УДК 599.322.2(470.44)

СТРУКТУРА АРЕАЛА И ДИНАМИКА ЧИСЛЕННОСТИ СУРКА (*MARMOTA BOBAK* MÜLLER, 1776) (SCIURIDAE, MAMMALIA) В САРАТОВСКОЙ ОБЛАСТИ В КОНЦЕ XX – НАЧАЛЕ XXI СТОЛЕТИЙ

И. А. Кондратенков [1], М. Л. Опарин [1], С. В. Сухов [2], О. С. Опарина [1]

[1] Саратовский филиал Института проблем экологии и эволюции им. А. Н. Северцова РАН
Россия, 410028, Саратов, Рабочая, 24
[2] Комитет охотничьего хозяйства и рыболовства Саратовской области
Россия, 410012, Саратов, Университетская, 45/51
E-mail: oparinml@mail.ru

Поступила в редакцию 06.03.2020 г., после доработки 22.04.2020 г., принята 14.05.2020 г.

Кондратенков И. А., Опарин М. Л., Сухов С. В., Опарина О. С. Структура ареала и динамика численности сурка (*Marmota bobak* Müller, 1776) (Sciuridae, Mammalia) в Саратовской области в конце XX – начале XXI столетий // Поволжский экологический журнал. 2020. № 3. С. 318 – 335. DOI: https://doi.org/10.35885/1684-7318-2020-3-318-335

Представлены данные учетов численности степного сурка (*Marmota bobak* Müller, 1776), полученные в период с 1987 по 2019 гг. Все учеты были выполнены по одной методике, разработанной авторами в конце 1980-х гг. В ходе этих многолетних исследований была изучена структура ареала степного сурка в Саратовской области. Описана динамика его численности и выявлены ее тренды для отдельных групп районов, отличающихся тенденциями, временем появления новых поселений в результате реинтродукции после продолжительной депрессии численности, вызванной как распашкой степей, так и известными событиями 20-х, 30-х и 40-х гг. прошлого столетия, когда степной сурок обеспечивал выживание части населения. Установлено, что в коренных поселениях, которые существуют с конца плейстоцена – начала голоцена, пик численности пришелся на 1980 – 1990 гг. На территориях, где была проведена реинтродукция сурка, возникают новые поселения и продолжается рост численности вида. Это, в первую очередь, относится к западным склонам Приволжской возвышенности и Окско-Донской равнине, прежде заселенным сурком. Рост численности казахстанского подвида байбака наблюдается на восточной оконечности Сыртовой равнины и на отрогах Общего Сырта в саратовском Заволжье. Генетические исследования степных сурков, выполненные в правобережье Ульяновской области Р. В. Наумовым (2019), показали, что на обширной территории Поволжья обитает генетически однородное население. Это ставит под сомнение предположение о существовании подвида *Marmota bobak Kozlovi* на локальных территориях Воскресенского, Вольского и Хвалынского районов Саратовской области, послужившее основанием для его включения в новое издание Красной книги области, которое авторы статьи считают необоснованным (Постановление…, 2019).

Ключевые слова: степной сурок, динамика численности, структура ареала, Саратовская область.

DOI: https://doi.org/10.35885/1684-7318-2020-3-318-335

© Кондратенков И. А., Опарин М. Л., Сухов С. В., Опарина О. С., 2020

ВВЕДЕНИЕ

Степной сурок, или байбак, является самым крупным представителем рода сурков мировой фауны и типичным представителем фауны степи и лесостепи России. Байбак, как и все другие виды сурков, является зимоспящим колониальным норником, а по пищевым предпочтениям – типичным зеленоядом (Громов и др., 1963; Громов, Ербаева, 1995). В составе вида *Marmota bobak* принято выделять три географических подвида: европейский байбак (*M. b. bobak* Müller, 1776), распространенный в европейской части бывшего СССР от Харьковской до Оренбургской области; казахстанский байбак (*M. b. schaganensis* Bashanov, 1930), распространенный от Саратовской и Оренбургской областей на восток до Павлодарской и Карагандинской областей Казахстана, и приволжский байбак (*M. b. Kozlovi* Fokanov, 1966), распространенный в правобережных районах Саратовской и Ульяновской областей (Громов и др., 1965; Семихатова, 1965; Фоканов, 1966; Бибиков, Зимина, 1983; Зарубин и др., 1996; Павлинов, 2003). Приволжский байбак, считающийся самым крупным среди сурков этого вида, максимально приспособлен к рытью нор в тяжелых эдафических условиях (выход меловых осадочных пород), которыми характеризуется район его распространения. По некоторым данным, выделение этого подвида спорно (Колесников и др., 1996; Румянцев, 1997), требуются дополнительные исследования в Поволжье, на территории Оренбургской области и Башкортостана для уточнения границ распространения европейского и казахстанского подвидов и статуса сурка Поволжья (Машкин, 1997). Генетические исследования сурков из Ульяновской области свидетельствуют о том, что восстановление ареала степного сурка в результате масштабного искусственного расселения зверьков привело к формированию на обширной территории Поволжья генетически однородного населения, возникшего как в результате действия «эффекта первооснователя», так и вследствие перемешивания особей из различных реликтовых локалитетов (Наумов, 2019; Naumov et al., 2016). Имеется мнение, что для степного сурка важнейшими механическими преградами (что и является границами подвидов по определению) могут быть долины крупных рек (Румянцев, 1997).

Степной сурок играет значимую ландшафтно-образующую роль для степи и лесостепи Нижнего Поволжья. Степные сурки имеют широкий круг биоценотических связей с другими представителями фауны степей, способствуют повышению ее видового разнообразия (Бибиков, 1989; Токарский, 1997; Горшков, 2002; Колесников, Машкин, 2015). Одним из актуальных направлений современных экологических исследований является изучение экологии популяций животных, прежде всего, динамики численности и структуры их ареала (Абрамсон, 2007; Титов и др., 2015; Craig, 1994; Dmitriev et al., 1994; Thomas, Hanski, 1997; Hanski, 1998, 1999; Armitage, 2000; Frankham, 2005). Развитие этого научного направления поддерживается внедрением в практику экологических исследований метапопуляционного подхода к анализу популяционной структуры (Levins, 1969, 1976; Hanski, Simberloff, 1997; Rousset, 2004; Ricanova et al., 2011; Ferrandiz-Rovira et al., 2020).

Учеты сурка на территории Саратовской области до начала 1990-х гг. проводились в соответствии с «Методическими указаниями по проведению Всероссийских учетов сурков и слежению за состоянием их численности» (1983). К сожале-

нию, результаты этих учетов нам не известны, за исключением данных по Вольскому району Саратовской области. Учет был основан на выявлении площади всех заселенных степным сурком массивов и их изолированных поселений (колоний), картировании поселений, последующем подсчете числа особей в них и расчете численности на больших территориях. Он включал в себя два этапа: вначале проводилось обследование и картографирование всей площади, заселенной сурками в административном районе с выделением участков с высокой и низкой плотностью зверей, закладкой учетных площадок и картированием на них числа семей. Затем проводился визуальный подсчет в бинокль числа особей в семьях на постоянных учетных площадках с последующей экстраполяцией среднего числа особей в семье на все семьи и на всю заселенную степным сурком территорию. Определение площади всех заселенных сурком массивов и их изолированных поселений вызвало наибольшие трудности при практической реализации учета, так как для выделения изолированных поселений требовались крупномасштабные карты масштаба 1:50000 или 1:25000. Централизованно учетчики такими картами не снабжались, чаще всего использовались землеустроительные карты районов масштаба 1:150000, на которых выполнить указанные требования было невозможно. В связи с этим возникла необходимость в упрощении методики. Из учета нами был исключен этап определения площади всех сурочьих поселений, и мы ограничились определением числа семей в отдельных поселениях. По результатам наблюдений на учетных площадках определялся средний размер семьи. На основе этих показателей оценивалась общая численность сурков. Предложенная методика отрабатывалась нами на территории Вольского района в период с 1987 по 1991 г. Предварительно выявлялись и наносились на карту все отдельные поселения степных сурков. Опыт показал, что в случаях, когда имеет место практически полное заселение сурками всех потенциально пригодных для него местообитаний, что отмечалось в то время в Вольском районе, выявить все поселения зверей в ходе одного обследования не представляется возможным, для этого потребовалось три года. В дальнейшем данная особенность проявилась при проведении учетов сурка в масштабе всей Саратовской области.

Цель настоящей статьи – определение реальной численности сурка на территории Саратовской области и её динамики.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Учет включал в себя два этапа, на первом этапе проводилось обследование всех или части ранее выявленных поселений сурка с определением числа семей в каждом из них. В ходе проведения массового учета, осуществляющегося в ограниченные сроки, от учетчика требовалась лишь визуальная оценка по заранее установленной интервальной шкале количества семей сурков, обитающих на обследованной территории. Оценочная шкала определения количества сурочьих семей в поселении с учетом особенности восприятия окружающей среды органами зрения человека была выбрана в логарифмическом масштабе. Так как не требовалось больше определять площади всех сурочьих поселений, то учет на площадках был модифицирован. Учетная площадка представляла собой несколько рядом распо-

ложенных семейных участков сурков без определения их площади. Число последних определялось удобством наблюдения, обычно составляло от 3 до 7 участков. Целью наблюдения на площадках было определение среднего размера семьи и возрастного состава животных. В 2000 г. по инициативе Государственного комитета по охране окружающей среды Саратовской области указанная методика была принята в качестве основной при проведении учета сурка в правобережных районах. Более подробно этот метод был описан нами ранее (Кондратенков и др., 2007). Эта же методика, только несколько усовершенствованная, применялась при учетах сурка в 2011, 2015 и в 2018 гг. уже на территории всей области. Усовершенствование заключалось в добавлении дополнительной шкалы оценок количества семейных групп, сдвинутой на полшага относительно основной. Это было сделано для того, чтобы уменьшить неопределенность в тех случаях, когда у учетчиков возникали сомнения по поводу того, к какому из двух соседних классов численности отнести результат обследования. Результаты учетов приведены в табл. 1.

Таблица 1. Результаты учета численности сурка на территории Саратовской области в период с 2000 по 2018 г.
Table 1. Results of counting the numbers of bobak marmot in the Saratov region from 2000 till 2018

Год	Число отдельных мест поселений		Число семейных групп	Численность, особей
	выявленных	обследованных		
2000	309	208	8220	33127
2006	–	–	–	26887
2011	732	662	8460	40695
2015	730	675	12766	81065
2018	892	699	9502	49317

Примечание. Прочерк – нет данных. В 2000 г. учет проводился только в правобережных районах области. Данные по 2011, 2015 и 2018 гг. приведены с учетом результатов дополнительных исследований, проведенных в 2012, 2016 и 2019 гг. соответственно.

Note. A dash means no data. In 2000, the counting was carried out in the right-bank districts of the region only. The data for 2011, 2015 and 2018 are given considering the results of additional studies carried out in 2012, 2016 and 2019, respectively.

Сначала определялись все поселения, которые были обследованы в ходе проведения обоих сравниваемых учетов. Если наряду с основным проводился контрольный учет, то для сравнения брались данные контрольного учета. Подсчитывалось общее число семейных групп, учтенных на выбранных местах поселений, определялось число поселений, где оценка количества семей сурков не изменилась, увеличилась или уменьшилась. Затем проводилось сравнение данных двух учетов посредством применения парного критерия Вилкоксона при уровне значимости $p \leq 0.05$ (Гублер, Генкин, 1973; Гублер, 1978). Для анализа выбирались только те поселения сурков, где оценка числа семейных групп в последующем учете изменилась по сравнению с предыдущим. Мы исходили из того, что при указанном методе поселения для сравнения результатов учета сурка в разные годы отбирались

достаточно случайно и различия в количестве учтенных семей на них достаточно объективно отражают общее соотношение численности животных в сравниваемые годы.

Здесь следует отметить, что данные по численности степного сурка в 2015 и 2018 гг. являются предварительными, так как до сих пор первичные данные этих учетов по различным причинам критически не анализировались и соответствующие официальные отчеты по результатам учетов не оформлялись.

Дополнительно в табл. 1 приведены данные учета, проводившегося управлением государственного ветеринарного и фитосанитарного надзора по Саратовской области в 2006 г. Нам неизвестно, по какой методике проводился учет в то время, имеются только итоговые результаты учета, которые мы и приводим. Что касается учетов 2000, 2011, 2015 и 2018 гг., то они проводились комитетом охотничьего хозяйства и рыболовства Саратовской области. Предварительно можно сделать вывод о том, что численность сурка в Саратовской области растет, однако это противоречит другим наблюдениям за популяцией этого грызуна в природе, специалисты многих охотхозяйств, наоборот, отмечают снижение, численности этого вида. Для того чтобы разобраться в этой проблеме, необходимо более детально проанализировать результаты проведенных учетов.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

В ходе учета в 2000 г. в правобережных районах было выявлено 309 мест отдельных поселений сурков, а в 2011 г. – уже 732, но увеличение было обусловлено не ростом популяции вида, а более тщательным обследованием территорий. Таким образом, оценка численности сурка в 2000 г. была существенно заниженной. Наиболее надежным можно признать только результат, полученный в трех районах: Вольском, Воскресенском и Хвалынском. Здесь оценка численности зверей была получена путем экстраполяции данных обследования случайной выборки местообитаний, потенциально пригодных для сурка, на предварительно выявленное общее количество таких мест. Территории указанных трех районов, а также прилегающие к ним части Балтайского и Базарно-Карабулакского районов являются резерватами в отношении сурка, где этот вид переживал депрессии предыдущих лет. Надо отметить, что вид с этих территорий не исчезал со времен последнего оледенения (Динесман, 1968, 1977). В недалеком прошлом именно в этих районах осуществлялся основной объем отлова зверьков для их дальнейшего расселения как внутри Саратовской области, так и за ее пределами. К 2019 г. на территории Саратовской области были выявлены и закартированы практически все поселения степного сурка (рис. 1). Результаты наблюдений на учетных площадках приведены в табл. 2. Из представленных в ней данных следует, что средняя величина семейной группы, определявшаяся по учетам 80 – 90-х гг. XX в., составляет около 2.79 особей, что заметно меньше аналогичной оценки более поздних учетов, начиная с 2011 г., – около 5.55 особей. Также можно отметить существенные различия в максимальных размерах семьи сурков – по данным этих учетов в среднем 7 и 16 особей соответственно, а также доли семей с выводками – 38 и 78% соответственно. В то же время доля сеголетков от общего числа зверей, учтенных на площад-

ках, различается незначительно, в среднем 39 и 45% соответственно. Это наиболее надежно определяемый показатель, он оставался стабильным во все годы учетов. Следовательно, близкими должны быть и другие показатели.

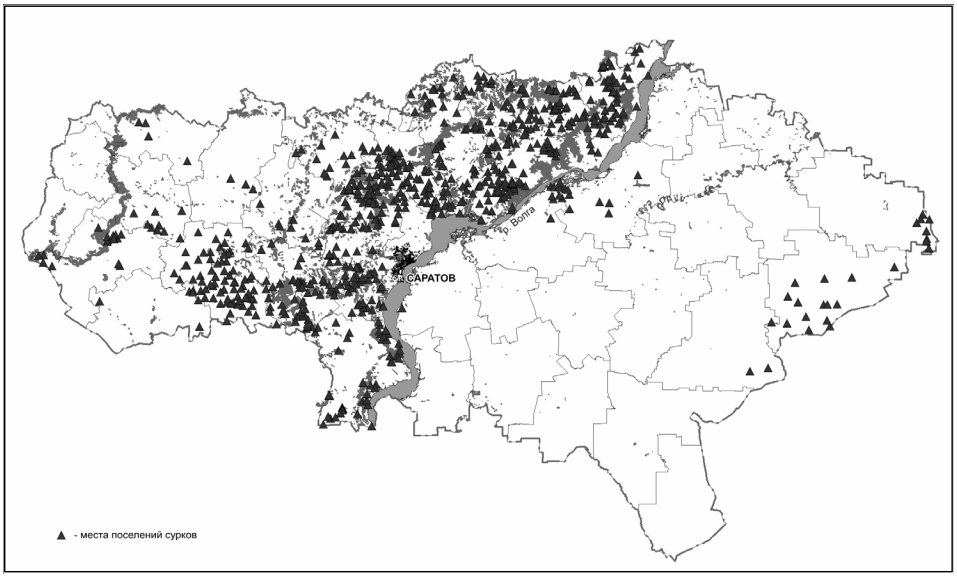

Рис. 1. Схема расположения отдельных поселений сурка на территории Саратовской области, выявленных в ходе проведения учетов 2019 г.
Fig. 1. Scheme of the location of individual marmot settlements in the Saratov region, identified during our 2019 counts

Таблица 2. Результаты наблюдений за сурками на учетных площадках
Table 2. Results of observations of bobak marmot at registration sites

Год	Всего учетных площадок	Учтено семейных групп			Учтено сурков, особей			Число особей в одной семье
		всего	с выводками	доля семей с выводкам, %	всего	сеголетков	доля сеголетков, %	
1988*	6	72	24	33.3	172	60	34.9	2.39 /1–6
1989*	8	101	39	38.6	273	107	39.2	2.70 / 1–7
1990*	6	70	29	41.4	230	96	41.7	3.29 / 1–7
2000	10	58	38	65.5	234	116	49.6	4.03 / 1–8
2011	64	284	217	76.4	1457	674	46.3	5.13 / 1–15
2012	24	121	92	76.0	582	273	46.9	4.81 / 1–11
2014	51	286	201	70.3	1691	696	41.2	5.91 / 1–19
2015	74	319	264	82.8	2018	940	46.6	6.33 / 1–16
2016	100	406	330	81.3	2585	1180	45.6	6.37 / 1–19
2017	69	276	224	81.2	1924	867	45.1	6.97 / 1–19
2018	227	1020	759	74.4	5248	2355	44.9	5.15 / 1–16
2019	71	333	282	84.7	1741	830	47.7	5.23 / 1–16

Примечание. * – данные по Вольскому району; в числителе – среднее, в знаменателе – min – mαx.

Note. * – the data for the Volsk district; the average being in the numerator, and min–mαx being in the denominator.

Таким образом, данные учетов не отражают реальную динамику численности сурка на территории Саратовской области, во всяком случае, до 2011 г. Для восстановления реальной картины динамики численности этого вида мы применили метод парного сравнения числа семейных групп животных, учтенных в разные годы в одних и тех же поселениях. Для этого была проведена определенная работа с первичными данными учетов, так как с течением времени менялось закрепление охотничьих хозяйств, менялись их границы. Поэтому в разные годы одни и те же поселения сурков в некоторых случаях имели в отчетах различные наименования и нумерацию.

Для более детального анализа все районы Правобережья были разделены на четыре группы. В первую группу были выделены Вольский, Воскресенский и Хвалынский районы. Во-первых, как уже отмечалось ранее, это районы-резерваты, во-вторых, это районы-доноры, именно на их территории проводились все мероприятия по отлову сурков с целью дальнейшего их расселения как внутри области, так и за ее пределами.

Среди районов реципиентов, где популяции сурков были восстановлены за счет их переселения, особо выделяются четыре района: Калининский, Красноармейский, Лысогорский и Татищевский. Эти районы мы объединили во вторую группу. Они характеризуются тем, что на их территории вскоре после завершения мероприятий по расселению наблюдался довольно значительный рост численности сурка.

В третью группу были выделены районы, территориально занимающие промежуточное положение между двумя ранее выделенными: Базарно-Карабулакский, Балтайский, Новобурасский и Саратовский. Особенность этих районов состоит в том, что на части их территорий, непосредственно примыкающим к первой группе, сурок обитал постоянно, однако основная часть восстановленной популяции была создана за счет расселения. Частично за счет расселения была восстановлена и часть популяции сурка в Воскресенском районе.

Остальные районы Правобережья были объединены в четвертую группу. В них в результате расселения были созданы устойчивые поселения сурков, однако подъема численности не наблюдалось. Более того, в Турковском и Романовском районах к настоящему времени предположительно вид исчез, однако это требует подтверждения дополнительными исследованиями.

В Левобережье хорошо выделяются две группы районов, соответствующие двум обособленным кластерам компактно расположенных поселений сурка (см. рис. 1). В западную группу входят Балаковский, Марксовский и Энгельский районы. Во всех указанных районах поселения животных были созданы путем их переселения из правобережных районов, и здесь, таким образом, обитает европейский подвид степного сурка. В восточную группу входят Дергачевский, Озинский и Перелюбский, а также прилегающие к ним части Пугачевского и Краснопартизанского районов. Они являются резерватами, но уже для казахстанского подвида степного сурка, который обитал здесь постоянно длительный период времени (Динесман, 1968, 1977).

Результаты сравнения численности сурка представлены в табл. 3, где дополнительно сопоставлены данные учетов в Вольском районе в 1990 и 2000 гг. Дина-

мика численности сурка в этом районе характеризует ее изменения во всех трех районах коренных поселений сурка в саратовском Правобережье. При этом площадь Вольского района несколько больше, чем площадь двух других районов (Воскресенского и Хвалынского) вместе взятых, – 382 и 332 тыс. га соответственно. Чем раньше по времени был проведен учет, тем сложнее было идентифицировать поселения, указанные в тех учетах, и сопоставить с ними поселения, указанные в последующих учетах. Этим и объясняется небольшое их число при сравнении данных учетов 1990 – 2000 и 2000 – 2011 гг.

Таблица 3. Результаты попарного сравнения данных учетов сурка различных лет на территории Саратовской области
Table 3. Results of pairwise comparison of the data from our bobak marmot counts of different years in the Saratov region

Группы районов	Годы проведения сравниваемых учетов							
	2000/1990 гг.*		2011 / 2000 гг.		2015 / 2011 гг.		2018 / 2015 гг.	
	Всего выбрано поселений	Семейных групп в выбранных для сравнения поселениях	Всего выбрано поселений	Всего учтено семейных групп в выбранных для сравнения поселениях	Всего выбрано поселений	Семейных групп в выбранных для сравнения поселениях	Всего выбрано поселений	Всего учтено семейных групп в выбранных для сравнения поселениях
Первая правобережная	42	602/670	69	**1473/2711**	102	**1588/2043**	119	**1596/2730**
Вторая правобережная	–	–	7	222/203	131	2690/2160	167	3403/3848
Третья правобережная	–	–	16	177/315	62	**696/478**	96	**947/1218**
Четвертая правобережная	–	–	14	147/112	16	366/261	33	627/628
Западная левобережная	–	–	–	–	11	100/83	6	136/67
Восточная левобережная	–	–	–	–	30	206/165	25	230/201

Примечание. * – только по Вольскому району; прочерк – нет данных; в числителе указано число семей сурков, учтенных в последующем, а в знаменателе – в предыдущем годах сравниваемых учетов; полужирным шрифтом выделены статистически значимо различающиеся значения количества семейных групп ($p \leq 0.5$).

Note. * – for the Volsk district only; a dash means no data; the numerator indicates the number of bobak marmot families counted in the subsequent year, and the denominator means that in the previous year of the counts compared; statistically significantly different values of the number of family groups ($p \leq 0.5$) are marked in bold.

Небольшое число сравниваемых пар, в свою очередь, не позволило во всех случаях установить изменение численности животных с достаточной степенью

достоверности, однако, если объединить все левобережные районы вместе, то увеличение числа семейных групп становится статистически значимым.

Имея попарные сравнения данных учетов различных лет, можно реконструировать изменения численности относительно какого-нибудь года, численность в котором была принята за единицу. На рис. 2 представлены диаграммы динамики численности сурка относительно 2000 г. для правобережных и относительно 2011 г. для левобережных районов. Для наглядности к диаграммам добавлены соответствующие им линии трендов. Обращает на себя внимание схожесть диаграмм динамики численности сурка в третьей и четвертой группах с таковой во второй группе правобережных районов, а вот тренды численности у них разнонаправлены. Это объясняется расположением этих районов. Третья группа районов расположена между первой и второй группами и поэтому испытывает на себе влияние и тех и других. В недавнем прошлом первая группа районов занимала доминирующее положение по численности сурка во всем Правобережье, поэтому значительное сокращение здесь поголовья этих животных не могло не сказаться соответствующим образом на прилегающих территориях, чем и объясняется отрицательный тренд динамики численности сурка в третьей группе районов. В то же время сейчас доминирующее положение по численности сурка в Правобережье заняла вторая группа районов, и это тоже оказывает влияние на сопредельные территории, чем и объясняется похожесть диаграмм динамики численности сурка в третьей и четвертой группах районов с таковой во второй группе районов.

Итак, мы видим, что динамика сурка в правобережной части Саратовской области достаточно сложна. В трех коренных районах Правобережья, где сурок обитал постоянно, наблюдается достаточно резкое и значительное снижение его численности, в остальных районах Правобережья популяцию вида можно считать условно стабильной, а до недавнего времени численность здесь росла.

В выделенных двух группах левобережных районов, несмотря на значительное расстояние между ними, динамика численности сурка в общем схожа, популяция увеличивается, причем экспоненциально. Относительные данные о численности сурка на указанных территориях Саратовской области можно преобразовать в абсолютные, для чего нужно выбрать в качестве основы данные одного из проведенных учетов. В разные годы для разных выделенных групп районов полнота обследования всех выявленных поселений сурков была различной, поэтому в одних случаях за основу брались данные учета 2011, в других – 2018 г. В качестве показателя числа зверьков в одной семье для всех лет была выбрана величина в 4 особи, итоги реконструкции представлены в табл. 4.

Как уже отмечалось ранее, обследовать абсолютно все выявленные места поселений сурка не удавалось ни при одном учете, поэтому результаты реконструкции дают скорее несколько заниженную, чем завышенную численность животных. Однако общую тенденцию изменения численности сурка они, по нашему мнению, отражают достаточно объективно.

Сравнение реконструированных данных о численности сурка на указанных территориях Саратовской области с официальными данными (см. табл. 1) показывает, что до 2011 г. численность сурка занижалась, а после 2011 г. – завышалась, осо-

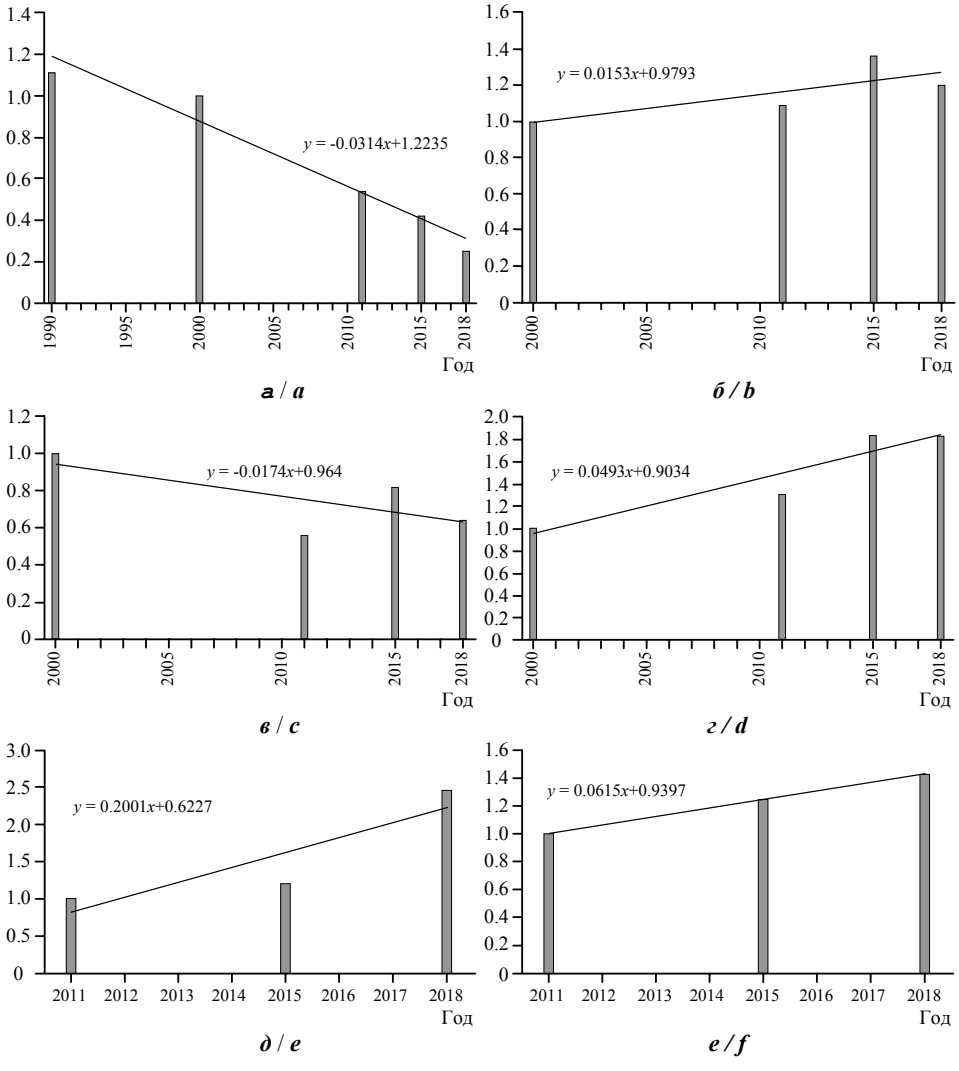

Рис. 2. Динамика относительной численности сурка в Саратовской области: *а* – первая группа правобережных районов, *б* – вторая группа правобережных районов, *в* – третья группа правобережных районов, *г* – четвертая группа правобережных районов, *д* – западная группа левобережных районов, *е* – восточная группа левобережных районов

Fig. 2. Dynamics of the relative numbers of bobak marmots in the Saratov region: *a* – the first group of right-bank districts, *b* – the second group of right-bank districts, *c* – the third group of right-bank districts, *d* – the fourth group of right-bank districts, *e* – the western group of left-bank districts, and *f* – the eastern group of left-bank districts

Табл. 4. Результаты ретроспективной реконструкции численности сурка в Саратовской области
Table 4. Results of our retrospective reconstruction of the bobak marmot population in the Saratov region

Группы районов	Ретроспективная реконструкция численности сурка, особей				
	1990 г.	2000 г.	2011 г.	2015 г.	2018 г.
Первая правобережная	32458	29242	15791	12282	7018
Вторая правобережная	–	15374	16758	20909	18449
Третья правобережная	–	8748	4889	7174	5599
Четвертая правобережная	–	3308	4334	6087	6054
Итого по Правобережью	–	56672	41772	46452	37120
Северо-западная левобережная	–	–	474	574	1166
Юго-восточная левобережная	–	–	1461	1826	2089
Итого по Левобережью	–	1712*	1935	2400	3255
Всего по области	–	58384	43707	48852	40375

Примечание. Прочерк – нет данных; * – реконструкция численности проведена из предположения об экспоненциальном характере роста численности сурка в целом на территории Левобережья в течение указанного периода времени ($y = 9.222e^{0.27x}+1700$, $R^2 = 1.00$).

Note. A dash means no data; * – the abundance was reconstructed on the assumption of an exponential growth of the bobak marmot numbers as a whole on the territory of the Left-Bank region during the specified period of time ($y = 9.222e^{0.27x}+1700$, $R^2 = 1.00$).

бенно завышена численность в 2015 г., в первую очередь за счет неверного определения среднего размера семьи животных. Поэтому мы рекомендуем использовать для расчета численности животных показатель величины семьи сурков в 4 особи.

Еще более заниженными представляются данные предыдущих исследований, направленных на оценку численности сурка в Саратовской области (Семихатова, Хрустов, 1996). Эти авторы оценили размер популяции вида в Саратовской области в 1993 г. в 12819 особи. Из них в Левобережье – 2069, а в Правобережье – 10750 особей. По нашим данным, численность сурка в 1990 г. в Вольском районе была больше 10 тысяч особей. Причина занижения численности сурка этими авторами связана с неполнотой обследования территории, в результате чего не все поселения были выявлены. Мы видим, что в 1990-е гг. представления о состоянии популяции степного сурка на территории Саратовской области не вполне соответствовали действительности. Однако именно они, а не данные официальных учетов, явились основанием внесения степного сурка в перечень видов, включенных в Красную книгу Саратовской области в 1996 г. Результаты официальных учетов 2011 г. послужили основанием для исключения сурка из Красной книги Саратовской области (2006) в 2012 г.

Мы считаем, что в исследованном регионе обитают два подвида степного сурка: европейский байбак и казахстанский байбак. Численность первого подвида составляет около 37000, второго – 3000 особей. В конце плейстоцена – начале голоцена Сыртовая равнина саратовского Заволжья и западные отроги Общего Сырта были заселены степным сурком, об этом говорят светлые пятна на пашне и встречающиеся на них костные останки сурков. Следы сурочьих бутанов распространены здесь до отметки +50 м над уровнем моря, по которой проходит берего-

вой уступ Хвалынского морского бассейна. В Правобережье Саратовской области следы бутанов на пашне встречаются повсюду на Окско-Донской равнине и на западных склонах Приволжской возвышенности (Опарин и др., 2010).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В настоящее время численность степного сурка европейского и казахстанского подвидов в Саратовской области составляет около 40 тыс. особей. Максимум численности сурков в Саратовской области пришелся на первое десятилетие нового тысячелетия, когда она достигала примерно 60 тыс. особей. Официальная добыча вряд ли могла бы быть причиной наблюдаемого снижения численности сурка в Саратовской области из-за незначительности ее объема. Всего, по данным охотхозяйственного реестра, начиная с 2012 по 2018 г., официально было добыто 11634 сурка, в том числе на территории Вольского, Воскресенского и Хвалынского районов – 1220 сурков. Причинами сокращения численности могли бы быть: браконьерство, влияние хищников, несанкционированное истребление сурков, обитающих в поселениях, прилежащих к полям севооборота, при помощи химических средств сельхозпроизводителями, эпизоотии и т. п. Не исключено также, что это проявление естественных периодических колебаний численности, вызванное совокупным действием всех вышеперечисленных факторов.

Генетические исследования сурков из Ульяновской области свидетельствуют о том, что восстановление ареала степного сурка, которое произошло в результате масштабного искусственного расселения зверьков из поселений, дислоцированных в трех названных районах Саратовской области, привело к формированию на обширной территории Поволжья генетически однородного населения. Оно возникло как в результате действия «эффекта первооснователя», так и вследствие перемешивания особей из различных реликтовых локалитетов (Наумов, 2019). На основании этого мы считаем необоснованным включение в список видов животных, занесенных в Красную книгу Саратовской области, приволжского подвида степного сурка, якобы обитающего на части территорий Вольского, Воскресенского и Хвалынского районов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Абрамсон Н. И. Филогеография : итоги, проблемы, перспективы // Информационный вестн. ВОГиС. 2007. Т. 11, № 2. С. 307 – 331.

Бибиков Д. И. Сурки. М. : Агропромиздат, 1989. 255 с.

Бибиков Д. И., *Зимина Р. П.* Состояние популяций и перспективы сохранения разнообразия географических форм сурков в СССР // Охрана, рациональное использование и экология сурков : материалы Всесоюз. совещ. / Ин-т эволюционной морфологии и экологии животных им. А. Н. Северцова АН СССР. М., 1983. С. 19 – 22.

Горшков П. К. Обитание сурков в степных ландшафтах – источник биоразнообразия степей // Сурки в степных биоценозах Евразии : докл. VIII совещ. по суркам стран СНГ. Чебоксары ; М. : КЛИО, 2002. С. 16 – 17.

Громов И. М., *Бибиков Д. И.*, *Калабухов Н. И.*, *Мейер М. Н.* Наземные беличьи (Marmotinae). Фауна СССР. Млекопитающие. М. : Наука, 1965. Т. 3, вып. 2. 467 с.

Громов И. М., *Ербаева М. А.* Млекопитающие фауны России и сопредельных территорий (зайцеобразные, грызуны). СПб. : Наука, 1995. 641 с.

Громов И. М., *Гуриев А. А.*, *Новиков Г. А.*, *Соколов И. И.*, *Стрелков П. П.*, *Чапский К. К.* Млекопитающие фауны СССР. М. ; Л. : Изд-во АН СССР, 1963. Ч. 1. 639 с.

Гублер Е. В. Вычислительные методы анализа и распознавания патологических процессов. Л. : Медицина, 1978. 294 с.

Гублер Е. В., *Генкин А. А.* Применение непараметрических критериев статистики в медико-биологических исследованиях. Л. : Медицина,1973. 144 с.

Динесман Л. Г. Изучение истории биогеоценозов по норам животных. М. : Наука, 1968. 100 с.

Динесман Л. Г. Биогеоценозы степей в голоцене. М. : Наука, 1977. 160 с.

Зарубин Б. Е., *Колесников В. В.*, *Машкин В. И.* К вопросу о распространении байбака // Сурки северной Евразии : сохранение биологического разнообразия : тез. докл. II междунар. совещ. по суркам стран СНГ. М. : ABF, 1996. С. 36 – 38.

Колесников В. В., *Машкин В. И.* Взаимосвязь сурки – хищники // Сурки Евразии : экология и практическое значение : материалы XI междунар. совещ. по суркам специалистов стран бывшего Советского Союза / Науч.-исслед. ин-т пушного звероводства и кролиководства имени В. А. Афанасьева. М., 2015. С. 79 – 85.

Колесников В. В., *Машкин В. И.*, *Зарубин Б. Е.* Различия промеров тела байбаков из восточных и западных частей ареала // Сурки Северной Евразии : сохранение биологи-ческого разнообразия : тез. докл. II междунар. совещ. по суркам стран СНГ. М. : ABF, 1996. С. 54 – 56.

Кондратенков И. А., *Опарин М. Л.*, *Опарина О. С.* Оценка численности степного сурка в правобережных районах Саратовской области // Поволж. экол. журн. 2007. № 3. С. 256 – 264.

Машкин В. И. Европейский байбак : экология, сохранение ииспользование. Киров : ВНИОЗ, 1997. 160 с.

Методические указания по проведению Всероссийских учетов сурков и слежению за состоянием их численности / Главохота РСФСР. М., 1983. 16 с.

Наумов Р. В. Современное состояние степного сурка (*Marmota bobak* Mull.) в среднем Поволжье : метапопуляционная структура ареала, экологические, популяционные и генетические особенности поселений : автореф. дис. … канд. биол. наук. Пенза, 2019. 22 с.

Опарин М. Л., *Абатуров Б. Д.*, *Опарина О. С.* Использование дистанционных методов для изучения исторической структуры ареала *Marmota bobak* // Видовые популяции и сообщества в антропогенно трансформированных ландшафтах : состояние и методы его диагностики : материалы XI междунар. науч.-практ. конф. Белгород : ИПЦ Политерра, 2010. С. 216.

Павлинов И. Я. Систематика современных млекопитающих. М. : Изд-во МГУ, 2003. 297 с.

Об утверждении перечней видов грибов, лишайников, растений, животных, занесенных в Красную Книгу Саратовской области. Постановление Правительства Саратовской области № 755-П от 28 октября 2019 г. Саратов, 2019. 11 с.

Румянцев В. Ю. Реакклиматизация байбака : итоги и проблемы (сообщение 2 – некоторые теоретические аспекты) // Возрождение степного сурка : тез. докл. междунар. семинара по суркам стран СНГ. М. : ABF, 1997. С. 32 – 35.

Семихатова С. Н. Особенности распространения, современное состояние и некоторые вопросы экологии степного сурка (*M. bobac*) в северной части Нижнего Поволжья : автореф. дис. … канд. биол. наук. Саратов, 1965. 18 с.

Семихатова С. Н., *Хрустов А. В.* Распространение и численность степного сурка // Фауна Саратовской области. Проблемы сохранения редких и исчезающих видов. Саратов : Изд-во ГУНЦ «Колледж», 1996. Т. 1, вып. 1. С. 77 – 85.

Титов С. В., *Кузьмин А. А.*, *Наумов Р. В.*, *Ермаков О. А.*, *Закс С. С.*, *Чернышова О. В.* Динамика ареалов и современное состояние поселений наземных беличьих в правобережных районах Поволжья. Пенза : Изд-во Пенз. гос. ун-та, 2015. 124 с.

Токарский В. А. Байбак и другие виды рода Сурки / Харьк. териол. о-во. Харьков, 1997. 304 с.

Фоканов В. А. Новый подвид сурка-байбака и замечания о географической изменчивости *Marmota bobac* Müll. // Зоол. журн. 1966. Т. 45, вып. 12. С. 1862 – 1866.

Armitage K. B. The Evolution, Ecology, and Systematics of Marmots // Oecologia Montana. 2000. Vol. 9. P. 1 – 18.

Craig J. L. Metapopulations : Is Management as Flexible as Nature // Creative Conservation : Interactive Management of Wild and Captive Animals / eds. P. J. S. Olney, G. M. Mace, A. T. C. Feistner. London : Chapman and Hall, 1994. P. 50 – 66.

Dmitriev A. V., *Leontieva M. N*., *Abrakhina I. B*., *Barmin M. A*., *Isaev A. Yu*., *Kuvshinov V. A*., *Marphin V. G*., *Plechova Z. N*., *Shiyan R. I.* Modern State and Prospects of Reacclimatization of the Bobac (*Marmota bobac* Müll.) in the Volga Region // Actual Problems of Marmots Investigation. Moscow : ABF, 1994. P. 45 – 62.

Ferrandiz-Rovira M., *Zidat T*., *Dupont P*., *Cohas A*., *Berger V*., *Rézouki C*. Neighborhood Bully : No Difference in Territorial Response Towards Neighbors or Strangers in Marmots // Behavioral Ecology. 2020. Vol. 20. P. 1 – 13.

Frankham R. Genetics and Extinction // Biological Conservation. 2005. Vol. 126, iss. 2. P. 131 – 140.

Hanski I. Metapopulation Dynamics // Nature. 1998. Vol. 396, № 5. P. 41 – 49.

Hanski I. Habitat Connectivity, Habitat Continuity, and Metapopulations in Dynamic Landscapes // Oikos. 1999. Vol. 87, № 2. P. 209 – 219.

Hanski I., *Simberloff D.* The Metapopulation Approach, its History, Conceptual Domain and Application to Conservation // Metapopulation Biology : Ecology, Genetics and Evolution / eds I. Hanski, M. E. Gilpin. San Diego : Academic Press, 1997. P. 5 – 26.

Levin S. A. Population Dynamic Models in Heterogeneous Environments // Annual Review of Ecology and Systematics. 1976. Vol. 7. P. 287 – 310.

Levins R. Some Demographic and Genetic Consequences of Environmental Heterogeneity for Biological Control // Bulletin of the Entomological Society of America. 1969. Vol. 15, iss. 3. P. 237 – 240.

Naumov R. V., *Kuzmin A. A*., *Titov S. V.* Features of Genetic Structure of Steppe Marmot's Area in Right Bank Regions of Middle Volga Region // Principles of the Ecology. 2016. Vol. 5, № 3. P. 109.

Rousset F. Genetic Structure and Selection in Subdivided Population. Princeton : Princeton University Press, 2004. 288 p.

Ricanova S., *Bryja J*., *Cosson J.-Fr*., *Gedeon Cs*., *Choleva L*., *Ambros M*., *Sedlacek Fr*. Depleted Genetic Variation of the European Ground Squirrel in Central Europe in Both Microsatellites and the Major Histocompatibility Complex Gene : Implications for Conservation // Conservation Genetics. 2011. Vol. 12, iss. 4. P. 1115 – 1129.

Thomas C. D., *Hanski I.* Butterfly Metapopulations // Metapopulation Biology : Ecology, Genetics, and Evolution / eds I. Hanski, M. E. Gilpin. San Diego : Academic, 1997. P. 359 – 386.

Habitat Structure and Abundance Dynamics of *Marmota bobak* Müller, 1776 (Sciuridae, Mammalia) in the Saratov Region at the End of the 20th – Start of the 21st Centuries

Igor A. Kondratenkov [1], *kondri60@mail.ru*
Mikhail L. Oparin [1], *https://orcid.org/0000-0001-8575-5418*; *oparinml@mail.ru*
Sergey V. Sukhov [2], *oparinml@mail.ru*
Olga S. Oparina [1], *https://orcid.org/0000-0001-5581-4122*; *otis07@mail.ru*

[1] *Saratov Branch of A. N. Severtsov Institute of Ecology and Evolution, Russian Academy of Sciences*
24 Rabochaya St., Saratov 410028, Russia
[2] *Committee of Hunting and Fishing of the Saratov Region*
45/51 Universitetskaya St., Saratov 410012, Russia

Received 6 March 2020, revised 22 April 2020, accepted 14 May 2020

Kondratenkov I. A., Oparin M. L., Sukhov S. V., Oparina O. S. Habitat Structure and Abundance Dynamics of *Marmota bobak* Müller, 1776 (Sciuridae, Mammalia) in the Saratov Region at the End of the 20th – Start of the 21st Centuries. *Povolzhskiy Journal of Ecology*, 2020, no. 3, pp. 318–335 (in Russian). DOI: https://doi.org/10.35885/1684-7318-2020-3-318-335

The paper presents data on the abundance of bobak marmot (*Marmota bobak* Müller, 1776), obtained from 1987 till 2019. All censuses were performed according to one technique developed by us in the late 1980s. During these long-term investigations, the structure of the bobak marmot areal in the Saratov region was studied. The dynamics of its numbers is described, and its trends for individual groups of districts were revealed, distinguished by trends, the time of the appearance of new settlements as a result of reintroduction after a prolonged depression in the numbers caused by both plowing of the steppes and the well-known events of the 1920s, 1930s and 1040s, when the bobak marmot provided the survival of some part of the population. It has been established that the population peak in the indigenous settlements that have been existing from the end of the Pleistocene – the beginning of the Holocene, was in 1980–1990. New settlements arise in the territories where the marmot was reintroduced, and the species abundance continues to grow. This, first of all, refers to the western slopes of the Volga Upland and the Oka-Don plain, formerly inhabited by marmots. An increase in the numbers of the Kazakhstan subspecies of the bobak is observed at the eastern end of the Syrt plain and on the spurs of the Common Syrt in the Saratov Trans-Volga region. The genetic studies of steppe marmots by R. V. Naumov (2019) on the right Volga bank of the Ulyanovsk region showed that a genetically homogeneous population lives on the vast territory of the Volga region. This casts doubt on the assumption of the existence of the *Kozlovi* subspecies of the bobak marmot in the local territories of the Voskresensk, Volsk and Khvalynsk districts of the Saratov region, which served as the ground for its inclusion into the new edition of the Red Data Book of the region, which we consider unreasonable (Resolution..., 2019).

Keywords: bobak marmot, population dynamics, habitat structure, Saratov region.

DOI: https://doi.org/10.35885/1684-7318-2020-3-318-335

REFERENCES

Abramson N. I. Phylogeography: Results, Issues and Perspectives. *Herald of Vavilov Society for Geneticists and Breeding Scientists*, 2007, vol. 11, no. 2, pp. 307–331 (in Russian).

Bibikov D.I. *Surki* [Marmots]. Moscow, Agropromizdat Publ., 1989. 255 p. (in Russian).

Bibikov D. I., Zimina R. P. The State of Populations and the Prospect of Preserving the Diversity of Geographic Forms of Marmots in the USSR. In: *Okhrana*, *ratsional'noe ispol'zovanie i ekologiia surkov*: *materialy Vsesoiuznogo soveshchaniia* [Protection, Rational Use and Ecology of Marmots: Proceedings of the All-Union Conference]. Moscow, Institut evoliutsionnoi morfologii i ekologii zhivotnykh im. A. N. Severtsova AN SSSR Publ., 1983, pp. 19–23 (in Russian).

Gorshkov P. K. A Habitation of Marmots in Steppe Landscapes is a Source of Steppe Biodiversity. *Marmots in Eurasian Steppe Biocenoses: Abstracts of the 8th Meetings on Marmots*. Cheboksary, Moscow, KLIO Publ., 2002, pp. 16–17 (in Russian).

Gromov I. M., Guriev A. A., Novikov G. A., Sokolov I. I., Strelkov P. P., Chapsky K. K. 1963. *Mammals of the USSR Fauna*. Moscow, Leningrad, Izdatel'stvo AN SSSR, 1963, pt. 1. 639 p. (in Russian).

Gromov I. M., Yerbaeva M. A. *Mammals Fauna of Russia and Adjacent Territories. Hares and Rodents*. Saint Petersburg, Nauka Publ., 1995. 641 p. (in Russian).

Gromov I. M., Bibikov D. I., Kalabukhov N. I., Meyer M. N. *Ground squirrel* (*Marmotinae*). (Marmotinae). *The Fauna of the USSR*. *Mammals*. Moscow, Nauka Publ., 1965, vol. 3, iss. 2. 467 p. (in Russian).

Gubler E. V. *Vychislitel'nye metody analiza i raspoznavaniia patologicheskikh protsessov* [Computational Methods of Analysis and Recognition of Pathological Processes]. Leningrad, Meditsina Publ., 1978. 294 p. (in Russian).

Gubler E. V., Genkin A. A. *Primenenie neparametricheskikh kriteriev statistiki v mediko-biologicheskikh issledovaniiakh* [Application of Nonparametric Statistical Criteria in Biomedical Research]. Leningrad, Meditsina Publ., 1973. 144 p. (in Russian).

Dinesman L. G. *Izuchenie istorii biogeotsenozov po noram zhivotnykh* [The Study of the History of Biogeocenoses by Animal Burrows]. Moscow, Nauka Publ., 1968. 100 p. (in Russian).

Dinesman L. G. *Biogeotsenozy stepei v golotsene* [Steppe Biogeocenoses in Holocene]. Moscow, Nauka Publ., 1977. 160 p. (in Russian).

Zarubin B. E., Kolesnikov V. V., Mashkin V. I. To the Question of the Distribution of the Bobak Marmot. *Surki Severnoi Evrazii: sokhranenie biologicheskogo raznoobraziia: tezisy dokladov II mezhdunarodnogo soveshchaniia po surkam stran SNG* [Marmots of Northern Eurasia: Conservation of Biological Diversity: Abstracts of Report of II International Conference on Marmots of CIS Countries]. Moscow, ABF Publ., 1996, pp. 36–38 (in Russian).

Kolesnikov V. V., Mashkin V. I. The Relationship Marmots – Predators. *Marmots of Eurasia*: *Ecology and Practical Importance*: *Proceedings of the XI International Meeting on Marmots for Former Soviet Union Countries*. Moscow, Nauchno-issledovatel'skii institut pushnogo zverovodstva i krolikovodstva imeni V. A. Afanas'eva Publ., 2015, pp. 79–85 (in Russian).

Kolesnikov V. V., Mashkin V. I., Zarubin B. E Differences in Body Measurements of Bobak Marmot from the Eastern and Western Parts of the Area. *Surki Severnoi Evrazii: sokhranenie biologicheskogo raznoobraziia: tezisy dokladov II mezhdunarodnogo soveshchaniia po surkam stran SNG* [Marmots of Northern Eurasia: Conservation of Biological Diversity: Abstracts of Report of II International Conference on Marmots of CIS Countries]. Moscow, ABF Publ., 1996, pp. 54–56 (in Russian).

Kondratenkov I. A., Oparin M. L., Oparina O. S. Quantity Estimation of Steppe Marmot by the Interval Technique in the Cis-Volga Districts of the Saratov Region. *Povolzhskiy J. of Ecology*, 2007, no. 3, pp. 256–264 (in Russian).

Mashkin V. I. *Evropeiskii baibak*: *ekologiia*, *sokhranenie i ispol'zovanie* [The European *Marmota bobac*: Ecology, Conservation and Use]. Kirov, VNIOZ Publ., 1997. 160 p. (in Russian).

Metodicheskie ukazaniia po provedeniiu Vserossiiskikh uchetov surkov i slezheniiu za sostoianiem ikh chislennosti [Methodological Instructions for Conducting All-Russian Surveys of Marmots and Tracking the State of Their Numbers]. Moscow, Glavokhota RSFSR Publ., 1983. 16 p. (in Russian).

Naumov P. V. *Sovremennoe sostoianie stepnogo surka* (*Marmota bobak Mull.*) *v srednem Povolzh'e: metapopuliatsionnaia struktura areala*, *ekologicheskie*, *populiatsionnye i geneticheskie osobennosti poselenii* [Current state of the Steppe Marmot (*Marmota bobak* Müll.) in the Middle Volga Region: Metapopulation Structure of the Area, Ecological, Population and Genetic Features of Settlements]: Thesis Diss. Cand. Sci. (Biol.). Penza, 2019. 22 p. (in Russian).

Oparin M. L., Abaturov B. D., Oparina O. S. Using Remote Sensing Methods for Studying the Historical Structure of the Area *Marmota bobak*. *Vidovye populjacii i soobshhestva v antropogenno transformirovannyh landshaftah: sostojanie i metody ego diagnostiki: materialy XI mezhdunarodnoj nauchno-prakticheskoj konferencii* [Species Populations and Communities in Anthropogenically Transformed Landscapes: The State and Methods of its Diagnostics. Materials of the XI International Scientific and Practical Ecological Conference]. Belgorod, IPC Politerra Publ., 2010, pp. 216–216 (in Russian).

Pavlinov I. Ya. *Systematics of Recent Mammals*. Moscow, Moscow Univ. Publ., 2003. 297 p. (in Russian).

Ob utverzhdenii perechnei vidov gribov, *lishainikov*, *rastenii*, *zhivotnykh*, *zanesen-nykh v Krasnuiu Knigu Saratovskoi oblasti. Postanovlenie Pravitel'stva Saratovskoi oblasti № 755-P ot 28 oktiabria 2019 g.* [On Approval of Lists of Species of Fungi, Lichens, Plants, Animals, Entered in the Red Book of the Saratov Region. Resolution Government of the Saratov region of October 28, 2019 No. 755-P]. Saratov, 2019. 11 p. (in Russian).

Rumyantsev V. Yu. Reacclimatization of the Steppe Marmot: The Results and Problems (Message 2 – Some Theoretical Aspects). In: *Vozrozhdenie stepnogo surka: tezisy dokladov mezhdunarodnogo seminara po surkam stran SNG* [Revival of the Steppe Marmot: Abstract of the International Seminar on the Marmots in CIS Countries]. Moscow, ABF Publ., 1997, pp. 32–35 (in Russian).

Semikhatova S. N. *Osobennosti rasprostraneniia, sovremennoe sostoianie i nekotorye voprosy ekologii stepnogo surka* (*M. bobac*) *v severnoi chasti Nizhnego Povolzh'ia* [Features of Distribution, the Current State of Settlements and Some Environmental Issues Steppe Marmot (*Marmota bobak*) in the Northern Part of the Lower Volga Region (Saratov Region)]: Thesis Diss. Cand. Sci. (Biol.). Saratov, 1965. 18 p. (in Russian).

Semikhatova S. N., Khrustov A. V. Bobak Marmot Dissemination and Number. *Fauna of the Saratov Region. Problems of Preserving Rare and Dangerous Species*. Saratov, Publishing House of the State Scientific-Educational Centre “Colledge”, 1996, vol. 1, iss. 1, pp. 77–85 (in Russian).

Titov S. V., Kuz'min A. A., Naumov R. V., Ermakov O. A., Zaks S. S., Chernyshova O. V. *Dinamika arealov i sovremennoe sostoianie poselenii nazemnykh belich'ikh v pravoberezhnykh raionakh Povolzh'ia* [Habitat Dynamics and the Modern Condition of Settlements of Ground Squirrels in the Right-bank Areas of Volga Region]. Penza, Izdatel'stvo Penzenskogo gosudarstvennogo universiteta, 2015. 124 p. (in Russian).

Tokarsky V. A. *Baibak i drugie vidy roda Surki* [Baibak and Other Species of the Marmot]. Kharkov, Khar'kovskoe teriologicheskoe obshchestvo Publ., 1997. 304 p. (in Russian).

Fokanov V. A. A New Subspecies of *Marmota bobac* Müll., and Some Notes on the Geographical Variability of this Species. *Zoologicheskii zhurnal*, 1966, vol. 45, iss. 12, pp. 1862–1866 (in Russian).

Armitage K. B. The Evolution, Ecology, and Systematics of Marmots. *Oecologia Montana*, 2000, vol. 9, pp. 1–18.

Craig J. L. Metapopulations: Is Management as Flexible as Nature. In: P. J. S. Olney, G. M. Mace, A. T. C. Feistner, eds. *Creative Conservation*: *Interactive Management of Wild and Captive Animals*. London, Chapman and Hall, 1994, pp. 50–66.

Dmitriev A. V., Leontieva M. N., Abrakhina I. B., Barmin M. A., Isaev A. Yu., Kuvshinov V. A., Marphin V. G., Plechova Z. N., Shiyan R. I. Modern State and Prospects of Reacclimatization of the Bobac (*Marmota bobac* Müll.) in the Volga Region. *Actual Problems of Marmots Investigation*. Moscow, ABF Publ., 1994, pp. 45–62.

Ferrandiz-Rovira M., Zidat T., Dupont P., Cohas A., Berger V., Rézouki C. Neighborhood Bully: No Difference in Territorial Response Towards Neighbors or Strangers in Marmots. *Behavioral Ecology*, 2020, vol. 20, pp. 1–13.

Frankham R. Genetics and Extinction. *Biological Conservation*, 2005, vol. 126, iss. 2, pp. 131–140.

Hanski I. Metapopulation Dynamics. *Nature*, 1998, vol. 396, no. 5, pp. 41–49.

Hanski I. Habitat Connectivity, Habitat Continuity, and Metapopulations in Dynamic Landscapes. *Oikos*, 1999, vol. 87, no. 2, pp. 209–219.

Hanski I., Simberloff D. The Metapopulation Approach, its History, Conceptual Domain and Application to Conservation. In: I. Hanski, M. E. Gilpin, eds. *Metapopulation Biology*: *Ecology*, *Genetics and Evolution*. San Diego, Academic Press, 1997, pp. 5–26.

Levin S. A. Population Dynamic Models in Heterogeneous Environments. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 1976, vol. 7, pp. 287–310.

Levins R. Some Demographic and Genetic Consequences of Environmental Heterogeneity for Biological Control. *Bulletin of the Entomological Society of America*, 1969, vol. 15, iss. 3, pp. 237–240.

Naumov R. V., Kuzmin A. A., Titov S. V. Features of Genetic Structure of Steppe Marmot's Area in Right Bank Regions of Middle Volga Region. *Principles of the Ecology*, 2016, vol. 5, no. 3, pp. 109.

Rousset F. *Genetic Structure and Selection in Subdivided Population*. Princeton, Princeton University Press, 2004. 288 p.

Ricanova S., Bryja J., Cosson J.-Fr., Gedeon Cs., Choleva L., Ambros M., Sedlacek Fr. Depleted Genetic Variation of the European Ground Squirrel in Central Europe in Both Microsatellites and the Major Histocompatibility Complex Gene: Implications for Conservation. *Conservation Genetics*, 2011, vol. 12, iss. 4, pp. 1115–1129.

Thomas C. D., Hanski I. Butterfly Metapopulations. In: I. Hanski, M. E. Gilpin, eds. *Metapopulation Biology*: *Ecology*, *Genetics and Evolution*. San Diego, Academic, 1997, pp. 359–386.