

EARLY DEVELOPMENT OF THE ALPINE MARMOT
РАННЕЕ РАЗВИТИЕ ЕВРОПЕЙСКОГО СУРКА
DÉVELOPPEMENT POST-NATAL DE LA MARMOTTE ALPINE

L. Graziani, D. Allaine & J. Coulon
Л. Грациани, Д. Аллан, Ж. Кулон

Laboratoire de Biologie des Populations d'Altitude (UMR 5553)
Universite Claude-Bernard LYON1, Bat. 403, 43, Boulevard du 11 novembre 1918,
69 622 VILLEURBANNE CEDEX FRANCE
Лаборатория биологии горных популяций,
Лион, Франция

Abstract

Physical and behavioral ontogeny was investigated using Ferron's standardized method (1981) on thirteen young alpine marmots born in captivity. Mass was recorded daily and the age of appearance of 30 distinct behaviors and four skeletal measurements were also recorded. Body condition of juveniles was estimated using the residuals of a multiple regression of the logarithm of the mass on four skeletal measurements. We also investigated sexual dimorphism at birth.

There were three stages in the development of young alpine marmots organized around the first emergence above ground. Before emergence they grew regularly at a slow rate, around weaning young stopped growing during a short period. This plateau was a transition phase from milk to solid food. Then, when juveniles no longer nursed, their growth rate became much higher than before emergence. There is a small but significant sexual dimorphism in body mass at birth. Young males were heavier than young females and males tended to have a higher head breadth than females. Moreover, growth patterns differed significantly: logistic growth pattern for males and Gompertz growth pattern for females.

The co-analysis of the condition of juvenile alpine marmots between birth and emergence and their development showed that condition strongly modulates the behavioral and physical ontogeny of alpine marmots. More investigations are needed to confirm these differences between males and females and to understand their implications.

Key-words: Alpine marmot, postnatal growth, behavioural ontogeny, body condition

Резюме

Физический и поведенческий онтогенез изучался с помощью стандартизованного метода (Ferron, 1981) на тринадцати молодых альпийских сурках, родившихся в неволе. Ежедневно фиксировалась масса; также регистрировались время появления 30 определенных черт поведения и четыре скелетных промера. Состояние тела сурчат оценивалось с использованием множественной регрессии логарифма массы и четырех промеров. Мы также изучали половой диморфизм после рождения.

Отмечены 3 стадии развития сурчат, "организованных" вокруг первого появления на поверхности. До выхода они росли равномерно, но медленно; в период "отлучения от груди" рост на короткое время прекращался. Затем скорость роста становилась значительно выше, чем до выхода. Имеется небольшой, но значимый половой диморфизм массы тела после рождения. Молодые самцы тяжелее самок, у них наблюдается тенденция к большей ширине головы. Более того, заметно различаются модели роста: логистическая для самцов и модель Гомпертца для самок.

Анализ состояния и развития сурчат от рождения до выхода показал, что это состояние сильно влияет на физический и поведенческий онтогенез. Нужны дальнейшие исследования, чтобы подтвердить различия между самцами и самками и понять их значение.

Ключевые слова: альпийский сурок, рост после рождения, поведенческий онтогенез, состояние тела

Résumé

Le développement physique et comportemental de 13 jeunes marmottes nées en captivité a été étudié selon le protocole standard proposé par Ferron (1981). Les animaux sont pesés quotidiennement. Le jour de première apparition de 30 comportements différents et quatre mesures du squelette ont été aussi enregistrés. La condition corporelle des nouveau-nés est estimée à partir des résidus d'une régression multiple du logarithme de la masse sur les quatre mesures du squelette. L'existence d'un dimorphisme sexuel néonatal a été recherchée.

Le développement des jeunes marmottes comprend trois stades organisés autour de la première émergence à l'extérieur. Avant l'émergence, la croissance est régulière et lente, elle stoppe brièvement aux environs du sevrage. Ce plateau correspond à la transition alimentation lactée/solide. Après le sevrage, la croissance est beaucoup plus forte. Un dimorphisme sexuel de masse corporelle, faible mais significatif, existe à la naissance : les mâles nouveau-nés sont plus lourds que les femelles et leur tête est plus large. De plus, les courbes de croissance sont significativement différents, de type logistique pour les mâles, Gompertz pour les femelles.

L'analyse conjointe de la condition corporelle entre naissance et émergence et du développement montre que la condition influence fortement l'ontogenèse physique et comportementale de la marmotte alpine. Des recherches complémentaires sont nécessaires afin de confirmer ces différences entre mâles et femelles et de comprendre leurs implications.

Mots-clés : *Marmotte alpine, croissance physique post-natale, ontogenèse comportementale, condition corporelle*

Introduction

Early development that leads organisms from birth to sexual maturity is a crucial process for their survival as it establishes all abilities of a new individual and the duration of the pre-weaning periods during which pups are especially vulnerable to environmental pressures (Robbins & Robbins 1979, Price & White 1985). Early development affects the quantity and the quality of the lineage of these organisms (Trivers & Willard 1973, Trivers 1985), and thus, it represents an important component of vertebrate reproductive strategy (see Stearns 1976, Stearns 1992 for a review). It is usually considered that development expresses the adaptation of organisms to their environment (Case 1978, Robbins & Robbins 1979, Robbins 1983). Particularly, accelerated ontogeny would be a distinct advantage for hibernating ground squirrels that have to grow faster and store enough fat in a limited time in order to survive hibernation (Clark 1970).

There is a body of theoretical work devoted to growth and development among sciurid rodents (e.g., Hirshfeld & Bradley 1977, Levenson 1979, Koepl & Hoffmann 1981, Ferron & Ouellet 1985, Viljoen & Du Toit 1985). However, if body development and mass gain are well studied, studies devoted to behavioral ontogeny are still scarce (Ferron 1984), and mainly anecdotal and descriptive (e.g., Shaw 1925, Gander 1930, Blair 1942, Clark & Skryja 1969).

We describe here the early growth and behavioral development of the alpine marmot (*Marmota marmota*) during the pre-weaning period, and we test the effect of body condition of the pups on their early development.

Methods and materials

In early may of 1996, five pregnant females were caught in the valley of "La haute Maurienne" at 2340m in the French Alps (45°29'N, 6°59'E), and housed in two-part cages. The first part with the nest with hay was maintained in complete darkness. The second part contained food and water *ad libitum* and received the same photoperiod as found in the field at the same time. To collect behavioral data, we used the method proposed by Ferron (1981). Mass was recorded daily on young marmots born in captivity. The successive appearance of 30 behaviors belonging to six behavioral types and four skeletal measurements were also recorded.

To model mass gain between birth and emergence, we fitted the general Chapman-Richards model (Richards 1959) modified according to Gaillard, et al. (1997), to the growth curves according to this equation:

$$W_t = \frac{k}{(1+(m-1)^{ea(t_0-t)})^N} \quad \text{where} \quad N = \frac{1}{(m-1)}$$

where " W_t " is the body mass at age t , " K " is the asymptotic body mass (body mass of juveniles at emergence), " m " is a form parameter that locates the inflexion point on the weight axis (vertical axis), " a " is the relative growth rate and " t_0 " is the age at which the inflexion point occurs.

This model allows a flexibility in form, ranging from a monotonic convex increase to a monotonic concave increase. Between these extreme cases, any sigmoid curve can be found. Such variability in growth form is encoded by the form parameter, "m". Thus $m=0$ when growth follows the monomolecular model (no inflexion point), approaches one when growth follows the Gompertz model (inflexion point at about 36.8%), and equals two when growth follows the logistic model (inflexion point at 50% of the asymptotic body mass).

We estimated body condition of juveniles by means of a multiple regression of the logarithm of mass on four skeletal measurements. We used the residuals of the regression as an index of juvenile condition.

Six behavioral types were taken into account (Physical Maturation, Locomotion, Comfort, Alert and Exploration, Feeding, and Sociality), and each behavioral type contains five behaviors. To analyse the variability of the age at which each behavior appears, we performed a Principal Component Analysis on each behavioral type.

Results

Twenty-four young were born but 11 died following cannibalism and low level of parental care. The thirteen surviving young belonged to three litters (A, B and C). We identified pups by the letter of their litter and by a number. At birth, juvenile alpine marmots presented all characteristics of young of altricial species: they were born hairless, with ears closed and all fingers joined together. When they were two-days-old, young alpine marmots weighed on average 33g and their total length was close to 10cm. We tested four measurements for sexual dimorphism at birth. Young males were heavier than young females and males tended to have higher head breadth than females (Table 1).

Dimorphism at birth

Table 1.

	Males	Females	d.f.	F	P	
Mass	34.61±0.87	30.75±1.26	5;15	6.471	0.022	**
Fore legs length	19.09±1.28	19.57±2.87	3;12	0.000	0.996	NS
Hind legs length	18.38±0.82	18.47±2.62	3;12	0.043	0.841	NS
Head breadth	22.21±0.51	21.08±1.15	3;12	3.548	0.092	(*)

Growth pattern

We isolated three stages in the development of young alpine marmots, organized around their first emergence above ground (Fig. 1). Before emergence they grew regularly at about 8g/day up to emergence. At this time, young ceased growing during a short period. This plateau was a transition phase from milk to solid food. When juveniles became independent of their mother, their growth rate became much higher than before emergence (around 35g/day). It appeared that all fitted models were sigmoidal. We distinguished four growth curve patterns (Fig. 2) that exactly matched the three litters except for litter A, which was split in two groups (A1 & A2 vs A3 & A4). Moreover, emergence mass and emergence day were negatively correlated.

Thereafter, we investigated differences between male and female growth patterns. Males and females had a significantly different "m" value (Mann-Witney U-test; $U=3$; $P=0.01$). Males had a "m" value always compatible with a logistic growth pattern (mean 2.19), while females always had a "m" value compatible with a Gompertz growth pattern (mean 0.93). In contrast, males and females had identical "t0" values ($U=11$; $p=0.14$). It means that male and female growth rates began to decrease at the same age, but at this age, males had reached 50% of their mass at emergence, while females had reached only 37% of their emergence mass.

To explain such differences between growth curves, we investigated whether the differences could be related to differences in body condition. We used the same four groups of juveniles as those encountered during growth modelling (A3 & A4; A1 & A2; litter B and litter C). Each group presented a different level of body condition from the scraggiest (A3 and A4) with strongly negative residuals, to the fattest with strongly positive residuals (litter C) (Fig. 3).

Behavioral development

The age at which each of the 30 behaviors appeared is presented in Table 2. The six PCAs showed the same pattern where all the five variables were correlated in the same way with the first axis (Fig. 4). Consequently, the first axis in the six PCAs represented a precocity index. The general pattern then opposed pups of litter A to

other juveniles that were more precocious. In all the six analyses but one, litter A was split into two groups: A3 and A4 less precocious than A1 and A2. For all the six categories, the ordination of young along the first axis from the least precocious to the more precocious was A4 and A3, A2 and A1, litters B and C. All these groups were encountered in the first part of this study. These groups describe condition differences between individuals. Thus, the body condition of juveniles appears to be the principal source of variability in the behavioral and developmental ontogeny. The thinner they are, the later behaviors emerge.

Table 2.

Age of appearance of the 30 variables tested related to physical and behavioral ontogeny

Behaviors	Mean age (days)
Physical maturation	
Delay between eyelids separation up to fully open eyes	3.846
Fore-foot toes fully separated	5.38
Lower incisors cut	23.15
Hearing	30.31
Upper incisors cut	36.23
Locomotion	
Forward linear crawling	4.85
Close fore paw	7.46
Irregular walking	19.23
Immediate reorientation on their stomach	21.92
Emergence	43.69
Comfort	
Yawning	11.08
Rhythmic motion of foot	13.73
Scratching with effective contact	23.69
Body shaking	36.90
Latrines	50.45
Alert and Exploration	
Hold up one's head at stop	20.23
Olfactory exploration	23.77
Hold up one's head walking	30.77
Alert posture on all four	37.44
Upright alert posture	52.22
Feeding	
Disappearance of rooting	11.69
Disappearance of teat seeking	35.77
Licking	36.00
Nibbling	38.00
Feeding posture : sitting	47.18
Sociality	
*Play	39.23
*Plain whistle	40.13
*Biting sibling	41.31
*Take back hay in the nest	50.17
*Tail piloerection	52.89

Conclusion

The alpine marmot is a monogamous mammal. We expect then that sexual selection must be weak and that there is no or low sexual dimorphism (Kleiman 1977, Mock & Fujioka 1990). Our results show that there is a small but significant sexual dimorphism in body mass at birth. Young males are heavier than young females. Such a sexual dimorphism does not exist in *Marmota monax* (Ferron & Ouellet 1991) although adult males were slightly heavier than adult females (Snyder et al. 1961, Nuckle 1982). This dimorphism of young alpine marmots

is still present at weaning (Allaine, et al. 1998). The existence of this sexual dimorphism as early as birth and its persistence after weaning leads us to suspect that young males would be more costly to rear than young females (Clutton-Brock 1991). However, this sexual dimorphism remains quite low (1.15:1).

The condition of juvenile alpine marmots between birth and emergence strongly modulates their behavioral and physical ontogeny. Food restriction as well as environmental manipulation during the early postnatal period of life is well known to induce pervasive and frequently very persistent perturbations of development (Sykes & Cheyne 1976, Hall et al. 1979). Undernourishment acts upon many kinds of behavior such as locomotion (Gramsbergen & Westerga 1992), alert and exploration (Hall et al. 1979), sociality (Frankova 1973). These different condition levels probably explains why we found important differences among young alpine marmots when they emerge in the field.

The growth pattern of the alpine marmot between birth and emergence was sigmoidal. There was a sexual dimorphism at birth. Males were heavier than females and we suggest that their growth pattern between birth and emergence may differ. Males grow faster during the early part of their growth. More investigations are needed to confirm this difference in growth pattern between males and females and to understand its implications

Acknowledgement

This work was supported by the French CNRS and the Region Rhone-Alpes (XI plan Etat-RJgion). We thank the Office National de la Chasse (O.N.C.) for their help to catch pregnant females, and the Vanoise National Park for allowing us to live in their chalet and for the help of their rangers.

REFERENCES / ЛИТЕРАТУРА

- Allainé D., L. Graziani & J. Coulon. 1998. Postweaning mass gain in juvenile alpine marmots (*Marmota marmota*). *Oecologia* 113: 370-376.
- Blair W.F. 1942. Rate of development of young spotted ground squirrels. *J. Mamm.* 23: 342-343.
- Case T.J. 1978. On the evolution and adaptive significance of postnatal growth rates in the terrestrial vertebrates. *Q. Rev. Biol.* 53: 243-282.
- Clark T.W. 1970. Early growth, development and behavior of the Richardson's ground squirrel (*Spermophilus richardsonii elegans*). *Am. Midl. Nat.* 83: 197-205.
- Clark T.W. & D.D. Skryja. 1969. Postnatal development and growth of the golden-mantled ground squirrel, *Spermophilus lateralis lateralis*. *J. Mamm.* 50: 627-629.
- Clutton-Brock T.H. 1991. The costs of breeding, pp. 31-47 In *The Evolution of Parental Care*. Princeton University Press: Princeton.
- Ferron J. 1984. Behavioral ontogeny analysis of sciurid rodents, with emphasis on the social behavior of ground squirrels, pp. 24-42 In J.O. Murie & G.R. Michener, eds. *The Biology of Ground-Dwelling Squirrels*. University of Nebraska Press: Lincoln.
- Ferron J. & J.-P. Ouellet. 1985. Developpement physique postnatal chez le grand polatouche (*Glaucomys sabrinus*). *Can. J. Zool.* 63: 2548-2552.
- Ferron J. & J.-P. Ouellet. 1991. Physical and behavioral postnatal development of woodchucks (*Marmota monax*). *Can. J. Zool.* 69: 1040-1047.
- Frankova S. 1973. Effects of protein-calorie malnutrition on the development of social behavior in rats. *Dev. Psychobiol.* 6: 33-43.
- Gaillard J.-M., D. Pontier, D. Allainé, A. Loison, H. Hervj & A. Heizmann. 1997. Variation in growth form and precocity at birth in eutherian mammals. *Proc. R. Soc. Lond. B.* 264: 859-868.
- Gander F.F. 1930. Development of captive squirrels. *J. Mamm.* 11: 315-317.
- Gramsbergen A. & J. Westerga. 1992. Locomotor development in undernourished rats. *Behav. Brain Res.* 48: 57-64.
- Hall R.D., J.P. Leahy & W.M. Robertson. 1979. The effects of protein malnutrition on the behavior of rats during the suckling period. *Dev. Psychobiol.* 12: 455-466.
- Hirshfeld J.R. & W.G. Bradley. 1977. Growth and development of two species of chipmunks: *Eutamias panamintinus* and *E. palmeri*. *J. Mamm.* 58: 44-52.
- Kleiman, D.G. 1977. Monogamy in mammals. *Quart. Rev. Biol.* 52:39-69.

- Koepl J.W. & R.S. Hoffmann. 1981. Comparative postnatal growth of four ground squirrel species. *J. Mamm.* 62: 41-57.
- Levenson H. 1979. Sciurid growth rates: some corrections and additions. *J. Mamm.* 60: 232-235.
- Mock, D.W. & M. Fujioka. 1990. Monogamy and long-term pair bonding in vertebrates. *TREE* 5:39-43.
- Nuckle, J.R. 1982. Etu de bioJcologique de la marmotte commune (*Marmota monax*) dans un agrosystPme. These Ph.D., Univ. Sherbrooke, QuPbec. 121 pp.
- Price M.A. & R.G. White. 1985. Growth and development. Bio-energetics of wild herbivores. R.J. Hudson & R.G. White. Inc Boca Raton, Florida, CRC Press.
- Richards F.J. 1959. A flexible growth function for empirical use. *J. Exp. Bot.* 10: 290-300.
- Robbins C.T. 1983. Wildlife Feeding and Nutrition. London, Academic Press, New-York.
- Robbins C.T. & B.L. Robbins. 1979. Foetal and neonatal growth patterns and maternal reproductive effort in ungulates and subungulates. *Am. Nat.* 114: 101-116.
- Shaw W. 1925. Breeding and development of the Columbian ground squirrel. *J. Mamm.* 6: 106-113.
- Snyder, R.L., D.E. Davis & J.J. Christian. 1961. Seasonal changes in the weights of woodchucks. *J. Mamm.* 66: 297-312.
- Stearns S.C. 1976. Life-History tactics: a review of the ideas. *Q. Rev. Biol.* 51: 3-47.
- Stearns S.C. 1992. The Evolution of Life Histories. Oxford, Oxford University Press.
- Sykes S.E. & J.A. Cheyne. 1976. The effects of prenatal and postnatal protein malnutrition on physical and motor development of the rat. *Dev. Psychobiol.* 9: 285-295.
- Trivers R.L. 1985. Social Evolution. Benjamin & Cummings Publishing Company, Inc.
- Trivers R.L. & D.E. Willard. 1973. Natural selection of parental ability to vary the sex ratio of offspring. *Science* 179: 90-91.
- Viljoen S. & H.C. Du Toit. 1985. Postnatal development and growth of southern African tree squirrels in the genera *Funisciurus* and *Paraxerus*. *J. Mamm.* 66: 119-127.

FIGURES / РИСУНКИ

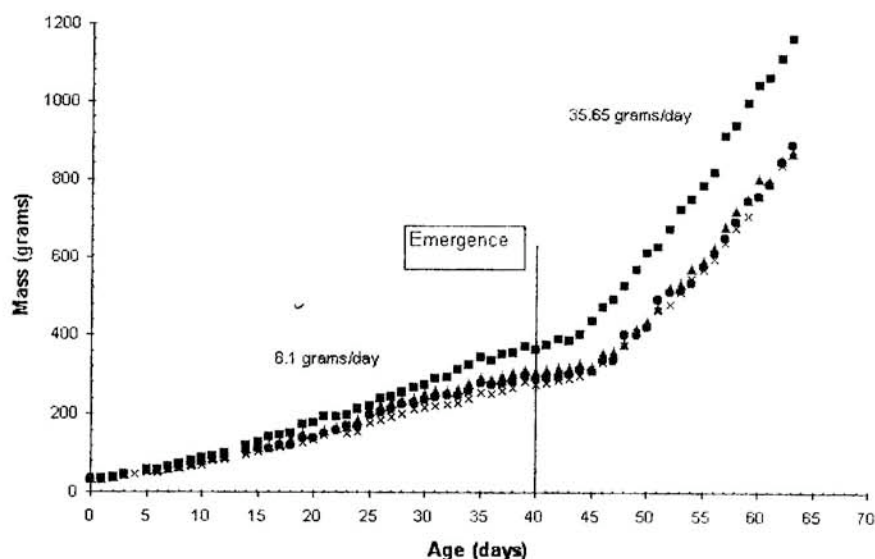


Fig. 1. Growth of litter "C" with mean growth rate before and after time of emergence.

Рис. 1. Рост выводка "C" со средним приростом до и после первого выхода из норы.

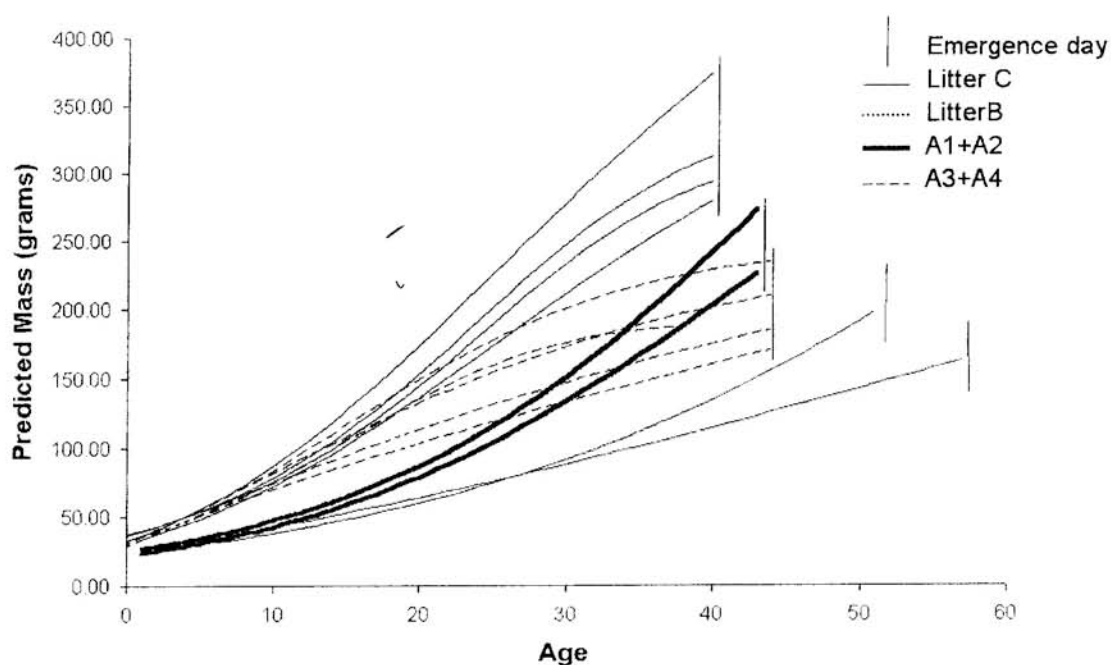


Fig. 2. Fitted mass gain between birth and emergence with the Chapman-Richards model.

Рис. 2. Увеличение массы животного в период между рождением и выходом из норы с использованием модели Чапмена - Ричардса (Chapman - Richards).

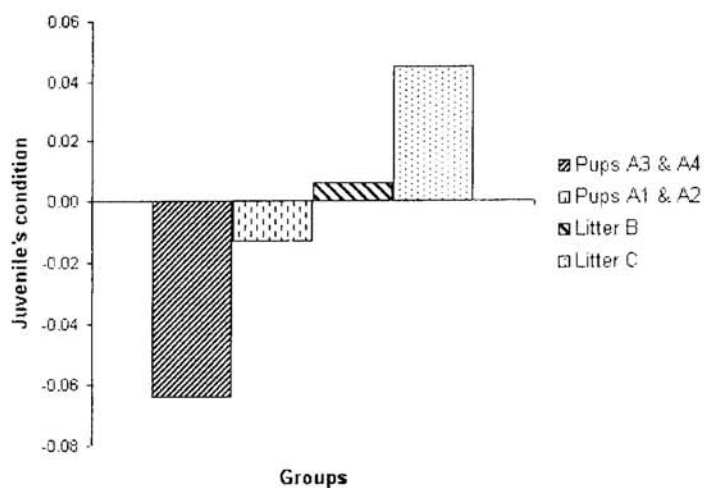


Fig. 3. Index of body condition.

Рис. 3. Индекс состояния тела.

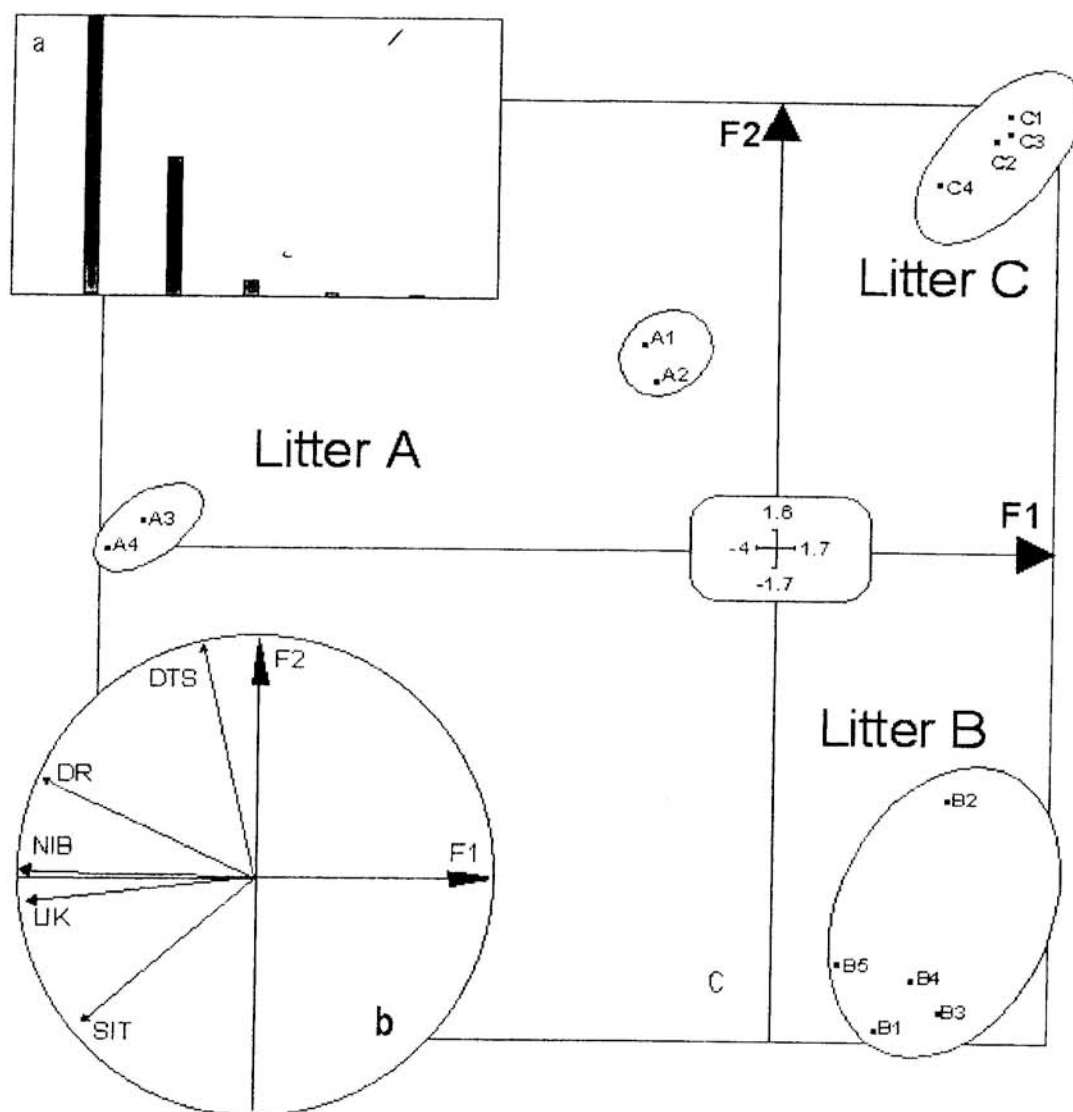


Fig. 4. Results for the PCA on feeding behaviors a) Eigenvalues diagram b) Correlation circle c) Factorial map. Identity of the labels of the correlation circle were DTS: Disappearance of teat seeking; DR: Disappearance of rooting; NIB: Nibbling; LIK: Licking; SIT: Feeding posture: sitting.

Рис. 4: Результаты анализа главных компонент пищевого поведения: а) диаграмма значений Eigen, б) корреляционный круг; с) Факториальная карта. Достоверные значения корреляционного круга обозначены DTS: исчезновение реакции поиска соска. DR: исчезновение реакции массирования; NIB: грызение; LIK: локание; SIT: фиксированная поза кормления: сидение.

Translated into Russian by A.A. Nikol'skii
Перевод на русский язык А.А. Никольского

Введение

Раннее развитие, ведущее организм от рождения к половой зрелости, является решающим процессом в выживании особей. Оно определяет все возможные качества организма, а также продолжительность выкармливания, на протяжении которого детеныши особенно подвержены опасности со стороны факторов окружающей среды (Robbins, Robbins 1979; Price, White 1985). Раннее развитие равно влияет как на количество, так и на качество животных (Trivers, Willard 1973; Trivers 1985), и, следовательно, является неотъемлемым фактором процесса размножения позвоночных (Stearns, 1976; Stearns, 1992). Обычно считается, что развитие животного - это его способность приспосабливаться к условиям окружающей среды (Case, 1978; Robbins, Robbins, 1979; Robbins, 1983). В частности, у впадающих в зимнюю спячку сусликов, которые вынуждены расти быстрее и запастись достаточное количество жира за ограниченный период времени, чтобы выжить во время спячки, ускоренный онтогенез был бы несомненным преимуществом (Clark, 1970).

Основа теоретической работы, посвященной росту и развитию грызунов семейства беличьих, уже существует (Hirshfeld, Bradley, 1977; Levenson, 1979; Koepl, Hoffman, 1981; Ferron, Ouellet, 1985; Vilijoen, Du Toit, 1985). Однако, если проблемы физического развития и прироста массы сурков хорошо изучены, то работы, посвященные развитию поведения, до сих пор редки (Ferron 1984) и, в большинстве своем, случайны и носят описательный характер (Shaw, 1925; Gander, 1930; Blair, 1942; Clark, Skryja, 1969).

Ниже обсуждаются рост и развитие поведения европейского сурка (*Marmota marmota*) за время вскармливания. Также мы рассматриваем влияние физического состояния детенышей на их развитие.

Методы и материалы

В начале мая 1998 года во Французских Альпах (45°29'с.ш., 6°59'в.д.) на высоте 2340 м. в долине *La haute Maurienne* было поймано 5 беременных самок. Их поместили в клетки, разделенные на две части. Одна часть, где располагалось гнездо, заполненное сеном, сохранялась в полной темноте. Во второй же половине, где находилась вода и еда *ad libitum* (вдоволь), освещение было таким же, как и в естественных условиях в это время. Для сбора данных по изучению поведения сурков мы использовали метод, предложенный Ферроном (Ferron) в 1981 году. Масса молодых сурков, рожденных в неволе, регистрировалась каждый день. Также отмечалось успешное проявление у детенышей 30 поведенческих реакций, разделенных нами на 6 типов, и были произведены 4 измерения скелета.

Для моделирования прироста массы от рождения и до выхода детеныша из норы мы воспользовались моделью Чапмана-Ричардса (Richards, 1959), измененной согласно Жилляру с соавторами (Gaillard, Pontier et al., 1979) относительно кривых роста по уравнению:

$$W_t = \frac{k}{(1+(m-1)^{ea(t_0-t)})^N} \quad \text{где} \quad N = \frac{1}{(m-1)}$$

где " W_t " - масса тела в возрасте t , " K " - асимптотическая масса тела (масса тела детеныша во время выхода из норы), " m " - параметр, который определяет положение точки относительно оси веса (вертикальной оси), " a " - относительный коэффициент роста, а " t_0 " - возраст, в котором происходит изменение положения точки.

Эта модель допускает гибкость структуры от монотонического подъема до монотонического спуска. В пределах этих значений может находиться любая сигмовидная кривая. Такая изменчивость

формы кривой роста определяется параметром "m". Так, $m = 0$, если график соответствует мономолекулярной модели (нет отклонений). Значение "m" приближается к 1, когда он соответствует модели Гомпертца (Gompertz) (точка отклоняется приблизительно на 36.8 %), и равняется двум, если график соответствует логистической модели (отклонение точки на 50 % от асимптотической массы тела).

Мы оценили физическое состояние молодых особей в значениях регрессии множества алгоритмов массы четырех скелетных признаков. Также мы использовали показатели регрессии как индекс состояния молодых животных.

Были учтены 6 типов поведения (физическое развитие, локомоция, комфортное поведение, настороженность и исследовательское поведение, кормление и социальность). Каждый тип поведения содержит, в свою очередь, 5 видов поведенческих реакций. Чтобы проанализировать изменение возраста, в котором появляется каждая форма поведения, мы использовали анализ главных компонент по каждому типу поведения.

Результаты

Из 24 рожденных детенышей 11 умерли вследствие каннибализма и низкого уровня родительской заботы. Тринадцать выживших животных были отнесены к трем выводкам (А, В и С). Мы определяли молодых сурков по букве, обозначающей выводок, и давали им номера. Детеныши европейского сурка обладали всеми характерными признаками новорожденного животного: они рождались практически голыми, с закрытыми ушами и неразделенными пальцами. В двухдневном возрасте они весили в среднем 33 грамма, а длина их составляла приблизительно 10 сантиметров. Нами были рассмотрены проявления полового диморфизма у новорожденных сурков и было выполнено четыре замера. Молодые самцы оказались тяжелее самок и имели более широкую голову (табл. 1).

Таблица 1.

Диморфизм при рождении

	Самцы	Самки	d.f.	F	P	
Масса	34.61±0.87	30.75±1.26	5;15	6.471	0.022	**
Длина передних конечностей	19.09±1.28	19.57±2.87	3;12	0.000	0.996	NS
Длина задних конечностей	18.38±0.82	18.47±2.62	3;12	0.043	0.841	NS
Ширина головы	22.21±0.51	21.08±1.15	3;12	3.548	0.092	(*)

Особенности роста

Мы смогли выделить три этапа в развитии детенышей европейского сурка в период их выхода на поверхность (рис. 1). До этого момента их вес стабильно увеличивается на 8 грамм в день, вплоть до дня выхода. После него рост животных приостанавливается на короткий период, во время которого происходит переход от молока к более грубой пище. Когда детеныши становятся менее зависимы от своей матери, скорость их роста существенно увеличивается (приблизительно 35 г. в день). Выяснилось, что особенности их развития имеют сигмовидную форму. Мы выделили четыре типа кривых (рис. 2), которые соответствуют трем группам молодых особей, за исключением выводка А, который был разбит еще на две группы (А1, А2 и А3, А4). Кроме того, была замечена отрицательная связь между весом животного в день выхода из норы и его возрастом.

Далее, мы уделили внимание изучению различий между особенностями роста самцов и самок. Нужно заметить, что существует значительная разница между их "m"-значениями (U-тест Манна-Уитни; $U = 3$; $p = 0.01$). Самцы имели "m"-значение сравнимое с логистическим ростом (средняя = 2.19), в то время как у самок "m"-значение сравнимо с кривой роста Гомпертца (Gompertz) (средняя = 0.93). Несмотря на это, особи обоего пола имели идентичное "t₀" значение ($U = 11$; $p = 0.14$). Этот факт указывает на то, что рост как самцов, так и самок начинает замедляться в одно время, но самцы к этому моменту набирают 50% веса, в то время как самки - всего 37%.

Чтобы объяснить существенную разницу между кривыми, мы посмотрели, не связаны ли эти различия с физическим состоянием животных. Рассматривались те же группы молодых особей, что и при анализе скорости роста (А3, А4; А1, А2; выводок В и выводок С). Каждая группа имеет различный уровень физического развития, от совершенно истощенных (А3, А4) с резко отрицательными показателями, до наиболее упитанных, имеющих резко положительные показатели (выводок С) (рис. 3).

Развитие поведения

Возраст появления каждого из 30 видов поведения представлен в таблице 2. Анализ по 6 главным компонентам показал, что все 5 переменных одинаково связаны относительно первой оси (рис. 4). Первая ось шести главных компонент обозначает развитие сурчат на ранних стадиях жизни. Основной график противопоставляет детенышей из группы "А" остальным, более развитым. Во всех шести анализах, кроме одного, выводок "А" был разбит на 2 группы: А3, А4, менее развитых и А1, А2, более развитых. Для всех шести категорий расположение молодых особей вдоль оси 1, от наименее к наиболее развитым, выглядело так: А4, А3; А2, А1; выводок В и выводок С. Мы уже указывали на эти группы в первой части нашей работы. На их примере показаны различия в физическом развитии особей. Оказывается, физическое развитие молодых сурков имеет большое влияние на дальнейшее развитие поведения этих животных и их онтогенез. Чем истощеннее детеныши, тем позже начинает формироваться их поведение.

Таблица 2.

Возраст появления 30 тестовых переменных,
связанных с физическим и поведенческим онтогенезом

<i>Поведение</i>	<i>Средний возраст (дни)</i>
Физическое развитие	
Время между разделением век и полным открытием глаз	3.846
Полное разделение пальцев передних конечностей	5.38
Прорезаются нижние резцы	23.15
Появляется слух	30.31
Прорезаются нижние резцы	36.23
Передвижение (локомоции)	
Ползание вперед по прямой	4.85
Сближение передних конечностей	7.46
Неуверенная ходьба	19.23
Переориентация на животе	21.92
Появление на поверхности	43.69
Комфортное поведение	
Зевота	11.08
Ритмичное движение ступней	13.73
Царапание с эффективным контактом	23.69
Дрожание тела	36.90
Посещение уборных	50.45
Настороженность и исследование	
Поддержка собственной головы в покое	20.23
Обонятельное исследование	23.77
Поддержка головы в движении	30.77
Предупреждающая поза на 4-х конечностях	37.44
Вертикальная предупреждающая стойка	52.22
Питание	
Прекращение "привязанности" к соску	11.69
Прекращение поиска соска	35.77
Облизывание	36.00
Прием пищи малыми порциями	38.00
Прием пищи сидя	47.18
Социальность	
*Игра	39.23
*Простой свист	40.13
*Резкий свист	41.31
*Поднос сена в гнездо	50.17
*Задирание хвоста	52.89

Заключение

Европейский сурок - животное моногамное. Ссылаясь на этот факт, мы предполагаем, что половой отбор у этого вида имеет достаточно низкий уровень, равно как и половой диморфизм, который если и наблюдается у взрослых особей, то только в незначительных размерах (Kleiman, 1977; Mock, Fujioka, 1990). С другой стороны, наши исследования показали, что половой диморфизм в небольшой, но заметной мере наблюдается у новорожденных животных и заключается в различии веса у представителей разных полов. Молодые самцы весят больше, чем самки. Нужно заметить, что такой диморфизм не встречается у *Marmota monax* (Ferton, Ouellet, 1991) несмотря на то, что взрослые самцы этого вида немного тяжелее самок (Snyder, Davis et al., 1961; Nuckle, 1982). У европейского сурка указанный выше диморфизм сохраняется до перехода детенышей от молока к грубой пище (Allaine et al., 1998). Различия у животных в этот период позволяют предположить, что молодые самцы лучше подходят для искусственного разведения, чем молодые самки (Clutton-Brock, 1991). Следует, однако, уточнить, что обсуждаемый половой диморфизм проявляется крайне слабо (1.15 на 1).

Состояние детеныша европейского сурка от рождения до выхода из норы в большой степени влияет на его поведение и онтогенез. Пищевые ограничения, равно как и изменения окружающей среды, наносят развитию новорожденного сурка глубокие и зачастую устойчивые повреждения (Sykes, Cheyne, 1976; Hall, Leahy, 1979). Недостаток пищи влияет на многие стороны поведения, такие как локомоция (Gramsbergen, Westerga, 1992), настороженность и исследовательское поведение (Hall, 1979), социальность (Frankova, 1973). Эти показатели, возможно, являются объяснением тому, что в полевых условиях нам встречались молодые, только что вышедшие из норы сурки, у которых наблюдались значительные различия в развитии.

Особенности роста европейского сурка в период между рождением животного и его выходом из норы имеют сигмовидную форму. У новорожденных животных наблюдается половой диморфизм. Самцы тяжелее самок, и мы предполагаем, что особенности их роста на ранних стадиях развития могут различаться. Самцы растут быстрее на первых этапах своей жизни. Чтобы подтвердить возможные различия в специфике роста самцов и самок и понять смысл этих различий, необходимо провести дальнейшие исследования.

Благодарности

Эта работа была выполнена при поддержке Французской Академией Наук и *the Region Rhone Alps* (XI план *Etat-Region*). Благодарим *Office National de la Chasse (O.N.C.)* за помощь в отлове беременных самок и национальный парк *Vanoise* за разрешение жить в помещениях, расположенных на его территории, а также лесничих за содействие в работе.