

377
4-456

АКАДЕМИЯ НАУК КАЗАХСКОЙ ССР
ОБЪЕДИНЕННЫЙ УЧЕНЫЙ СОВЕТ ИНСТИТУТОВ
ЗООЛОГИИ И ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНОЙ БИОЛОГИИ

На правах рукописи

ЧЕРВЯКОВА В. П.

**ВНУТРИВИДОВАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ И СТРУКТУРА
ПОПУЛЯЦИЙ СЕРЫХ СУРКОВ—
MARMOTA BAIBACINA CENTRALIS (THOMAS, 1909)**

(Зоология — 097)

Автореферат

диссертации на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

АЛМА-АТА — 1968

Работа выполнена в Среднеазиатском научно-исследовательском противочумном институте Министерства здравоохранения СССР.

Научный руководитель — доктор биологических наук Д. И. Бибиков.

Диссертация оформлена на 236 страницах машинописного текста, иллюстрирована 33 таблицами и 33 рисунками. Указатель литературы включает 364 источника (293 отечественных, 71 иностранных авторов).

Официальные оппоненты:

Член-корреспондент АН КазССР, доктор биологических наук Слудский А. А. и кандидат биологических наук Капитонов В. И.

Ведущее предприятие — Зоологический институт АН СССР.

Автореферат разослан 1968 г.

Защита диссертации состоится 1968 г. на заседании Объединенного Ученого Совета Институтов зоологии и экспериментальной биологии АН КазССР.

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке Института экспериментальной биологии АН КазССР, Алмата, пр. Абая, 38.

Отзывы на автореферат просим направлять по тому же адресу.

Ученый секретарь Совета доктор биологических наук А. М. Мурзамадиев.



ВВЕДЕНИЕ

Серый сурок *Marmota baibacna centralis* Thomas, 1909 (Mammalia, Rodentia, Scuridae) — основной носитель возбудителя чумы в горах Средней Азии, давно привлекает внимание многих исследователей (Наумов, 1945; Айзин, 1950; Репьев, 1950; Иофф, Наумов и др., 1951; Исмагилов, 1951, 1956; Зими́на, 1964; Тарасов, 1961 а, б и др.). В 50-е и 60-е годы текущего столетия изучение Среднеазиатского горного очага чумы и, в частности, сурков осуществлялось большим коллективом специалистов. Обзором современных знаний о сурках Тянь-Шаня (положение в системе, распространение, основные черты биологии, эпидемиологическое значение), в сопоставлении с материалами по другим видам рода *Marmota*, явилась докторская диссертация, а затем и монография по биологии сурков Д. И. Биби́кова (1965, 1967). И вместе с тем, еще многие стороны биологии сурков до сих пор слабо исследованы или почти не освещены в литературе из-за отсутствия достаточно точных критериев определения возраста этих грызунов. Последнее обуславливало до настоящего времени неизученность темпов роста сурков, сроков полового созревания, периодичности размножения и продолжительности жизни особей. Недостаточное знание возрастных особенностей животных ограничивало также возможности изучения структуры популяций, что крайне необходимо для оценки состояния популяций и управления численностью сурков. Кроме того, изучение возрастной изменчивости необходимо для выявления и других ее форм — индивидуальной, сезонной, популяционной с учетом их проявления в разном возрасте. До сих пор основная причина укоренения возбудителя чумы в отдельных популяциях сурков

усматривается в особых условиях ландшафта, обеспечивающих определенную структуру их поселений, степень подвижности и характер связей между животными; большое значение придается также динамике их численности и обилию эктопаразитов. Нам представляется, что не менее важным фактором укоренения чумных эпизоотий среди сурков является специфическая особенность их популяций. В связи с этим, определение границ популяций путем изучения изменчивости различных признаков поможет четче определить и границы микроочагов чумы, которые до настоящего времени еще недостаточно ясны.

Мы поставили своей целью изучить разные формы изменчивости (возрастную, индивидуальную, сезонную, географическую), а также структуру популяций серых сурков. До сих пор изменчивость сурков как самостоятельная проблема не ставилась. Ряд полевых экспериментов выполнен нами в горах Тянь-Шаня. Это визуальные наблюдения за мечеными (окрашенными) сурками в течение активного периода их жизнедеятельности и более длительные наблюдения (в течение четырех лет) за окольцованными сурками с детальным картографированием местообитаний этих грызунов и их перемещений. Выполнены также работы типа рекогносцировок с нанесением на карты-схемы распределения поселений сурков на большой площади (Червякова, Червяков, 1967).

В итоге мы изучили особенности использования сурками территории, дальность и направленность их перемещений. Длительные наблюдения за жизнью зверьков позволили выявить сезонные, возрастные, половые и индивидуальные отличия в их поведении (Бибиков, Жирнов, Куликова, 1956; Бибиков, Червякова, Червяков, 1961; Червякова, 1963). В свою очередь, это повлекло за собой необходимость более тщательного и более детального изучения изменчивости этих животных. Предметом для таких исследований послужили морфологические особенности сурков.

Представленный в диссертации материал в основном собран нами в Центральном Тянь-Шане (горы Кулуктау, Ельчинбуйрюк, Терской Алатау и Борколдой в верховьях Нарына), в местах, где в течение многих лет работали противэпидемические отряды или специальные группы по изучению экологии серых сурков. С 1955 г. автор принимал непосредственное участие в этих работах. Помимо собственных сборов, мы обработали материалы (череп, биометри-

ческие данные и др. показатели), собранные ранее по единой методике и специальной программе. Серия черепов красного сурка (*M. caudata* Geoffroy, 1842) просмотрена у В. А. Кизилова.

В качестве одного из признаков изменчивости изучены гениталии сурков. Кроме собственных материалов из Центрального Тянь-Шаня, Памира и Гиссара, обработаны сборы, сделанные многими зоологами в разных местах обитания евразийских сурков.

В общей сложности мы исследовали 5163 серых сурка, 2060 черепов от них, 237 красных сурков и столько же черепов от них и 175 гениталий разных видов и подвидов сурков Евразии.

Весь цифровой материал обработан статистически по методу средних (Сызранцев, 1938, 1941). Для оценки величины различий между средними определяли коэффициент достоверности (критерий Стьюдента) по формуле:

$$t = \frac{M_1 - M_2}{\sqrt{m_1^2 + m_2^2}}$$

Разницу признавали достаточной при $t=3$, когда вероятность безошибочного суждения равна 0,99 (Плохинский, 1961; Урбах, 1963).

Определение возраста

Основные, известные нам, методы определения возраста млекопитающих, используемые в современных работах с исследовательскими и практическими целями, следующие:

1. Различия размеров и веса животных.
2. Вес черепа.
3. Метрические и скульптурные признаки черепа.
4. Неравномерность роста и развития отдельных частей черепа — «метод индексов».
5. Формирование зубов и стирание жевательной поверхности коренных.
6. Размеры и морфологические особенности бакулюма (os penis).
7. Особенности микроструктуры кости и зуба.
8. Вес высушенного хрусталика глаза.

При рассмотрении этих методов в хронологической последовательности обращает внимание то, что развитие их шло по пути отыскания более точного, универсального метода, пригодного для различных млекопитающих. В то же время

заметно совершенствование способов в направлении оценки возраста отдельных особей (от обычного анализа популяции по длине и весу животных и возможности выделения на этой основе молодых и взрослых до изучения гистоструктуры ткани и определения возраста каждого индивидуума). И лишь один из последних методов — определение возраста по весу высушенного хрусталика глаза (Lord, 1959) не является таковым. Этот признак дает не более, чем длина и вес тела для выделения молодых и взрослых (Sanderson, 1961; Dudzinski, Mikitowicz, 1961; Davis, 1964; Добринский, 1964). Слоистая структура хрусталика также не может быть использована для подсчета годовичных наслоений вследствие гомогенизации старых слоев по мере нарастания новых волокон (Клевезаль, Клейнберг, 1967). Все другие перечисленные методы в какой-то степени дополняют друг друга и имеют преимущества и недостатки, в той или иной степени выражающиеся при определении возраста различных зверей.

В наших исследованиях мы имели сурков с точно определенным возрастом от одного года до пяти лет. Эти материалы, полученные путем кольцевания животных в природе, послужили эталонами для определения возраста зверьков в массовых сборах. В пределах групп животных с уже установленным возрастом измеряли их вес, длину тела, основные краниометрические признаки (кондилобазальную длину, длину лицевой части, длину верхнего ряда коренных зубов, длину диастемы, скуловую ширину, ширину надглазничных отростков, ширину межглазничного промежутка, затылочную высоту), вес нижней челюсти, изучали процессы развития и смены молочных зубов постоянными, последовательность и степень стирания эмали на жевательной поверхности коренных зубов, высоту коронки первого верхнего коренного зуба, возрастные особенности бакулума и микроструктуру плотного вещества кости на 36 поперечных срезах нижней челюсти.

В итоге такой разносторонней обработки материала нами предложен следующий комплекс признаков для определения возраста сурков.

Возраст сурчат (до ухода в спячку) легко определить с точностью до 10—15 дней по времени прорезывания и росту отдельных зубов.

Годовалые зверьки (после первой спячки) отличаются от двухлетних недостаточно выросшими предкоренными зубами

ми, слабо выраженными гребнями на черепе, небольшим весом и малыми размерами тела.

Двухлетние сурки имеют хорошо выраженную стертость на выступающих вершинах первого и второго верхних коренных зубов. Дополнительные признаки отличий годовалых и двухлетних зверьков — показатели кондилобазальной длины черепа (соответственно, $86,7 \pm 0,5$ — $90,0 \pm 0,4$) и верхней диаистемы ($22,0 \pm 0,2$ — $23,0 \pm 0,2$).

В конце третьего лета жизни зверьки внешне приобретают черты взрослых животных. В связи с этим возникают новые трудности в определении их возраста. По мере роста зверьков соматметрические и краниометрические показатели несколько увеличиваются. Однако определение критерия Стьюдента показало статистическую недостоверность различий по этим признакам в смежных возрастных группах ($t < 3$). Отличия оказались достоверными лишь между двух- и трехлетними сурками, т. е. различия реальны только тогда, когда животным одной из групп предстоит значительное dorастание. Позже, когда интенсивность роста сокращается, отличия между группами становятся несущественными. Таким образом, абсолютные показатели исследованных признаков и их средние значения ($M \pm m$) не могут служить критериями для определения возраста взрослых животных.

Дополнительно мы исследовали индексы, полученные от соотношения следующих величин:

- | | |
|--|---|
| 1. $\frac{\text{кондилобазальная длина}}{\text{длина зубного ряда}}$; | 4. $\frac{\text{кондилобазальная длина}}{\text{длина тела}}$; |
| 2. $\frac{\text{скуловая ширина}}{\text{длина зубного ряда}}$; | 5. $\frac{\text{скуловая ширина}}{\text{кондилобазальная длина}}$; |
| 3. $\frac{\text{затылочная высота}}{\text{кондилобазальная длина}}$; | 6. $\frac{\text{скуловая ширина}}{\text{заглазничная ширина}}$; |

Однако, вследствие значительной трансгрессии и отсутствия статистически достоверных отличий в разных группах зверьков, способ вычисления индексов также не облегчает задачу определения возраста взрослых сурков.

Возрастные изменения бакулюма позволяют выделить среди сурков три группы: молодых, подростков — зверьков переходного возраста и взрослых (Червякова, 1966). Более конкретное определение возраста по морфологической структуре бакулюма сурков, как и определение по этому признаку

ку возраста у других животных (Попов, 1943; Гептнер, Морозова-Турова, 1951; Gandal, 1954; Долгов, Рассолимо, 1966), не представляется возможным. Учитывая довольно сложную обработку косточек гениталий и ограниченные возможности точной возрастной дифференцировки с их помощью, мы считаем использование этого метода у сурков неперспективным. Другое дело, когда морфологические особенности бакулюма и гениталии вообще используются в качестве дополнительного, иногда — весьма важного, признака в систематике животных (Виноградов, 1937; Огнев, 1931—1950). В таких случаях этот метод вполне оправдывает себя.

Хороший показатель для определения возраста у взрослых зверьков — степень стертости жевательной поверхности коренных зубов. Этим признаком пользуются многие исследователи при определении возраста животных различных видов. У сурков процесс изнашиваемости жевательной поверхности зубов, вследствие питания более или менее однородной пищей, относительно равномерен на протяжении всей жизни особи. Пищевая специализация этих грызунов заключается в поедании тех частей растений, которые находятся в начальных стадиях роста и развития — пищи нежной и сочной. Грубые корма, богатые клетчаткой, не могут служить для сурков полноценным кормом и, как правило, не поедаются ими (Стогов, 1956).

Однако восприятие картины стертости зубов относит этот признак в разряд чисто субъективных. Располагая эталонным материалом, нам удалось определить скорость изнашиваемости зубов за один год и, кроме описания рисунков стертости, дать цифровые показатели этого процесса. Было установлено, что у серого сурка уменьшение высоты коронки, в частности, первого верхнего коренного зуба происходит на 0,3 мм в год. Такая же изнашиваемость зуба М¹ в течение года наблюдается и у красного сурка. Этот же признак позволил нам среди сурков старше пяти лет, для которых мы не имели эталонов и не могли определить возраст с точностью до одного года, выделить возрастные группы: от 6 до 10 лет с высотой первого коренного в 2—3,5 мм и старше 10 лет с высотой коронки данного зуба менее 2-х мм.

С недавнего времени в целях точного определения возраста отдельных особей у животных различных видов все чаще стали использовать особенности гистологического строения кости (Клевезаль с соавт., 1964, 1965, 1966, 1967). Мы

также изучили срезы нижней челюсти сурков. Исследуя эти срезы от окольцованных зверьков с точно установленным возрастом, нашли, что у сурчат в первое лето жизни костная ткань лишена периостальных наслоений. После же первой зимней спячки по наружному краю периостальной зоны образуется тонкая линия, соответствующая периоду задержки роста в течение зимы. Подсчет чередующихся зимних и летних колец в периостальной зоне позволяет определить возраст конкретных зверьков. При этом наблюдается строгое соответствие числа годичных наслоений костного вещества возрасту животного до пяти лет. Позже отмечается резорбция более ранних слоев за счет непрерывающихся в кости процессов образования гаверсовых систем. Однако отличить старых животных от более молодых с одинаковым числом наслоений вполне возможно. У старых особей интенсивность аппозиционного роста кости сокращается и вновь образующиеся годовые слои плотно прилегают друг к другу.

Определение возраста сурка одного и того же вида разными способами дало возможность оценить каждый из рассматриваемых методов и рекомендовать для практического использования наиболее удобные и достоверные из них. Так, при определении возраста зверьков от трех лет и старше целесообразно пользоваться кондилобазальной длиной черепа, как величиной наименее вариабельной в пределах возрастных групп, весом нижней челюсти (величиной, которая в какой-то степени может заменить сложный метод гистологического исследования аппозиционного роста кости) и степенью стертости жевательной поверхности коренных зубов, куда мы дополнительно ввели признак изнашиваемости, выраженный в числовых значениях высоты коронки первого верхнего коренного зуба.

Нам удалось выделить в популяции серых сурков восемь возрастных групп. Шесть первых соответствуют абсолютному возрасту животных: сеголетки, годовалые, двух-, трех-, четырех- и пятилетние сурки. Две последние группы объединяют зверьков старше пяти лет — от шести до десяти и старше десяти лет. Если считать, что стирание зубов в течение всей жизни особи (начиная с двух лет) совершается сравнительно равномерно и равняется в среднем 0,3 мм в год, то максимальная изношенность зубов у сурков может наступить в 16 лет. Этот срок мы приняли за наибольшую про-

должительность жизни исследованных грызунов (Червякова, 1965).

Индивидуальная изменчивость

Широта индивидуальной изменчивости признаков изучалась в пределах групп сурков с установленным возрастом. Размах колебаний полученных величин выражался вполне объективными и сравнимыми между собой показателями коэффициента вариации $\left(C_v = \frac{\sigma}{M} \cdot 100 \right)$ Этот пока-

затель использовался также для оценки пригодности признаков в целях определения возраста. Предпочтение отдавалось таким признакам, которые обладали наименьшей степенью вариабельности у зверьков одного возраста.

Индивидуальная изменчивость обнаруживается по всем исследованным признакам и во всех возрастных группах. Различия заметны у новорожденных зверьков даже в одном выводке. В первые дни эти колебания незначительны и составляют 6 г по весу и 3 мм по длине тела. Однако в течение активного периода разрыв между рослыми и мелкими сурками увеличивается и ко времени их залегания в спячку достигает около 800 г по весу и 40 мм по длине. Мелкие особи составляют около 1/3 части популяции молодых. Кроме отставания в росте, у них заметна задержка и в развитии. На наших материалах это отставание особенно четко прослеживается в формировании зубной системы. Оно выражается в более позднем прорезывании и, соответственно, более поздней смене молочных предкоренных постоянными. Так, если большинство зверьков после пробуждения от зимней спячки выходит на поверхность с хорошо развитыми постоянными предкоренными зубами, то у 1/3 части популяции молодых они значительно ниже уровня других зубов, а у некоторых сохраняются даже еще молочные зубы. Позже, когда у отстающих в развитии зверьков происходит полная нивелировка зубного ряда, отличия между мелкими и крупными особями становятся менее заметными. Однако до конца второго лета жизни по внешним признакам еще можно определить возраст мелких зверьков. Труднее их отличить после второй зимней спячки, когда двухлетние мелкие особи бывают примерно такими, как крупные годовалые. При этом вполне можно впасть в ошибку, оценивая отставшего

по росту двухлетнего зверька как годовалого. Стертость зубов также не может служить при этом надежным критерием, так как из-за поздней смены молочных предкоренных у отстающих в развитии зверьков стирание зубов начинается позже.

Вполне возможно, что отличия между крупными и мелкими сурками сохраняются более длительное время, чем мы могли проследить, и накладывают неизгладимый отпечаток на конституцию взрослых животных (Minot, 1891; Копец, 1923; Копец, Латышевский, 1929, 1930; Шварц, 1962, 1963).

По степени возрастания коэффициента вариации величина вариабельности соматических и краниометрических признаков распределяется следующим образом ($Cv \pm mcv$);

Длина лицевой части черепа	2,1±0,2
Кондилобазальная длина	2,5±0,2
Длина верхнего зубного ряда	3,2±0,3
Затылочная высота	3,4±0,2
Скуловая ширина	3,7±0,3
Длина верхней диастемы	4,2±0,2
Ширина надглазничных отростков	4,3±0,2
Затылочная ширина	5,1±0,3
Длина тела	5,4±0,5
Вес нижней челюсти	7,5±0,5
Длина хвоста	10,5±0,5
Вес зверька	12,9±1,0

Наибольшая вариабельность признаков отмечается в период интенсивного роста зверьков. С возрастом, когда процессы роста постепенно затухают, величина коэффициента вариации несколько уменьшается.

Возрастные и сезонные особенности роста

Весь жизненный цикл зверьков, в зависимости от скорости роста организма, можно разделить на два периода. Первый из них характеризуется интенсивным ростом и продолжается в течение первых трех лет жизни. Окончание его совпадает с наступлением половой зрелости у сурков. Второй период — это период слабого (у четырехлетних зверьков) и вскоре совсем прекращающегося роста и незначительного увеличения веса, в основном за счет возрастающей толщины зверьков.

Основной рост черепа, так же как и тела, происходит в течение первых трех лет жизни сурков. Он наиболее значи-

телен в первое лето. За это время кондилобазальная длина черепа увеличивается от размера ее у 30—35-дневных сурчат, впервые появляющихся на поверхности, на 67%. Некоторое увеличение длины черепа наблюдается у четырехлетних особей и совсем незначительное — у более взрослых. Дорастание черепа особенно заметно в задней его части, где отмечается сильное развитие сагиттального гребня. Увеличение ширины черепа в области скуловых дуг от размеров 30—35-дневных сурчат в первое лето происходит на 75,5%. Максимальных размеров скуловая ширина достигает у зверьков в трехлетнем возрасте. Увеличение ширины черепа в области надглазничных отростков заметно до старости. Рост лобных костей заканчивается очень рано. Длина этих костей у сурчат 30-дневного возраста составляет в среднем 25,6 мм. У 120-дневных зверьков они достигают размеров взрослых и равны в среднем 28 мм при колебаниях от 27 до 30 мм. Окончание роста лобных костей совпадает с началом смены молочных предкоренных зубов постоянными. Расстояние, отложенное по лобному шву, от линии, соединяющей вершины надглазничных отростков, до заднего края носовых костей у сурков в возрасте от 30—35 дней (мы имели возможности исследовать более молодых) до глубокой старости совершенно одинаково. Следовательно, изменение величины лобных костей происходит за счет роста задней части этих костей от указанной линии, соединяющей вершины надглазничных отростков. Полное совпадение границ лобных костей у зверьков разного возраста наступает в конце первого лета. Носовые кости растут только своим передним краем, увеличение их продолжается до старости. Здесь же, в основном, наблюдается увеличение ширины этих костей. У старых особей заметно увеличивается массивность верхнечелюстных костей.

Раннее формирование лобных костей фиксирует передний край теменных, поэтому удлинение размеров мозгового отдела происходит за счет роста костей в направлении назад. Рост мозгового отдела прекращается в двухлетнем возрасте. Скуловой отросток чешуйчатой кости передвигается с возрастом наружу и очень немного назад. Профиль черепа молодого сурка с возрастом выпрямляется.

Особенностью сурков, как зимоспящих животных, является то, что их рост и развитие происходят только в активный период жизни. Во время спячки зверька его рост полностью прекращается и происходит расщедование жира,

вследствие чего наблюдается медленное падение веса тела. В активный период жизни темпы роста и увеличения веса отличаются по сезонам. У зверьков разного возраста они носят сходный характер, поэтому весь период бодрствования мы разделили на пять фаз, характеризующихся определенной интенсивностью увеличения веса и длины тела.

I фаза. Падение веса и отсутствие роста. Продолжительность ее около 30—40 дней после пробуждения и выхода сурков из нор на поверхность. Потеря веса зверьками в этот период является следствием интенсивного расходования жировых резервов, что связано с физиологической перестройкой организма и, вместе с тем, зависит от недостаточности кормов. Наши данные хорошо согласуются с заключением С. С. Казаниной и В. И. Телегина (1967) о большой перестройке пищеварительной системы у зимоспящих грызунов. Названные авторы отмечают атрофию слизистой оболочки всех отделов пищеварительного тракта, утерю специфических черт клетками желез желудка. Особое состояние сурков ранней весной характеризуется также задержкой костеобразовательных процессов. Так, при изучении микроструктуры кости нижней челюсти сурков нами было отмечено (Червякова, в печати), что у зверьков, добытых в это время, по грани периостальной зоны кости, еще не заметно светлого «летнего» отложения.

II фаза. Интенсивное увеличение веса и роста (весенний «скачок роста»). Продолжительность этой фазы не более 15 дней. В этот период наблюдается значительное увеличение длины тела и веса сурков, отмечается усиленная костеобразующая деятельность периоста.

III фаза. Замедление темпов увеличения веса и роста. Продолжительность ее около 10—15 дней. Резкий спад приростов веса и длины тела совпадает с началом линьки сурков, требующей от организма немалых энергетических затрат. Процесс линьки вызывает, видимо, у животных изменения, подобные тем, что наблюдаются у них при переходе на иной пищевой режим, наступлении половой зрелости, влияние которых выражается в резком и внезапном замедлении процесса роста (Шмальгаузен, 1935; Барабаш-Никифоров, Формозов, 1963).

IV фаза. Спокойное увеличение веса и роста. В лесостепном поясе Тянь-Шаня она наблюдается во второй половине мая у годовалых и двухлетних сурков и в июне у зверьков старшего возраста. Характеризуется примерно оди-

наковыми у зверьков разного возраста показателями увеличения веса и сходным увеличением длины в группе растущих животных.

У ф а з а. Прекращение роста и продолжающееся увеличение веса. Со второй половины июня, независимо от возраста сурков, рост их прекращается. Интенсивность прибавки веса становится меньше. Непосредственно перед залеганием в спячку прекращается и увеличение веса.

Интенсивность процессов роста и увеличения веса у сурков разного возраста неодинакова. Молодые, растущие животные, имеют высокие приросты и менее значительное падение веса весной, чем сурки старших возрастов. В период линьки меньшие привесы отмечаются также у зверьков старших групп. В несенный период темпы увеличения длины и веса у растущих зверьков носят одинаковый характер; в другое время наблюдается чередование этих приростов.

Окончательных размеров взрослых сурки достигают в четырехлетнем возрасте.

Состав популяции по полу и возрасту

Мы судим о возрастном составе популяции сурков по данным пробы (73 экз.), взятой при полном облове небольшого участка в верховьях р. Нарын в 1963 г. А также по данным сравнительно равномерного вылова зверьков (1365 экз.) на значительной территории в тех же местах в течение почти всего их активного периода того же года. Во второй половине лета почти половину популяции составляли сурчата (соответственно, 43,8% и 43,2%). Одно- и двухлетние зверьки составляли 16,4% в пробе, 14,5% — в массовом вылове. Сурков старше двухлетнего возраста в популяции было 42,2%. С возрастом зверьков, число их в каждой возрастной группе уменьшалось: трехлетние — 11%, четырехлетние — 9,5%, пятилетние — 8,2%. В группе животных от 6 лет до глубокой старости было 11%. Среди 120 дополнительно просмотренных сурков старше пяти лет основную массу составляли 6—8-летние особи, 13% было 10—11-летних животных и лишь 7% — еще более старых.

Половой состав разных возрастных групп животных непостоянен. Неодинаковое количество самцов и самок отмечалось не только среди новорожденных, но оставалось таким длительное время. В течение всего неполовозрелого периода сурков в популяции преобладали самцы (57,7%). И уже, видимо, в связи с повышенной активностью взрослых

самцов (Червякова, 1963) и, соответственно, увеличением их гибели это соотношение полов нарушалось: у пятилетних число самцов и самок в популяции становилось равным 1:1, позже отмечалось численное преобладание самок (57,1%). Наши данные согласуются с выводом В. П. Теплова (1954) о том, что с возрастом соотношение полов либо несколько выравнивается, либо начинает преобладать пол, рождающийся в меньшем количестве.

Плодовитость

По литературным данным сурки в основном становятся половозрелыми после двух-трех спячек, что соответствует возрасту в два и три года. Неоднократный вылов окольцованных животных в течение четырех лет (37 экз.) и данные о размножении 133 самок с установленным возрастом позволили уточнить время вступления их в размножение.

Самки двухлетнего возраста (после второй спячки) практически не размножались (2%). После трех зимних спячек в размножении участвовало 18% самок. В более старших возрастных группах животных отмечалось нарастание числа размножающихся особей: среди четырехлетних — 39%, у более взрослых — 52%. Цифры, характеризующие степень участия самок в размножении, не дают полного представления о числе половозрелых особей в популяции. Это связано с тем, что среди половозрелых зверьков могут встречаться яловые самки. Поэтому в группе четырехлетних сурков половозрелые особи составляют приблизительно 60%, включая сюда тех, которые достигли половой зрелости в трехлетнем возрасте. Таким образом, в массе половое созревание самок серых сурков наступает в конце 4-го года жизни, после четвертой спячки.

Величина помета с возрастом самок несколько увеличивается — от 4 детенышей у более молодых особей до 5 в среднем у более взрослых.

Путем определения числа размножающихся самок каждого возраста на 100 самок старше двух лет мы подсчитали «эмбриональную» продуктивность каждой возрастной группы сурков. Наибольшая продуктивность отмечается у 4—5-летних зверьков, которые дают половину приплода всей популяции. Незначительную часть приплода популяции дают трехлетние зверьки и около 37% — сурки старше пяти лет. Среди этих животных наиболее плодовиты, видимо, 6—7-лет-

ние особи. Сурки старшего возраста будут представлены в популяции в меньшем числе, плодовитость их по мере старения может несколько снижаться и роль в воспроизведении стада будет менее значительной.

В популяции с разреженной численностью число участвующих в размножении самок увеличивается. Это увеличение характерно для каждой возрастной группы взрослых сурков — от 21,4% у трехлетних зверьков до 86% у сурков старше 10 лет (в среднем просмотрено по 35 самок каждой возрастной группы). Отмечается также увеличение числа плацентарных пятен. В основном это заметно у сурков трех-четырёхлетнего возраста. Видимо, именно за счет повышения плодовитости сурков этого возраста и уменьшения числа яловых зрелых особей и происходит ускоренное восстановление нарушенной численности популяции. Нетрудно предположить, что когда в популяции будут преобладать молодые особи, плодовитость стада сурков окажется пониженной. «Омоложение» популяции в этом случае должно выступать как фактор, в какой-то степени регулирующий численность стада. У сурков, в соответствии с поздним наступлением половой зрелости, пониженной плодовитостью и меньшим числом участвующих в размножении молодых, этот фактор, сдерживающий рост численности, может оказаться действенным в течение 5—6 лет.

Анализируя материал по окольцованным животным, мы пытались выявить определенную периодичность участия самок в размножении. Однако четкого чередования состояний яловости и беременности у самок по годам мы не отметили. Они приносят помет два-три года подряд, возможен также перерыв после размножения в один-два года. Продолжительность и сроки наступления яловости не зависят от возраста самки. Несомненно, что, кроме обыкновенного «отдыха» после щенения и воспитания молодняка, участие зверьков в размножении зависит от комплекса различных факторов, среди которых немаловажное значение имеют упитанность перед уходом в спячку, определенная группировка семьи на время спячки (Берендяев, Кулькова, 1965), условия зимовки, а также состояние популяции в целом.

Географическая изменчивость

Для оценки степени самостоятельности популяций серых сурков на Тянь-Шане мы использовали соматметрические и краниометрические показатели, а также соотношения неко-

торых краниологических величин (индексы). Сравнение проводилось только между одновозрастными животными из разных популяций, подобранных по некоторым эколого-географическим особенностям.

1. Сравнивались далеко удаленные друг от друга популяции из разных высотно-ландшафтных поясов. Одна популяция из лесо-лугостепного пояса (Ельчинбуйрюк) сопоставлялась с двумя из альпийского (Кокжар и верховья р. Нарын). Различия между зверьками из этих популяций статистически достоверны ($t > 3$) по следующим показателям: вес тела, кондилобазальная длина черепа, ширина скуловых дуг (Ельчинбуйрюк — верхний Нарын), вес нижней челюсти (Ельчинбуйрюк — Кокжар), а также по индексу длина верхнего зубного ряда.

По всем этим признакам кондилобазальная длина черепа мы отмечаем увеличение размеров сурков с увеличением высоты их обитания.

2. Сравнивались удаленные друг от друга популяции, населяющие один и тот же высотно-ландшафтный пояс (в лесо-лугостепном поясе — Ельчинбуйрюкская и Кокпакская, в альпийском — Кокжарская и Верхненарынская). Сурки Кокпакской популяции имеют шире расставленные скуловые дуги, нежели зверьки из Ельчинбуйрюка. В свою очередь, в Верхненарынской популяции животные оказались более широкоскулыми, чем в Кокжарской. Черепа сурков Кокпакской популяции заметно вытянуты также и в длину по сравнению с ельчинбуйрюкскими. Несмотря на обитание сравниваемых популяций в одном поясе, мы отмечаем увеличение размеров черепа сурков по мере поднятия их местобитаний над уровнем моря.

3. Сравнивались территориально близкие популяции в одном поясе (нижний участок в бассейне р. Текес, верхний — в бассейне р. Малый Кокпак). Различия исследованных признаков у сурков из этих поселений статистически не достоверны ($t < 3$).

Далеко удаленные друг от друга популяции из одного и, тем более, из разных высотно-ландшафтных поясов просгранственно обособлены и обладают той степенью морфологических отличий, которые позволяют отнести их к географическим популяциям (Наумов, 1963). Территориально близкие популяции, не отличающиеся морфологически, отнесены нами, по схеме Ю. А. Исакова (1963), к категории местных популяций.

Вполне возможно, что образование популяций мелких животных в Ельчинбуйрюке и Кокжаре — это результат систематического омолаживания их состава. Ельчинбуйрюк, как район наиболее доступный, больше опромышляется по сравнению с сыртами. В Кокжаре популяция сурков в течение десятков лет подвергается «естественному» отбору во время эпизоотий, когда возбудитель чумы поражает в основном взрослую часть популяции (Иофф с соавт., 1951; Дмитриевская, Крылов, Тарасов, 1961; наши данные). Многолетнее истребление сурков на этой территории (1949—1961 гг.) с целью оздоровления очага чумы ведет также к увеличению в популяции молодых особей, вследствие гибели в процессе этих мероприятий наиболее активных взрослых зверьков (Чекалин, 1965) и интенсивного размножения оставшихся. Избирательный промысел или избирательная гибель во время эпизоотий и истребления сурков могли привести к появлению качественно новых популяций.

Помимо сопоставления разных популяций серых сурков, была исследована географическая изменчивость красных сурков. Среди них мы нашли довольно четкие отличия между памирской и гиссарской популяциями по следующим признакам: вес и длина тела, вес сердца, размеры почки, длина кишечника. Гиссарские сурки оказались заметно крупнее, вместе с этим, и внутренние органы их, соответственно, больше, чем у памирских. Относительно веса тела, размеры сердца и почки у зверьков обеих популяций одинаковы и связаны прямой корреляцией с размерами тела животного. Относительные размеры кишечника у сурков памирской, мелкой, популяции больше. Этот показатель, по С. С. Шварцу (1958), является как раз тем, который определяется общим уровнем интенсивности обмена веществ. Подобные отличия интерьерных признаков в популяциях красного сурка (Гиссар, Алай, Восточный Памир) отмечали ранее Р. И. Бирлов, В. Н. Большаков, В. А. Кизилев (1967) и Е. П. Яковлев, К. И. Дерлято (1967).

Сравнение структуры бакулума красных сурков из разных частей ареала этого вида показало большое сходство его у памирских и гиссарских зверьков и достаточно четкое отличие от алайско-ферганских. Бакулумы красных сурков с Восточного Памира в 50% сборов из урочища Джартыгумбез (17 экз.) отличаются от подобных косточек сурков, добытых из других урочищ, расположенных севернее и северо-западнее Джартыгумбеза.



18586

Характер найденных отличий у красных сурков, видимо, дает основание предполагать о существовании в пределах исследованного ареала этого вида нескольких географических популяций. При рассмотрении изменчивости красных сурков находят подтверждение известные правила Бергмана (Bergmann, 1848), Аллена (Allen, 1906) о связи географической изменчивости тела животных с географическими особенностями экологических условий и более широкое правило оптимума П. В. Терентьева (1947) о достижении животными наибольших размеров при температурном оптимуме.

Морфология бакулюма у представителей рода *Marmota* Blumenbach, 1779 (евразийские формы — наши материалы, европейский и северо-американские по R. Pocock, 1923; O. Wade and P. Gilbert, 1940; R. Didier, 1953; W. Burt, 1960) очень сходна. Для этой косточки характерны небольшие размеры (4,2—5,4 мм), четкое разделение тела на базальную часть, стержень и передний отдел с хорошо развитой лопастью. Лопать имеет дорсальную вогнутость и снабжена зубчиками по краям, основание вздутое, стержень слегка изогнут. Но вместе с этим, бакулюмы разных форм сурков имеют свои, совершенно четкие структурные особенности. Отличия популяционного характера, возрастные и индивидуальные особенности в строении косточки гениталия не мешают проследить своеобразие ее в пределах каждой исследованной формы сурков. Наиболее существенно строение базальной части, у некоторых форм — своеобразие переднего отдела, а также (Капитонов, 1966) особенности топографии плоскости прикрепления основания косточки к телу копулятивного органа. Особенности морфологии бакулюма являются дополнительными к тем «классическим» в систематике сурков признакам, которые позволяют выделять в фауне СССР шесть видов сурков (Громов, 1963): *Marmota bobac* Muller (1776), *M. baibacina* Kashtchenko (1899), *M. sibirica* Radde (1862), *M. caudata* Geoffroy (1842), *M. menzbieri* Kaschkarov (1925) и *M. camtschatica* Pallas (1811).

Выводы

1. При определении возраста сурков необходимо пользоваться комплексом признаков. Основные среди них следующие: рост и развитие отдельных зубов, скульптурные особенности черепа, показатели кондилобазальной длины чере-

па, вес нижней челюсти, рисунок стертости эмали на жевательной поверхности коренных зубов и высота коронки первого верхнего коренного зуба.

2. Ширина индивидуальной изменчивости разных крапивомерических и соматических признаков в пределах возрастных групп сурков достаточно велика. Наибольшей вариабельностью обладают вес зверька и длина хвоста, менее вариабельны признаки, связанные с длиной черепа (длина лицевой части, диастема, длина верхнего зубного ряда, кондилобазальная длина).

3. Весь жизненный цикл сурков, в зависимости от скорости роста организма, делится на два периода: период роста и период половой зрелости. Первый из них характеризуется интенсивным ростом и продолжается в течение первых трех лет жизни. Второй — период слабого, вскоре совсем прекращающегося роста и незначительного увеличения веса.

4. В активном периоде жизни сурков характер роста и интенсивность увеличения веса не остаются одинаковыми. По своеобразию указанных процессов весь активный период распадается на пять фаз.

5. Основная масса сурков вступает в размножение после четвертой зимней спячки — в конце четвертого года жизни. Наиболее продуктивной группой являются сурки в возрасте от 4 до 7 лет.

6. Третья часть популяции сурков представлена мелкими, отстающими в росте и развитии особями. Эти особенности, возникающие в раннем постэмбриональном онтогенезе, видимо, сохраняются в течение длительного времени и накладывают отпечаток на конституцию взрослых животных. Вероятнее всего, именно эти зверьки в первую очередь обеспечивают локальность протекания эпизоотий сурков в природных очагах чумы в горах Средней Азии.

7. Популяция сурков характеризуется большой гетерогенностью: отмечается большое разнообразие возрастного состава, наличие качественно различных между собою растущих и взрослых особей, значительные индивидуальные отличия у одновозрастных животных, наличие среди них отстающих и рослых зверьков, а вместе с тем, возможно, и существование отличий между одновозрастными особями разных поколений.

8. Пространственно обособленные, географические популяции сурков хорошо отличаются между собою морфологи-

ческими признаками. Территориально близкие поселения сурков, представляющие собою местные популяции, не дают статистически достоверных отличий по исследованным признакам.

9. Особенности структуры бакулюма сурков могут быть использованы как дополнительный таксономический признак при характеристике видовой самостоятельности представителей рода *Marmota*.

Список опубликованных работ по теме диссертации

1. Бибигов Д. И., Жирнов Л. В., Куликова В. П., 1956. Сезонные изменения наземной активности и внутривидового контакта у серых сурков в Тянь-Шане. Труды Среднеаз. н.-и. противочумн. ин-та, вып. 3. Алма-Ата, с. 63—74.

2. Бибигов Д. И., Червякова В. П., Червяков В. Д., 1961. Наблюдения за передвижением серых сурков в Тянь-Шане по данным мечения. Труды Среднеаз. н.-и. противочумн. ин-та, вып. 7. Алма-Ата—Фрунзе, с. 221—231.

3. Червякова В. П., 1963. О характере наземной активности серых сурков. Материалы научн. конф. по природной очаговости и профилактике чумы. Алма-Ата, с. 246—247.

4. Червякова В. П., 1963. О возрастной изменчивости серых сурков. Сообщ. 1. К методике определения возраста неполовозрелых сурков. Там же, с. 248—250.

5. Червякова В. П., 1965. О возрастной изменчивости серых сурков. Сообщ. 2. К методике определения возраста половозрелых сурков. Материалы 4 научн. конф. по природной очаговости и профилактике чумы. Алма-Ата, с. 282—284.

6. Червякова В. П., 1966. О строении бакулюма (*os penis*) сурков. Зоол. ж., т. 45, вып. 11, с. 1712—1719.

7. Червякова В. П., 1967. Развитие и рост сурков в первый постэмбриональный период. Материалы 5 научн. конф. противочумн. учреждений Ср. Аз. и Казахстана, посвящ. 50-летию Великой Октябрьской Социалистической революции. Алма-Ата, с. 141—143.

8. Червякова В. П., 1967. Возрастные и сезонные особенности роста и изменения веса сурков. Там же, с. 144—146.

9. Червякова В. П., Червяков В. Д., 1967. Распределение и численность серого сурка на северном склоне хребта Кетмень. В кн. «Ресурсы фауны сурков в СССР». М., с. 72—73.