

УДК 599.322.2:591.526

ПЛАТА ЗА РАЗМНОЖЕНИЕ У САМОК КРАПЧАТОГО СУСЛИКА (*SPERMOPHILUS SUSLICUS* GÜLD., 1770)

А.Ф. Бабицкий, А.В. Чабовский, Л.Е. Савинецкая

Размножение животных всегда связано с определенными затратами и рисками. Вступая в размножение, особь понижает вероятность успешного размножения в будущем, т.е. уменьшает свою остаточную репродуктивную ценность (*sensu Williams, 1966*). Обратная связь между текущим и будущим размножением (плата за размножение) может быть опосредована разными механизмами. Размножающиеся особи могут испытывать иммунодефицит (Morgano et al., 1999), терять вес (Golet et al., 1998; Neuhaus, 2000) или хуже избегать хищников (Lee et al., 1996; Veasey et al., 2000). Но в конечном итоге плата за размножение влияет на выживаемость и размножение в будущем.

Плата за размножение создает предпосылки для регуляции текущих репродуктивных затрат (Williams, 1966; Bell, 1980). Так, животное в плохом функциональном состоянии или в субоптимальных условиях мало выигрывает, вступая в размножение, но при этом рискует погибнуть. В этом случае оптимальной стратегией может стать отказ от размножения, с тем чтобы дожидаться оптимальных условий или пика физических кондиций. Старые животные должны отказываться от размножения реже, чем молодые, поскольку их остаточная ценность невелика.

Плата за размножение и связанные с ней репродуктивные решения вызывают значительный теоретический интерес (Stearns, 1975; Bell, 1980; Jönsson, 2000). В то же время экспериментальные исследования не всегда сходятся в том, играют ли платы за размножение сколько-нибудь значительную роль в жизни реально существующих популяций (Reznick, 1985; Hare, Murie, 1992; Dobson et al., 1999). В данном исследовании мы ставили перед собой цель — определить, существует ли плата за размножение у крапчатого суслика и влияет ли она на принятие репродуктивных решений.

Крапчатый суслик (*Spermophilus suslicus*) — облигатно зимоспящий грызун. Как и у других сусликов, весь его период активности ограничен несколькими месяцами, за которые зверьки должны размножиться и накопить жировые запасы для последующей спячки (Лобков, 1999). Успешность наживки непосредственно влияет на вероятность дожить до весны. Таким образом, динамика массы тела у сусликов служит удобным показателем платы за размножение. При небольших размерах и быстрой смене поколений крапчатые суслики живут до 5 лет, что делает их удобным объектом для изучения распределения репродуктивных усилий.

В Московской обл. (Зарайский р-н) крапчатый суслик образует мозаичные поселения с высокой плотностью, до 100 особей/га и выше. Короткий сезон активности (4–5 месяцев против 6–7 месяцев на юге ареала (Лозан, 1970; Шекарова и др., 2003)) и высокая плотность, которая обостряет конкуренцию за пищу и, следовательно, может отрицательно влиять на скорость и успешность наживки, задают особенно жесткие рамки для регуляции репродуктивных усилий в этих поселениях. Мы попытались оценить плату за размножение самок крапчатого суслика в терминах успеха наживки, выживаемости и вероятности последующего размножения. Кроме того, мы проверяли гипотезу о наличии связи между репродуктивными усилиями самок и их возрастом (как показателем остаточной репродуктивной ценности) и функциональным состоянием в период спаривания.

Работу проводили с апреля по август (в период наземной активности) в 2001–2005 гг. в Зарайском р-не Московской обл. на экспериментальной площадке размером 100×100 м. Отлов производили сетчатыми живоловками оригинальной конструкции (Шиланов, 1987) с приманкой из семечек подсолнуха. Всех пойманных сусликов пожизненно метили ампутацией пальцев (Карасева, Телицина, 1996), определяли пол, возраст (сеголеток/взрослый), репродуктивный статус и массу тела. Всего в анализ попало 187 взрослых самок за пять лет.

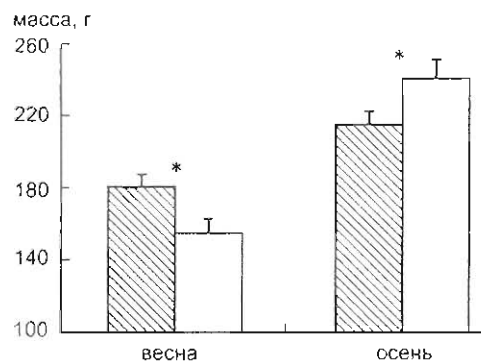
Репродуктивный статус оценивали качественно (по наличию хорошо различимых сосков), как бинарную переменную: размножающаяся/нерамножающаяся. Плотность населения оценивали как общее число взрослых зверьков, пойманных на площадке 1 га за сезон. В апреле 2003 г. половину площадки распашали. Поскольку на пашне суслики не жили, в 2003–2005 гг. плотность пересчитывали на 0,5 га. Выживаемость оценивали как долю зверьков данного года, переловленных в последующие годы.

Массу тела определяли с точностью до 1 г с помощью пружинных весов Pesola или электронных весов. Для анализа динамики массы тела мы подсчитывали следующие переменные: скорость наживки (г/день), массу тела после выхода из спячки («весной», первое взвешивание в течение 3 недель после выхода первой самки) и перед залеганием в спячку («осенью», последнее взвешивание самки после того, как более половины самок залегло в спячку). Скорость наживки считали как разницу показаний первого и последнего взвешивания самки за сезон, поделенную на количество дней между взвешиваниями. Скорость наживки рассчитывали только для самок, пойманных два раза с промежутком хотя бы в месяц. Весенняя масса служила оценкой функционального состояния особи в период размножения, а осенняя — оценкой успешности наживки.

Поскольку выборки не отличались достоверно от нормально распределенных, для сравнения метрических данных мы пользовались дисперсионным анализом и двусторонним тестом Стьюдента. Для сравнения выживаемости и участия в размножении использовался тест Фишера (2×2) или тест χ^2 (2×4). Все данные приведены как среднее ± ошибка среднего (объем выборки). Статистическая обработка проводилась в программе Statistica 5,5 (StatSoft, Inc).

Плотность населения на площадке колебалась в широких пределах и резко возросла сразу после распахки в 2003 г. (таблица). Доля размножавшихся самок достоверно различалась по годам, но не коррелировала с плотностью населения ($N=5$, $R_s=-0,46$, $t=-0,9$, $p=0,43$): в частности, минимальное участие в размножении наблюдалось при промежуточной плотности в 2002 г. Выживаемость, масса тела после выхода из спячки и масса тела перед залеганием в спячку не показывали межгодовой изменчивости (таблица). Межгодовые различия в скорости наживки были близки к достоверным. В связи с отсутствием различий, при дальнейшем анализе соответствующих переменных выборки сливались между годами.

Репродуктивный статус самок, напротив, заметно влиял на динамику массы тела. Размножавшиеся самки достоверно больше весили весной ($157\pm 7,4$ г (18) против $183\pm 5,0$ г (26) (рисунок)), но медленнее набирали вес ($0,33\pm 0,23$ г/день (29) против $1,35\pm 0,20$ г/день (18), $t=3,32$, $p=0,001$) и к осени весили меньше, чем неразмножавшиеся ($219\pm 4,9$ г (26) против $248\pm 6,2$ г (30) (рисунок)). Размножавшиеся самки также реже доживали до следующей весны (35,0% (60) против 47,5% (99), односторонний тест Фишера: $p=0,08$, различия близки к достоверным). Выжившие самки осенью весили больше пропавших (двухфакторный дисперсионный анализ, эффект вы-



Масса (+ ошибка среднего) размножавшихся (заштрихованные столбики) и неразмножавшихся самок весной и осенью. * — Различия высокодостоверны (весна: $t=2,91$, $p=0,006$; осень: $t=3,84$, $p<0,001$)

живания: $F_{1,42}=4,08$, $p<0,05$, эффекты года и взаимодействия факторов недостоверны).

Возраст самок достоверно влиял на вероятность участия в размножении (23, 54, 57 и 80% у самок в возрасте от одного до четырех лет соответственно, $\chi^2=19,9$, $df=3$, $p<0,001$). Весенняя масса самок не зависела от возраста ($F_{3,53}=0,35$, $p=0,78$).

Обсуждение результатов

Участие самок крапчатого суслика в размножении значительно варьировало по годам в зависимости от массы тела после пробуждения, но при этом не зависело от плотности населения. Следовательно, у самок крапчатого суслика функциональное состояние особи в большей степени влияет на вероятность участия в размножении, чем фактор плотности. Независимое от плотности размножение самок показано также для европейского суслика (*S. citellus*) при неизменно высокой доле (90%) размножающихся самок (Millesi et al., 1999b). Возможно, плотностно-независимое участие в размножении самок связано с тем, что выход сусликов из спячки растянут во времени, а спаривание происходит сразу после пробуждения (Michener, 1985), и таким образом, самки не могут адекватно оценить будущую, постепенно нарастающую плотность населения, но прекрасно информированы о своем текущем функциональном состоянии (Neuhaus, 2000).

Вместе с тем у многих других видов сусликов влияние плотности на участие в размножении как у годовалых (*S. armatus* (Slade, Balph, 1974); *S. townsendii* (Smith, Johnson, 1985)), так и у взрослых самок (*S. pygmaeus* (Магомедов, 1981); *S. paryii* (Karels, Boonstra, 2000); *S. columbianus* (Neuhaus et al., 2004); *S. fulvus* (Попов и др., 2005)) было выявлено. При этом если доля самок, участвующих в размножении, сокращается при нарастании плотности, то размер выводка от изменения плотности не зависит (Slade, Balph, 1974; Smith, Johnson, 1985; Karels, Boonstra, 2000). Это позволяет предположить, что объем ре-

Участие в размножении, динамика массы тела и выживаемость самок крапчатого суслика в 2001–2005 гг. (Московская обл., Зарайский р-н)

Год	Плотность (особей/га*)	Доля размножавшихся (%)	Масса тела после выхода из спячки (г (N))	Масса тела перед залеганием (г (N))	Скорость наживки (г/день (N))	Выживаемость (%)
2001	43	56	181±10,4 (10)	233±30,7 (4)	-0,82 (1)***	44 (18)
2002	108	19	175±9,9 (9)	257±8,7 (6)	1,7±0,35 (5)	53 (32)
2003	300**	46	168±6,2 (11)	229±6,4 (28)	0,3±0,26 (21)	38 (60)
2004	216**	35	168±9,8 (14)	243±7,4 (12)	0,9±0,24 (15)	41 (39)
2005	100**	46	181±4,2 (14)	225±12,8 (6)	1,1±0,48 (5)	—
Критерий Фишера			$F_{4,53}=0,70$	$F_{4,51}=1,22$	$F_{3,42}=2,58$	$\chi^2=1,98$
Значение p			0,04	0,59	0,31	0,07

* Приведенная плотность учитывает не только самок, но и самцов.

** В 2003–2005 гг. плотность населения корректировали в связи с распахкой половины площадки

*** В 2001 г. размеры выборки не превышали 2 особей, по этому мы исключили 2001 г. из дисперсионного анализа и не приводим ошибку среднего.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Карасева Е.В., Телицина А.Ю.* Методы изучения грызунов в полевых условиях. М., 1996.
- Лобков В.А.* Крапчатый суслик Северо-Западного Причерноморья. Биология, функционирование популяций. Одесса, 1999. С. 1—270.
- Лозан М.Н.* Грызуны Молдавии (история становления фауны и экологии рецентных видов). Т. 1. Кишинев, 1970. С. 1—168.
- Магомедов М.-Р.Д.* Влияние плотности населения на интенсивность размножения малого суслика *Citellus pigtaeus* (Rodentia, Sciuridae) // Зоол. журн. 1981. Т. 60. Вып. 7. С. 1048—1057.
- Попов В.С., Чабовский А.В., Савицекая Л.Е., Шилова С.А., Стуколова Н.А.* Разнообразие социодемографических ролей у желтого суслика (*Spermophilus fulvus* Licht.) в зависимости от плотности населения // Бюл. МОИП. Отд. биол. 2005. Т. 110. Вып. 4. С. 88—92.
- Шекарова О.Н., Краснова Е.Д., Шербаков А.В., Савицекая Л.Е.* О поселениях крапчатого суслика *Spermophilus sushicus* (Guldenstaedt, 1770) на юге Московской области (Зарайский район) // Бюл. МОИП. Отд. биол. 2003. Т. 108. Вып. 2. С. 9—16.
- Щитанов Н.А.* Универсальная живоловка для мелких млекопитающих // Зоол. журн. 1987. Т. 66. Вып. 5. С. 759—761.
- Armitage K.B.* Evolution of sociality in marmots // J. Mammal. 1999. Vol. 80. P. 1—10.
- Bell G.* The costs of reproduction and their consequences // Am. Naturalist. 1980. Vol. 116. P. 45—76.
- Broussard D.R., Risch T.S., Dobson F.S., Murie J.O.* Senescence and aged-related reproduction of female Columbian ground squirrels // J. of Animal Ecology. 2003. Vol. 72. P. 212—219.
- Broussard D.R., Michener G.R., Risch T.S., Dobson F.S.* Somatic senescence: evidence from female Richardson's ground squirrels // Oikos. 2005. Vol. 108. P. 591—601.
- Buck C.L., Barnes B.M.* Annual cycle of body composition and hibernation in free-living Arctic ground squirrels // J. Mammal. 1999. Vol. 80. P. 430—442.
- Dobson F.S., Michener G.R.* Maternal traits and reproduction in Richardson's ground squirrels // Ecology. 1995. Vol. 76. P. 851—862.
- Dobson F.S., Risch T.S., Murie J.O.* Increasing returns in the life history of Columbian ground squirrels // J. of Animal Ecology. 1999. Vol. 68. P. 73—86.
- Festa-Bianchet M., King W.J.* Effects of litter size and population dynamics on juvenile and maternal survival in Columbian ground squirrels // Ibid. 1991. Vol. 60. P. 1077—1090.
- Golet G.H., Irons D.B., Estes J.A.* Survival costs of chick rearing in black-legged kittiwakes // Ibid. 1998. Vol. 67. P. 827—841.
- Hare J.F., Murie J.O.* Manipulation of litter size reveals no cost of reproduction in Columbian ground squirrels // J. Mammal. 1992. Vol. 73. P. 449—454.
- Huber S., Millesi E., Walz M., Dittami J.P., Arnold W.* Reproductive effort and cost of reproduction in female European ground squirrels // Oecologia. 1999. Vol. 121. P. 19—24.
- Jönsson K.J.* Life history consequences of fixed costs of reproduction // Ecoscience. 2000. Vol. 7. P. 423—427.
- Karels T.J., Boonstra R.* Concurrent density dependence and independence in populations of arctic ground squirrels // Nature. 2000. Vol. 408. P. 460—463.
- Lee S.J., Witter M.S., Cuthill I.C., Goldsmith A.R.* Reduction in escape performance as a cost of reproduction in gravid starlings, *Sturnus vulgaris* // Proc. of the Royal Society, series B. 1996. Vol. 263. P. 619—623.
- Michener G.R.* Chronology of reproductive events for female Richardson's ground squirrels // J. Mammal. 1985. Vol. 66. P. 280—288.
- Michener G.R.* Reproductive effort during gestation and lactation by Richardson's ground squirrels // Oecologia. 1989. Vol. 78. P. 77—86.
- Millesi E., Huber S., Everts L.G., Dittami J.P.* Reproductive decisions in female European ground squirrels: factors affecting reproductive output and maternal investment // Ethology. 1999a. Vol. 105. P. 163—175.
- Millesi E., Strijkstra A.M., Hoffmann I.E., Dittami J.P., Daan S.* Sex and age differences in mass, morphology, and annual cycle in European ground squirrels, *Spermophilus citellus* // J. Mammal. 1999b. Vol. 81. P. 218—231.
- Moreno J., Sanz J.J., Arriero E.* Reproductive effort and T-lymphocyte cell mediated immunocompetence in female Pied flycatchers *Ficedula hypoleuca* // Proc. of the Royal Society, series B. 1999. Vol. 266. P. 1105—1109.
- 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. P. 2578—2590.
- Murie J.O., Boag D.A.* The relationship of body weight to overwinter survival in Columbian ground squirrels // J. Mammal. 1984. Vol. 65. P. 688—690.
- Neuhaus P.* Weight comparisons and litter size manipulation in Columbian ground squirrels (*Spermophilus columbianus*) show evidence of costs of reproduction // Behavioural Ecology and Sociobiology. 2000. Vol. 48. P. 75—83.
- Neuhaus P., Broussard D.R., Murie J.O., Dobson F.S.* Age of primiparity and implications of early reproduction on life history in female Columbian ground squirrels // J. of Animal Ecology. 2004. Vol. 73. P. 36—43.
- Neuhaus P., Pelletier N.* Mortality in relation to season, age, sex, and reproduction in Columbian ground squirrels (*Spermophilus columbianus*) // Canadian J. Zoology. 2001. Vol. 79. P. 465—470.
- Reznick D.* Costs of reproduction: an evaluation of the empirical evidence // Oikos. 1985. Vol. 44. P. 257—267.
- Stade N.A., Balph D.F.* Population ecology of Uinta ground squirrels // Ecology. 1974. Vol. 55. P. 989—1003.
- Smith G.W., Johnson D.R.* Demography of a Townsend ground squirrel population in Southwestern Idaho // Ecology. 1985. Vol. 66. P. 171—178.
- Stearns S.C.* Life-history tactics: a review of the ideas // Quarterly Review of Biology. 1975. Vol. 51. P. 3—47.
- Veasey J.S., Houston D.C., Micalfe N.B.* Flight muscle atrophy and predation risk in breeding birds // Functional Ecology. 2000. Vol. 14. P. 115—121.
- Williams G.C.* Natural selection, the costs of reproduction, and a refinement of Lack's principle // Am. Naturalist. 1966. Vol. 100. N 916. P. 687—690.

REPRODUCTIVE COSTS IN FEMALES OF SPECKLED SOUSLIK
(*SPERMOPHILUS SUSLICUS* GÜLD., 1770)

A.F. Babitsky, A.V. Tchabovsky, L.E. Savinetskaya

Summary

The assumption that reproduction is costly is crucial for life history theory. At the same time prevalence — or even existence — of costs of reproduction in real populations has been widely disputed. We sought for evidence of costs of reproduction in female speckled ground squirrels (*Spermophilus suslicus*). We also tested the hypothesis that costs of reproduction, if existent, might affect the reproductive decisions. To address these questions we analyzed data on the reproductive rate, body mass dynamics, and survival of females in a population of the speckled ground squirrel in Moscow region, Russia. From 2001 to 2005 we live-trapped and individually marked 187 adult females at a 1-ha study grid.

Reproductive rate increased with age (oldest females being most likely to reproduce) and differed significantly between years, but didn't correlate with population density. On the other hand, body mass dynamics and survival did not differ between years, but were strongly influenced by reproductive status of females. Specifically, reproductive females were heavier at emergence than non-reproductive ones, but gained weight slower and weighed less at the time of entry into hibernation. Consequently, reproductive females suffered marginally higher over-winter mortality.

Our data suggest that in speckled ground squirrels reproduction incurs costs in terms of lower fattening success and increased subsequent mortality. Females' reproductive decisions appear to be influenced by age and mass at emergence rather than population density. Thus individual differences between the females might be more important determinants of reproduction than density-dependent regulation. These results are partly consistent with previous studies of different ground squirrels.

УДК 591.582+599.322

РАЗНООБРАЗИЕ КРИКОВ, ИЗДАВАЕМЫХ ПОЙМАННЫМИ В ЖИВОЛОВКИ
КРАПЧАТЫМИ СУСЛИКАМИ *SPERMOPHILUS SUSLICUS* (RODENTIA, SCIURIDAE)

В.А. Матросова, И.А. Володин, Е.В. Володина

Звуковой коммуникации наземных беличьих (Rodentia, Marmotinae) посвящено большое количество исследований, однако большинство из них касается только сигнала предупреждения об опасности как наиболее характерного и заметного в репертуаре вида (например, Owings, Virginia, 1978; Никольский, 1979, 1984; Schwagmeyer, 1980). Для некоторых американских видов рода *Spermophilus* (*S. beecheyi* — Owings, Leger, 1980; *S. armatus* — Balph, Balph, 1966; *S. beldingi* — Turner, 1973; Sherman, 1977; Leger et al., 1984; *S. richardsonii* — Davis, 1984) и представителей подрода *Urocitellus* (*S. parryi* — Melchior, 1971; *S. undulatus* — Никольский, 1984) показано существование двух разных типов сигнала предупреждения об опасности. Их использование связано с типом хищника (воздушного или наземного), который угрожает кричащему животному (Melchior, 1971; Никольский, 1979, 1984; Owings, Leger, 1980; Davis, 1984). Для представителей подрода *Colobotis* (т.е. большинства славянских видов) описано существование только одного — тонального высокочастотного сигнала предупреждения об опасности (Никольский, 1979, 1984). Для этих видов в литературе отсутствуют описания вокальных репертуаров, за исключением кратких упоминаний, без проведения спектрографического

анализа структуры звуков (Яценцовский, 1925; Лобков, 1999).

Для крапчатого суслика (*S. suslicus*) все проведенные до настоящего времени исследования акустической коммуникации также были посвящены изучению характерного свистового сигнала предупреждения об опасности (Никольский, 1979, 1984; Володин, 2005). Однако пойманные в живоловки животные при подходе к ним человека могут издавать помимо сигналов предупреждения об опасности также и другие разнообразные звуки. Цель данного исследования — дать количественное и качественное описание их структурных особенностей.

Исследование проведено в 2 км севернее г. Зарайск Московской обл. (54°47,68' с.ш., 38°42,23' в.д.) на краю поселения Великое поле (Шекарова и др., 2003). Звуки были записаны в течение двух сезонов наземной активности сусликов: с 7 мая по 31 июля 2003 г. и с 17 апреля по 17 июля 2004 г.

Записи криков сделаны от пойманных в сетчатые живоловки сусликов, издававших звуки в ответ на нахождение поблизости человека. Все записи получены от индивидуально меченных животных известного пола. В случае если суслики не кричали спонтанно, их дополнительно провоцировали на крики, размахивая над ними бейсболькой. Как только животные начинали кричать, стимуляцию прекращали. Звуки записаны с расстояния около 30 см, каждая запись продолжалась около 5 мин. Для записи криков использованы магнитофон SONY-WM-D6C с динамическим микрофоном Tesla-AMD-411N или магнитофон