесоюз. совещ. М.: Наука, 1980. С. 118-120.

Уткин Л. Г. Кролиководство. Справочник. М.: Агропромиздат, 1987. 208 с.

Фалеев В. И. Выявление фенотипических "ответов" популяции методом главных компонент // Экология горных млекопитающих (информационные материалы). Свердловск: УНЦ АН СССР. 1982. С. 128-129.

Федорченко Т. П. Причорноморська низовина. Одеса, 1974. 79 с.

Филипчук Н. С. Сезонная динамика морфо-физиологических показателей сусликов трёх южноукраинских популяций // Вестник зоологии. 1973. № 5. С. 24-29.

Филипчук Н. С. Морфо-физиологические особенности популяций малых и крапчатых сусликов степной и лесостепной зон Украины: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Киев, 1976. 25 с.

Флинт В. Е. Пространственная структура популяций мелких млекопитающих. М.: Наука, 1977. 181 с.

Хлыновская И. В. Эндокринная характеристика популяций красной и красно-серой полевок на стадии пика численности популяции // V съезд Всесоюз. териолог. общ-ва АН СССР. М.: 1990. Т. 2. С. 203-204.

Ходашёва К. С. Опыт картирования плотности поселения малого суслика // География населения наземных животных и методы его изучения. М.: Изд-во АН СССР, 1959. С. 134-143.

Чернявский Ф. Б. О распространении и географической изменчивости американского длиннохвостого суслика (*Citellus parryi* Rich. 1827) Северо-Восточной Сибири // Основные проблемы териологии. М.: Наука, 1972. С. 199-214.

Чернявский Ф. Б. Регуляция численности леммингов в Арктике // Млекопитающие СССР. III съезд Всесоюз. териолог. общ-ва. М., 1982. С. 325-326.

Чернявский Ф. Б., Ткачёв А. В. Популяционные циклы леммингов в Арктике: экологические и эндокринные аспекты. М.: Наука, 1982. 164 с.

Черняев Н. Описание сусликов, обитающих в Южной России и способов их истребления. Петербург, 1857.

Чесноков Н. И. О закономерности акклиматизации ондатры // Экология. 1976. № 6. С. 63-70.

Чеснис Г. А. Корреляция длины тела и веса у родителей и детей // Вопросы антропологии. 1971. Вып. 37. С. 92-99.

Чесноков Н. И. Дикие животные меняют адреса. М.: Мысль, 1989. 221 с.

Чубыкина Н. Л. Изменение скорости роста водяных полёвок на разных фазах популяционного цикла // V съезд Всесоюз. териолог. общ-ва АН СССР. М.: 1990. Т. 2. С. 207-208.

Шапошникова Л. А. Фрагменты степной растительности на склонах Причерноморских лиманов // Материалы межвузовского симпозиума "Изучение природы степей". Одесса, 1968. С. 151-152.

Шарова Л. П. Хронографическая изменчивость краниологических признаков обыкновенной бурозубки // Млекопитающие СССР. III съезд Всесоюз. териолог. общ-ва АН СССР. М.: 1982. Т. 2. С. 99.

Шаталова С. П. Дикий кролик и особенности его размножения на юге Украины // Фауна и экология животных. М., 1972. С. 93-101.

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

Шварц С. С. Материалы к составлению долгосрочного прогноза развития популяционной экологии // Экология. 1972. № 6. С. 13-19.

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

Шейкина М. В. О передвижении малого суслика в разные периоды его жизнедеятельности и в различные годы // Грызуны и борьба с ними. Саратов, Саратовское книжное изд-во, 1955. Вып. 4. С. 1456-1469.

Шенброт Г. И. Факторы, влияющие на плодовитость тушканчиков // Млекопитающие СССР. III съезд Всесоюз. териолог. общ-ва. М.: 1982. Т. 1. С. 332-333.

Шилов И. А. Эколого-физиологические основы популяционных отношений у животных. М.: Изд-во МГУ, 1977. 261 с.

Шилова С. А. Популяционная экология как основа контроля численности мелких млекопитающих. М.: Наука, 1993. 200 с.

Шилова С. А., Шилов А. И., Левина Л. Е., Родионова Е. И. Некоторые черты пространственно-экологической структуры популяции длиннохвостого суслика и попытки её направленного изменения // Зоол. журн. 1979. Т. 58, вып. 7. С. 1042-1046.

Шиляева Л. М. Структура популяции песца (*Alopex lagopus*) и роль раз-

личных генераций в динамике его численности // Зоол. журн. 1971. Т. 50, вып. 12. С. 1843-1852.

Шиляева Л. М. Изменчивость некоторых морфологических признаков у разных генераций *Alopex lagopus* L. (*Carnivora*) // Первый Международный конгресс по млекопитающим. Москва, 6 - 12 июня 1974 г. М.: ВИНТИ. 1974. Т. 2. 342 с.

Ширанович П. И. Причины спада численности малого суслика (*Citellus pygmaeus* Pall.) в полупустыне Северо-Западного Прикаспия // Зоол. журн. 1968. Т. 47, вып. 10. С. 1539-1548.

Ширяев В. В. О плодовитости ондатры в условиях изменения гидрорежима водоёмов // Грызуны: Материалы VI Всесоюз. совещ. Л.: Наука, 1983. С. 475-476.

Ширяев В. В. Плотность населения и плодовитость ондатры // Вопросы динамики популяций млекопитающих. Свердловск, 1988. С. 70-71.

Шнитников А. В. Изменчивость общей увлажнённости материков Северного полушария // Записки Геогр. общ-ва СССР. М.- Л.: Изд-во АН СССР, 1957. Т. 16. 336 с.

Щипанов Н. А. Функциональная структура популяции у мелких млекопитающих // IV съезд Всесоюз. териол. общ-ва. М.: Наука, 1986. Т. 1. С. 389-390.

Щипанов Н. А. Значение функциональных частей популяции в обеспечении её устойчивости к внешним неблагоприятным воздействиям // Грызуны: Тез. докл. VII Всесоюз. совещ. Свердловск, 1988. Т. 2. 141 с.

Щипанов Н. А. Неспецифическая адаптация популяции к внешним повреждающим воздействиям за счёт изменения её функциональной структуры // V съезд Всесоюз. териолог. общ-ва АН СССР. М.: 1990. Т. 2. С. 211-212.

Эварницкий Д. И. Запорожье. СПб., 1988. Ч. 2.

Элтон Ч. Экология нашествий животных и растений: Пер. с англ. М.: Изд-во иностр. лит., 1960. 230 с.

Юдин Б. С., Кривошеев В. Г., Беляев В. Г. Мелкие млекопитающие севера Дальнего Востока. Новосибирск: Наука (Сибирское отделение), 1976. 269 с.

Юргенсон П. Б. Возрастная структура популяций и динамика плодовитости охотничьих животных // Зоол. журн. 1966. Т. 45, вып. 2. С. 161-171.

Яковлев М. Г. Изменения численности больших песчанок после их истребления // Грызуны и их эктопаразиты. Саратов, 1967. С. 334-344.

Яковлев М. Г., Радченко А. Г. О размножении песчанок после снижения их численности в результате истребительных работ // Грызуны и их эктопаразиты. Саратов, 1968. С. 352-357.

Яценковский Е. В. Суслики в Белоруссии // Зап. Белорусского гос. ин-та сельск. хоз. Минск: Главлитбел, 1925. С. 15-18.

Armitage K. B., Johns D., Andersen D. C. Cannibalism among yellow-bellied Marmots // J. Mammal. 1979. Vol. 60, № 1. P. 205-207.

Batzli G. O., Sobaski S. T. Distribution, abundance, and foraging patterns of

ground squirrel near Atkasook, Alaska // *Arct. and Alp. Res.* 1980. Vol. 12, № 4. P. 501 - 510. Pжб. 6 И463. 1981.

Beacham T. D. Growth rates of the vole *Microtus townsendii* during a population cycle // *Oikos*. 1980. Vol. 35, № 1. P. 99-106.

Beacham T. D. Breeding characteristics of Townsend's vole (*Microtus townsendii*) during population fluctuations // *Can. J. Zool.* 1980. № 4. P. 623-625.

Boag D. A., Murie J. O. Population ecology of Columbian ground squirrels in south-western Alberta // *Can. J. Zool.* 1981. Vol. 59, № 12. P. 2230-2240.

Boonstra R., Peter T. B. A test of the chitty hypothesis: inheritance of life-history traits in meadow voles *Microtus pennsylvanicus* // *Evolunon (USA)*. 1987. Vol. 41, № 5. P. 929-947.

Chitty D. Mortality among voles (*Microtus agrestis*) at lake Vyrnwy Montgomery chire in 1936-1939 // *Trans. Roy. Soc. London*. 1952. Ser. D. Vol. 236, № 638.

Davis D. E. Mechanism for decline in a woodchuck population // *J. Wildlife Manag.*, 1981. Vol. 45, № 3. P. 658-668.

Dobson F. S. An experimental study of dispersal in the California ground squirrel // *Ecology*. 1979. Vol. 60, № 6. P. 1103-1109. Pжб. 1. И511. 1983.

Dobson F. S. Competention for mates and predominant juvenile male dispersal in mammals. // *Anim. Behav.* 1982. Vol. 30, № 4. P. 1143-1192. Pжб. 8 И374. 1985.

Dunford C. Behavioral limitation of round-tailed ground squirrel density // *Ecology*. 1977. Vol. 58, № 6. P. 1254-1268. Pжб. 10 И644.

Errington P. L., Siglin R. J., Clark R. C. The decline of a muskrat population. // *J. Wildlife Manag.* 1963. № 1. P. 1-8.

Festa-Bianchet M., Boag D. A. Territoriality in adult female Columbian ground squirrels // *Can. J. Zool.* 1982. Vol. 60, № 5. P. 1060-1066.

Gaines M. S., McClenaghan L. R. Dispersal in small mammals // *Annu. Rev. Ecol. and Syst.* 1980. Vol. 11. P. 163-196.

Getz L. L. Speculation on social structure and population cycles of microtine rodents // *Biologist (USA)*. 1978. Vol. 60, № 4. P. 134-147.

Holmes W. G. Cannibalism in the arctic ground squirrel (*Spermophilus parryii*) // *Journal of Mammalogy*. 1977. Vol. 58, № 1. P. 437-438.

Yeaton R. Y. Social behavior and social organization in Richardson's ground squirrel (*S. richardsonii*) in Saskatchewan // *J. Mammal* 1972. Vol. 53, 1. P. 139-147.

Krebs C. I. Jemmying cycles at Baker Lake, Canada, during 1959-1962 // *Science*, 1963. Vol. 140, № 3567.

Krebs C. I. Demographic changes in fluctuating populations of *Microtus californicus* // *Ecol. Monogr.* 1966. Vol. 36, № 3.

Mallory F. F., Elliott J. R., Brooks R. J. Changes in body size in fluctuating populations of the collared lemming: age and photoperiod influencts // *Can. J. Zool.* 1981. Vol. 59, № 2. P. 174-182.

Michener D. R. Annual cycle of activity and weight changes in Richardson's

ground squirrel (*Spermophilus richardsonii*) // *Canadian Field. Natur.* 1974. Vol. 88. P. 408-413.

Michener G. R. Differential reproduction among female Richardson's ground squirrels and its relation to sex ratio // *Behav. Ecol. and Sociobiol.* 1980. Vol. 7, № 3. P. 173-178. Pжб. 8 И394.

Michener D. R., Michener G. R. Sex ratio and interyear residence in a population of *Spermophilus richardsonii* // *J. Mammal.* 1971. Vol. 52. 853 p.

Michener G. R., Michener D. R. Population structure and dispersal in Richardson's ground squirrels // *Ecology*. 1977. Vol. 58, № 2. P. 359-368.

Morton M. L., Sherman P. W. Effects of a spring snowstorm on behavior, reproduction and survival of Belding's ground squirrels // *Can. J. Zool.* 1978. Vol. 56, 12. P. 2578-2690.

Mullen D. A. Reproduction in brown lemmings (*Lemmus trimucronatus*) and its relevance to their cycle of abundance // *Univ. Calif/ Publ/ Zool.*, 1968. Vol. 85. P. 1-24.

Murie J. O., Harris M. A. Territoriality and dominance in male Columbian ground squirrels (*Spermophilus columbianus*) // *Can. J. Zool.* 1978. Vol. 56, № 11. P. 2402-2412.

OWings D. H., Borchert M., Virginia R. The behaviour of California ground squirrels // *Anim. Behav.* 1977. Vol. 25, № 1. P. 221-230.

Phillips J. A. Growth and its relationship to the initial annual cycle of the golden-mantled ground squirrel, *Spermophilus lateralis* // *Can. J. Zool.* 1981. Vol. 59, № 6. P. 865-871.

Pengelley E. T., Fisher K. C. The effect of temperature and photoperiod on the yearly hibernating period in captive golden-mantled ground squirrel (*Citellus lateralis*) // *Canad. J. Zool.*, 1961. Vol. 39. P. 105-120.

Rose R. K., Gaints M. S. The reproductive cycle of *Microtus ochrogaster* in eastern Kansas // *Ecol. Monogr.* 1978. Vol. 48, № 1. P. 21-42.

Sauer J. R., Slade N. A. Uinta ground squirrel demography: is body mass a better categorical variable then age? // *Ecology*, 1987. Vol. 68, № 3. P. 642-650.

Scheffer V. B. Body size with relation to population density in mammals // *J. Mammal.* 1935. Vol. 36, № 4.

Schutz S. M., Boag D. A., Schutz J. K. Causes of unequal sex ratio in populations of adult Richardson's ground squirrels // *Canadian J. Zool.* 1979. Vol. 57, № 10. P. 1849-1855.

Sherman P. W., Morton M. L. Demografy of Belding's ground squirrels // *Ecology*. 1984. Vol. 65, № 5. P. 1617-1628.

Smolen M. I., Keller B. L. Survival, growth, and reproduction of progeny isolated from high and low density populations of *microtus montanus* // *J. Mammal.* 1979. Vol. 60, № 2. P. 265-279.

Southern H. N. The stability and instability of small mammal populations // *Ecol. Small Mammals*. London. 1979. P. 103-134.

Surdasky St. Untersuchungen auf Zvei Populations des Perlziesels (*Citellus*

suslica Guel.) in Lubliner Gebiet // Acta theriologica. 1958. Vol. 2, № 10. P. 203-229.

Surdaski S. Dynamika populacji susla perelkowanego *Citellus suslicus* (Guldenstaedt, 1770) w Slawecinie w latach 1961 - 1966 // Annales. univer. mariae curie sklodowska Lublin-Polonia. 1968.

Wiger R. Demography of a cyclic population of the bank vole *Clethrionomys glareolus* // Oikos. 1979. Vol. 33, № 3. P. 373-385.

Zammuto R. M. Life histories of mammals: analyses among and within *Spermophilus columbianus* life tables // Ecology. 1987. Vol. 68, № 5. P. 1351-1363.

Zammuto R. M., Sherman P. W. A comparison of timme-specific life table for Belding's ground squirrels, *Spermophilus beldingi* // Can. J. Zool. 1986. Vol. 64, № 3. P. 602-605.

SYNOPSIS

V. A. Lobkov

SPOTTED SOUSLIK OF THE NORTH-WESTERN REGION NEAR THE BLACK SEA:

Biology, Regulation of Its Population

INTRODUCTION

The main purpose of this research is examination of population regulatory mechanisms that manage number of spotted sousliks; comparison of the accompanying phenomena concerned of variations of the number of spotted sousliks and other species; clearing up general processes of fluctuations of number of mammals.

Chapter 1

SPOTTED SOUSLIK AND ITS HABITAT AT THE REGION NEAR THE BLACK SEA

The north-western region near the Black Sea is the lowest space of Northern region near this sea. There are numerous rivers valleys and revines there. A climate is warm, dry with a hot, dry summer. A winter is short (2 months) with often recurring thaws. Maximum temperature of air is 38°C. Monthly average temperature of January is -2° - -3°C. Snow cover is unstable, in some years it is absent.

In earlier time the territory was covered with steppes. In the XXth century the north-western region near the Black sea is an intensive agriculture region. 50 % of fields are occupied by maize and sunflower. A share of grain (wheat, barley) and perennial fodder grass (lucerne) is high.

The spotted souslik is a rodent from the family Sciuridae. A length of its body is about 190 - 220 mm. It propagates itself once a year in the spring. As a forage it uses leaves, seeds, tubers of plants and insects. In autumn and winter it carries out in hibernation deeply under the ground.

Chapter 2

MATERIAL AND METHODS OF RESEARCHES

The studied spotted sousliks population was located in neighbourhood of Odessa, Ukraine. The sousliks ecology has been studied during 30 years,

1970 - 1999 inclusive. For a period of researches, 12180 spotted sousliks were trapped, and more than 600 lifetrapped individuals were maintained in laboratory. The natural behaviour was studied by observation with a field-glass, and is testing individuals on other sousliks bound at their burrows. The dispersal were studied by individual and group marking by a black paint (urzol D) and with a fluorescent marker - antibiotic tetracycline. Daily activity was studied at the base of intensity of hitting in traps at different time of a day. Age was determined on a degree of wearing of teeth of the lower jaw.

Chapter 3

THE SEASONAL PHENOMENA IN THE LIFE OF SPOTTED SOUSLIK

The dates of beginning emergence from hibernation varied among years from 26 January to 20 March. Emergence depends on weather and continues 21 - 57 days among years (Fig. 12). Males start emerge earlier than females. Every year, regardless of the calendar dates of the emergence, first males emerged from hibernation, on the average, 2 - 34 days in advance of first females. Early emerging males have larger body size than late emerging males (Table 3). Young sousliks and old sousliks emerged at the same time (Fig. 14).

Females typically bred 1 - 3 days after resuming aboveground activity. Late emerging males found that females that have been active for several days had already been impregnated by earlier emerged males. Thus late emergence males resulted in reduced breeding opportunities.

In spring, daily activity of males and females is equal. In June aboveground activity of adult males diminished noticeably by midday. Adult females and juveniles have aboveground activity during all the day. In July aboveground activity noticeably decreased. There was a disappearance of adult males at this time, whereas the adult females and juveniles were the last individuals remaining aboveground. By late summer activity was extremely low. In August daily activity of juveniles also diminished noticeably by midday. Seasonal changes in daily activities were noted (Fig. 16).

There was overlap between the date of birth and disappearance of juveniles. Earlier emergence and breeding in 1989 year led to earlier disappearance of juveniles. Their burrows, which had been preliminary covered, stopped to open by sousliks in August. Late emergence and

breeding in 1987 year stimulated hibernation of juveniles in September (Table 6).

Chapter 4

A SPATIAL STRUCTURE OF SETTLEMENTS AND INTRASPECIFIC RELATIONSHIPS

The spotted sousliks usually inhabit colonial settlements (a group of individuals living in associations), located on the sites of new soil and on perennial fodder grass fields. The settlements have total hundreds individual and are isolated from each other. On the sites of new soil the age of old settlements exceeds 10 years, and on perennial fodder grass fields the settlements are young and exist 4 - 5 years up to ploughing of this fields. Inhabited burrows on the settlements place settle by small groups (Fig. 20, 21). A few neighbours, living beside, will form a spatial grouping. They use a common territory, protective burrows and protect them from other individuals (Fig. 23).

The juveniles disperse from nest burrows in age of 1,5 - 2 months. The majority of the young settles near the birthplace (Table 11). The distance of dispersal of the young is higher in young settlements on the fields (Table 12). Young sousliks settle within the spatial groups of the adult individuals (Fig. 22). Juveniles finish their dispersal in July.

In spring, after emergency, there are migrations of some individuals (Table 13), thus sousliks are more often installed in densely populated sites (Table 15), than in sparsely populated (Table 16). The ploughing of perennial fodder grass fields stimulates migrations of sousliks to other fields and infringes a spatial structure of souslik settlements.

Chapter 5

REPRODUCTION AND STRUCTURE OF THE POPULATION

The majority of females (84,6 - 100 %) usually breeds. Only in 6 settlements the reproduction was suppressed (Table 17). The fertility of females (the average quantity of embryos) did not increase with the age of individuals (Table 18; Fig. 26). Average fertility of females in old settlements on sites of new soil is small and slightly changes in years (Table 21). The fertility of females in young, in state of forming settlements on perennial fodder grass fields is the highest in the first years after colonization these

fields by sousliks, and then decreases regularly (Table 22). The decrease of average fertility parameters occurs because of its gradual reduction at one-year old females in subsequent generations (Fig. 26).

The sex ratio among embryos is close to 1:1 (Table 24). In spring, among emerged sousliks a sex ratio is equal, or males are more numerous than females 1,2 - 1,8 times. 3 weeks after emergency of all the individuals, males survive 2 and more times less than females (Table 25).

The most complex age structure is in old settlements on sites of new soil (Table 27), and the most simple is in young in state of forming settlements on perennial fodder grass fields in the first years after their colonizations by sousliks (Table 28).

Chapter 6

REDUCTION OF NUMBER OF SETTLEMENTS AND ITS CAUSES

The number of resorbing embryos in females is reaches sometimes significant (Table 30). Falls of temperature, snow cover, absence of forage in period of pregnancy of females increase considerably of embryo mortality. In the first month of independent life of the young half of an offspring perishes (Table 31). The perishing in hibernation is small, because of good fatness of sousliks and superficial freezing of soil in winter. The loss of the population in spring within the first 2 months after emergency is the highest. At first predominantly males disappear and later a mass elimination of females. (Table 34). The main reasons of decrease of number of sousliks in spring are illnesses and repeated hibernation, resulted in death of individuals (Table 35). The common number of sousliks at the time of the beginning of birth of the young is reduced more than 2 times. 87,6 % of adult females and 78,7 % of adult males perish during an active period.

Chapter 7

VARIABILITY OF MORPHOLOGICAL ATTRIBUTES

The growth of juveniles finishes at the first year of their life (Table 37). The cranium measurements of males are bigger than those of females (Table 38). In old settlements, on sites of new soil the sizes of individuals born in different years are similar and do not change in the course of time (Table 39). In young in state of forming settlements on perennial fodder grass fields the largest sousliks are born in the first years after colonization of

fields. In the subsequent generations, with each year a share of small-sized individuals is increasing, and the average parameters of cranium size consistently decrease (Table 40; 41). The frequency of investigated unmetrical attributes does not change from generation to generation.

Chapter 8

CHANGES OF NUMBER OF SPOTTED SOUSLIK AND ITS REGULARITY

The forming of sousliks settlement begins after colonization a nonpopulated territory by several individuals and forming of breeding group. The individuals of the first generations are born from non-kindred parents and are developing in conditions of unformed spatial structure, insignificant intraspecies contacts and abundance of forage. They quickly grow, reach especially large sizes, females acquire high fertility, which remains during all their lives. Because of high fertility of females, lowered mortality because of absence of enemies and illnesses in the first years, the population of young settlement quickly increases. In the subsequent years a spatial-etological structure is formed, and increase the share of individuals born from related parents.

Owing to the high pitch of relationships between parents and other conditions of development of juveniles, in densely populated and rigidly structured spatial groups the growth of juveniles is slowed down, and females fertility becomes minimum. After some years, large and highly prolific individuals of the first generations are dying of senility, and remaining low prolific small individuals of the subsequent generations do not provide the sufficient increase of the population.

By this time the press of predators and illnesses increases, the share of old individuals grows up. Increased elimination and mass dying out of old sousliks leads to sharp reduction of number. In isolated settlements it can result in complete dying out of a population. Introduction of immigrants from neighbour settlements can reinstate processes of growth of number in accordance with the oforesaid scheme.

On perennial fodder grass fields the settlements do not reach the last stages of development because of ploughing of fields and compelled emigration of sousliks to new perennial fodder grass fields, where the forming of settlements begins anew. So in arable land intensive reproduction of sousliks is artificially supported and preservation of species is provided.

Chapter 9

REGULARITY OF DYNAMIC OF POPULATIONS

Forming and development of sousliks settlements are similar to processes occurring during changes of number of other species of animals. Increase of number of mammals also begins with the increase of fertility of females and is accompanied by enlargement of individuals, and the reduction of number is stipulated by reduction of sizes of broods, increasing of embryo mortality and decreasing of sizes of individuals.

We assume, that population mechanism, which stipulates dynamics of number is common at sousliks and other species. The rise of number is stipulated by infringement of spatial-etological structure on the background of very low number, with the subsequent appearance of large, highly prolific progeny. The duration of the phase of increase of number is determined by duration of life of the first generations with increased reproductive properties. The recession of number comes after dying of highly prolific large individuals of the first generations and replacement them by unsufficiently prolific small-sized individuals of the subsequent generations, born in conditions of stable spatial-etological structure and high density of the population. Decrease of reproduction and increased elimination of individuals because of predators and illnesses leads to reduction of the population. This population mechanism is started by different external and intrapopulation factors, that influence populations separately and or simultaneously. Scales and periodicity of population cycles of mammals depend on intensity of these factors.

Содержание

Введение	5
----------------	---

Глава 1

КРАПЧАТЫЙ СУСЛИК И СРЕДА ЕГО ОБИТАНИЯ

В ПРИЧЕРНОМОРЬЕ	10
Краткая характеристика вида	10
Характеристика природных условий Северо-Западного Причерноморья	16

Глава 2

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЙ 20 |

Способы добычи и методы биометрической обработки	20
Учёты численности	28
Изучение пространственного распределения	32
Изучение поведения и перемещений сусликов	33
Изучение сезонной и суточной активности	36
Определение возраста	37
Лабораторное содержание, изучение динамики жиронакопления, летней и зимней спячки	41

Глава 3

СЕЗОННЫЕ ЯВЛЕНИЯ ЖИЗНИ КРАПЧАТОГО СУСЛИКА 43 |

Пробуждение от зимней спячки	43
Весенне-летний период жизни сусликов	49
Динамика активности	52
Динамика массы тела и физиологического состояния	54
Залегание в спячку взрослых особей	57
Залегание в спячку сеголетков	62
Осенне-зимний период жизни сусликов	65
Неодновременность протекания сезонных явлений в разных поселениях	68

Глава 4

ПРОСТРАНСТВЕННАЯ СТРУКТУРА ПОСЕЛЕНИЙ

И ВНУТРИВИДОВЫЕ ОТНОШЕНИЯ 73 |

Формы освоения сусликами местообитаний	73
Размещение нор и особей в поселении	75
Территориальное поведение взрослых особей	78
Территориальное поведение сеголетков	80
Перемещения особей в поселениях на целинных участках	81
Перемещения особей в поселениях на многолетних травах	83
Распределение особей разного пола и возраста в поселениях	87
Влияние сельскохозяйственных работ на пространственную структуру поселений	89
Пространственная структура молодых поселений	92

Некоторые черты пространственно-этологической организации популяции	95
Глава 5	
ВОСПРОИЗВОДСТВО И СТРУКТУРА НАСЕЛЕНИЯ	99
Особенности участия в размножении самцов	99
Особенности участия в размножении самок	102
Половая структура	113
Возрастная структура	121
Глава 6	
СОКРАЩЕНИЕ ЧИСЛЕННОСТИ ПОСЕЛЕНИЙ И ЕГО ПРИЧИНЫ	126
Эмбриональная смертность	127
Гибель в первое лето жизни	131
Гибель в период осенне-зимнего сна	134
Сокращение численности в весенний период	135
Причины весеннего снижения численности	139
Сокращение численности взрослых самок в весенне-летний период	144
Глава 7	
ИЗМЕНЧИВОСТЬ МОРФОЛОГИЧЕСКИХ ПРИЗНАКОВ	147
Возрастные и половые изменения	147
Хронографическая изменчивость	149
Изменчивость неметрических признаков черепа	157
Глава 8	
ДИНАМИКА ЧИСЛЕННОСТИ КРАПЧАТОГО СУСЛИКА И ЕЁ ЗАКОНОМЕРНОСТИ	167
Факторы, влияющие на численность поселений	168
Особенности популяционных процессов на ранних стадиях формирования поселения	187
Динамика поселений	192
Условия обитания и численность крапчатых сусликов в XIX — XX столетиях	198
Глава 9	
ЗАКОНОМЕРНОСТИ ФУНКЦИОНИРОВАНИЯ ПОПУЛЯЦИЙ	208
Явления, сопровождающие изменения численности млекопитающих	208
Особенности функционирования популяционных механизмов у млекопитающих и их применение в практической деятельности	216
Заключение	230
Список животных, упомянутых в тексте	232
Литература	234
Synopsys	261

Contents

Introduction	5
Chapter 1	
SPOTTED SOUSLIK AND ITS HABITAT AT THE REGION NEAR THE BLACK SEA	10
Brief characteristic of a species	10
Characteristic of natural habitats at north-western region near the Black sea ...	16
Chapter 2	
MATERIAL AND METHODS OF RESEARCHES	20
Trapping and methods of biometrical researches	20
Counts of number	28
Study of spatial structure	32
Study of behaviour and dispersal of sousliks	33
Study of seasonal and daily activity	36
Age determination	37
Laboratory maintenance, study of seasonal changes of body weight and hibernation	41
Chapter 3	
THE SEASONAL PHENOMENA IN THE LIFE OF SPOTTED SOUSLIK	43
Emergence from hibernation	43
Spring-summer period of life	49
Changes of activity	52
Changes of body weight and physiological state	54
Entry into hibernation of adults	57
Entry into hibernation of juveniles	62
Autumn-winter period of life	65
Breach synchronism of the seasonal phenomena in different settlements	68
Chapter 4	
A SPATIAL STRUCTURE OF SETTLEMENTS AND INTRASPECIFIC RELATIONSHIPS	73
The forms of using of habitats	73
Dispositions of burrows and individuals in settlements	75
Territorial behaviour of the adults	78
Territorial behaviour of the juveniles	80
Dispersal of individuals in settlements on sites of new soil	81
Dispersal of individuals in settlements on perennial fodder grass fields	83
Distribution of males and females in settlements	87
Influence of agricultural works on a spatial structure of settlements	89
A spatial structure of young settlements	92
Some features of spatial-etological organization of population	95

Chapter 5	
REPRODUCTION AND STRUCTURE OF THE POPULATION	99
Feature of males participation in reproduction	99
Feature of females participation in reproduction	102
Sex structure	113
Age structure	121
Chapter 6	
REDUCTION OF NUMBER OF SETTLEMENTS AND ITS CAUSES	126
Embrio mortality	127
Mortality in first summer of life	131
Mortality in a hibernation	134
Reduction of number in spring	135
Reasons of spring decrease of number	139
Reduction of number of adult females in spring-summer period	144
Chapter 7	
VARIABILITY OF MORPHOLOGICAL ATTRIBUTES	147
Aged and sexual dimorphism	147
Cronographical variability	149
Variability of phenotypical attributes of cranium	157
Chapter 8	
CHANGES OF NUMBER OF SPOTTED SOUSLIK AND ITS	
REGULARITY	167
Factors influencing number of settlements	168
Features of population processes at early stages of forming of settlement	187
Dynamic of settlements	192
Living conditions and number of spotted sousliks in XIX - XXth centuries	198
Chapter 9	
REGULARITY OF DYNAMIC OF POPULATIONS	208
Phenomena accompanying changes of number of mammals	208
Features of functioning of population mechanisms at mammals and their application in practical activity	216
Conclusion	230
List of the animals mentioned in the text	232
Literature cited	234
Synopsis	261

Наукове видання

ЛОБКОВ Володимир Олексійович

**КРАПЧАСТИЙ ХОВРАХ
ПІВНІЧНО-ЗАХІДНОГО ПРИЧОРНОМОР'Я:
біологія,
функціонування популяцій**

Монографія

Російською мовою

Зав. редакцією *Р. М. Кучинська*

Редактор *Ж. Б. Мельниченко*

Технічний редактор *О. В. Андреев*

Здано до набору 05.10.99. Підписано до друку 24.01.2000. Формат 60×84/16.
Папір офсетний. Гарнітура Таймс. Друк офсетний. Ум. друк. арк. 15,81.
Обл.-вид. арк. 16,18. Тираж 500 прим. Зам. № 986.

Видавництво і друкарня "Астропринт"
65026, м. Одеса, вул. Преображенська, 24.
Тел.: 26-98-82, 26-96-82, 68-77-33

www.astroprint.odessa.ua

Лобков В. О.

Л682 Крапчастий ховрах Північно-Західного Причорномор'я: біологія, функціонування популяцій: Наукове видання. — Одеса: Астропринт, 1999. — 272 с.

Рос. мовою.

ISBN 966-549-272-1.

У монографії представлені матеріали польових та лабораторних досліджень екології крапчастого ховраха у Північно-Західному Причорномор'ї, які проводилися у 1970-1999 рр. Розглянуті особливості сезонних явищ життя ховрахів, внутривидові відношення, просторова, статтєва та вікова структури поселень, відтворення та загибель населення, морфологічні особливості різних поколінь у формуючихся поселеннях. Виявлені популяційні механізми, що регулюють чисельність ховрахів та забезпечують стійке функціонування популяцій. Поданий порівняльний аналіз явищ, що супроводжують зміни чисельності крапчастого ховраха та інших видів ссавців, запропоновано пояснення дії внутрипопуляційного механізму регулювання чисельності, як основи її періодичних коливань та інших змін.

Табл. 53. Рис. 33. Бібліогр.: 340 назв.

Л 1907000000-202
549-99 Без оголош.

ББК 28.693.369.36(4Укр7)