

STRUCTURAL ELEMENTS OF MARMOT POPULATIONS
СТРУКТУРНЫЕ ЭЛЕМЕНТЫ ПОПУЛЯЦИЙ СУРКОВ
ELEMENTS STRUCTURAUX DES POPULATIONS DE MARMOTTES

V.I. Mashkin

В.И. Машкин

VNIIOZ, Kirov, Russia

ВНИИОЗ, г. Киров, Россия

Abstract

A spatial population structure of marmots is a multilevel system of families, colonies, and settlements. The basis of every spatial marmot group is a family (a group of 2 to 18 individuals) which is a simple, independent, structural, and functional part of a population sharing the territory, resources, and burrows. Populations of families form larger territorial structures, colonies, which occupy comparatively isolated territories and are joined by visual and sound communication. The number of families in a colony is changeable and varies from three to five to 100 or more. A settlement is a population of functionally related families of colonies occupying a certain landscape type or a particular natural and territorial complex. Natural distribution of family groups in relation to certain landscapes and to each other reveals their type of settlement: steppe, gully, mosaic, and net. The forming of families, colonies and settlements occur during intrapopulation translocations and regrouping when number changes occur under the influence of human activities, such as removing pubescent individuals.

Key-words: marmots, structure, population, family, colony, settlement, settlement type, landscape, translocations, regrouping.

Резюме

Пространственная структура популяции сурков представляет собой многоуровневую систему семей, колоний и поселений. В основе любой пространственной группировки лежит семья из 2-18 особей - элементарная автономная структурно-функциональная часть популяции, совместно использующая территорию, кормовые ресурсы и убежища. Совокупности семей - колонии, занимающие сравнительно обособленные территории и объединенные зрительно-звуковой связью. Число семей в колонии изменчиво от 3-5 до 100 и более. Поселение - совокупность функционально связанных семей или колоний, занимающих определенный тип ландшафта или конкретный природно-территориальный комплекс. Закономерное размещение группировок семей по отношению к определенным ландшафтам и друг к другу отражает тип поселения: степной, балочный, очаговый и сетчатый. Формирование семей, колоний и поселений происходит в процессе внутривидовых перемещений и перегруппировок при изменении численности, под влиянием деятельности человека, при выселении достигших половой зрелости особей.

Ключевые слова: сурки, структура, популяция, семья, колония, поселение, тип поселения, ландшафт, перемещения, перегруппировки.

Résumé

La structure spatiale des populations de marmottes est un système hiérarchisé : familles, colonies et « installations ». La famille est l'élément de base de tout groupe de marmottes. La famille (groupe de 2 à 18 individus) est un élément, structurellement et fonctionnellement, indépendant d'une population, caractérisée par un territoire, des ressources et des terriers. Plusieurs familles forment des structures territoriales plus importantes, les colonies. Ces colonies présentent des territoires distincts mais sont en relation visuelle et sonore. Le nombre de familles dans une colonie varie de 3-5 à 100 et plus. Une « installation » est un ensemble de colonies ayant des relations fonctionnelles occupant un certain type de paysage ou un complexe naturel et territorial particulier. La répartition naturelle des groupes familiaux, entre eux et suivant les paysages, caractérise le type « d'installation » : de steppe, de ravin, en mosaïque ou en réseau. La constitution de familles, colonies et « installations » est le résultat des déplacements intrapopulationnels et des regroupements lorsque des changements numériques se produisent sous l'influence des activités humaines, comme le prélèvement des individus pubères.

Mots-clés : Marmottes, structure, population, famille, colonie, « installation », paysage, déplacements, regroupement.

In everyday practice the term «a settlement» is interpreted rather freely and as a synonym is used for the terms family and colony. It is known that a spatial population structure of marmots is formed by groups of various size and complexity and is a multilevel system of families, colonies, and settlements.

A family (a group of 2 to 18 individuals of different sex and age) is the basis of every spatial marmot group. It is a simple, independent, structural, and functional part of a population. It shares the territory, resources, and refuges, has endogenous reproduction, regulates its numbers, and has family information permitting the animals to distinguish the individuals of their family. In a family there may be animals that are not related to the other members: young, yearlings, and migrating individuals of older age groups coming from other families. So the term «a family» doesn't refer to the relatedness of all its members. It is possible to define quite precisely the linear borders of a family in the territory by means of visual observations on the behavior of marmots or on the effects of their activity. A family area among different marmot species ranges from 0.6 to 15 ha.

When analysing families, one should take into account their diversity in structure that reaches striking sizes: from young families consisting of a male and a female (adults) and young to large families with animals of five to six different ages; sex ratio may be 8:1. This diversity is a matter of principle as it is associated with differences in marmot relationships and «the casting of roles» among family members.

Of the great number of marmot activity forms, we may distinguish those that are necessary for the existence of the whole family rather than for the individual animal itself (food and comfort behavior). These forms include digging activity; e.g., the widening of old holes, the making of new ones, and the clearing of entrances after hibernation during the season of activity; the storing of litter material for nests; and the giving of signals of danger (those signals are important not only for a family, but also for a group of families). The guarding of a family site against strangers (migrants and marmots from neighboring families) including the border marking of a family site, aggression upon the majority of intruders, and amicable contacts taking place among individual members of different families are two sides of the question about the existence of a family and a colony. The marmots care for their offspring. In addition to suckling and carrying over their kits from one hole into another, they watch over young animals, guard them, and have interrelations with them that we interpret as training. The unity of a family is ensured by a system of interrelations among its members. Depending on participation in the activity forms mentioned and various kinds of social contacts we make judgments about the differences among the members of a family. As a whole the activities and relationships of an individual animal with the other members are directed to maintain the family. These activities characterize its behavioral role in a community.

A typical feature of relationships among marmots in a family is an amicable (or non-aggressive) character of the majority of contacts. As a rule there are no fights between the members of a family. In bobacs paying more attention to the visual protection of the borders of their family site than mountain marmots, intrafamily peaceful relations are broken by provoked aggression on semiadult members of a family that is especially active when relatives of the same family suddenly appear. The other feature of the activity of high-rank adult bobacs is their passivity in contacts with the members of their family (Shubin 1988). No strict hierarchical structure was found in the family of the species examined. However, there is a certain hierarchy in relationships and it influences the behavior of family members.

Every family has its site with pastures that satisfy food requirements of its members in different seasons of the year and with burrows for various biological purposes. That territory is «fixed» by typical intra- and inter-family interactions, in particular by scent and visual marking.

A classical notion of the structure of an area that remains significant at present is in recognizing optimum and minimum zones. The first zone is characterized by high and stable numbers, the second one, by low and unstable numbers (Geptner 1956, Mayr 1963). If applying those to some extent formal terms to territories with a fluctuating distribution of marmots, it is possible to assure that different quality, size, and configuration of family sites depend on an exposure and steepness of slopes, food abundance and unequal value of habitats estimating the mechanism of spatial distribution of marmots. A central zone of optimum with constantly favorable conditions of life and an outlying zone with changeable conditions of life can be distinguished.

Two types of families, steady and unsteady (Bibikov 1967, Suntsov 1981, Suntsov & Suntsova 1991), define the differences in living conditions of marmots. Steady families are characterized by a stable structure and long existence; they have a considerable number of individuals and occupy vast areas. The families of an unsteady type have opposite characteristics and to the author's mind they can't become the steady ones because

their living conditions are not optimal. Really, in all the species in an area the territory may be found with predominantly favorable and stable living conditions and also the territories with less favorable conditions.

In marmots living in the territory with a broken relief, semiadult individuals and older immature ones in many families spend a greater period of time in summer nesting burrows. From time to time they (as «lodgers» in their own family) go into a permanent family burrow, take part in guarding and marking the territory, contact other members of a family, which sometimes go to their burrow. In the second half of summer some yearlings sometimes move to semiadult animals' burrows to live with them. «The lodgers» hibernate in the main burrow together with all the members of a family. During summer some of «the lodgers» may leave the family and go outside the borders of their native territory to create their own family. Most frequently «the lodgers» live in a burrow at a distance of 30 to 70m from the main burrow used for hibernation. That burrow is usually an enlarged temporary (food) one where up to 1 kg of dry litter is brought.

It may seem that in large family sites of two to three ha and more in area several families live. Only regular seasonal observations make it possible to determine a real structure and numbers of a family and also the size and configuration of a site.

Temporary behavioral isolation of some animals within the borders of their native territory decreases intra-family contact that is very important for future breeding, permits use of food resources in a family site more fully, and allows guarding of its borders with greater efficiency as «the lodgers» usually live not far from the family borders. Don't those isolations explain the existence of small «unstable» families?

Populations of families form larger territorial structures, colonies that occupy comparatively isolated territories and are joined by the visual and sound communication of certain families (Naumov 1954, 1963, Bibikov 1967, Serednyeva 1991, Suntsov & Suntsova 1991, Armitage 1962, 1977, Bronson 1964).

The level of colony isolation depends on the landscape peculiarities of habitats. As a rule colonies are independent enough, but through dispersion of mature individuals they are functionally related with other existing or forming colonies. If biological characteristics of marmots are in agreement with biotopic parameters of the landscape where they live or which they newly settle, then those colonies are viable and can exist for an infinitely long time.

The number of families in a colony is changeable and varies from three to five to one hundred or more. The size of a colony is not a statistical concept, but a functional one, and is defined by landscape heterogeneity and by the character of ethological contacts. Different qualities of colonies may be shown in the age structure of the individuals living in them: the colonies that have formed and have been existing for a long time (the portion of old residents being high) and the colonies (that have been forming) with young, more active animals aged two to four. Young colonies are found among European bobac groups formed recently. In grey marmots after sanitary measures in the sites of distemper colonies, old animals remained after disease control (Pole 1970, Pole et al. 1971, Mikhailyuta 1983). The borders of a colony may coincide with the contours of the grounds, natural and territorial complexes corresponding to a certain form of a mesorelief. When marmot families are diffusely dispersed over vast territories and the character of inter-family relations is nowhere broken, then under those circumstances we deal with settlements, larger territorial structures, but not with colonies. A settlement is a population of functionally related families or colonies occupying a certain landscape type, a complex of interdependent and interactive grounds forming a diverse, specific, natural, and territorial complex with its own individual peculiarities (Tseselchuk 1963).

When estimating the borders of a settlement, it is necessary to take into account natural or artificial barriers: rivers, mountains (ranges), river watersheds, areas ploughed, etc. that lead to isolation of certain territorial groups. To reveal the groups of a higher rank it is necessary to estimate the level of their spatial and genetic isolation.

A spatial structure of a population is expressed in the natural distribution of family groups with respect to certain landscapes and to each other and reflects a certain type of their topographic location in space. The types of settlements are defined according to these features. The type of a settlement is a one moment characteristic of a spatial structure. Four types of marmot settlements are distinguished: steppe, gully, mosaic (Bibikov 1967) and net (Rumiantsev 1991).

Steppe settlements are located in relatively flat habitats of high-mountain zones, plateau-shaped hills, terraced river slopes, and vast steppe plains. The marmot family dispersion in those settlements is comparatively even and the settlements stretch for many kilometers. As a rule, they are the most «ancient», solid settlements with well pronounced large mounds of soil thrown out of burrows and with a system of temporary burrows. Those soil mounds are spread rather evenly. Practically there are no unsettled places. Population density of marmots in the sites that are good for their burrows is usually medium and high. As vegetation is monotonous, family sites are comparatively large. That type of settlement is most characteristic of Kazakhstan bobacs living

in the territories where there are large virgin areas. At the same time inside «the squares» of arable lands there remained small virgin sites, and marmots live there and on the edges of bordering fields (Fig. 1). The most favorable conditions are in the fields with the change of the crops cultivated (grasses, cereals, industrial crops). The settlements formed there differ from initial settlements of a steppe type. They are characteristic of all the main types of agricultural grounds and maintain their structure at different population levels. The most stable «nuclei» are on the edges of arable «squares» (Fig. 1). That type of settlements is called «net» (Rumiantsev 1991).

A gully type predominates in the mountain relief with breaks, along ravines, gullies, and river slopes in relatively flat territories. It is characteristic of the major part of the habitats of mountain marmot species and the European bobac, the burrows of which are along gully slopes, ravines, river- and brook-beds stretching for considerable distances. When the relief is flat at the upper reaches of brooks, the belts of various settlements may join. On the vast slopes the families settle by several stages and as a rule the size of a family site on lower stages is smaller than that on the upper ones.

In gully settlements there are many plant associations, soil conditions are diverse, so different parts of family sites are not equivalent. In dry years in steppe settlements marmots may find themselves in bad conditions and don't accumulate a sufficient amount of fat that is necessary for hibernation. In such cases an increased mortality of marmots, especially of the young ones, is observed (Strautman 1956, Shubin et al. 1978). In gully settlements marmots are in more favorable conditions and undergo climatic cataclysms more easily due to different exposures of slopes and the diversity of phenological phases of vegetation development. The character of family dispersion assumes better opportunities for settling migrants than in steppe settlements (Table 1) and determines the direction of migrations (Fig. 1). Population density in gully settlements is mainly medium, seldom high or low. That is caused by the relief diversity, stony screes, moraines, and different inconvenient sites unsuitable for marmot life.

Table 1.

The differences in dispersion and redistribution of marmots in the main types of bobac settlements

Diffusive type of settlements	Gully type of settlements
1. A very aggressive behavior by residents to migrants is often expressed in fights between them. Collective pursuits of migrants often end in the death of the latter.	1. Practically there are no fights between residents and migrants. Pursuits often end simply in chasing the migrants outside the colony borders.
2. Migrant movements are chaotic. That reduces their joint opportunities to settle new sites.	2. Migrant movements are mainly along water courses of a ravine-gully system. That joins their efforts when occupying new territories.
3. Within a settlement migrants practically have no opportunity to stay and make a burrow even in inconvenient sites as everywhere there are family sites that already have been occupied.	3. Almost always migrants have an opportunity to make a hole in inconvenient sites, in close proximity to a colony and try to penetrate it.
4. Redistribution of animals in a settlement is less active. On average 12.4% of animals in a family renew during a year.	4. Redistribution of animals in a settlement is more active. On average 26.6% of animals in a family renew during a year.

Favorable conditions of migration in gully settlements may partially explain a high rate of dispersal of the European beaver.

A mosaic type of settlements prevails in the outlying parts of an area, near an upper or lower border of dispersion in mountains and in the sites where part of the territory doesn't meet vital necessities of the animals. Families are dispersed singly or in separate groups. That type of settlement is characterized by the lowest population density of marmots as compared with steppe and gully settlements, but there may be colonies dispersed mosaically and separated by natural barriers that have a medium and even a high density of families.

The observations of many years on marked marmots reveal a strong attachment of animals to their burrows. At the same time various movements and regroupings are noted that characterize a structural and functional diversity of the spatial dispersion of marmot groups.

The following movement categories are differentiated: feed; when changing the burrows of different types; under the influence of human activities; marking; the removing of pubescent individuals; the moving of individuals of different age and sex to some other families (the regrouping of individuals in families); when number changes take place, and during acclimatization.

REFERENCES / ЛИТЕРАТУРА

- Armitage K.B. 1962. Social behaviour of a colony of the yellow-bellied marmot (*Marmota flaviventris*). *Anim. Behav.* 10: 319-331.
- Armitage K.B. 1977. Social variety in the yellow-bellied marmot: a population-behavioural system. *Anim. Behav.* 25: 585-593.
- Bibikov D.I. 1967. Mountain marmots of Middle Asia and Kazakstan. Nauka, Moscow, 199 p. (in Russian).
- Bronson F.H. 1964. Agonistic behavior in woodchucks. *Anim. Behav.* 12: 470-478.
- Geptner V.G. 1956. General zoogeography. Biopedgiz, Moscow, 548 p. (in Russian).
- Mayr E. 1963. Animal species and evolution. Harvard Univ. Press, 598 p. (in Russian).
- Mikhailyuta A.A. 1983. Population structure, breeding and growth rate of grey marmot in restoring populations. Pp. 71-73 in *Estimation, rational use and ecology of marmots. The All-Union Meeting Materials*. Moscow (in Russian).
- Naumov N.P. 1954. Settlement types of rodents and their ecological significance. *Zoological Journal* 33: 268-289 (in Russian).
- Naumov N.P. 1963. Animal ecology. Vysshaya Shkola, 618 p. (in Russian).
- Pole S.B. 1970. Grey marmot fertility in populations with different number level. Pp. 135-137 in *Species population structure in mammals. Materials of the Meeting*. Moscow (in Russian).
- Pole S.B., D.I. Bibikov & I.P. Kuzin. 1971. Territorial distribution and movement of marmots in populations with decreasing numbers. Pp. 329-332 in *Proc. VIIth Sci. Conf. of Anti plague Inst. of Middle Asia and Kazakstan*, Alma-Ata (in Russian).
- Rumiantsev V.Yu. 1991. Steppe marmot on arable lands of Kazakstan. *Bulletin of MOIP, Biol. Depart.* 96: 15-28 (in Russian).
- Serednyeva T.A. 1991. Spatial and temporal fluctuations of population density of Mongolian and steppe marmots. Pp. 125-131 in *Biology, ecology, preservation and rational use of marmots. Proceedings of the All-Union Meeting*. Moscow (in Russian).
- Shubin V.I. 1988. Peculiarities of relations in bobac family groups. *Mammal ecology and behavior in Kazakstan. Proceedings of the Institute of Zoology of the Academy of Sciences of Kazakh SSR*. 44: 112-132 (in Russian).
- Shubin I.G., V.I. Abelentsev & S.N. Semikhatova. 1978. The bobac. Pp. 10-38 in *Marmots, distribution and ecology*. Moscow: Nauka (in Russian).
- Strautman Ye.I. 1956. The influence of drought on distribution and biology of some rodent species in North Kazakstan. *Proceedings of the Institute of Zoology of the Academy of Sciences of Kazakh SSR*. 6: 54-72.
- Suntsov V.V. 1981. Territorial population structure and intraspecies relations of tarbagan (*Marmota sibirica*) in Tuva. *Zoological Journal* 60: 1394-1405 (in Russian).
- Suntsov V.V. & N.I. Suntsova. 1991. A spatial structure of the tarbagan in Tuva. *Structure of the marmot population*. Pp. 217-232 in D.I. Bibikov, A.A. Nikolski, V. Yu. Rumiantsev & T.A. Seredneva, eds. *Proc. USSR Theriol. Soc.*, Moscow (in Russian).
- Tseselchuk Yu.N. 1963. Standard of a landscape survey in the light of principal theoretical propositions of a landscape study. Pp. 29-39 in *The study of a landscape*. Moscow: Publishing House of the Academy of Sciences of the USSR (in Russian).

На русском языке / In Russian :

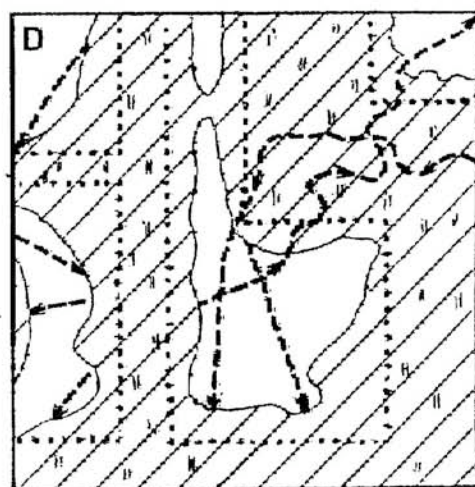
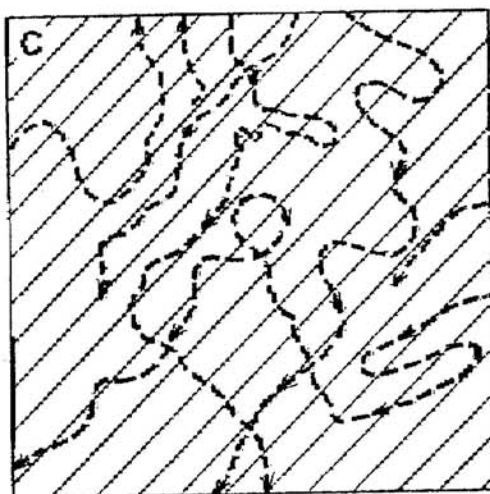
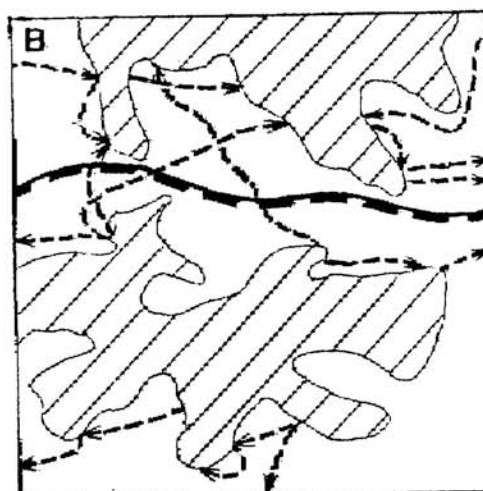
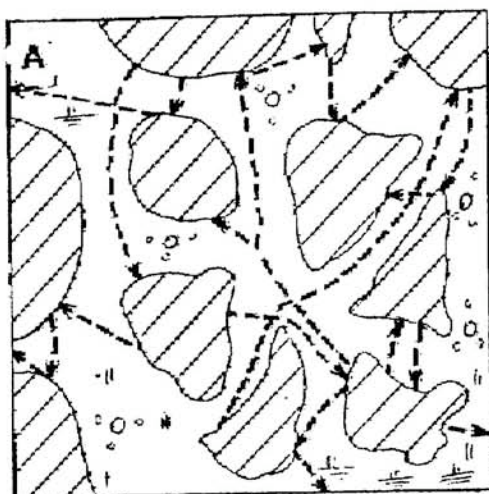
- Биби́ков Д.И. Горные сурки Средней Азии и Казахстана. М.: Наука, 1967. 199 с.
- Ге́птнер В.Г. Общая зоогеография. М.: Биопедгиз, 1936. 548 с.
- Ма́йр Э. Зоологический вид и эволюция. М., 1968. 598 с.
- Миха́йлута А.А. Состав популяции, размножение и темп роста серого сурка в восстанавливающихся популяциях // *Оценка, рациональное использование и экология сурков. Мат. Всесоюз. Совещ.* М., 1983. с. 71-73.
- Наумов Н.П. Типы поселений грызунов и их экологическое значение // *Зоол. журн.*, 1954. Т.33, № 2. с. 268-289.

- Наумов Н.П. Экология животных. М.: Высшая школа, 1963. 618 с.
- Поле С.Б. Плодовитость серых сурков в популяциях с разным уровнем численности // *Популяционная структура вида у млекопитающих. Мат. совещ. М., 1970. с. 135-137.*
- Поле С.Б., Бибиков Д.И., Кузин И.П. Территориальное размещение и плодовитость серых сурков при нарастании их численности // *Мат. 7 научн. конфер. противочумн. учреждений Ср. Азии и Казахстана. Алма-Ата, 1971. с. 329-331.*
- Румянцев В.Ю. Степной сурок на пахотных землях Казахстана // *Бюлл. МОИП. Отд. биол. 1991. Т. 96. вып. 4. с. 15-28.*
- Середнева Т.А. Пространственные и временные колебания плотности населения монгольского и степного сурков // *Биология, экология, охрана и рациональное использование сурков. Мат. Всесоюзн. совещ. М., 1991. с. 125-131.*
- Сунцов В.В. Территориальная структура популяции и внутривидовые отношения тарбаганов (*Marmota sibirica*) в Туве // *Зоол. журн. 1981. Т. 60, вып. 9. с. 1394-1405.*
- Сунцов В.В., Сунцова Н.И. Пространственная структура тарбагана в Туве // *Структура популяции сурков. М., 1991. с. 217-232.*
- Страутман Е.И. Влияние засухи на распределение и биологию некоторых видов грызунов в Северном Казахстане // *Тр. ин-та зоологии АН Каз.ССР. 1956, Т. 6. с. 54-72.*
- Цесельчук Ю.Н. Кондиционность ландшафтной съемки в свете основных теоретических положений ландшафтоведения // *Ландшафтоведение. М.:Изд-во АН СССР. 1963. с. 29-38.*
- Шубин В.И. Особенности взаимоотношений в семейных группах байбака // *Экология и поведение млекопитающих Казахстана. Тр. ин-та зоологии АН Каз.ССР. 1988, Т. 44. с. 112-132.*
- Шубин И.Г., Абеленцев В.И., Семихатова С.Н. Байбак // *Сурки, распространение и экология. М.: Наука, 1978. с. 10-38.*

FIGURES / РИСУНКИ

Fig. 1. The scheme of routes of marmot dispersion in various types of settlements: (A) in a mosaic type of settlements (characteristic of all marmot species); (B) in a gully type (characteristic of the grey marmot, Menzbier's marmot and European bobac); (C) in a steppe type (most characteristic of the Kazakhstan bobac, less characteristic of the grey marmot or Menzbier's marmot); (D) in a «net» type of settlements (observed in the Kazakstan bobac).

Рис. 1. Схема путей расселения сурков в различных типах поселений: А - в мозаичном (очаговом) типе поселений (свойственно всем видам сурков); В - в балочном (ленточном) - характерно для серого сурка, сурка Мензбира и байбака европейского; С - в степном (диффузном) - наиболее характерно для байбака казахстанского, реже отмечается у серого сурка и сурка Мензбира; D - в «сетчатом» типе поселений отмечено у казахстанского байбака.



Conventional signs / Условные знаки

	■ migrant route ■ territory settled by marmots ■ natural grass habitats		■ shrubs ■ meadows flooded ■ arable land borders ■ watershed
	- путь мигранта - заселенная сурками территория - естественные травянистые местообитания		- кустарники - заболоченный луг - границы пашни - водораздел

Authors' original text in Russian
Авторский оригинал на русском языке

В повседневной практике термин «поселение сурков» трактуется довольно широко и как синоним применяется к понятиям «семья» и «колония». Известно, что пространственная структура популяции сурков формируется из группировок различной величины и сложности и представляет собой многоуровневую систему семей, колоний и поселений.

В основе любой пространственной группировки сурков лежит **семья** (группа из 2-18 особей разного пола и возраста) - элементарная, автономная, структурно-функциональная часть популяции, совместно использующая территорию, ресурсы и убежища, эндогенно размножающаяся, регулирующая свою численность и обладающая семейной информацией, позволяющей отличить особей своей семьи. В семье могут быть звери, не состоящие в родстве с остальными ее членами, вселившиеся из других семей сеголетки, годовики и мигрирующие особи старших возрастных групп, поэтому под термином «семья» не следует подразумевать обязательное родство всех ее членов.

Линейные границы семьи на местности достаточно точно удается выделить при визуальном наблюдении за жизнедеятельностью сурков или по следам их деятельности. Площадь семейного участка у разных видов сурков колеблется от 0.6 до 15 га.

При анализе организации семей следует учитывать их разнообразие по составу, достигающее поразительных размеров: от молодых семей из самца и самки (взрослых) и сеголетков до крупных семей пяти-шести различных возрастов, при этом соотношение полов может быть 8:1. Это разнообразие имеет принципиальное значение, поскольку с ним связаны различия во взаимоотношениях сурков и распределении «ролей» между членами семьи.

Из множества видов деятельности сурка можно выделить такие, которые необходимы не столько самому зверьку (пищевое и комфортное поведение), сколько для существования всей семьи. Это роющая деятельность: рытье нор (расширение старых и изготовление новых) и расчистка входных лазов после выхода из спячки в течение сезона активности; заготавливание подстилки для гнездовых камер; сигнализация об опасности, которая важна не только для семьи, но и для группы семей. Охрана семейного участка от чужаков (мигрантов и членов соседних семей), включающая мечение границ семейного участка и агрессию по отношению к большинству вторгающихся зверьков, и имеющие место мирные контакты между отдельными членами разных семей - это две стороны вопроса о существовании семьи и колонии. Суркам свойственна также забота о потомстве, к которой, помимо выкармливания и перетаскивания детенышей из одной норы в другую, можно отнести наблюдение за молодняком, охрану его и взаимоотношения, интерпретируемые нами как обучение. Целостность семьи обеспечивается системой взаимоотношений между ее членами. По участию в перечисленных формах деятельности и различных видах социальных контактов можно судить о различиях между членами семьи. Весь комплекс поведения отдельного зверька: его деятельность и взаимоотношения с другими членами, направленные на сохранение семьи, характеризуют его поведенческую роль в сообществе.

К общим чертам взаимоотношений в семье сурков необходимо отнести миролюбивый (или неагрессивный) характер большинства контактов, в норме выражающийся в отсутствии драк между членами семьи. У байбаков, уделяющих большее внимание визуальной охране границ своего участка, чем горные сурки, весной внутрисемейные миролюбивые взаимоотношения нарушаются спровоцированной агрессией в отношении полувзрослых членов семьи, особенно активной при

внезапном появлении сородичей. Другая особенность действий «высокораковых» взрослых байбаков - их пассивность при контактах с членами своей семьи (Шубин, 1988). Жесткой иерархической структуры в семье рассматриваемых видов не выявлено, однако определенная иерархия во взаимоотношениях существует и накладывает отпечаток на поведение членов семьи.

Каждая семья имеет участок с необходимыми пастбищами, удовлетворяющими пищевые потребности ее членов в различные сезоны года, и норами различного биологического назначения. Эта территория «закрепляется» характерными внутри- и межсемейными взаимоотношениями зверей, в частности, маркировкой пахучими и визуальными метками.

Классическое представление о структуре ареала заключается в признании зон оптимума и пессимума. Первая характеризуется высокой и стабильной численностью, вторая - низкой и неустойчивой (Гептнер, 1936; Майр, 1968). Если применять эти, в некоторой степени формальные термины к территориям с неравномерным размещением сурков, можно убедиться, что разнокачественность, размеры и конфигурация семейных участков обусловлены экспозицией и крутизной склонов, кормностью угодий и неравноценностью местообитаний, определяющих закономерности пространственного размещения сурков. Выделяется центральная зона оптимума с устойчиво благоприятными условиями жизни и периферийная, характеризующаяся непостоянством условий существования, что определяет два типа семей сурков: устойчивые и неустойчивые (Бибилов, 1967; Сунцов, 1981; Сунцов, Сунцова, 1991). Устойчивые семьи отличаются стабильным составом, длительным существованием, включают значительное число особей и занимают обширные участки. Семьи неустойчивого типа имеют противоположные характеристики и, по мнению авторов, не могут трансформироваться в устойчивые, так как условия для их существования не являются оптимальными.

Действительно, в ареале у всех видов можно выделить территорию с преимущественно благоприятными и стабильными условиями существования, а также участки с менее благоприятными условиями. У сурков, обитающих в расчлененном рельефе, во многих семьях половозрелые особи и неполовозрелые старших возрастов большую часть времени живут в летних гнездовых норах. Они, как «квартиранты» в родной семье, периодически заходят в постоянную семейную нору, принимают участие в охране и мечении территории, контактируют с другими членами семьи, которые иногда заходят в их нору. Во второй половине лета к половозрелым иногда переходят жить отдельные годовички. Чаще всего «квартиранты» обитают в норе, удаленной на 30-70 м от постоянной (зимовочной). Обычно это расширенная временная (кормовая), в которую приносят до 1 кг сухой подстилки. В течение лета из числа «квартирантов» может отделиться и уйти за пределы родной территории часть зверьков для создания собственной семьи. Залегают в спячку «квартиранты» в основной норе вместе со всеми членами семьи.

Может создаться впечатление, что на больших семейных участках в 2-3 га обитает несколько семей. Только регулярные сезонные наблюдения позволяют установить истинный состав и численность, а также размеры и конфигурацию участка семьи.

Отделение части зверьков в пределах родной территории снижает внутрисемейную контактную активность, что важно для будущего размножения, позволяет полнее использовать кормовые ресурсы семейного участка и эффективнее охранять его границы, так как «квартиранты» обычно живут вблизи границы семьи. Не объясняют ли такие отселения якобы появление «неустойчивых» семей?

Совокупности семей образуют более крупные территориальные структуры - колонии, занимающие сравнительно обособленные территории и объединенные зрительно-звуковой связью отдельных семей (Наумов, 1954, 1963; Бибилов, 1967; Середнева, 1991; Сунцов, Сунцова, 1991; Armitage, 1962; Bronson, 1964).

Степень обособленности колоний зависит от ландшафтных особенностей местообитаний. Обычно колонии достаточно автономны, но через расселение достигших половой зрелости особей они функционально связаны с другими существующими или образующимися колониями. Если биологические характеристики сурков отвечают биотопическим параметрам ландшафта, в котором они обитают или который заселяют вновь, то такие колонии жизнеспособны и могут существовать бесконечно долго.

Число семей в колонии изменчиво и может колебаться от 3-5 до ста и более. Размер колонии - понятие не статистическое, а функциональное и определяется неоднородностью ландшафта и характером этологических контактов. Разнокачественность колоний может проявляться в возрастном составе обитающих в них особей: сформировавшиеся и давно существующие колонии с высокой долей старых оседлых особей или другие, только формирующиеся, с молодыми 2-4-летними и более подвижными зверьками. Молодые колонии отмечаются во вновь образующихся группировках европейского байбака.

У серого сурка после оздоровительных мероприятий в очагах чумы колонии создаются из старых зверьков, сохранившихся после затравки (Поле, 1970; Поле и др., 1971; Михайлюта, 1983). Границы колонии могут совпадать с контурами урочищ - природно-территориальных комплексов, совмещающихся с какой-либо формой мезорельефа.

Когда семьи сурков размещены по территории диффузно на обширных территориях, и нигде характер межсемейных связей не нарушается, в этих условиях мы имеем дело не с колониями, а с **поселениями** - более крупными территориальными структурами. Поселение - это совокупность функционально связанных семей или колоний, занимающих определенный тип ландшафта, совокупность взаимосвязанных и взаимодействующих урочищ, образующих многообразный и конкретный природно-территориальный комплекс с присущими ему индивидуальными особенностями (Цесельчук, 1963).

При определении границ поселения необходимо учитывать естественные или искусственные преграды в виде рек, гор (хребтов), водоразделов рек, распаханых территорий и пр., способствующих изоляции отдельных территориальных группировок. Для выявления группировок более высокого ранга необходима оценка степени их пространственной и генетической изоляции.

Пространственная структура популяции выражается в закономерном размещении группировок семей по отношению к определенным ландшафтам и друг к другу и отражает определенный тип топографического расположения их в пространстве. По этим признакам выделяют **типы поселений**. Тип поселения есть одномоментная характеристика пространственной структуры. Выделяют четыре типа поселений сурков: степной или диффузный, балочный или ленточный, очаговый или мозаичный (Бибиков, 1967) и сетчатый (Румянцев, 1991).

Степные поселения отмечаются в относительно выровненных местообитаниях высокогорных сыровых поясов, платообразных возвышенностей, террасированных склонов рек и обширных степных равнин. Семьи сурков в этих поселениях размещены относительно равномерно, и поселения тянутся на многие десятки километров. Это, как правило, наиболее «древние» монолитные поселения с хорошо выраженными крупными бутанами, с системой временных защитных нор. Сурчины распределены довольно равномерно, незаселенных мест почти нет. Плотность населения зверьков на гнездопригодных участках обычно средняя и высокая. Однообразие растительности определяет сравнительно крупные семейные участки. Этот тип поселений наиболее характерен для байбака казахстанского, обитающего в местах, где сохранились большие целинные массивы. Вместе с тем внутри «клеток» пахотных массивов остались небольшие участки целины, и сурки живут на них и на прилегающих краях полей (рис. 1.). Особенно благоприятные условия складываются на полях со сменой выращиваемых культур (сеяные травы, зерновые, технические культуры). На таких массивах формируются поселения, отличающиеся от исходных поселений степного типа. Они свойственны всем основным типам сельскохозяйственных угодий и сохраняют структуру при разных уровнях численности. Наиболее стабильные «ядра» приурочены к краям пахотных «клеток» (рис. 1.). Такой тип поселений назван «сетчатым» (Румянцев, 1991).

Балочный тип преобладает в расчлененном рельефе гор, по оврагам, балкам и склонам рек на плакорных территориях; характерен для большей части местообитаний горных видов сурков и европейского байбака, норы которого располагаются по склонам балок, вдоль рек, протягиваясь на значительные расстояния по водосборной сети. При сглаженном рельефе по вершинам рек ленты различных поселений могут соединяться. На обширных склонах семьи располагаются в несколько ярусов и, как правило, в нижележащих семьях размер семейного участка меньше, чем у крайних верхних.

В балочных поселениях очень велика мозаика растительных ассоциаций. Разнообразны грунтовые условия, поэтому разные части семейных участков неравнозначны. В засушливые годы в степных поселениях сурки могут оказаться в трудных кормовых условиях, не набирают к спячке необходимое количество жира, поэтому отмечается повышенный отход зверей, особенно молодых (Страутман, 1956; Шубин и др., 1978). В балочных поселениях из-за различной экспозиции склонов и разнообразия фенологических фаз развития растений, приуроченности нор к снежным надувам, ручьям сурки оказываются в более благоприятных условиях и легче переносят погодные катаклизмы. Характер расположения семей предполагает лучшие возможности расселения мигрантов, нежели в степных поселениях (табл. 1), и определяет направление миграций (рис. 1.). Плотность населения в балочных поселениях преимущественно средняя, редко - высокая и низкая, что обусловлено пестротой рельефа, наличием каменистых осыпей, морен и различных неудобий, непригодных для жизни сурков. Благоприятными условиями для миграций в балочных поселениях отчасти можно объяснить быстрые темпы расселения европейского байбака.

Таблица 1.

Отличия в расселении и перераспределении сурков в основных типах поселений байбаков

Степной	Балочный
1. Агрессивное отношение резидентов к мигрантам, нередко с драками между ними. Имеют место коллективные погони за мигрантами, нередко оканчивающиеся гибелью последних. На теле зверьков имеется много ран (закусов).	1. Драк между резидентами и мигрантами практически нет. Погони чаще кончаются простым вытеснением мигрантов на край балки (колонии). На теле зверьков нет ран (закусов).
2. Передвижения мигрантов хаотичные. Это распыляет их объединенные возможности заселения новых участков.	2. Перемещения мигрантов в основном направлены вдоль водотоков овражно-балочной системы. Это объединяет их усилия при освоении новых территорий.
3. Мигранты внутри поселения практически не имеют возможности закрепиться даже на неудобьях, поскольку со всех сторон располагаются уже занятые семейные участки.	3. Мигранты имеют возможность выкопать нору на неудобьях, в непосредственной близости от колонии и периодически пытаться внедриться в нее.
4. Перераспределение зверей в поселении идет не очень активно. За год в среднем обновляется 12.4% состава семей.	4. Перераспределение зверей идет активно. За год в среднем обновляется 26.6% состава семей.

Очаговый тип поселений преобладает на периферии ареала, у верхнего или нижнего предела распространения в горах и на участках, где часть территории не обеспечивает жизненные потребности зверьков. Семьи распределены в угодьях одиночно или разрозненными группами. Этот тип поселения характеризуется наименьшей плотностью сурков в сравнении со степным и балочным, но и здесь могут быть мозаично расположенные и разобщенные естественными преградами колонии со средней и даже высокой плотностью семей.

Формирование семей, колоний и поселений происходит в процессе внутрипопуляционных перемещений и перегруппировок, характеризующих структурно-функциональную сложность формирования пространственного распределения группировок сурков. Различают следующие перемещения: кормовые, при смене нор разного типа, под влиянием деятельности человека, маркировочные, выселение достигших половой зрелости особей, переход в другие семьи особей разного пола и возраста (связаны с перегруппировкой особей в семьях), при изменении численности и при акклиматизации.