

УДК [599.322/2:591.526]:502.3

В.А. Лобков*Одесский национальный университет им. И.И. Мечникова
ул. Дворянская, 2, г. Одесса, 65026 Украина***ЗАКОНОМЕРНОСТИ ВНУТРИПОПУЛЯЦИОННЫХ ПРОЦЕССОВ И ДИНАМИКИ ЧИСЛЕННОСТИ СУСЛИКОВ *SPERMOPHILUS SUSLICUS* GULDENSTAEDT, 1770; *S. PYGMAEUS* PALLAS, 1778 И СТЕПНЫХ СУРКОВ *MARMOTA BOBAK* MULLER, 1776 В УСЛОВИЯХ СЕЛЬСКОХОЗЯЙСТВЕННОГО ПРЕОБРАЗОВАНИЯ СТЕПЕЙ***Суслик крапчатый, суслик малый, степной сурок, динамика численности*

ЗАКОНОМІРНОСТІ ВНУТРІШНЬОПОПУЛЯЦІЙНИХ ПРОЦЕСІВ І ДИНАМІКИ ЧИСЕЛЬНОСТІ ХОВРАШКІВ *SPERMOPHILUS SUSLICUS* GULDENSTAEDT, 1770; *S. PYGMAEUS* PALLAS, 1778 І БАБАКІВ *MARMOTA BOBAK* MULLER, 1776 В УМОВАХ СІЛЬСЬКОГОСПОДАРСЬКОГО ПЕРЕТВОРЕННЯ СТЕПІВ. В.О. Лобков. □ Порівняльний аналіз динаміки чисельності і просторової структури поселень ховрашків і бабаків у ХІХ і ХХ сторіччях виявив, що депресії їхньої чисельності обумовлені низькими темпами відтворення в перенаселених угрупованнях, що тривалий час мешкають на одній і тій же території. Зниження щільності населення в поєднанні з руйнуванням сформованої просторової структури поселень, властивої цим видам, ведуть до перегрупувань особин і появи потомків, що відрізняються від батьків підвищеним репродуктивним потенціалом. Це в наступні кілька років забезпечує наростання чисельності і розселення звірів по території. В міру відновлення структури поселення і збільшення щільності населення приріст знову знижується.

ЗАКОНОМЕРНОСТИ ВНУТРИПОПУЛЯЦИОННЫХ ПРОЦЕССОВ И ДИНАМИКИ ЧИСЛЕННОСТИ СУСЛИКОВ *SPERMOPHILUS SUSLICUS* GULDENSTAEDT, 1770; *S. PYGMAEUS* Pallas, 1778 И СТЕПНЫХ СУРКОВ *MARMOTA BOBAK* MULLER, 1776 В УСЛОВИЯХ СЕЛЬСКОХОЗЯЙСТВЕННОГО ПРЕОБРАЗОВАНИЯ СТЕПЕЙ. В.А.Лобков. □ Сравнительный анализ динамики численности и пространственной структуры поселений сусликов и степных сурков в ХІХ и ХХ столетиях показал, что депрессии их численности обусловлены низкими темпами воспроизводства в перенаселенных группировках, длительно обитающих на одной и той же территории. Снижение плотности обитания в сочетании с разрушением сформированной пространственно-этологической структуры поселений, свойственной этим видам, ведут к перегруппировкам особей и появлению потомков, отличающихся от родителей повышенным репродуктивным потенциалом. Это в последующие несколько лет обеспечивает нарастание численности и расселение зверей по территории. По мере восстановления структуры поселения и увеличения плотности обитания прирост снова снижается.

THE MECHANISM OF POPULATION PROCESSES AND THE DYNAMICS OF THE NUMBER OF SOUSLIKS *SPERMOPHILUS SUSLICUS* GULDENSTAEDT, 1770; *S. PYGMAEUS* PALLAS, 1778 AND STEPPE MARMOTS *MARMOTA BOBAK* MULLER, 1776 IN CONDITIONS OF AGRICULTURAL TRANSFORMATION OF STEPPE. V.A. Lobkov. □ The comparative analysis of the dynamics of the number and the spatial structure of settlements of sousliks and steppe marmots in ХІХ and ХХ centuries has shown that depressions of their number are caused by low rates of reproduction in the overpopulated groups, living on the same territory for a long time. Reduction of density of dwelling in combination with the destruction of the spatial-ethological structure of the settlements, which is peculiar to these species, results in regroupings of the individuals. Also descendants differing from parents in the higher reproductive potential are born. In the subsequent some years it provides increase of the number of individuals and their settling in new places. As the renewal of the structure of the settlements and increase of density of the population occurs the growth of the populations reduces again.

*Суслики крапчатый *Spermophilus suslicus* Guldenstaedt, 1770 и малый*

S. pygmaeus Pallas, 1778, степной сурок или байбак *Marmota bobak* Muller, 1776 – обитатели открытых степных пространств Украины, большую часть года проводящие в спячке, во время которой не питаются, а расходуют запасы жира, накопленные летом. Для них характерны обитание групповыми скоплениями – колониальными поселениями, дневной образ жизни и даже совместное использование одних и тех же биотопов (Абрахина, 1983; Титов, 2002). Казалось бы, общность биологии и местопребывания должны предопределять и сходную динамику их популяций. Но в первой половине XX столетия численность степных сурков в пределах Украины была крайне незначительной, а крапчатый и малый суслики являлись одними из массовых и широко распространенных вредителей сельского хозяйства. Во второй половине столетия ситуация изменилась на противоположную: суслики стали малочисленными, а сурки, наоборот, наращивали численность и заселяли все новые местообитания.

Выяснение причин, обуславливающих то или иное направление хода популяционных процессов у этих хозяйственно значимых видов, способствует эффективному управлению их популяциями, определению перспектив их существования и эксплуатации в будущем.

Феномену быстрого расселения байбаков уделяется немало внимания (Машкин, 1997; Токарский, 1997; Дмитриев, 2001 и др.), однако исследования ограничиваются анализом условий обитания, плотности и распределения пространственных группировок, не рассматривая особенности воспроизводства этих грызунов. А ведь рост населения животных обусловлен не только сокращением смертности, но и интенсификацией размножения. Занесение байбаков в категорию охраняемых животных одновременно исключило исследования, связанные с добычей животных. Поэтому плодовитость, эмбриональная смертность, размерно-весовые показатели, половая и возрастная структуры популяций не изучались. То же относится и к малому суслику, изучение которого в заповедниках сталкивается с невозможностью сбора массового материала, необходимого для популяционных исследований. Поэтому современные рассуждения о причинах роста и депрессии популяций этих грызунов в значительной степени субъективны, так как не основаны на всестороннем рассмотрении биологии этих видов.

Целью настоящего сообщения явился сравнительный анализ явлений и обстоятельств, сопровождавших динамику популяций сусликов и сурков, необходимый для выяснения причин, определяющих современную депрессию численности малых сусликов в заповедных степях и стремительное расширение ареала степных сурков в последние десятилетия.*

Наши представления о популяционной регуляции у малых сусликов и сурков основываются на материалах, полученных при изучении экологии крапчатого суслика, обитающего в Северо-Западном Причерноморье. Он представляет удобную модель популяционной динамики близких видов прежде всего благодаря высокой плотности населения, позволяющей изымать достаточное для достоверных сравнений число особей, обитанию ясно выраженными на местности пространственными группировками – колониальными поселениями с различными направлениями хода популяционных процессов в них, которые позволяют оценивать те или иные воздействующие на них факторы.

Методика исследований

Сусликов изучали с 1970 по 2003 гг. в окрестностях г. Одессы (Украина). Исследовано свыше 12 тыс. особей. Методы и результаты исследования подробно изложены нами ранее (Лобков, 1999), поэтому суть демографических процессов, протекающих в популяциях, излагаем в сокращенном виде.

Результаты исследований и обсуждение

Крапчатые суслики в Северо-Западном Причерноморье в естественных местооби-

* Наукові співробітники заповідника "Асканія-Нова" мають іншу, ніж автор, точку зору стосовно динаміки чисельності байбаків в умовах сільськогосподарського перетворення степів

таниях ведут оседлый образ жизни. Балки и другие неудобья, используемые под выпас скота, обеспечивают их пищей в течение сезона активности с марта по сентябрь. Поэтому окружающие поля сусликами обычно не заселяются. Плотность населения в таких местах весной достигает иногда 100-150 взрослых особей, а территория, занятая колонией – 4-6 га.

С конца 60-х гг. прошлого столетия количество небольших поселений, расположенных в естественных местообитаниях, неуклонно сокращалось. Нами доказано, что их вымирание происходило из-за того, что невысокая плодовитость самок (в среднем для поселения 4,5-5,5 эмбрионов) не компенсировала естественную смертность. В группировках постепенно накапливались особи старших возрастов, массовое отмирание которых от старости приводило к быстрому падению численности. Остающиеся более молодые, но уже немногочисленные особи из-за своей низкой плодовитости не способны восстановить былое обилие грызунов. В результате таких процессов в регионе исчезло много изолированных поселений сусликов, расположенных на неудобьях. Вероятно, таким же образом вымирают поселения и в иных частях ареала, а также и у других видов сусликов.

Причина низкой плодовитости самок кроется в особенностях формирования родительских пар в таких поселениях. Длительное обитание сусликов на одной и той же территории обуславливает преобладание родственных спариваний, так как возможности расселения молодняка ограничены занятостью и охраной территории сусликами в плотно населенных группировках. Прибылые зверьки поселяются вблизи выводковых нор и формируют размножающиеся группы родственных особей. Развитие молодняка происходит в условиях высокой плотности населения, конкуренции за жизненное пространство и агрессивных взаимоотношений. Пространственно изолированные группировки не пополняются иммигрантами из соседних поселений. Невысокая плодовитость, мелкие размеры напоминают проявления инбридинга, которые выражаются не только в снижении величины выводка, но и в ослаблении конституции, уменьшении размеров тела (Тоцький, 1998).

Отсутствие обмена генофондом с другими группировками само по себе не является основным фактором, ведущим к снижению воспроизводства. Мы долго наблюдали поселения сусликов, образующиеся на посевах многолетних трав (люцерна). Некоторые из них тоже были изолированы друг от друга многими километрами сельхозугодий, но процессы воспроизводства в них и в поселениях на целине существенно различались. Как в изолированных поселениях на неудобьях, так и в поселениях на посевах в годы наблюдений генофонд оставался одним и тем же. Но, если в первых пространственная структура длительно сохранялась неизменной, то во вторых она неизбежно через четыре-пять лет нарушалась. Посевы трав распахивались и их сменяли другие культуры, не всегда благоприятствующие жизнедеятельности сусликов. Отсутствие кормов вынуждало зверьков покидать место прежнего обитания и искать новые, пригодные для жизни территории. Так как многолетние травы – обязательный компонент современных севооборотов, то их новые посевы обычно располагались поблизости. Те немногие суслики, которые в ходе перемещений по полям встречали их, поселялись здесь и образовывали дочернее поселение. Особенностью его формирования было то, что основывали его особи, обитавшие ранее в разных частях материнского поселения и не являвшиеся родственниками. Их потомки в первые один-два года развивались в условиях низкой плотности населения и несформированной пространственно-этологической структуры. Нами установлена необходимость именно таких условий для формирования у молодняка особых качеств – повышенной плодовитости самок и крупных размеров тела. Вероятно, они являются проявлением гетерозиса. Суслики, родившиеся в первые годы формирования такого поселения, отличаются повышенной плодовитостью (в среднем 7-8 эмбрионов на самку) и крупными размерами. В следующих поколениях наблюдается измельчание особей, а размер выводков у самок уменьшается.

Следует особо подчеркнуть, что сформированный уровень плодовитости самок, как высокий, так и низкий, сохраняется в течение жизни данного поколения, поэтому в результате размножения немногих сусликов-основателей появляется поколение, которое благодаря высоким темпам воспроизводства за 2-3 года наращивает значительную численность поселения. Последующие поколения развиваются уже в иных условиях, таких же, как и в давно сформированных поселениях (жесткая пространственная структура,

увеличивающиеся со временем плотность населения и частота родственных спариваний) и отличаются от своих родителей мелкими размерами и низкой плодовитостью. Но, пока среди размножающихся особей преобладают высокоплодовитые самки, численность поселения продолжает возрастать. С отмиранием их по старости и заменой малоплодовитыми потомками прирост падает и со временем в небольших изолированных группировках может оказаться ниже размеров естественной убыли, что создает угрозу их вымирания. Но посевы многолетних трав обычно не культивируют более 4-5 лет, и снижение прироста не успевает достичь критических величин. Суслики расселяются, и процессы воспроизводства вновь интенсифицируются, но уже на новом месте.

Изложенные представления о ходе демографических процессов в молодых и старых поселениях крапчатых сусликов объясняют изменения численности сусликов, происходившие в Причерноморье в XIX и XX ст.

Немногим известно, что до середины XIX ст. крапчатый суслик был малочисленным, спорадически распространенным видом. Вред от него не ощущался и никакие истребительные мероприятия не проводились (Черняев, 1857; Махно, 1888). В те далекие времена причерноморские степи были покрыты густым и высоким травяным покровом (Кириков, 1983). Поскольку суслики питаются листьями и молодыми побегами, в высокоотравье они не достают верхушек растений, где располагаются наиболее поедаемые их части, а под пологом ливы вегетация растений ухудшается из-за затенения. Увеличивается также гибель животных от пернатых хищников, так как в высокой густой траве зверьки вовремя не замечают хищных птиц (Браунер, 1912), а передвижение затруднено. Поэтому суслики селились только по бугристым и щелнистым склонам, где травостой был разрежен и угнетен (Махно, 1888).

Сходно с крапчатым складывалась ситуация и с малым сусликом. Вероятно, и он был спорадически распространен и немногочислен в те далекие времена, когда в причерноморских степях хозяйничали кочевники. При отгонно-кочевой форме эксплуатации пастбищ, которую практиковали ногайцы Киргизской орды до 1783 г., растительность деградировала меньше всего, а диких копытных было уже мало. Сайгак исчез в Причерноморье к началу XIX ст., а тарпаны находились на грани вымирания (Кириков, 1983). Травостой сохранялся высоким и условия обитания для сусликов были малоприспособленными. С появлением оседлого скотоводства в начале XIX ст. увеличилась нагрузка на пастбища. Под воздействием интенсивного выпаса овец образовывались обширные сбой – толоки, наиболее соответствующие жизненным потребностям сусликов. Это способствовало их расселению по территории, а затем и заселению ими пашни.

Пока возделываемые участки степи были невелики, суслики заселяли посевы, мигрируя с прилегающих пастбищ в поисках пищи. В засуху такие перемещения постоянно наблюдались и в XX ст. (Схоль, 1956). После уборки урожая и последующей вспашки суслики были вынуждены возвращаться на прилегающие целинные участки, где сохранялись запасы кормов. При этом постоянно нарушалась пространственная структура поселений, увеличивалась доля неродственных спариваний, т.е. происходили те же процессы, которые происходят и сейчас в агроценозах Причерноморья, и которые интенсифицируют размножение крапчатого суслика.

По мере того, как пашня все более сменяла пастбища, условия обитания сусликов ухудшались. Увеличение площадей распаханых массивов, неблагоприятные для их жизни посевные культуры постепенно привели к исчезновению сусликов на большей части степной зоны. Подходящие для жизни условия они нашли лишь на посевах многолетних трав, неудобьях и на заповедных территориях. Но в агроценозах их периодически вытесняют с одних полей на другие, поддерживая тем самым высокий потенциал размножения, а в естественных местообитаниях они ведут оседлый образ жизни. Из-за снижения интенсивности размножения в небольших пространственно обособленных группировках начался процесс их постепенного вымирания. В 70-80-х гг. исчезли многие подобные поселения сусликов в Среднем Приднепровье и Причерноморье (Горбенко, 1990; наши данные). С конца 80-х гг. не существует ранее чрезвычайно населенное крапчатыми сусликами местонахождение вида в Стрелецкой степи (Загороднюк, 1999). Даже в заповеднике "Асканія-Нова" численность малого суслика сейчас невелика и имеет тенденцию к со-

кращению. Ранее, когда с сусликами вели борьбу, а современная территория заповедника представляла собой пастбища, чередующиеся с полями зерновых и залежами, обеспечивающими возможность кормовых переселений в засушливые периоды, размножение было интенсивным и обуславливало высокую численность этих грызунов, о чем свидетельствуют исторические документы по их истреблению (Дрогобыч, Полищук, 2001).

Сравнение современной численности и распределения сусликов с состоянием их популяций в прошлом показывает возврат к естественному уровню численности и характеру заселения территории, которые были свойственны им до антропогенного преобразования степей. Недавнее обилие грызунов представляется как временное следствие этого преобразования.

Местообитания байбаков в Восточной Европе подверглись сельскохозяйственному освоению много раньше, чем местообитания сусликов в Причерноморье. В украинской и центрально-черноземной лесостепной зонах степи стали распахиваться после монголо-татарского нашествия, и земледельческое освоение продвигалось отсюда к востоку и югу (Кириков, 1983). К жизни на полях сурки не смогли приспособиться. Они мало поедают культурные злаки (Машкин, 1997), поэтому избегают полей, которые не обеспечивают их кормами, и вытесняются распашкой на пастбища и неудобья. С паров они исчезают уже к началу осени (Абеленцев, 1971). Байбаки оказались в той же ситуации, что и суслики в период повсеместной распашки и интенсификации сельскохозяйственного производства в XX ст., но много ранее. У них в тот период также происходило дробление сплошных поселений на мелкие, рассеянные по неудобьям, пространственно изолированные и легко вымирающие из-за невысокого прироста и воздействий случайных факторов. К началу прошлого столетия в Украине сохранилось только два очага обитания сурков – в Харьковской и Луганской областях на землях конных заводов. Вероятно, их воспроизводство было невысоким по тем же причинам, что и у сусликов, обитающих в стабильных поселениях на целине, так как заселенные ими площади не увеличивались на протяжении десятилетий.

Подобно поселениям сусликов, колонии сурков, объединяющие несколько десятков и более семей, включают в себя преимущественно родственных особей (Бибикив, 1989). Несмотря на то, что у европейских байбаков перегруппировки в семьях могут быть значительными – по данным В. И. Машкина (1997), через 3-5 лет из 16 помеченных основателей семей осталось лишь 3 самца – они не исключают родственные спаривания в стабильных старых поселениях. Пополнение семей может идти как за счет потомков, так и дальних родственников из соседних семей. При длительном существовании поселений на одном месте этот фактор может определять невысокие показатели размножения таких группировок.

По мнению Т.А. Середневой (1983 а, 1983 б), численность байбаков в колониях регулируется как внешними, так и внутренними факторами, причем авторегуляторные механизмы приводят ее в точное соответствие с условиями среды. Поэтому сурки в природных условиях редко достигают той высокой численности, при которой они превышают емкость среды и вынуждены в массе мигрировать из колоний и расселяться по территории. Действительно, в сохранившихся очагах обитания байбаков до 50-х годов не отмечалось расширения занятой ими территории. Побудить сурков к выселению из колоний может бескормица, возникающая при сочетании интенсивного выпаса с ранней и сильной летней засухой, а также степные пожары. Но в природе такие условия создаются не часто.

Причиной расселения по окрестным угодьям стала распашка территории, занятой сурками. В Стрелецкой степи с 1953 по 1958 гг. в местах обитания байбаков было распахано 10 тыс. га, что вызвало гибель от голода и выселение части сурков на посевы люцерны и неудобья (Абеленцев, 1971). Снижение плотности населения и перегруппировки сурков-переселенцев, происходившие при этом, напоминают описанный выше процесс расселения сусликов при распашке посевов люцерны. Он обуславливает повышение плодовитости самок, рождающихся в заново формирующихся поселениях, и быстрое наращивание ими численности. У сурков изменения воспроизводства в аналогичных условиях происходят сходным образом. На увеличение плодовитости серых сурков *M. baibacina* Kastschenko, 1899 после искусственного разрежения численности указывает Д.И. Бибикив

(1989). В новых семьях в размножение включаются до 25% двухлетних самок, возрастает размер выводков, увеличен темп роста молодняка. На повышение воспроизводства в естественно восстанавливающихся колониях европейского байбака обращает внимание и В.И. Машкин (1997). Малыши здесь встречаются в 46,7-78,4% семей, в то время как в сохранившихся малочисленных и охраняемых популяциях выводки отмечались в 26,6-30,0% семей. В районах искусственного расселения байбаков, по сообщению И.Б. Абрахина (1983), встречались семьи с 6, 7 и даже 8 сурчатами, при обычном выводке в 4-5 сурчат.

В условиях клеточного разведения замечено, что высокая продуктивность самок байбаков, у которых в пометах в первый год размножения было 5, 6, 7 щенков, сохраняется и в последующие годы. Они отличаются также наибольшим репродуктивным периодом и продолжительностью жизни (Федосеева, 2002). Поэтому повышенный прирост населения обеспечивается такими самками в течение 5-8 лет, что ускоряет формирование молодых колоний. На аналогичное пожизненное сохранение одного и того же уровня плодовитости самок крапчатого суслика указано выше.

Увеличение численности сурков после распашки целины наблюдали также в 1928-1929 гг. в Ворошиловградской и в 1958-1966 гг. в Харьковской областях (Середнева, 1983 б). Несомненно, что оно также было обусловлено последующей интенсификацией размножения.

Вытеснение сурков из равнинной степи в балки и неудобья способствовало освоению нового типа местообитаний. У родившихся здесь сурчат происходило запечатление на новые условия жизни и, расселяясь впоследствии, они предпочитали овражно-балочную систему равнинным участкам, где раньше жили их предки.

Если крапчатый суслик во второй половине прошлого столетия, изгнанный распашкой склонов под лесонасаждения или освоением неудобий под садово-огородные участки, нашел для себя новую благоприятную среду обитания – люцерновые поля, то байбак, вытесненный распашкой равнинной степи, наоборот, поселился в балках, где тоже встретил подходящие местообитания. В обоих случаях произошло первоначальное нарастание численности, обусловившее последующее расселение животных.

Интенсивное размножение в молодых колониях ведет к перенаселению, превышающему экологический предел (в среднем 250 экз. на 100 га), чем стимулирует миграции и перераспределения байбаков по территории (Абеленцев, 1975). Но в насыщенных степных поселениях с равномерным распределением семей кочующие особи встречают ожесточенный отпор со стороны хозяев пересекаемых участков. Драки с ними нередко заканчиваются гибелью чужаков (Машкин, 1997). Из-за враждебного отношения к ним со стороны хозяев чужих участков расселяющиеся особи вынуждены возвращаться на свои семейные участки, "оказываясь как бы запертыми в их пределах" (Середнева, 1991), что увеличивает вероятность родственного спаривания. Поэтому в степных насыщенных поселениях байбаков перераспределение зверей идет медленно. За год в среднем обновляется 12,4% состава семей, в отличие от балочных поселений, где этот процесс проходит активнее и за год, в среднем, обновляется 26,6% семей (Машкин, 2002).

В балочных поселениях выселенцы двигаются не по центру заселенных сурками участков, а по периферии поселения, вдоль верхнего края балок, по опушкам лесов и лесопосадок, где сурков практически нет. В центре таких поселений за три года почти не встречали мигрантов. Их сразу же оттесняют на периферию, где их перемещения не ограничиваются территориальным поведением хозяев участков. Мигрирующие 2-3-летние зверьки за год ушли на расстояние от 1,5 до 15 км и образовали новые семьи (Машкин, 1997). Вероятнее всего, что они были образованы животными, не состоявшими в родстве, поэтому их потомство должно качественно отличаться плодовитостью, скоростью роста, жизнестойкостью от сурчат, рожденных в старых, плотно населенных колониях, где велика доля родственного спаривания.

Самки крапчатых сусликов из периферийных частей растущих поселений хорошо отличаются от сусликов из более старых плотно заселенных участков повышенной плодовитостью (табл. 1).

Таблица 1. Плодовитость годовалых самок (эмбрионы) в разных участках одного поселения на люцерновом поле у с. Дальник

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

Примечание: n – количество особей в выборке

По аналогии с сусликами можно предположить, что по окраинам балочных поселений и во вновь образующихся колониях сурков из-за интенсивного размножения прирост также выше, чем в старых давно сформированных группировках.

Восстановление численности байбаков, начавшись в немногих сохранившихся очагах, продолжалось благодаря естественному расселению зверьков из новых, формирующихся поселений. Оно обусловлено возрастанием плотности населения вследствие интенсивного размножения, поэтому источниками выселенцев должны являться в первую очередь молодые колонии, расположенные по периферии заселенных территорий. В местах исходного обитания байбаков численность стабилизируется на невысоком уровне либо снижается. Так, в Великобурлукском районе Харьковской области в 1971 г. многие самки не размножались, а в заповедной Стрелецкой степи численность сурков оказалась в 2 раза ниже, чем на участках охранной зоны (Абеленцев, 1975).

Считают, что причиной низкой численности и вымирания поселений в заповедных степях является недостаток кормов из-за отсутствия сенокосения и выпаса скота (Среднева, Незговоров, 1977). На одном из участков заповедника "Стрелецкая степь" сурки исчезли через 7 лет после прекращения выпаса (Абеленцев и др., 1961). Также наблюдалось постепенное исчезновение сурков на той части Каменной степи, где был введен абсолютно заповедный режим. Несмотря на строгую охрану, численность байбаков с 1947 по 1971 гг. сократилась с 1056 до 100 особей (Мильков, Двуречанский, 1974), а к 1993 г. их число составило всего 30-35 особей (Дмитриев, 2001).

Мы не оспариваем мнения специалистов, изучавших кормовую базу сурков на заповедных и выпасаемых участках степей, об ее ухудшении при отсутствии выпаса, хотя в Казахстане сурки издавна обитают на целине и сокращения поселений из-за смены травостоя обычно не происходит. Замедленная вегетация растительности и зарастание степей караганой *Caragana sp.* могут иметь место в малочисленных и вымирающих колониях. При высокой плотности сурки, вытаптывая и поедая растения, способны оказывать на растительность существенное воздействие, аналогичное выпасу стад диких и домашних копытных животных. Поэтому полагаем, что деградацию популяций сурков в заповедниках обуславливает прежде всего снижение прироста из-за низких показателей размножения в насыщенных группировках со стабильной пространственной структурой, а зарастание мест их обитания караганой и замедленная вегетация растительности скорее следствие, чем причина сокращения численности. Наши представления косвенно подтверждает сообщение о прекращении размножения сурков на абсолютно заповедном участке (Зимина, 1980).

Байбаков неоднократно переселяли в новые местообитания, однако не всегда интродукция завершалась успехом. Если при выпуске в обычные уголья неудачи можно объяснять уничтожением сурков браконьерами, то для заповедных территорий таких объяснений недостаточно. Неудачами завершились выпуски байбаков в Черноморском заповеднике, Хомутовской степи. В заповедник "Аскания-Нова" сурков выпустили в 1934 г. Сначала наблюдался рост популяции, затем он прекратился и началось ее постепенное сокращение (Абеленцев и др., 1961). К 1949 г. колония насчитывала 200 особей, но весной 1956 г. после спячки не вышел ни один сурок (Токарский, 1997).

Вымирание искусственно созданных группировок сурков в условиях строгой охраны можно объяснять срабатыванием внутривидовых механизмов, снижающих годовой прирост. Аналогичным образом вымирали и созданные нами экспериментальные поселения крапчатых сусликов. Сначала их рост обуславливался интенсивным размножением первых, родившихся на новом месте поколений, затем наступала стадия стабили-

зации прироста, когда его обеспечивали в равной степени высоко- и низкоплодовитые самки, а затем, когда первые вымирали от старости, прирост снижался настолько, что не компенсировал естественную смертность, из-за чего со временем поселение вымирало (табл. 2).

Таблица 2. 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, %	Прирост на 100 самок
Поселение, основанное в 1980 г.				
Второй	13	6,5±0,63	100	650
Третий	17	7,0±0,37	100	700
Пятый	34	6,1±0,35	100	610
Шестой	36	6,2±0,33	97,3	603
Седьмой	13	5,7±0,32	72,7	414
Восьмой	6	5,0±0,40	46,2	231
Поселение, основанное в 1989 г.				
Второй	11	7,8±0,52	100	780
Третий	11	6,6±0,34	100	660
Пятый	10	6,3±0,26	100	630
Шестой	6	4,5±1,18	100	450

У крапчатых сусликов основу размножающихся группировок составляют годовые и двухлетние самки, поэтому первые наиболее плодовитые поколения определяют интенсивный прирост в течение 2-3 лет после начала формирования поселения. Впоследствии увеличивается доля их менее плодовитых потомков и суммарный годовой прирост населения снижается. У степных сурков основной репродуктивный вклад вносят самки 3-4 лет (Машкин, 1997). Поэтому нарастание численности наиболее интенсивно должно происходить в первые 4-5 лет после выпуска животных, когда размножаются первые поколения, родившиеся на новом месте.

У байбаков период наибольших годовых приростов из-за замедленного полового созревания молодняка наступает примерно в два раза позже, чем у сусликов. Соответственно удлиняются последующие периоды стабилизации и снижения прироста. Если у сусликов развитие и вымирание искусственно созданных поселений продолжалось 9 и 7 лет, то у байбаков подобный процесс должен длиться в 2-3 раза дольше, т.е. около 20 лет.

Приведенные расчеты весьма грубы, к тому же на развитие поселений влияет множество природных и антропогенных воздействий, замедляющих демографические процессы, особенно на ранних стадиях формирования колоний, увеличением смертности или дисперсией основателей в пространстве. Однако образование, развитие и вымирание некоторых описанных в научной литературе поселений байбаков занимало сходные сроки. Выпуск сурков в Хомутовской степи в 1964 г. закончился вымиранием образовавшейся колонии через 17 лет (Сиренко, 1983). В асканийской степи после выпуска сурков в 1934 г. популяция существовала 22 года (Абеленцев и др., 1961). Общая численность Великобурлукской популяции (Харьковская обл.) росла с 1947 г. до начала 80-х гг., а затем стабилизировалась и даже снизилась в некоторых районах (Токарский, 1997).

После новых выпусков сурков в заповеднике "Аскания-Нова" в 1967, 1970 и 1971 гг. число обитаемых поселений начало сокращаться через 20 лет, что оценивается специалистами, как признак наступающей депрессии (Веденьков и др., 1997). Примечательно, что наибольший прирост отмечен в 1973 г. – 37 сеголетков и 1976 г. – 52 сеголетка (Веденьков, 1983). Сурки, выпущенные в 1967 г., принесли приплод только в 1970 г. В 1973 г. их потомки достигли возраста наибольшей плодовитости (3 года) и, очевидно, обусловили в 1973 г. первый пик размножения. Выпущенные в 1970 и 1971 гг. самки стали размножаться уже через год и их потомки тоже в возрасте 3-4 лет в 1976 г. обеспечили второй пик размножения.

Очевидно, что чем больше особей в популяции, тем продолжительнее ее существование. Небольшие колонии, насчитывающие десятки зверьков, неустойчивы к случайным губительным воздействиям (пресс хищников, засуха и пр.), поэтому сокращение прироста создает реальную угрозу их существованию. Изолированные малочисленные группировки байбаков, не пополняющиеся иммигрантами из соседних поселений, должны проходить все стадии развития от формирования до вымирания за 2-3 десятка лет.

Обмен переселенцами в крупных пространственных группировках, а также умеренное изъятие хищниками и человеком части особей способствуют стабилизации численности на более длительный срок. Расселяющихся особей привлекают нарушенные семейные группы (Машкин, 1997), поэтому высокая смертность сурков учащает перегруппировки в семьях, а происходящее одновременно снижение плотности населения создает условия, при которых могут сформироваться особенно плодовитые самки, что сказывается впоследствии на увеличении прироста. Мы полагаем, что небольшие, в несколько десятков семей, колонии байбаков в очагах переживания в Харьковской и Луганской областях не вымерли за 20-30 лет официального запрета на их добычу благодаря браконьерскому промыслу, который периодически активизировался в годы войн (1917, 1941-1945) и продовольственных затруднений 1921, 1933, 1946 гг. (Абеленцев, 1971). Изъятие некоторых особей активизировало размножение и увеличивало прирост молодняка, который впоследствии восстанавливал численность.

В настоящее время процесс естественной колонизации байбаками новых, не заселенных ранее территорий, по-видимому, завершается. В условиях запрета промысла численность байбаков будет регулироваться внутрипопуляционными механизмами, в том числе и теми, которые управляют темпами воспроизводства. По мере насыщения сурками естественных местообитаний прирост сократится, а численность поселений снизится и со временем (через 20-30 лет) некоторые изолированные колонии исчезнут совсем. Интенсифицировать воспроизводство могут ранние весенние засухи, эпизоотии, значительный пресс хищников или промысла, способные сократить население настолько, чтобы произошли массовые перегруппировки сурков и формирование новых семей из уцелевших животных, не имеющих близкого родства. В естественных условиях таким же образом, вероятно, обуславливались периодические подъемы численности и расселение сусликов. Массовые перемещения их в поисках корма из-за угнетения растительности засухами и пожарами отмечались в прошлом (Черняев, 1857; Мартино, 1915 и др.). Они вызывали перегруппировки населения и временное снижение плотности обитания, обеспечивая скорое восстановление численности в результате повышения воспроизводства у новых поколений этих грызунов.

В современных условиях аналогичным по своим последствиям воздействием на популяции сусликов и сурков являются распашка неудобий, создание лесных насаждений и другие преобразования территории, вытесняющие их из мест постоянного обитания, а также интенсивное изъятие в ходе промысла либо истребительных мероприятий. Все они в конечном итоге повышают воспроизводственный потенциал и обуславливают последующее нарастание численности.

Выводы

Популяционные механизмы контроля численности сусликов и степных сурков имеют сходные черты, заключающиеся в зависимости уровня воспроизводства от состояния пространственной структуры и плотности населения внутрипопуляционных группировок.

Плотно населенные колонии сусликов и сурков со стабильной пространственной структурой имеют невысокие показатели размножения, следствием которых является низкий годовой прирост, балансирующий с размерами естественной смертности.

Нарушения пространственной структуры поселений, ведущие к перегруппировкам особей и снижению плотности обитания, определяют увеличение воспроизводства населения в последующие несколько лет.

Режим абсолютной охраны не благоприятствует длительному существованию небольших обособленных группировок этих животных. Для поддержания высокой числен-

ности необходимо разработать методы их активного сохранения, в том числе искусственным переселением, разреживанием поселений путем изъятия особей и другие, увеличивающие воспроизводственный потенциал и обеспечивающие его реализацию последующим временным ослаблением указанных воздействий.

Наши суждения о причинах динамики популяций малого суслика и степного сурка и предложения по поддержанию их стабильной численности субъективны, так как основаны на изучении экологии близкого, но другого вида белчихих. Подтвердить или опровергнуть их помогут исследования размножения, структуры популяций, частоты родственных спариваний у этих видов. Необходимы мониторинговые наблюдения за размножением и динамикой численности как в стабильных старых, так и в молодых формирующихся поселениях на окраинах заселенных территорий либо в местах интродукции, где следует ожидать наибольшей плодовитости самок, крупных размеров особей и низкой доли старших возрастных групп.

- Абеленцев В.И.* Байбак на Украине // Фауна и экология грызунов. – М.: МГУ, 1971. – Вып. 10. – С. 29-35.
- Абеленцев В.И.* Байбак на Украине // Вестн. зоол. – 1975. – Вып. 1. – С. 3-8.
- Абеленцев В.И., Самош В.В., Модин Г.В.* Современное состояние поселения байбака и опыт его реакклиматизации на Украине // Труды Средне-Азиатского научно-исслед. противочумного института "Сурки: экология, эктопаразиты, природная очаговость чумы". – 1961. – Вып. 7. – С. 309-320.
- Абрахина И.Б.* Восстановление колоний байбака в Ульяновской области // Охрана, рациональное использование и экология сурков. – М. 1983. – С. 5-9.
- Бибииков Д.И.* Сурки. – М.: Агропромиздат, 1989. – 250 с.
- Браунер А.А.* О вредных и полезных животных. I. Крапчатый суслик // Бессарабское сельское хозяйство. – 1912. – № 11. – С. 23-29.
- Веденьков Е.П.* Итоги акклиматизации байбака в Аскании-Нова // Мат. Всесоюз. совещ. "Охрана, рациональное использование и экология сурков". – М., 1983. – С. 26-29.
- Веденьков Е.П., Реут Ю.А., Полищук И.К.* Степной сурок в Аскании-Нова // Мат. межд. науч. конф. "Чтения памяти профессора Браунера". – Одесса: АстроПринт. – 1997. – С. 160-165.
- Горбенко А.С.* Влияние антропогенных факторов на численность сусликов Среднего Приднепровья // Съезд Всесоюз. териологич. об-ва АН СССР. – М. – 1990. – С. 65-66.
- Дмитриев А.В.* Реакклиматизация, охрана и восстановление численности степного сурка (*Marmota bobak Muller, 1776*) в Поволжье: Автореф. дисс. ... канд. биол. наук: 03. 00. 16 / Рос. университет дружбы народов. – М., 2001. – 35 с.
- Дрогобыч Н.Е., Полищук И.К.* История природопользования и судьба малого суслика в заповеднике "Аскания-Нова" // Вісті Біосферного заповідника "Асканія-Нова". – 2001. – Т. 3. – С. 57-66.
- Загороднюк І.В.* Ховрах крапчастий *Spermophilus suslicus* // Ссавці України під охороною Бернської Конвенції. – Київ, 1999. – С. 133-137.
- Зимина Р.П.* Байбак на Русской равнине // Сурки. Биоценологическое и практическое значение. – М.: Наука. – 1980. – С. 31-43.
- Кириков С.В.* Человек и природа степной зоны. Конец X – середина XIX в. – М.: Наука, 1983. – 128 с.
- Лобков В.А.* Крапчатый суслик Северо-Западного Причерноморья: биология, функционирование популяций. – Одесса: АстроПринт, 1999. – 272 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, 1997. – 160 с.
- Машкин В.И.* Структурные элементы популяций сурков // Труды III Межд. конф. по суркам "Сурки Голарктики как фактор биоразнообразия". – М.: Изд-во АВФ. – 2002. – С. 269-279.
- Мильков Ф.И., Двуречанский В.И.* К массовому появлению сурка на юго-востоке черноземного центра // Науч. записки Воронежского отд. Географич. об-ва СССР. – 1974. – С. 80-84.
- Середнева Т.А.* Особенности экологии и роль байбака в формировании биологической продукции // Охрана, рациональное использование и экология сурков. – М. – 1983 а. – С. 107-109.
- Середнева Т.А.* Пространственные и временные колебания плотности населения монгольского и степного сурка // Мат. Всесоюз. совещ. "Биология, экология, охрана и рациональное использование сурков". – М. – 1991. – С. 125-131.
- Середнева Т.А.* Увеличение численности сурка на Украине и его причины // Охрана, рациональное использование и экология сурков – М. – 1983 б. – С. 110-113.

- Середнева Т.А., Незговоров А.Л.* Численность и продуктивность степного сурка (*Marmota bobak*) на пастбищах и заповедных территориях Украины // Зоол. журн. – 1977. – Т. 56, вып. 8. – С. 1216-1225.
- Сиренко В.А.* О реакклиматизации байбака в заповеднике Хомутовская степь // Охрана, рациональное использование и экология сурков. – М. – 1983. – С. 113-114.
- Схоль Е.Д.* Особенности биологии малого суслика (*Citellus pygmaeus* Pall.) в условиях интенсивного земледелия Левобережной Украины: Автореф. дисс. ... канд. биол. наук ВИЗР. – Л., 1956. – 18 с.
- Титов С.В.* Роль степного сурка в организации пространственно-этологической структуры совместного поселения трех видов беличьих // Труды III Межд. конф. по суркам "Сурки Голарктики как фактор биоразнообразия". – М.: Изд-во АВФ. – 2002. – С. 381-388.
- Токарский В.А.* Байбак и другие виды рода сурков. – Харьков, 1997. – 303 с.
- Тоцький В.М.* Генетика. – Одеса: АстроПринт, 1998. – Т. 2. – 274 с.
- Федосеева Г.А.* Выявление корреляционных связей между количественными признаками у степных сурков (*Marmota bobak*) в нескольких поколениях // Мат. VIII совещ. по суркам стран СНГ "Сурки в степных биоценозах Евразии". – Чебоксары-Москва: КЛИО. – 2002. – С. 66-67.
- Черняев Н.* Описание сусликов, обитающих в Южной России и способов их истребления. – Петербург, 1857. – 56 с.

Поступила 17.06.03 г.