

Оригинальная статья

УДК 631.523.5:599.322.2/502.72

<https://doi.org/10.35885/1684-7318-2026-1-102-121>

**ОСОБЕННОСТИ ГЕНЕТИЧЕСКОЙ СТРУКТУРЫ
ВОССТАНОВЛЕННОЙ В ГОСУДАРСТВЕННОМ ПРИРОДНОМ
ЗАПОВЕДНИКЕ «ПРИВОЛЖСКАЯ ЛЕСОСТЕПЬ»
ПОПУЛЯЦИИ СТЕПНОГО СУРКА
(*MARMOTA BOBAK* MÜLL.) (SCIURIDAE, MAMMALIA)**

**С. В. Титов ^{1✉}, Н. А. Картавов ¹, А. Н. Добролюбов ²,
О. В. Чернышова ¹, Н. А. Леонова ¹, А. А. Кузьмин ³**

¹ Пензенский государственный университет
Россия, 440026, г. Пенза, ул. Красная, д. 40

² Государственный природный заповедник «Приволжская лесостепь»
Россия, 440031, г. Пенза, ул. Окружная, д. 10А

³ Пензенский государственный технологический университет
Россия, 440039, г. Пенза, проезд Байдукова / ул. Гагарина, д. 1а / 11

Поступила в редакцию 08.11.2025 г., после доработки 09.12.2025 г., принята 10.12.2025 г., опубликована 31.03.2026 г.

Аннотация. Приводятся результаты анализа генетической структуры восстановленной на территории Государственного природного заповедника «Приволжская лесостепь» популяции степного сурка в сравнении с материнскими популяциями по 4 локусам микросателлитной ДНК (Xmoh C10, Xmoh D116, IGS-bp, Ssu17). Выявлены особенности, свидетельствующие как о качестве формирующегося состава ее населения, так и степени ее устойчивости. По аллельному спектру микросателлитной ДНК интродуцированная популяция заповедника характеризуется высокими долями уникальных аллелей, при высоком уровне полиморфности ее генетической структуры ($H_{obs} = 0.775$, $AGD = 0.739$), что указывает на стабильное состояние и отсутствие в ней действия отбора. Обнаружение аллелей микросателлитной ДНК, не выявленных в материнских поселениях, связано, вероятно, с вселенцами первой (2014) волны, которые успешно закрепились в новом местообитании и сформировали ядро будущего поселения. Этот вывод подтверждают данные о генетических дистанциях ($\Delta\mu^2$) и индексах фиксации гамет (F_{ST}) пяти проанализированных популяций степного сурка. Максимальные значения индекса фиксации F_{ST} были получены для популяции заповедника при сравнении ее со всеми другими популяциями (0.336 – 0.301). Аналогичные результаты были получены по $\Delta\mu^2$ -дистанциям. Максимальная дистанция была получена для двух географически близких популяций (3.135, 1.564). Таким образом, интродуцированная популяция заповедника характеризуется особенной генетической структурой, которая сформирова-

✉ Для корреспонденции. Кафедра зоологии и экологии факультета физико-математических и естественных наук Пензенского государственного университета.

ORCID и e-mail адреса: Титов Сергей Витальевич: <https://orcid.org/0000-0001-9634-1157>, svtitov@yandex.ru; Картавов Никита Александрович: <https://orcid.org/0000-0001-9480-7523>, nikitakartavov@yandex.ru; Добролюбов Александр Николаевич: zaroved_plstep@mail.ru; Чернышова Ольга Валерьевна: <https://orcid.org/0009-0007-8287-9221>, oliarabbit@yandex.ru; Леонова Наталья Алексеевна: <https://orcid.org/0000-0001-9508-5008>, na-leonova@mail.ru; Кузьмин Антон Алексеевич: kuzmin-puh@yandex.ru.

ОСОБЕННОСТИ ГЕНЕТИЧЕСКОЙ СТРУКТУРЫ

лась в результате многоэтапной (2014, 2020, 2021) интродукции и устойчивой изоляции. Выявленные уникальные, не отмеченные у других, черты генетической структуры восстановленной на территории заповедника популяции являются следствием искусственного пути ее формирования. Они довольно ярко проявляются на фоне слабо дифференцированных материнских популяций степного сурка, формирующихся естественными динамическими популяционными процессами.

Ключевые слова: степной сурок, интродукция, заповедник «Приволжская лесостепь», генетическая структура популяции, микросателлиты

Финансирование. Работа выполнена при финансовой поддержке Российского научного фонда (проект № 22-24-20099, <https://rscf.ru/project/24-24-20099>).

Соблюдение этических норм. Протоколы с использованием животных были одобрены Комитетом по биоэтике ФГБОУ ВО «Пензенский государственный университет» (протокол № 7 от 15.03.2024 г.).

Конфликт интересов. Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

Для цитирования. Титов С. В., Картавов Н. А., Добролюбов А. Н., Чернышова О. В., Леонова Н. А., Кузьмин А. А. Особенности генетической структуры восстановленной в Государственном природном заповеднике «Приволжская лесостепь» популяции степного сурка (*Marmota bobak* Müll.) (Sciuridae, Mammalia) // Поволжский экологический журнал. 2026. № 1. С. 102 – 121. <https://doi.org/10.35885/1684-7318-2026-1-102-121>

ВВЕДЕНИЕ

Степной сурок, или байбак (*Marmota bobak* Müll.), является самым крупным видом из наземных беличьих (Marmotini) европейской части России (Lissovsky et al., 2025). Байбак, как и все другие виды сурков, является зимоспящим колониальным норником, а по пищевым предпочтениям – типичным зеленоядом (Gromov et al., 1963; Gromov, Yerbaeva, 1995). Биоценотическое значение сурков трудно недооценить. Являясь видом-эдикатором степных ландшафтов России, степной сурок поддерживает открытые биотопы, предотвращая их зарастание, и создает новые условия обитания в результате своей активной роющей деятельности (Bibikov, 1989).

В недавнем историческом прошлом сурки были наиболее массовыми млекопитающими в степях Евразии и имели широкое распространение. Однако масштабная распахка целинных земель на рубеже XIX – XX вв. сильно изменила среду обитания *M. bobak* и вытеснила их поселения на незначительные по площади залежи, небольшие участки целины и неудобья для сельхозпроизводства. Сохранившиеся в естественных местообитаниях колонии байбака подвергались стихийному промыслу, и к началу XX в. степной сурок был почти истребленным на территории России. Так, к 50-м гг. прошлого века в Поволжье сохранился небольшой очаг обитания *M. bobak* на правом берегу Волги площадью лишь 20 – 30 км², а в Левобережье и на Южном Урале не более 100 – 120 км² (Bibikov et al., 1990; Abrakhina, 1991; Dezhkin, 1993; Dimitriev et al., 1996). Поселения степного сурка сохранились в этих регионах только в условиях расчлененного рельефа, где остались нераспаханные участки, часто используемые под пастбища.

Реинтродукция степного сурка в России активно велась в 1977 – 1990 гг., после чего практически прекратилась. За 14 лет только в результате документиро-

ванных выпусков было расселено около 42000 сурков в 375 пунктах заселения в границах 158 административных районов 21 региона. К сожалению, не всегда мероприятия по реинтродукции проводились с должным методическим и научным подходом. Все имеющиеся успехи локальны, и оценить их трудно, так как они были достигнуты на фоне проходившей естественной экспансии байбаком новых территорий из мест реликтового обитания (Bibikov, Dezhkin, 1987; Rumyantsev, 1997a). Особенно сильно от непродуманных переселений сурков пострадала генетическая структура современной области обитания *M. bobak* (Rumyantsev, 1997a, b). Документально незафиксированное перемешивание населения в границах ареала степного сурка, а иногда и за его пределами, сильно исказило естественный процесс формирования генетической структуры ареала, что значительно усложнило филогеографические исследования этого вида в России. Поэтому исследования генетических особенностей современных поселений степного сурка с документированной историей их формирования являются актуальными и важными для изучения как самого процесса реинтродукции, так и для выяснения адаптивных преимуществ тех или иных переселенных особей *M. bobak* при освоении ими новых, порой трансформированных, биотопов.

На территории Пензенской области (губернии) в начале XIX в. степные сурки встречались практически на всех лесостепных участках, но к середине века они практически исчезли (Rumyantsev et al., 2012). В 1985 – 1989 гг. в Пензенской области проводились мероприятия по реинтродукции байбака. В 10 пунктах 6 районов области было выпущено 655 сурков. Зверей завозили преимущественно из Хвалынского района Саратовской области (Dimitriev et al., 1994).

В историческом прошлом на территории Государственного природного заповедника (ГПЗ) «Приволжская лесостепь» поселения сурков были достоверно отмечены только на участке «Попереченская степь» (Sprygin, 1923). Первые попытки восстановления популяций степных сурков в заповеднике были осуществлены в 2009 г., когда на участок «Кунчеровская лесостепь» был завезен из колонии у с. Карновар (Неверкинский район) один сурок, к которому в 2010 г. переселился еще один зверек (Dobrolyubov, 2013; Rumyantsev et al., 2012; Zhigarev, Rumiantsev, 2024). Более масштабные мероприятия по воссозданию поселений степного сурка в заповеднике были проведены на участке «Островцовская лесостепь». Всего за время выполнения проекта (2014 – 2021 гг.) на этот участок было завезено 150 зверьков, отловленных как в Пензенской (Неверкинский и Мокшанский районы), так и в Саратовской области (Калининский район). Примерно 50 – 70% привезенных сурков уходили с территории заповедника, и их регистрировали на расстоянии 7.5 – 18 км от его границы (Dobrolyubov, 2022; Dobrolyubov, Leonova, 2024). В целом реинтродукция сурков на участок «Островцовская лесостепь» прошла достаточно успешно. Общая численность зверьков на 2023 г. (48) сопоставима с числом выпущенных изначально сурков (64), а сеголетки составляют значительную часть популяции (61%). Наблюдается активное расселение животных внутри участка «Островцовская лесостепь». При этом плотность населения сурков здесь высока и составляет 2 особ./га (Zhidarev, Rumiantsev, 2024).

Цель исследования – изучение особенностей генетической структуры восстановленной популяции степного сурка на участке «Островцовская лесостепь» Государственного природного заповедника «Приволжская лесостепь» по микросателлитным маркерам в связи с поэтапным процессом вселения зверьков из различных материнских поселений *M. bobak*.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Материалом для исследования послужили сборы генетического материала из 5 популяций степного сурка, проведенные в 2020 – 2025 гг. В 4 материнских популяциях, из которых были изъяты сурки для переселения: 1) «Чистые пруды», $n = 4$, биопсия (пос. Чистые пруды, Мокшанский район Пензенской области), 2) «Чирчим», $n = 6$, биопсия (с. Новый Чирчим, Камешкирский район Пензенской области), 3) «Калининск 1», $n = 31$, биопсия, выборка 2020 г. (Калининский район Саратовской области), 4) «Калининск 2», $n = 22$, биопсия, выборка 2021 г. (Калининский район Саратовской области), а также в реинтродуцированной популяции (5) на участке «Островцовская лесостепь» ГПЗ «Приволжская лесостепь», $n = 10$, биопсия и экскременты (окрестности сел Алферовка и Скрипицыно, Колышлейский район Пензенской области).

Выделение ДНК из образцов ткани, зафиксированных после биопсии (кусочек ушной раковины или подушечки пальцев) в этаноле (96%), проводили по общепринятой хлороформ-фенольной методике (Attrigi et al., 1968; Sambrook et al., 1989). Пробы ДНК из образцов экскрементов были получены при использовании набора для выделения QIAamp DNA Stool Mini Kit (Qiagen, Netherlands).

Все манипуляции с живыми зверьками (осмотр, определение пола, мечение урзолом) и сбор биоматериала проводился неинвазивными методами с учетом Директивы 2010/63/EU Европейского парламента и совета Европейского союза по охране животных, используемых в научных целях (ст. 9 и 42). Используемые методы сбора материала соответствовали рекомендациям ASAB/ABS, Guidelines for the treatment of animals in behavioural research and teaching (Buchanan et al., 2012).

Для анализа генетической структуры и генетического разнообразия популяций сурков использовали специфические для наземных беличьих оригинальные праймерные системы по четырем микросателлитным локусам: XmoH C10 (CCTT-повтор), XmoH D116 (CTAT-повтор), IGS-bp (CAG-повтор) и Ssu17 (GAT-повтор) (Titov et al., 2020).

Полимеразную цепную реакцию (PCR) проводили в 25 мкл реакционной смеси, содержащей 50 мМ трис-HCl (pH 8.9), 20 мМ сульфат аммония, 20 мкМ ЭДТА, 150 мкг/мл бычьего сывороточного альбумина, смесь дезоксинуклеозидтрифосфатов (200 мкМ каждого из четырех), 2 мМ хлористый магний, 15 пмоль каждого из праймеров, 2 ед. активности Taq-полимеразы и 0.1 – 0.2 мкг ДНК. Аллельные спектры фрагментов ДНК, полученных в ходе PCR, разбирали по различиям масс этих фрагментов при электрофоретическом разделении в 8%-ном полиакриламидном геле (ПААГ). Секвенирование фрагментов, идентифицирующее микросателлитные аллели ($n = 96$), проводили на секвенаторе ABI 3500 (Applied Biosystems, США) с использованием набора реактивов BigDye® Terminatorv 3.1 Cycle

Sequencing Kits при первоначальной подготовке проб в амплификаторе SimpliAmp™ Thermal Cycler (США).

Анализ изменчивости микросателлитных маркеров был проведен с помощью программ Arlequin 3.5 (Excoffier et al., 2007) и Structure 2.3.4 (Pritchard et al., 2010). Оценку частоты нулевого аллеля при дефиците гетерозигот (Brookfield, 1996) и независимости размеров фрагментов ДНК внутри локусов и между ними при типировании ДНК (Chakraborty et al., 1994) проводили стандартными процедурами. Для обобщенной оценки генетической принадлежности конкретных особей к изучаемым популяционным структурам было проведено многомерное шкалирование (MDS) (Gower, 1966) разницы микросателлитных повторов, дистанции Бруво (Bruvo et al., 2004) и дистанции Линча (Lynch, 1990) при парном сравнении особей в среде R «polysat» (Clark, Drauch Schreier, 2017).

Все результаты были проверены статистическими тестами в программе STATISTICA 13.3 (©StatSoftRussia, Россия).

РЕЗУЛЬТАТЫ

В результате генотипирования 5 выборок особей *M. bobak* были получены популяционные аллельные спектры по 4 микросателлитным маркерам.

По локусу IGS-bp было выявлено 6 аллелей (bp8 – bp10, bp12 – bp14), различающихся числом САG-повторов. Выборка из популяции «Чистые пруды» оказалась мономорфной по bp8. В популяциях «Чирчим», «Калининск 1», «Калининск 2» преобладает аллель bp9 (65, 67 и 46% соответственно). Две другие аллели bp8 и bp10 в равных долях дополняют аллельный спектр этих популяций – 17, 18 и 27%. Более полиморфной по локусу IGS-bp оказалась популяция «Заповедник». В ее аллельном спектре также доминирует bp9 (40%), тогда как остальные аллели являются уникальными и в четырех описанных выше популяциях не отмечаются – bp12 (30%), bp13 и bp14 (по 15%).

По локусу Ssu17 выявлено 5 аллелей (Ssu7, Ssu8, Ssu10 – Ssu12), различающихся числом GAT-повторов. При этом только в популяции «Заповедник» был выявленный полиморфизм микросателлитной ДНК – Ssu7 (45%), Ssu8 (10%), Ssu10 (10.0%), Ssu11 (15%) и Ssu12 (10%), тогда как в остальных четырех популяциях был обнаружен только Ssu8.

По локусу XmoH D116 выявлено 8 аллелей (D5 – D12), различающихся числом СТАТ-повторов. Доминирующие аллели в популяциях специфичны. В популяции «Чистые пруды» таковой является D11 (75%), в «Чирчим» – D9 (83%), в «Калининск 1» – D8 (32%), в «Калининск 2» – D9 (46%) и в «Заповедник» – D7 (50%). Аллели D8 и D9 в равных долях (13%) дополняли аллельный спектр в популяции «Чистые пруды»; D10 – в популяции «Чирчим» (17%); D8, D10 и D11 – в популяции «Калининск 2» (11, 14 и 27%) и D9, D10, D11 и D12 – в популяции «Заповедник» (5, 35, 5 и 5% соответственно). Самый полиморфный набор недоминантных аллелей был выявлен в популяции «Калининск 2» – D5, D6, D9, D10 и D11 с долей обнаружения 3, 3, 23, 21, 18%.

По локусу XmoH C10 выявлено 7 аллелей (C10 – C16), различающихся числом ССТТ-повторов. В популяциях «Чистые пруды» и «Калининск 1» доминирует ал-

ОСОБЕННОСТИ ГЕНЕТИЧЕСКОЙ СТРУКТУРЫ

лель C11 (50, 55%), в популяции «Заповедник» – C14 (35%), в популяции «Калининск 2» – в равной степени аллели C11 и C12 (46%), а в популяции «Чирчим» – три аллели C12, C13, 14 (33%). Самый полиморфный набор недоминирующих аллелей был выявлен в популяции «Заповедник» – C10, C11, C12, C13 и C16 (15, 10, 5, 15 и 20%), далее идут популяции «Чистые пруды» с набором C10, C12 и C13 (13, 25 и 13%) и «Калининск 1» – C12, C13 и C15 (18, 8 и 18%). Завершает этот ряд популяция «Калининск 2» с двумя аллелями C10 и C15 (5 и 18%).

Таким образом, анализ аллельных спектров 5 популяций степного сурка выявил некоторое своеобразие генетической структуры популяции «Заповедник», которое выражается в высоких долях уникальных для нее аллелей – IGS-bp (3 аллели, 60%), Ssu17 (4, 90%), XmoHc10 (1, 50%) и XmoHd116 (1, 20%). Эту особенность генетической структуры популяции степного сурка заповедника хорошо иллюстрируют результаты анализа ее аллельного спектра в сравнении с таковыми, полученными для региональных пензенской и саратовской метапопуляций (рис. 1).

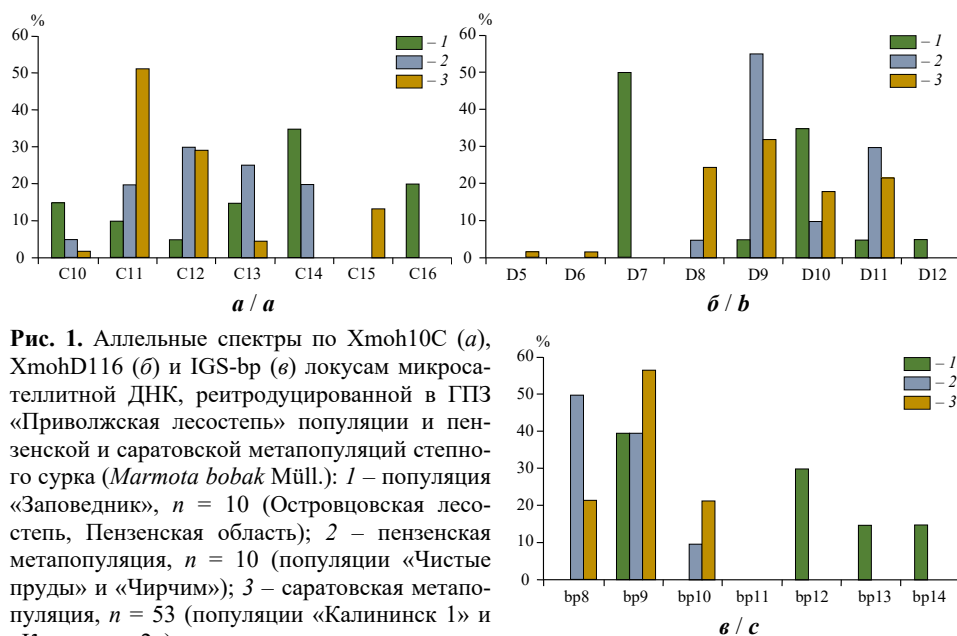


Fig. 1. Allele spectra for XmoH10C (a), XmoHd116 (b) and IGS-bp (c) loci of microsatellite DNA reintroduced into the State Nature Reserve “Privolzhskaya Lesostep” population and the Penza and Saratov metapopulations of the steppe marmot (*Marmota bobak* Müll.): 1 – Zapovednik population, $n = 10$ (Ostrovtsovskaya forest-steppe, Penza region); 2 – Penza metapopulation, $n = 10$ (Chistye Prudy and Chirchim populations); 3 – Saratov metapopulation, $n = 53$ (Kalininsk 1 and Kalininsk 2 populations)

Анализ генетической структуры 5 популяций *M. bobak* по генетическим показателям выявил самый высокий уровень полиморфности среди них у восстанов-

ленной популяции степного сурка на территории заповедника «Приволжская лесостепь» (табл. 1). Среднее число аллелей на локус (N_a) составило 5.0 ± 0.82 , диапазон (разброс) аллелей (AR) – 5.25 ± 0.50 , а среднее генное разнообразие (AGD) – 0.739 ± 0.451 . При этом ожидаемая гетерозиготность (H_{exp}) – 0.739 ± 0.069 оказалась чуть ниже ($p = 0.579$) наблюдаемой гетерозиготности (H_{obs}) – 0.775 ± 0.189 , что указывает на стабильное состояние популяции «Заповедник» и отсутствие в ней действия отбора. О хорошем состоянии популяции свидетельствует и высокий индекс аллельных «потерь» $G-W_{mod}$ – 0.722 ± 0.145 , который при стабильной популяционной ситуации стремится к 1.

Парное сравнение генетических показателей популяции «Заповедник» с двумя другими популяциями степного сурка из Пензенской области («Чистые пруды» и «Чирчим») (см. табл. 1) не выявил различий между ними ни по показателям наблюдаемой гетерозиготности ($p = 0.841, 0.6326$), ни по среднему генному разнообразию ($p = 0.265, 0.116$). Однако по показателям среднего числа аллелей на локус ($p = 0.002, 0.0001$), ожидаемой гетерозиготности ($p = 0.023, 0.010$), диапазону аллелей ($p = 0.0001, 0.0001$) и среднему индексу аллельных «потерь» $Garza - Williams$ ($p = 0.001, 0.001$) были получены достоверные различия, что указывает на имеющиеся отличия проанализированных популяций.

Сравнение генетической структуры популяции степного сурка заповедника с таковыми для сформированных региональных метапопуляций – саратовской («Калининск 1» и «Калининск 2») и пензенской («Чистые пруды» и «Чирчим») выявил различия по показателям наблюдаемой гетерозиготности ($p = 0.0002, 0.004$) и среднего генного разнообразия ($p = 0.005, 0.023$), а для метапопуляции 1 также по показателю диапазона аллелей ($p = 0.0001$) и для метапопуляции 2 по показателю ожидаемой гетерозиготности ($p = 0.018$).

Анализ генетической структуры метапопуляции 1, сформированной из популяций степного сурка Пензенской области, и метапопуляции 2, представленной популяциями из Саратовской области, выявил большее разнообразие последней. Практически все показатели генетического полиморфизма у нее оказались выше таковых для метапопуляции 1 (см. табл. 1). Однако достоверные различия были выявлены только по наблюдаемой гетерозиготности (H_{obs}) – $p = 0.014$.

Таким образом, анализ генетической структуры 5 популяций и 2 метапопуляций степного сурка выявил своеобразие генетической структуры популяции «Заповедник» и разнокачественность генетических структур других популяций.

Сравнение генетических дистанций ($\Delta\mu^2$) и индексов фиксации гамет (F_{ST}) 5 географически изолированных популяций степного сурка по 4 локусам микросателлитной ДНК подтверждает описанные выше результаты (табл. 2). Максимальные F_{ST} были получены для популяции «Заповедник» при сравнении ее с популяциями «Чистые пруды» (0.336) и саратовскими популяциями (0.322 и 0.329), а также между популяциями «Чистые пруды» и «Чирчим» (0.359). Минимальное значение индекса фиксации гамет было получено при сравнении наиболее пространственно близких саратовских популяций степного сурка («Калининск 1» и «Калининск 2») – 0.044, а также при сравнении популяций «Заповедник» и «Чирчим» (0.301). Аналогичные результаты были получены по $\Delta\mu^2$ -дистанциям.

Таблица 1. Генетические показатели полиморфизма микросателлитной ДНК материнских популяций, восстановленной на территории ФГБУ Государственный природный заповедник «Привольская лесостепь» популяции и региональных метопуляций стеногощука (*Marmota bobak* Müll.) по четырем локусам Xmc10, Xmd116, Igs-bp и Ssu17 микросателлитной ДНК

Table 1. Genetic indicators of microsatellite DNA polymorphism in the maternal populations restored in the State Nature Reserve “Privolzhskaya Lesostep”, populations and regional metapopulations of the steppe marmot (*Marmota bobak* Müll.) at four loci: Xmc10, Xmd116, Igs-bp, and Ssu17 microsatellite DNA

Популяция / Population	<i>n</i>	N_a	H_{obs}	H_{exp}	<i>AR</i>	<i>G-Mod</i>	<i>AGD</i>	Theta (<i>H</i>)
«Чистые пруды», Пензенская обл. (2020) / Chistye Prudy, Penza region (2020)	4	3,000±1,000 ¹	0,750±0,250	0,595±0,144 ¹	2,677±0,577 ¹	0,350±0,171 ¹	0,446±0,327	1,523
«Чирчим», Пензенская обл. (2021) / Chirchim, Penza region (2021)	6	2,667±0,577 ²	0,733±0,115	0,525±0,213 ²	1,677±0,577 ²	0,318±0,132 ²	0,394±0,283	1,594
«Калининск 1», Саратовская обл. (2020) / Kalinsk 1, Saratov region (2020)	31	4,330±1,528	0,602±0,215	0,648±0,126	4,000±2,000	0,479±0,246	0,486±0,310	1,501
«Калининск 2», Саратовская обл. (2021) / Kalinsk 2, Saratov region (2021)	22	3,000±1,414	0,424±0,378	0,656±0,058	3,333±1,528	0,417±0,177	0,492±0,315	1,501
Метапопуляция 1 («Чистые пруды» + «Чирчим»), Пензенская обл. / Metapopulation 1 (Chistye Prudy + Chirchim), Penza region	10	4,000±1,000	0,367±0,208 ^{3,5}	0,709±0,090	3,000±1,000 ³	0,452±0,226 ³	0,532±0,345	1,508
Метапопуляция 2 («Калининск 1» + «Калининск 2»), Саратовская обл. / Metapopulation 2 (Kalinsk 1 + Kalinsk 2), Saratov region	53	4,677±1,528	0,528±0,180 ⁴	0,666±0,090 ⁴	4,333±2,082	0,515±0,273 ⁴	0,703±0,435	1,500
«Заповедник», Пензенская обл. (2025) / Zapovednik, Penza region (2025)	10	5,000±0,816	0,775±0,189	0,739±0,069	5,250±0,500	0,722±0,145	0,739±0,451	2,095

Примечание. *n* – размер выборки; N_a – среднее число аллелей на локус; H_{obs} – наблюдаемая гетерозиготность; H_{exp} – ожидаемая гетерозиготность; *AR* (allele range) – диапазон (разброс) аллелей; *G-Mod* – средний индекс аллельных «потерь» Garza–Williams; Theta (*H*) – ожидаемая гетерозиготность по локусу (θ_n); *AGD* – среднее генное разнообразие. ¹ – достоверные ($p \leq 0,05$) различия между популяциями «Заповедник» и «Чистые пруды», ² – «Заповедник» и «Чирчим», ³ – «Заповедник» и метапопуляция 1, ⁴ – «Заповедник» и метапопуляция 2, ⁵ – метапопуляция 1 и метапопуляция 2.

Note. *n* – sample size; N_a – average number of alleles per locus; H_{obs} – observed heterozygosity; H_{exp} – expected heterozygosity; *AR* (allele range) – range (spread) of alleles; *G-Mod* – average Garza–Williams allele loss index; Theta (*H*) – expected heterozygosity per locus (θ_n); *AGD* – average gene diversity. ¹ – significant ($p \leq 0,05$) differences between the Zapovednik and Chistye Prudy populations, ² – that between the Zapovednik and Chirchim populations, ³ – that between the Zapovednik and Metapopulation 1 populations, ⁴ – that between the Zapovednik and Metapopulation 2 populations, ⁵ – that between Metapopulation 1 and Metapopulation 2 populations.

Таблица 2. Показатели генетических дистанций ($\Delta\mu^2$, правая) и индексов фиксации гамет (F_{ST} , левая часть таблицы) при парных сравнениях материнских популяций и восстановленной популяции степного сурка (*Marmota bobak* Müll.) по четырем локусам Xmc10, Xmd116, Igs-bp и Ssu17 микросателлитной ДНК

Table 2. Genetic distance indices ($\Delta\mu^2$, right) and gamete fixation indices (F_{ST} , left side of the table) in pairwise comparisons of the maternal populations and the restored population of the steppe marmot (*Marmota bobak* Müll.) at four loci: Xmc10, Xmd116, Igs-bp, and Ssu17 microsatellite DNA

Популяция / Population	«Чистые пруды» / Chistye Prudy	«Чирчим» / Chirchim	«Калининск 1» / Kalininsk 1	«Калининск 2» / Kalininsk 2	«Заповедник» / Zapovednik
«Чистые пруды» / Chistye Prudy		1.02517	0.59776	0.19325	3.13469
«Чирчим» / Chirchim	0.35895		0.20240	0.52808	1.56403
«Калининск 1» / Kalininsk 1	0.17861	0.18539		0.13228	1.83466
«Калининск 2» / Kalininsk 2	0.10024	0.13254	0.04415		2.36913
«Заповедник» / Zapovednik	0.33629	0.30177	0.32240	0.32860	

Примечание. Все значения F_{ST} достоверные ($p \leq 0.05$).

Note. All F_{ST} values are reliable ($p \leq 0.05$).

При сравнении популяции «Заповедник» с другими популяциями максимальная дистанция была получена для «Чистых прудов» (3.135), а минимальная – для «Чирчим» (1.564). Небольшими значениями дистанций характеризуются и другие пары сравнения популяций, среди которых отметим только две пары – саратовских «Калининск 1» и «Калининск 2» (0.132) и пензенских «Чистые пруды» и «Чирчим» (0.359).

Для получения обобщенной характеристики населения степного сурка, формирующих в регионе исследования материнские колонии, было проведено моделирование пространственных групп популяций. В первой модели были сформированы две метапопуляции (метапопуляция 1 – «Чистые пруды» и «Чирчим», Пензенская область; метапопуляция 2 – «Калининск 1» и «Калининск 2» Саратовская область), во второй три – (метапопуляция 1 и метапопуляция 2, те же, что и в первой модели, и метапопуляция 3, представленная особями из популяции «Заповедник»).

Анализ иерархических индексов фиксации гамет (F_{CT} , F_{SC} , F_{IS} , F_{IT}) метапопуляций выявил высокую вероятность их существования, как первой, так и второй моделей (рис. 2). При этом уровень изменчивости в первой модели закономерно снижается ($R^2 = 0.816$) с 71.3% при сравнении всех особей в анализе, через 19.8% – особей в отдельных популяциях и 7.8% – популяций в метапопуляциях до 1.1% при сравнении метапопуляций, а во второй при ($R^2 = 0.509$) – с 62.9% через 12.3 и 7.4 до 17.4%.

Для получения обобщенной оценки генетического полиморфизма 5 популяций степного сурка по выборкам был проведен анализ их генетической структуры популяций в программе Structure 2.3.4 (число предполагаемых кластеров от 2 до

5). При этом количество генераций марковских цепей Монте-Карло составило 50000, а отбрасывание (burnin) – 5000 первых генераций. Для определения оптимального числа кластеров (K) применяли приложение STRUCTURE HARVESTER по методу Эванно (Evanno et al., 2005), основанному на анализе изменений функции правдоподобия при изменении количества кластеров (K).

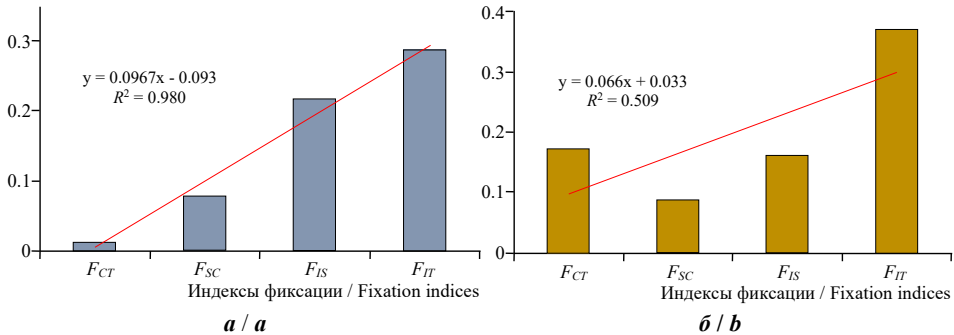


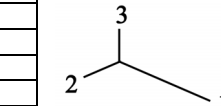
Рис. 2. Результаты анализа генетической структуры выделенных метапопуляций степного сурка по индексам фиксации (многоуровневая F -статистика: F_{IT} – индекс фиксации гаплотипов (гамет) между локальными популяциями из разных метапопуляций; F_{IS} – индекс фиксации гаплотипов (гамет) между особями в локальных популяциях; F_{SC} – индекс фиксации генотипов между локальными популяциями внутри метапопуляций; F_{CT} – индекс фиксации популяций между метапопуляциями): a – модель с 2 метапопуляциями (пензенской («Чистые пруды» и «Чирчим») и саратовской («Калининск 1» и «Калининск 2»)); b – модель с 3 метапопуляциями (пензенской («Чистые пруды» и «Чирчим»), саратовской («Калининск 1» и «Калининск 2») и «Заповедник»)

Fig. 2. Results of our genetic structure analysis of some isolated steppe marmot metapopulations based on fixation indices (multilevel F -statistics: F_{IT} – index of haplotype (gamete) fixation between local populations from different metapopulations; F_{IS} – index of fixation of haplotypes (gametes) between individuals in local populations; F_{SC} – index of fixation of genotypes between local populations within metapopulations; F_{CT} – index of fixation of populations between metapopulations): a – model with two metapopulations (Penza (Chistye Prudy and Chirchim) and Saratov (Kalininsk 1 and Kalininsk 2)); b – model with three metapopulations (Penza (Chistye Prudy and Chirchim), Saratov (Kalininsk 1 and Kalininsk 2) and Zapovednik)

Методом кластеризации было определено наиболее вероятное число кластеров (K). Оценка апостериорных вероятностей K показала, что оптимальное число кластеров равно 3 ($\Delta K = 118$), при ближайшем значении $K = 4$ ($\Delta K = 15$), что указывает на отсутствие четкой дифференциации 5 изученных популяций степного сурка. Кластерный анализ, проведенный для популяций степного сурка при $K = 3$ (при числе исходных популяций 5), не выявил четкого разделения 4 материнских колоний степного сурка по кластерам (табл. 3, рис. 3), исключая положение популяции «Заповедник», формирующей почти полностью первый кластер своими особями. При этом данный кластер характеризуется и максимальной в анализе наблюдаемой гетерозиготностью (0.714).

Таблица 3. Результаты кластеризации особей (Structure 2.3.4) материнских популяций и восстановленной популяции степного сурка (*Marmota bobak* Müll.) по четырем локусам XmC10, XmD116, Igs-bp и Ssu17 микросателлитной ДНК (максимальные показатели выделены жирным шрифтом)

Table 3. Results of clustering individuals (Structure 2.3.4) from the maternal populations and the restored population of the steppe marmot (*Marmota bobak* Müll.) according to four loci: XmC10, XmD116, Igs-bp, and Ssu17 of microsatellite DNA (maximum values are highlighted in bold)

Популяция / Population	n	Принадлежность (доля особей в популяции) к кластерам / Belonging (proportion of individuals in the population) to clusters			Дерево дистанций между кластерами / Distance tree between clusters
		1	2	3	
«Чистые пруды» / Chistye Prudy	4	0.006	0.013	0.981	
«Чирчим» / Chirchim	6	0.090	0.613	0.298	
«Калининск 1» / Kalininsk 1	31	0.007	0.635	0.358	
«Калининск 2» / Kalininsk 2	22	0.006	0.454	0.540	
«Заповедник» / Zapovednik	10	0.887	0.106	0.008	
Характеристика кластеров / Characteristics of clusters					
H_{exp}		0.714	0.358	0.498	
F_{ST}		0.219	0.452	0.439	

Так как при кластеризации популяций степного сурка было выявлено наличие 3 кластеров (популяций), то мы провели анализ тех же 5 популяций степного сурка, но в варианте метапопуляционной группировки популяций: метапопуляция 1, состоящая из популяций Пензенской области; метапопуляция 1, образованная популяциями Саратовской области, и реинтродуцированная популяция степного сурка ГПЗ «Приволжская лесостепь».

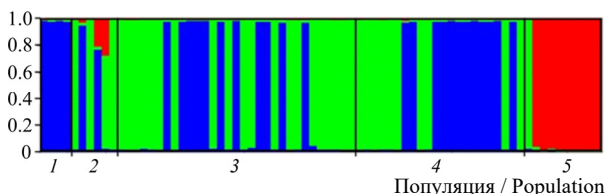


Рис. 3. Барплот популяций *Marmota bobak* Müll. по кластерам (■ – первый, ■ – второй, ■ – третий); материнские колонии, из которых были изъяты зверьки для переселения: 1 – окрестности пос. Чистые пруды (Пензенский р-н, Пензенская обл.); 2 – окрестности с. Чирчим (Камешкирский р-н, Пензенская обл.); 3 – окрестности пос. Калининск (Калининский р-н, Саратовская обл.), выборка 1, 2020 г.; 4 – окрестности пос. Калининск (Калининский р-н, Саратовская обл.), выборка 2, 2021 г.; 5 – реинтродуцированная популяция степного сурка (участок «Островцовская лесостепь» Государственного природного заповедника «Приволжская лесостепь»)

зенский р-н, Пензенская обл.; 2 – окрестности с. Чирчим (Камешкирский р-н, Пензенская обл.); 3 – окрестности пос. Калининск (Калининский р-н, Саратовская обл.), выборка 1, 2020 г.; 4 – окрестности пос. Калининск (Калининский р-н, Саратовская обл.), выборка 2, 2021 г.; 5 – реинтродуцированная популяция степного сурка (участок «Островцовская лесостепь» Государственного природного заповедника «Приволжская лесостепь»)

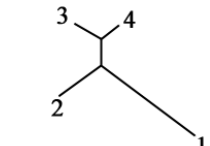
Fig. 3. Barplot of the *Marmota bobak* Müll. populations by clusters (■ – first, ■ – second, ■ – third); maternal colonies which animals were removed from for relocation: 1 – in the vicinity of the village of Chistye Prudy (Penza district, Penza region); 2 – in the vicinity of the village of Chirchik (Kameshkirsky district, Penza region); 3 – in the vicinity of the village of Kalininsk (Kalininsky district, Saratov region), sample 1, 2020; 4 – in the vicinity of the village of Kalininsk (Kalininsky district, Saratov region), sample 2, 2021; 5 – reintroduced population of the steppe marmot (Ostrovtsovskaya forest-steppe section of the State Nature Reserve “Privolzhskaya Lesostep”)

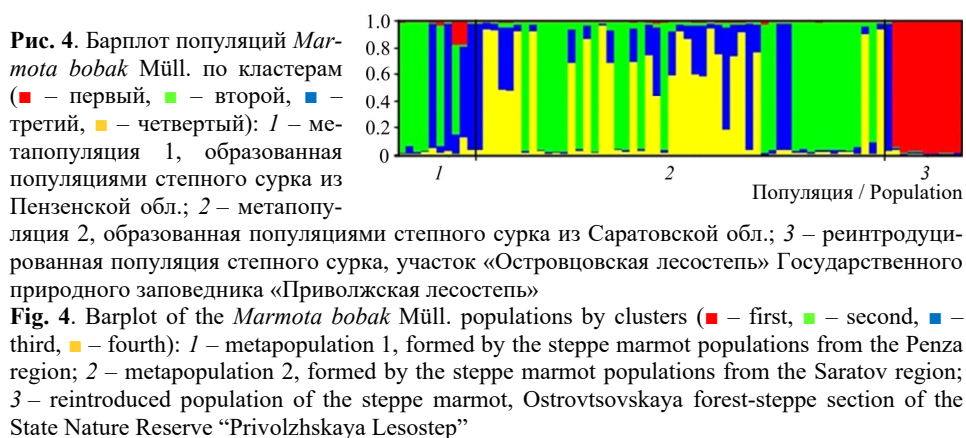
ОСОБЕННОСТИ ГЕНЕТИЧЕСКОЙ СТРУКТУРЫ

Методом кластеризации было определено наиболее вероятное число кластеров (K). Оценка апостериорных вероятностей K показала, что оптимальное число кластеров равно 4 ($\Delta K = 5.27$), при ближайшем значении $K = 3$ ($\Delta K = 2.48$). Кластерный анализ, проведенный при $K = 4$ (при числе исходных популяций 3), выявил слабую дифференциацию метапопуляции степного сурка (табл. 4, рис. 4). Так же как и при анализе 5 популяций степного сурка, положение популяции «Заповедник», формирующей почти полностью первый кластер своими особями, остается максимально отдаленным от остальных выборок анализа.

Таблица 4. Результаты кластеризации особей (Structure 2.3.4) 2 метапопуляций и реинтродуцированной популяции степного сурка (*Marmota bobak* Müll.) по четырем локусам Xmc10, Xmd116, Igs-bp и Ssu17 микросателлитной ДНК

Table 4. Results of clustering individuals (Structure 2.3.4) of the two metapopulations and the reintroduced population of the steppe marmot (*Marmota bobak* Müll.) according to four loci: Xmc10, Xmd116, Igs-bp, and Ssu17 of microsatellite DNA

Популяция / Population	n	Принадлежность (доля особей в популяции) к кластерам / Belonging (proportion of individuals in the population) to clusters				Дерево дистанций между кластерами / Distance tree between clusters
		1	2	3	4	
Метапопуляция 1 / Metapopulation 1	10	0.042	0.545	0.378	0.034	
Метапопуляция 2 / Metapopulation 2	53	0.007	0.427	0.186	0.380	
«Заповедник» / Zapovednik	10	0.878	0.007	0.102	0.014	
Характеристика кластеров / Characteristic of clusters						
H_{exp}		0.714	0.497	0.316	0.324	
F_{ST}		0.237	0.426	0.527	0.427	



Таким образом, проведенный анализ кластеризации популяций степного сурка подтвердил особый статус интродуцированной популяции степного сурка ППЗ

«Приволжская лесостепь» вследствие искусственности пути ее формирования, ярко проявляющийся на фоне слабо дифференцированных материнских популяций степного сурка. Кроме этого, показано, что состав популяции «Заповедник» в большей степени образован особями из популяции «Чирчим» и заметно меньшей особями популяций «Калининск 1», «Калининск 2» и «Чистые пруды».

Учитывая столь неоднозначные результаты кластеризации популяций степного сурка, было проведено многомерное шкалирование (MDS) дистанций Бруво и Линча при парном сравнении особей, образующих популяции (рис. 5).

В многомерном пространстве как дистанций Бруво, так и дистанций Линча отмечается группировка точек, характеризующих отдельные особи, в три группы. Первая группа состоит исключительно из особей *M. bobak* популяции «Заповедник», а эллипс точек рассеивания располагается в положительной зоне функции PCA 1 и в положительной и отрицательной зонах функции PCA 2. Эта особенность подтверждает показанную выше уникальность генетической структуры реинтроду-

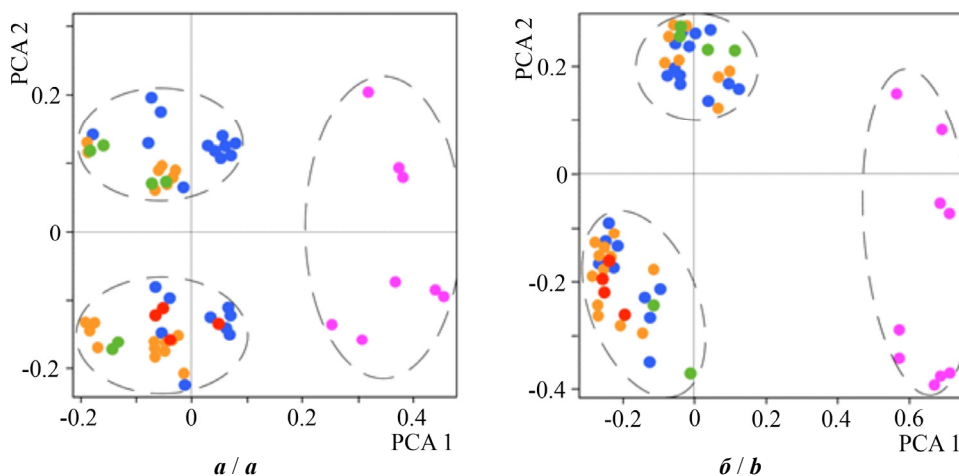


Рис. 5. Результаты многомерного шкалирования (MDS) дистанций Бруво (а) и Линча (б) при парном сравнении особей 5 популяций степного сурка (*Marmota bobak* Müll.): ● – окрестности пос. Чистые пруды (Пензенский р-н, Пензенская обл.); ● – окрестности с. Чирчим (Камешкирский р-н, Пензенская обл.); ● – окрестности пос. Калинин (Калининский р-н, Саратовская обл.), выборка 1, 2020 г.; ● – окрестности пос. Калинин (Калининский р-н, Саратовская обл.), выборка 2, 2021 г.; ● – реинтродуцированная популяция степного сурка, участок «Островцовская лесостепь» Государственного природного заповедника «Приволжская лесостепь» (Пензенская обл.)

Fig. 5. Results of multidimensional scaling (MDS) of Bruvo (a) and Lynch (b) distances in pairwise comparisons of individuals from five populations of the steppe marmot (*Marmota bobak* Müll.): ● – vicinity of the village of Chistye Prudy (Penza district, Penza region); ● – vicinity of the village of Chirchik (Kameshkirsky district, Penza region); ● – vicinity of the village of Kalininsk (Kalinin district, Saratov region), sample 1, 2020; ● – vicinity of the village of Kalininsk (Kalinin district, Saratov region), sample 2, 2021; ● – reintroduced population of steppe marmots, Ostrovtsovskaya forest-steppe section of the State Nature Reserve “Privolzhskaya Lesostep” (Penza region)

дуцированной в ГПЗ «Приволжская лесостепь» популяции степного сурка. Две другие группы являются смешанными и в разных сочетаниях образованы особями из четырех популяций степного сурка. При этом вторая группа, располагающаяся в положительной зоне функции PCA 2, сформирована преобладающим числом особей из популяций «Калининск 1» и «Чирчим», третья группа, располагающаяся в отрицательной зоне функции PCA 2, в основном образована преобладающим числом особей из популяций «Калининск 2» и всей выборкой из популяции «Чистые пруды».

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Успешность восстановления популяций исчезающих видов млекопитающих, как правило, зависит от двух основных факторов. Первый связан с проблемой качества и численности выборки вселяемого населения, а второй – с выбором места формирования восстанавливаемой популяции (Leopold et al., 2024; McManus et al., 2024; Guo et al., 2025).

Очевидно, что для видов, основной стратегией которых является использование пространства для формирования компактных поселений, состоящих из особей с семейно-социальными связями, переселение семейными группами является важным условием для успешной интродукции. Именно к таким видам относится степной сурок и, вероятно, успешность его переселения зависит от полноты изъятия таких семейных групп. Соблюдение этого условия довольно трудоемко, так как требует дополнительных исследований и наблюдений в материнских поселениях с целью выявления потенциальных переселенцев. Для одиночно живущих видов наземных беличьих, к которым относятся, например, суслики, это условие трансформируется в сторону переселения активно репродуцирующих особей, уже имеющих опыт в размножении. Как показывают наши исследования, переселение молодых особей часто приводит к их потере в результате дезориентации на новом местообитании и «выеданию» их аборигенными хищниками.

При выборе места заселения часто рассматриваются формальные биотопические признаки, связанные с общей характеристикой травостоя и степенью антропогенной нагрузки (Ligonja et al., 2025). При этом анализу состава и структуры растительности и микробиотопических условий, чаще всего, не уделяется должного внимания, что является серьезной, а иногда просто фатальной ошибкой. В недавних наших исследованиях было показано, что успешные мероприятия по интродукции крапчатого суслика вследствие масштабной потери местообитаний возможны почти исключительно на охраняемых территориях в подходящих по фитоценотическим характеристикам биотопах при соблюдении научно-обоснованного антропогенного воздействия, реализуемого в форме сенокосения и выпаса (Leonova et al., 2025).

Таким образом, для успешных мероприятий по интродукции исследователь должен четко ответить на два вопроса – кого и куда он собирается переселять? Рассмотрим результаты нашего исследования с этих методических позиций.

Проведенный анализ генетической структуры интродуцированной популяции степного сурка в сравнении с материнскими популяциями, являющимися донора-

ми для переселения зверьков, выявил ряд ее особенностей, свидетельствующих как о качестве формирующегося состава ее населения, так и степени ее устойчивости.

По аллельному спектру микросателлитной ДНК популяция «Заповедник» характеризуется высокими долями уникальных для нее аллелей, при высоком уровне полиморфности ее генетической структуры (наблюдаемой гетерозиготности (H_{obs}) – 0.775 и генного разнообразия (AGD) – 0.739), что указывает на стабильное состояние и отсутствие в ней действия отбора. Обнаружение аллелей микросателлитной ДНК, не выявленных в материнских поселениях, связано, вероятно, с вселенцами первой (2014) волны, которые успешно закрепились в новом местообитании и сформировали ядро будущего поселения. Этот вывод подтверждают данные о генетических дистанциях ($\Delta\mu^2$) и индексах фиксации гамет (F_{ST}) 5 проанализированных популяций степного сурка. Максимальные значения индекса фиксации F_{ST} были получены для популяции «Заповедник» при сравнении ее со всеми популяциями – «Чистые пруды» (0.336), саратовские популяции (0.322 и 0.329) и «Чирчим» (0.301). Аналогичные результаты были получены по $\Delta\mu^2$ -дистанциям. При сравнении популяции «Заповедник» с другими популяциями максимальная дистанция была получена для популяции «Чистых прудов» (3.135), а минимальная – для «Чирчим» (1.564). Таким образом, популяция «Заповедник» характеризуется особенной генетической структурой, которая сформировалась в результате многоэтапной (2014, 2020, 2021) интродукции и устойчивой изоляции.

Статус восстановленной популяции степного сурка в ГПЗ «Приволжская лесостепь» подтверждает и проведенная кластеризация данной популяции с популяциями-донорами с целью выявления между ними сходства, возникшего в результате интродукции. Выявленные уникальные, не отмеченные у других, черты генетической структуры восстановленной на территории заповедника популяции являются следствием искусственного пути ее формирования. Они довольно ярко проявляются на фоне слабо дифференцированных материнских популяций степного сурка, формирующихся за счет естественных динамических популяционных процессов. Состав населения популяции «Заповедник» в большей степени образован особями, имеющими генотипы, схожие с генотипами зверьков только из популяции «Чирчим» (90%), и заметно меньшей с генотипами особей из других материнских популяций.

Таким образом, подводя итог изложению и обсуждению полученных в ходе исследования результатов, мы приходим к следующим выводам. Успешность мероприятий по интродукции степного сурка в равной степени зависит как от качества и состава переселяемой группы зверьков, так и от биотопического соответствия того места обитания, где планируется восстановление поселения, и условий обитания популяции-донора. При формировании группы переселенцев в первую очередь предпочтение необходимо отдавать семейным группировкам матери и сурчат текущего года размножения, но ведущих уже активную наземную деятельность (отлов необходимо проводить только живоловками), далее предпочтительней молодые семейные группы сурков прошлого года размножения, у которых миграционная активность, связанная с пострепродуктивным дроблением семейных группировок, завершена. И наконец, более или менее успешно может быть проведено

переселение зверьков-одиночек. При этом обеспечить полный отлов семейных групп трудно, особенно в диффузных поселениях степного сурка. Несколько легче такой отлов можно провести в ленточных поселениях, испытывающих дефицит пространства и имеющих разреженное расположение семейных участков. При выборе места отлова зверьков, для предотвращения повышения миграционной активности у зверьков-вселенцев в условиях незнакомого местообитания, необходимо стремиться к большему соответствию условий обитания в точке изъятия и точке вселения. Перечисленные выше методические замечания по интродукции степного сурка в условиях Среднего Поволжья нашли подтверждения в результатах нашего исследования.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ / REFERENCES

Abrakhina I. B. Results of conservation and artificial resettlement of *Marmota bobak* in the Ulyanovsk region. In: *Biology, Ecology, Conservation and Management of Marmots: Materials from the All-Union Meeting*. Moscow, A. N. Severtsov Institute of Evolutionary Morphology and Animal Ecology of the USSR Academy of Sciences Publ., 1991, pp. 69 (in Russian).

Arrigi F. E., Bergendahl G., Mandel M. Isolation and characterization of DNA from fixed cells and tissues. *Experimental Cell Research*, 1968, vol. 50, iss. 1, pp. 47–53. [https://doi.org/10.1016/0014-4827\(68\)90392-3](https://doi.org/10.1016/0014-4827(68)90392-3)

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

Bibikov D. I., Dezhkin A. V. The revival of the steppe marmot – bobac. *Priroda*, 1987, no. 11, pp. 33 (in Russian).

Bibikov D. I., Dezhkin A. V., Rumyantsev V. Yu. History and modern of the bobac (*Marmota bobak* Müll.) in Europe. *Bulletin of Moscow Society of Naturalists. Biological Series*, 1990, vol. 95, iss. 1, pp. 15–30 (in Russian).

Brookfield J. F. Y. A simple new method for estimating null allele frequency from heterozygote deficiency. *Molecular Ecology*, 1996, vol. 5, iss. 3, pp. 453–455. <https://doi.org/10.1046/j.1365-294x.1996.00098.x>

Bruvo R., Michiels N. K., D'Sousa T. G., Schulenberg H. A simple method for calculation of microsatellite genotypes irrespective of ploidy level. *Molecular Ecology*, 2004, vol. 13, iss. 7, pp. 2101–2106. <https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2004.02209.x>

Buchanan K., Burt de Perera T., Carere C., Carter T., Hailey A., Hubrecht R., Jennings D., Metcalfe N., Pitcher T., Peron F., Sneddon L., Sherwin C., Talling J., Thomas R., Thompson M. Guidelines for the treatment of animals in behavioural research and teaching. *Animal Behaviour*, 2012, vol. 83, iss. 1, pp. 301–309. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2011.10.031>

Chakraborty R., Zhong Y., Jin L., Budowle B. Nondetectability of restriction fragments and independence of DNA fragment sizes within and between loci in RFLP typing of DNA. *The American Journal of Human Genetics*, 1994, vol. 55, iss. 2, pp. 391–401.

Clark L., Drauch Schreier A. Resolving microsatellite genotype ambiguity in populations of allopolyploid and diploidized autopolyploid organisms using negative correlations between allelic variables. *Molecular Ecology Resources*, 2017, vol. 17, iss. 5, pp. 1090–1103. <https://doi.org/10.1111/1755-0998.12639>

Dezhkin A. V. Artificial Resettlement of the steppe marmot in Russia and its outcomes. In: Rumyantsev V. Yu., ed. *Abstracts of International Meeting on Marmots of CIS*. Moscow, 1993, pp. 8–9 (in Russian).

Dimitriev 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 reacclima-

zation of the bobak (*Marmota bobac* Müll.) in the Volga Region. *Actual Problems of Marmots Investigation (Collection of Scientific Articles)*. Moscow, ABF, 1994, pp. 45–62.

Dimitriev A. V., Buyashkin A. N., Marfin V. G., Kuvshinov V. A. Additional information on the distribution of marmots in the Middle Volga region. *Marmots of North Eurasia: Conservation of Biodiversity. Abstracts of II International Meeting on Marmots of CIS*. Moscow, ABF, 1996, pp. 21–22 (in Russian).

Dobrolyubov A. N. Relict settlement of the steppe marmot (*Marmota bobak* Müll.) in the Poperechenskaya steppe and its reintroduction into the natural complexes of the reserve. In: *Biological Diversity and Dynamics of Natural Processes in the Privolzhskaya Forest-Steppe State Nature Reserve. Poperechenskaya Steppe: Works of the Privolzhskaya Forest-Steppe State Nature Reserve*. Penza, Privolzhskaya Forest-Steppe State Nature Reserve Publ., 2013, iss. 3, pp. 165–169 (in Russian).

Dobrolyubov A. N. Chronicle of nature: Reintroduction of the steppe marmot (*Marmota bobak* Müll.) in the Privolzhskaya Forest-Steppe State Nature Reserve. In: Ochagov D. M., ed. *Scientific Research in State Strict Nature Reserves and National Parks of the Russian Federation (2015–2021)*. Simferopol, Bisnes-Inform, 2022, iss. 5, pp. 233–234 (in Russian).

Dobrolyubov A. N., Leonova N. A. The structure of the steppe marmot colonies and the influence of its vital activity on the floral composition of the vegetation of the Ostrovtsovskaya forest-steppe. *Russian Journal of Ecosystem Ecology*, 2024, vol. 9, no. 1 (in Russian). <https://doi.org/10.21685/2500-0578-2024-1-5>

Evanno G., Regnaut S., Goudet J. Detecting the number of clusters of individuals using the software STRUCTURE: A simulation study. *Molecular Ecology*, 2005, vol. 14, iss. 8, pp. 2611–2620. <https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2005.02553.x>

Excoffier L., Laval G., Schneider S. Arlequin (version 3.0) An integrated software package for population genetics data analysis. *Evolutionary Bioinformatics Online*, 2007, no. 1, pp. 47–50.

Gower J. C. Some distance properties of latent root and vector methods used in multivariate analysis. *Biometrika*, 1966, vol. 53, no. 3–4, pp. 325–328. <https://doi.org/10.2307/2333639>

Gromov I. M., Guriev A. A., Novikov G. A., Sokolov I. I., Strelkov P. P., Chapsky K. K. *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, 1995. 641 p. (in Russian).

Guo X., Liu C., Bi S., Zhang X. A framework for developing biodiversity conservation networks based on morphological spatial pattern analysis and the maximum entropy model: A case study of the Jiangnan Plain, China. *Diversity*, 2025, vol. 17, iss. 1, article no. 50. <https://doi.org/10.3390/d17010050>

Leonova N. A., Kartavov N. A., Chernyshova O. V., Volkova E. K., Titov S. V. Vegetation transformation as a limiting factor in the existence of rodent populations in open area (using the example of *Spermophilus suslicus*). *Povolzhskiy Journal of Ecology*, 2025, no. 1, pp. 31–47 (in Russian). <https://doi.org/10.35885/1684-7318-2025-1-31-47>

Leopold C. R., Fortini L. B., Sprague J., Sprague R. S., Hess S. C. Using systematic conservation planning to identify climate resilient habitat for endangered species recovery while retaining areas of cultural importance. *Conservation*, 2024, vol. 4, iss. 3, pp. 435–451. <https://doi.org/10.3390/conservation4030028>

Lisovsky A. A., Stakheev V. V., Saveljev A. P., Ermakov O. A., Smirnov D. G., Glazov D. M., Obolenskaya E. V., Sheftel B. I., Titov S. V., eds. *Atlas of Mammal Distribution in the European Part of Russia*. Moscow, KMK Scientific Press, 2025. 448 p. (in Russian).

Lugonja T. N., Pouwels R., Arok M., Radišić D., Čosić N., Čirović D., Wamelink G. W. W. Combining local monitoring data and scientific models to prioritize conservation for European

ground squirrel and safeguard grassland habitats. *Landscape Ecology*, 2025, vol. 40, iss. 1, article no. 21. <https://doi.org/10.1007/s10980-024-02037-1>

Lynch M. The similarity index and DNA fingerprinting. *Molecular Biology and Evolution*, 1990, vol. 7, iss. 5, pp. 478–484. <https://doi.org/10.1093/oxfordjournals.molbev.a040620>

McManus J., Smit A. J., Faraut L., Couldridge V., van Deventer J., Samuels I., Devens C., Smuts B. The Recolonisation of the Piketberg leopard population: A model for human–wildlife coexistence in a changing landscape. *Conservation*, 2024, vol. 4, iss. 2, pp. 273–287. <https://doi.org/10.3390/conservation4020018>

Pritchard J. K., Wen X., Falush D. *Documentation for structure software: Version 2.3*. 2010. 38 p. Available at: <http://pritch.bsd.uchicago.edu/structure.html> (accessed May 17, 2025).

Rumyantsev V. Yu. Reacclimatization of the steppe marmot: The results and problems (Message 1: Some methodological questions). In: *Revival of Steppe Marmot: Proceedings of the International Seminar on the Marmots within the CIS Countries*. Moscow, ABF, 1997a, pp. 30–32 (in Russian).

Rumyantsev V. Yu. Reacclimatization of the steppe marmot: The results and problems (Message 2: Theoretical problems). In: *Revival of Steppe Marmot: Proceedings of the International Seminar on the Marmots within the CIS Countries*. Moscow, ABF, 1997b, pp. 32–35 (in Russian).

Rumyantsev V. Yu., Ermakov O. A., Il'in V. Yu., Dobrolyubov A. N., Soldatov M. S., Damlenko E. A. On the history and modern state of the steppe marmot (*Marmota bobak* Mull.) in Penza oblast. *Arid Ecosystems*, 2012, vol. 2, iss. 2, pp. 111–119. <https://doi.org/10.1134/S2079096112020096>

Sambrook J., Fritsch E. F., Maniatis T. *Molecular Cloning: A Laboratory Manual*. New York, Cold Spring Harbor Laboratory Press, 1989. 1659 p.

Sprygin I. I. Some information about the fauna of the steppe near the village of Poperechnaya. In: *Materialy k opisaniyu stepi okolo der. Poperechnoi Penz. u. i zapovednogo uchastka na nei* [Materials Describing the Steppe near the village of Poperechnaya in the Penza district and the Nature Reserve Located There]. Penza, Tipo-litografiya imeni tov. Vorovskogo, 1923, pp. 43–44 (in Russian).

Titov S. V., Batova O. N., Vasilieva N. A., Savinetskaya L. E., Tchabovsky A. V. Development and characterization of new polymorphic microsatellite markers for Eurasian ground squirrel *Spermophilus fulvus* (Lichtenstein, 1823). *Russian Journal of Theriology*, 2020, vol. 19, no. 2, pp. 131–135. <https://doi.org/10.15298/rusjtheriol.19.2.03>

Zhigarev I. V., Rumyantsev V. Yu. On the state of reintroduced marmots in two forest-steppe reserves of European Russia. In: Chibilyov A. A., ed. *Steppes of Northern Eurasia: Proceedings of the Tenth International Symposium*. Orenburg, Institute of Steppe, Ural Branch of Russian Academy of Sciences Publ., 2024, pp. 443–449 (in Russian). <https://doi.org/10.24412/cl-37200-2024-443-449>

**Features of the genetic structure of the steppe marmot
(*Marmota bobak* Müll.) (Sciuridae, Mammalia)
population restored in the State Nature Reserve “Privolzhskaya Lesostep”**

S. V. Titov ^{1✉}, N. A. Kartavov ¹, A. N. Dobrolyubov ²,
O. V. Chernyshova ¹, N. A. Leonova ¹, A. A. Kuzmin ³

¹ Penza State University

40 Krasnaya St., Penza 440026, Russia

² State Nature Reserve “Privolzhskaya Lesostep”

10A Okruzhnaya St., Penza 440031, Russia

³ Penza State Technological University

1a / 11 Baydukov passage / Gagarina St., Penza 440039, Russia

Received: November 8, 2025 / revised: December 9, 2025 / accepted: December 10, 2025 / published: March 31, 2026

Abstract: The results of our analysis of the genetic structure of the steppe marmot population restored on the territory of the State Nature Reserve “Privolzhskaya Lesostep” are presented in comparison with its maternal populations for 4 microsatellite DNA loci (Xmoh C10, Xmoh D116, IGS-bp, Ssu17). Some features have been identified that indicate both the quality of the emerging composition of its population and the degree of its stability. According to the allelic spectrum of microsatellite DNA, the introduced population in the reserve is characterized by a high proportion of unique alleles, with a high level of polymorphism of its genetic structure ($H_{obs} = 0.775$, $AGD = 0.739$), indicating its stable state and no nature selection. The detection of microsatellite DNA alleles not identified in the maternal populations is probably associated with the first (2014) wave of introduced animals, who successfully entrenched in their new habitat and formed the core of the future population. This conclusion is supported by data on genetic distances ($\Delta\mu^2$) and fixation indices (F_{ST}) of the five analyzed steppe marmot populations. The highest values of F_{ST} were obtained for the population in the reserve in comparison with other populations (0.336–0.301). Similar results were obtained for genetic distances ($\Delta\mu^2$). The highest distance was obtained for two geographically close populations (3.135, 1.564). Thus, the introduced population in the reserve is characterized by a specific genetic structure, which was formed as a result of multi-stage (2014, 2020, and 2021) introduction and stable isolation. The unique features of the genetic structure of the population restored in the reserve are a consequence of the artificial method of its formation. These features stand out clearly against the backdrop of poorly differentiated maternal populations of steppe marmots, which were formed through natural, dynamic population processes.

Keywords steppe marmot, introduction, State Nature Reserve “Privolzhskaya Lesostep”, genetic structure of the population, microsatellites

Funding: This work was financially supported by the Russian Science Foundation (Project number 22-24-20099, <https://rscf.ru/project/24-24-20099>).

✉ **Corresponding author:** Department of Zoology and Ecology of the Faculty of Physical, Mathematical and Natural Sciences of the Penza State University, Russia.

ORCID and e-mail addresses: Sergey V. Titov: <https://orcid.org/0000-0001-9634-1157>, svtitov@yandex.ru; Nikita A. Kartavov: <https://orcid.org/0000-0001-9480-7523>, nikitakartavov@yandex.ru; Alexander N. Dobrolyubov: zapoved_plstep@mail.ru; Olga V. Chernyshova: <https://orcid.org/0009-0007-8287-9221>, oliarabbit@yandex.ru; Natalia A. Leonova: <https://orcid.org/0000-0001-9508-5008>, na-leonova@mail.ru; Anton A. Kuzmin: kuzmin-puh@yandex.ru.

ОСОБЕННОСТИ ГЕНЕТИЧЕСКОЙ СТРУКТУРЫ

Ethics approval and consent to participate: Animal protocols were approved by the Bioethics Committee of the Penza State University (protocol No. 7 dated March 15, 2024).

Competing interests: The authors have declared that no competing interests exist.

For citation: Titov S. V., Kartavov N. A., Dobrolyubov A. N., Chernyshova O. V., Leonova N. A., Kuzmin A. A. Features of the genetic structure of the steppe marmot (*Marmota bobak* Müll.) (Sciuridae, Mammalia) population restored in the State Nature Reserve “Privolzhskaya Lesostep”. *Povolzhskiy Journal of Ecology*, 2026, no. 1, pp. 102–121 (in Russian). <https://doi.org/10.35885/1684-7318-2026-1-102-121>