Ученые записки Таврического национального университета им. В.И. Вернадского
Серия «Биология, химия» Том 17 (56). 2004 г. № 2. С. 33-38.

УДК 599:591.91

ПРИЧИНЫ И ОСОБЕННОСТИ ДИНАМИКИ АРЕАЛОВ НЕКОТОРЫХ МЛЕКОПИТАЮЩИХ

Лобков В. А.

Численность млекопитающих, границы и структура ареалов изменчивы. Нередко их динамика остается незамеченной, но иногда привлекает внимание своими масштабами. Увеличение численности и области распространения хозяйственно ценных видов обусловливает получение дополнительной продукции, а обратный процесс беспокоит природопользователей и зоологов, особенно когда это случается с малочисленными или редкими животными и требует принятия соответствующих мер по их сохранению. Поэтому причины изменения численности и границ ареалов млекопитающих интересуют и ученых, и хозяйственников.

В отечественной литературе в последние десятилетия появилось много публикаций, описывающих с одной стороны расселение некоторых копытных, грызунов, рукокрылых [1, 2, 3, 4, 5, 6 и др.] а с другой – депрессии численности других представителей тех же систематических групп [7, 8 и др.]. В большинстве сообщений причины этих явлений авторы объясняют субъективно, не опираясь на специальные исследования. Это неудивительно, т.к. по редким видам достаточный материал собрать невозможно, сбор проб от крупных млекопитающих трудоемок и нередко законодательно запрещен особенно во время размножения. Поэтому вопросы воспроизводства, динамики качественного состава популяций в начальные периоды их процветания или депрессий обычно остаются за рамками исследований.

Восполнить пробел знаний в определенной степени можно, используя принцип аналогий. Если допустить, что причины и механизмы популяционной динамики являются общими по крайней мере для некоторых млекопитающих, а на это указывает сходство явлений, происходящих в ходе изменений их численности (динамика плодовитости, размеров, возрастной структуры и др.), то выяснив эти причины и механизмы у одного вида, наиболее доступного для изучения, можно предполагать наличие установленных закономерностей и у других.

Целью настоящего сообщения является объяснение популяционных процессов, обусловливающих динамику границ ареалов некоторых млекопитающих, с использованием знаний, полученных в ходе длительного изучения экологии одного вида грызунов.

Моделью для популяционных исследований нами избран крапчатый суслик (*Spermophillus suslicus* Guldenstaedt, 1770), обитающий в окрестностях г. Одессы. В Северо-Западном Причерноморье местами он многочисленен настолько, что позволяет собирать пробы из отдельных поселений, достаточные для достоверных сравнений. Обитает как в естественных местообитаниях, так и на полях, где

постоянно подвергается антропогенному воздействию. Его колониальные поселения то формируются на посевах многолетних трав (люцерны и эспарцета), то разгоняются вспашкой по смежным угодьям, где возникают заново. Такой пульсирующий тип пространственной структуры определяет постоянную динамику интенсивности воспроизводства и смертности и способствует выживанию вида в агроценозах. Наше изучение экологии крапчатого суслика в течение 33 лет в указанных условиях позволило выявить популяционные механизмы, управляющие численностью. Подробно они изложены нами ранее [9], поэтому в настоящем сообщении кратко излагаем их суть, чтобы объяснить явления, наблюдающиеся на границах пульсирующих ареалов некоторых других млекопитающих.

Для массового расселения животных требуется либо избыток особей, не находящих необходимых условий существования в прежних границах популяции, либо внешнее воздействие, вынуждающее их искать новые местообитания. Образование избыточного населения в замкнутой популяции возможно при условии снижения естественной смертности, увеличения воспроизводства или одновременного проявления этих процессов. У сусликов, обитающих в изолированных поселениях, расположенных в естественных биотопах в изученном регионе, прирост из-за небольшого размера выводков не всегда компенсирует даже размеры годовой убыли населения. Они не испытывают недостатка в кормах, поэтому ведут оседлый образ жизни, который предполагает значительную долю родственных спариваний. Пространственная изоляция от других поселений исключает приток иммигрантов. Поэтому численность таких поселений или сохраняется стабильной, или постепенно снижается вплоть до полного их исчезновения.

Избыточное население образуется в агроценозах, где поселения на посевах трав формируются немногими сусликами-основателями, вытесненными из смежных территорий вспашкой или неблагоприятными для жизни сельскохозяйственными культурами. В отличие от поселений в естественных биотопах их потомство развивается в условиях несформированной пространственно-этологической структуры и происходит от неродственных родителей, вследствие чего приобретает особые свойства – высокую плодовитость самок и крупные размеры. Вероятно они являются проявлением гетерозиса, т.к. наблюдаются только среди сусликов первых поколений, рожденных в первые годы после заселения ими многолетних трав. Повышенный прирост определяет быстрое заселение сусликами территории.

В последующем условия развития новых поколений сусликов изменяются. Формируется свойственная виду пространственно-этологическая структура поселений, особенностью которой является обитание группами, состоящими из родственных особей, увеличивается плотность населения. Средние величина выводков самок и размеры сусликов в ряду последующих поколений существенно снижаются, что объясняется изменившимися условиями развития и происхождением молодых особей.

Уровень плодовитости самок, формирующийся в ранние периоды развития, сохраняется в течение их жизни. Поэтому прирост в молодых поселениях сусликов оказывается повышенным в течение 2–3 лет пока размножаются особо плодовитые

самки первых поколений. В возрасте 3–4 лет они отмирают от старости и заменяются менее плодовитыми потомками из последующих поколений невысокая величина выводка которых обусловливает снижение прироста населения. Падению численности из-за слабого пополнения препятствует распашка многолетних трав, влекущая расселение сусликов по соседним полям и формирование там новых поселений, в которых воспроизводство вновь интенсифицируется.

Таким образом, увеличению численности сусликов предшествует разрушение пространственно-этологической структуры, снижение плотности населения и формирование родительских пар из неродственных особей. Эти условия определяют появление особо крупного и плодовитого потомства, сохраняющего высокий воспроизводственный потенциал в течение жизни, благодаря которому и обеспечивается последующее возрастание численности и заселение свободных местообитаний.

Сходные условия формируются на периферии поселений сусликов, а также других животных. Выселение отдельных особей из сформированных поселений происходит постоянно. Но пока на смежной территории условия обитания неблагоприятны для проживания, они и их потомки погибают и образования новых поселений не происходит или они, образовавшись, вскоре вымирают из-за повышенного уровня смертности. Вероятно поэтому, поселения европейского *(S. citellus* Linnaeus, 1766) и крапчатого сусликов на периферии их ареалов непостоянны: существуют несколько лет и исчезают [10].

Как только природная среда приходит в соответствие с требованиями вида, приплод у переселившихся в новые местообитания особей сохраняется. Обладая повышенными репродуктивными способностями, молодые животные быстро наращивают численность. При высокой плотности таких вновь образовавшихся поселений из них увеличивается поток мигрантов во все направления. Попав в прежние материнские поселения, они утрачивают возможность производить высокоплодовитое потомство, так как оно появляется в структурированных, плотно населённых группировках и приобретает тот же невысокий уровень воспроизводства. Лишь те мигранты, которые переселяются в незаселённые местообитания, продуцируют высокоплодовитых особей, способных образовать новые поселения, за пределами границ распространения вида.

Повышенные темпы размножения, а также крупные размеры животных, согласно нашим представлениям, должны наблюдаться лишь в зоне освоения видами новых территорий за пределами прежних ареалов. В старых границах будут сохраняться прежние невысокие показатели размножения и мелкие размеры особей. Давно замечено, что в случаях расселения животных нарастание численности происходит в пограничных популяциях [11], что должно обусловливаться и увеличением воспроизводства. Арнольди К.В. [12] считает, что на периферии расширяющихся ареалов животные представлены наиболее жизнеспособными, энергично размножающимися, сильными популяциями. Именно эта часть ареала должна характеризоваться определенным популяционным "напряжением".

Такую точку зрения подтверждают данные Горбенко А.С. [13] о продвижении границ ареала малого суслика (*S. pygmaeus* Pallas, 1778) на север. В самых северных

поселениях эти грызуны имеют значительно большую длину тела и черепа, чем в южных популяциях. Артемьев Ю.Т. [14] сообщает, что в период продвижения малого суслика к северу, плотность населения на периферии ареала была столь же высока как и в центре, распространен он был не спорадически, а заселял все пригодные для обитания места. Высокая численность обеспечивалась повышенной плодовитостью в среднем 7,6 эмбрионов на самку и почти стопроцентным участием самок в размножении, что редко наблюдается даже в оптимальных условиях обитания этого вида. Рыжеватый (=большой) суслик (*S. major* Pallas, 1779), сохранявший в то время границы ареала неизменными, на периферии своего распространения имел полосы спорадического размещения и низкой численности шириной более 100 км. У малого суслика, наоборот, пионерские поселения из нескольких зверьков встречались не далее 3–7 км от многочисленных колоний вблизи северной границы ареала.

Отмеченную Артемьевым Ю.Т. [14] закономерность подтвердили более поздние исследования Казанцева И.П. [15]. Изучив структуру и воспроизводство трех популяций малого суслика в 1977 г. в Уральской области, он установил, что плодовитость в самой северной из них, расположенной на периферии ареала, выше, чем в двух остальных, находящихся южнее (соответственно 7,6 ± 0,2, 7,0 ± 0,3 и 5,9 ± 0,1 эмбрионов). Примечательно, что самые северные суслики, живущие, как считает автор, в менее благоприятных условиях, чем в центре ареала, имеют также достоверно большие длину тела, длину задней стопы и массу.

О более интенсивном размножении в периферических поселениях большого суслика (*S. major* Pallas, 1779), с 1977 г. интенсивно расширяющего ареал, косвенно свидетельствуют данные Ермакова О.А. и Титова С.В. [16]. Поселения сусликов на левом берегу р. Большой Караман состояли только из молодых зверьков.

Примером указанной закономерности может служить и расширение ареала кабана (*Sus scrofa* Linneus, 1758) в середине XX столетия. Плодовитость самок на периферии ареала была повышенной до 7,2 эмбрионов в Центральном Черноземье [17] и до 6–8 поросят в регионах, где кабан появился впервые [18]. В период заселения Северо-Западного региона СССР двух- и трехлетние свиньи имели соответственно 5,5 и 6,0 эмбрионов, тогда как в местах давнего обитания в Беловежской Пуще всего 4,2, 5,5 эмбрионов соответственно [19].

Особенности расселения некоторых млекопитающих хорошо изучены. К ним относятся не только незначительные пульсации границ ареалов, но и поступательное заселение животными огромных территорий. Такими примерами могут служить расширения в XX столетии ареалов лося (*Alces alces* Linnaeus, 1758), кабана, косули (*Capreolus capreolus* Linnaeus, 1758), соболя (*Martes zibellina* Linneus, 1758), степного сурка-байбака (*Marmota bobak* Muller, 1776). Подъем численности этих видов начинался после ее глубоких депрессий. Кошкина Т.В. [20] считает, что основными предпосылками расселения животных является увеличение их численности, большая подвижность или миграционная активность, дающие возможность проникать в новые места, что приводит к скачкообразному расширению ареала.

Увеличение миграционного потока возможно в случае принудительного вытеснения периферических популяций природными или антропическими воздействиями и повышения воспроизводства ведущего к образованию избыточного населения, которое и будет колонизировать новые пространства. Такими воздействиями могут выступать пожары, бескормица, вырубка лесов, распашка степей и др. Вызывая переселения и перегруппировки животных они приводят к массовому образованию высокоплодовитых и жизнестойких потомков, интенсивное размножение которых обусловливает скорое освоение новых мест обитания.

Перемешивание население, происходившее под влиянием антропических факторов, вероятно, способствовало повышению воспроизводства крупных копытных. Восстановление ареала кабана началось в конце 30^{x} годов прошлого столетия. Корнеев А.П. [21] объясняет расселение этих животных следствием боевых действий в Восточной Европе, где были многочисленны польские, венгерские, чешские охотничьи парки, в которых содержалось много зверей. Уже с 1943 г. в течение 3–4 лет кабаны проникли в 18 областей Украины. Возможно, сыграли также роль неубранные во время войны поля картофеля, снижение пресса охоты. Смешение особей разных пространственных группировок повлекло рост гетерозиготности и увеличение плодовитости, создавшей такой прирост поголовья, который обеспечил небывалую экспансию вида в новые территории.

Лось в 30^{e} годы на Украине считался вымершим зверем [22], но с середины XX столетия быстро увеличивал численность и ареал, достигнув мест, где ранее никогда не встречался. Факторами, способствовавшими переселениям лосей, могли явиться бескормица, наступившая вследствие снижение продуктивности зимних пастбищ из-за длительного отсутствия больших лесных пожаров в одних местах (известно, что при нехватке кормов лоси широко мигрируют [23]) и беспокойство, вызванное массовыми лесозаготовками в других. Во времена Великой Отечественной войны тоже отмечались перемещения лосей из районов боев в относительно более спокойные места [24]. Встречи животных из разных очагов переживания происходили на фоне крайне низкой плотности населения вида и должны были приводить в таких условиях к образованию особо плодовитого и жизнеспособного потомства. Несомненно, быстрому росту численности способствовало сочетание благоприятных климатических условий и ограничение изъятия.

Толчком к быстрому нарастанию численности байбака, в течение нескольких последних десятилетий, могла послужить массовая распашка целины в местах сохранения немногих мест обитания вида [1], которая повлекла массовую гибель сурков от голода и вынудила уцелевших особей мигрировать в новые местообитания (на поля люцерны, ячменя, проса, неудобья по склонам балок и оврагов), где смешались особи разных семей и поселений. Их плодовитые и жизнестойкие потомки приспособились к обитанию в новых условиях и обеспечили восстановление части прежнего ареала.

Поголовье соболя сохранилось в немногих очагах переживания, в которых имело место близкородственное спаривание. Из-за ослабления изъятия по причине

полного запрета охоты в 1935–1940 гг., а, возможно, также и бескормицы, ускоряющей процесс естественного расселения, произошло слияние отдельных пространственных группировок. Прекращение изоляции, вовлечение в панмиксию соболей разных популяций обогатило наследственность и гетерозиготность особей, что обусловило и повышение плодовитости [25]. Избыток прироста обеспечил заселение соболями соседних территорий.

Колебания численности указанных видов происходило и ранее. Об этом свидетельствуют исследования истории их ареалов [1, 2, 3, 19, 26, и др.). Все они периодически вступали в фазы глубокой депрессии численности, но впоследствие восстанавливали ее. Причинами, включающими популяционные механизмы, в давние времена могли быть обширные лесные пожары, климатические аномалии, сочетание различных иных факторов. Все они должны были увеличивать выселение животных из рефугиумов, обеспечивать смешение членов разных пространственных группировок и рост плодовитости их потомков. Переселение зверей в фазе депрессии могла вызывать и низкая их численность сама по себе. В поисках партнеров для размножения животные способны преодолевать значительные расстояния, осуществляя перемешивание генофонда популяций.

Сходно происходит превращение кружевного ареала в сплошной за счёт интенсификации размножения в периферийных участках очаговых поселений при возникновении там благоприятных условий. В период естественного восстановления ареала соболя на периферии отдельных очагов переживания плотность увеличивалась быстрее, чем в центральных участках [27]. При расселении сурков рост числа семей на периферии поселений тоже резко возрастает, в то время как в границах первоначальных скоплений (в ядрах) оно остается относительно стабильным [28].

При спаде численности из-за стабилизации пространственной структуры и увеличения плотности населения торможение воспроизводства начинается раньше в наиболее старых участках популяций. Затухание роста и дальнейшее падение численности лося начиналось в южной тайге, а затем распространялось на периферию ареала, что вообще очень характерно для вспышек массового размножения животных [29].

Сокращение ареала происходит из-за повышенной элиминации в том случае, если среда обитания перестает удовлетворять требованиям вида, что сначала приводит к дроблению ареала на очаги переживания, в которых, вследствие их изоляции, преобладающими становятся процессы, ведущие к уменьшению плодовитости, старению населения и последующему массовому вымиранию. Включению регулирующих механизмов в обратном направлении мешает изменившаяся среда обитания и высокий уровень элиминации (давление хищников, пресса охоты, конкуренция с другими видами и пр.). В результате отдельные пространственные группировки постепенно вымирают и обширные территории, ранее заселенные видом, оказываются свободными от него. Примером таких процессов может служить образование разрывов в ареале степного сурка в Казахстане. Повторяющиеся в течение нескольких лет засухи привели к гибели

сурков от истощения в период спячки на огромных пространствах, которые не заселяются десятки лет [30].

Таким образом, вымирание видов может происходить на значительных пространствах одновременно, в то время как восстановление прежних границ ареала и заселение новых территорий идет поступательно и постепенно. Поэтому в случае повторного создания благоприятных условий обитания скорого восстановления ареала не наблюдается. Пример тому лось, кабан, соболь, степной сурок-байбак и др. Прошли десятилетия пока стали вновь заселяться территории, где эти животные обитали ранее.

Проиллюстрируем происходящие процессы динамики ареала на примере крапчатого суслика. Сокращение численности во второй половине XX столетия произошло из-за антропогенных преобразований местообитаний. Механизация сельского хозяйства с частыми послеуборочными вспашками зерновых, лишающих сусликов корма, увеличение в севообороте площадей пропашных культур, черные пары привели к дроблению ареала на небольшие очаги переживания, впоследствие распадавшиеся на отдельные пространственно изолированные поселения на неудобьях и вымирающие со временем. Значительные территории к концу столетия оказались свободными от грызунов.

Увеличение посевов многолетних трав в 60–70^{x} гг. способствовало сохранению отдельных популяций сусликов в агроценозах с травопольным севооборотом. В тех же районах, где суслики к этому времени вымерли полностью посевы трав не изменили ситуацию, заселять их было уже некому. В 90^{e} годы в связи с падением уровня ведения сельского хозяйства, условия для существования сусликов еще более улучшились на всей ранее заселенной ими территории степной зоны, но восстановление былого распространения вида пока не произошло. Расселение из сохранившихся кое-где очагов обитания сусликов будет происходить медленно, путем образования пионерских поселений по границам заселенной территории. Скорость расселения большого суслика в Заволжье – 2–5 км в год [16], значит, если предположить такую же скорость расселения для крапчатого суслика, то естественное заселение территории, например, на глубину 100 км возможно не ранее 20–50 лет.

Восстановление ареалов можно ускорить, вселяя животных в места прежнего обитания, что подтверждается работами по расселению соболя, лося, кабана, степного сурка и др. Также путем интродукции особей в новые местообитания можно расширить границы исторических ареалов некоторых видов.

Перемещениям млекопитающих иногда препятствуют естественные преграды, горные хребты, реки, моря и др. Поэтому изменение границ ареалов происходит медленнее, чем образуются благоприятные условия существования на новых территориях. Вымирание видов, как указывалось выше, одновременно охватывает значительные пространства и не зависит от преград. Поэтому и создаются экологические ниши, пустующие десятки и сотни лет. Вмешательство человека в процесс формирования фаун способно ускорить заселение животными новых территорий и компенсировать утрату продуктивности местообитаний.

ВЫВОДЫ

Причина расширения ареалов некоторых млекопитающих – возрастание численности на периферии ареала из-за интенсификации воспроизводства и снижения уровня смертности.

Увеличение показателей размножения обусловливается разрушением пространственно-этологической структуры периферических популяций действием природных и антропогенных факторов на фоне пониженной плотности населения.

Наиболее высокие показатели размножения и крупные размеры особей наблюдаются в период расселения животных на периферии растущих частей ареалов.

Вымирание популяций из-за неблагоприятных условий обитания охватывает одновременно обширные пространства, а заселение свободных территорий происходит постепенно, путем последовательного формирования дочерних пространственных группировок на границах областей распространения видов.

Дальнейшее изучение популяционных процессов в формирующихся поселениях других млекопитающих позволит опровергнуть или уточнить наши представления о причинах изменения границ их распространения и предложить мероприятия по управлению этим явлением в интересах хозяйственной деятельности.

Список литературы

1. Абеленцев В. И. Байбак на Украине / Фауна и экология грызунов. – МГУ, 1971. – В. 10. – С. 29–35.
2. Тимофеева Е. К. Лось. – Л.: ЛГУ, 1974. – 167 с.
3. Тимофеева Е. К. Косуля. Серия: Жизнь наших птиц и зверей. – Л.: ЛГУ, 1985. – 224 с.
4. Волох А. Екологічне регулювання чисельності лося у південній частині України // Вісник Львівського університету. Серія біологічна. – 2002. – В. 30. – С. 49–54.
5. Волох А.М. Особенности формирования приазовской части ареала средиземноморского нетопыря, Pipictrellus kuhlii // Вестник зоологии. – Киев, 2002. – В. 1. – С. 101–104.
6. Панов Г. Динаміка ареалів та чисельності напівводних хутрових звірів в Україні у другій половині XX століття // Вісник Львівського університету. Серія біологічна. – 2002. – В. 30. – С. 119–132.
7. Ссавці України під охороною Бернської Конвенції / Під ред. І. В. Загороднюка. – Київ, 1999. – 222 с.
8. Дрогобыч Н. Е., Полищук И. К. История природопользования и судьба популяции малого суслика *Citellus pygmaeus* Pall. 1788 в заповеднике "Аскания-Нова" // Вісті біосферного заповідника "Асканія-Нова". – 2001. – Т. 3. – С. 57–66.
9. Лобков В. А. Крапчатый суслик Северо-Западного Причерноморья: биология, функционирование популяций. – Одесса: Астропринт, 1999. – 272 с.
10. Сокур И. Т., Дворников М. В., Лобков В. А., Полушина Н. А., Реут Ю. А., Токарский В. А., Филипчук Н. С. Наземные беличьи Украины (современное состояние, особенности экологии, рациональное использование и охрана) / Изученность териофауны Украины, её рациональное использование и охрана. – Киев: Наукова думка, 1988. – С. 51–63.
11. Тимофеев-Рессовский Н. В., Яблоков А. В., Глотов Н. В. Очерк учения о популяции. – М., 1973. – 277 с.
12. Арнольди К. В. О теории ареала в связи с экологией и происхождением видовых популяций // Зоол. ж. – 1957. – Т. 36. – В. 11. – С. 1609–1629.
13. Горбенко А. С. О продвижении ареала малого суслика на территории Среднего Приднепровья / Грызуны. Матер. 6 Всес. совещ. – Л.: Наука, 1983. – С. 5–7.

14. Артемьев Ю. Т. К вопросу о размещении вида внутри ареала на примере рыжеватого и малого сусликов (*Citellus major* Pall., *Citellus pygmaeus* Pall.) // Природные ресурсы Волжско-Камского края. – М.: Наука, 1964. – С. 53–59.
15. Казанцев И. П. Плодовитость и эмбриональная смертность в территориальных группировках трех видов грызунов / Микроэволюция. – Казань, 1981. – В. 1. – С. 80–164.
16. Ермаков О. А., Титов С. В. Динамика границы ареала большого суслика *Spermophilus major* (Rodentia, Sciuridae) в Поволжье // Зоол. ж. – 2000. – Т. 79. – № 4. – С. 503–509.
17. Сухоруслов М. С. Экологические особенности и хозяйственное значение кабана Центральной Черноземной области. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. – Воронеж, 1972. – 17 с.
18. Русаков О. С. Особенности размножения кабана в северо-западных областях СССР / Копытные фауны СССР. – М., 1980. – С. 199–200.
19. Русаков О. С., Тимофеева Е. К. Кабан (экология, ресурсы, хозяйственное значение на Северо-Западе СССР). – Л.: ЛГУ, 1984. – 207 с.
20. Кошкина Т. В. Динамика ареалов животных в условиях антропогенной трансформации ландшафта / Влияние антропогенной трансформации ландшафта на население наземных позвоночных животных. – М., 1987. – Ч. 1. – С. 10–18.
21. Корнеев А. П. Колебания численности дикого кабана на Украине и рациональные нормы плотности его поголовья в охотничьих хозяйствах / Труды 9 Международного конгр. биологов-охотоведов. – М., 1970. – С. 812–814.
22. Мигулин О. О. Звірі УРСР. – К.: АН УРСР, 1938. – 426 с.
23. Данилкин А. О цикличности в динамике численности лося // Охота и охотн. хоз-во. – 1997. – № 6. – С. 12–16.
24. Малютин К. Танька // Охота и охотн. хоз-во. – 1967. – № 12. – С. 30–32.
25. Павлинин В. Н. Отношения между близкими видами млекопитающих в районах соприкосновения их ареалов (на примере отношения куницы и соболя на Урале. Автореф. дис. ... докт. биол. наук. – Свердловск, 1964. – 42 с.
26. Филонов К. П. Лось. – М.: Лесная пром., 1983. – 246 с.
27. Абрамов В. К. Восстановление ареала и численности соболя в Приморском крае / Охотоведение. – М.: Лесная пром., 1972. – С. 141–161.
28. Бибиков Д. И. Популяционные структуры и репродуктивная стратегия сурков / Структура популяций сурков. – М., 1991. – С. 6–31.
29. Реймерс Н. Ф. Экологические сукцессии и промысловые животные / Охотоведение. – М.: Лесная пром., 1972. – С. 67–108.
30. Токарский В.А. Байбак и другие виды рода сурков. – Харьков, 1997. – 303 с.

Поступила в редакцию 06.04.2004 г.