

THE GEOGRAPHICAL POPULATIONS OF THE STEPPE MARMOT,
Marmota bobak (A BIOACOUSTICAL ANALYSIS)
ГЕОГРАФИЧЕСКИЕ ПОПУЛЯЦИИ СТЕПНОГО СУРКА,
Marmota bobak (БИОАКУСТИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ)
LES POPULATIONS GÉOGRAPHIQUES DE MARMOTTES DES STEPPES,
Marmota bobak: ANALYSE BIOACOUSTIQUE

А.А.Никол'skii
А.А.Никольский

Ecology Department, Peoples' Friendship University of Russia,
Moscow, Russia
Экологический факультет Российского университета
дружбы народов, г. Москва, Россия

Abstract

Analysis of geographic variability of the *Marmota bobak* alarm call supports the view of V.Yu. Rumyantsev (1997, 1997a) regarding the isolation effect of the valleys of big rivers crossing the range of the species *meridionally* except the Ural River. The results obtained give ground to believe that within the species range, the bobak is represented by four geographical populations, which for a long time were isolated by the river systems of the Don, Volga and Turgai rivers. According to Rumyantsev (1997, 1997a), the latter is not mechanical but rather a «biotic» obstacle, being currently well surmountable physically, in terms of a number of ecological factors little suitable for the life of marmots. The geographical populations only partly coincide with the conventional subspecies of the steppe marmot.

Key-words: Steppe marmot, alarm call, geographic variability, geographical isolation, geographical populations.

Резюме

Анализ географической изменчивости предупреждающего об опасности сигнала байбака в общем подтверждает мнение В.Ю. Румянцева (1997, 1997а) об изолирующем эффекте долин крупных рек, пересекающих ареал вида в *меридиональном* направлении, за исключением Урала. В пределах видового ареала степной сурков представлен, видимо, 4 географическими популяциями, длительное время изолированными речными системами Дона, Волги и Тургая. Последний, по мнению В.Ю. Румянцева (1997, 1997а), представляет собой не механическую, а «биотопическую» преграду, так как в настоящее время физически преодолим, но по ряду экологических факторов мало пригоден для обитания сурков. Географические популяции лишь частично совпадают с принятыми подвидами степного сурка, что возможно объясняется слабой изученностью изменчивости вида.

Ключевые слова: степной сурков, предупреждающий об опасности сигнал, географическая изменчивость, географическая изоляция, географические популяции.

Résumé

L'analyse de la variabilité géographique des cris d'alarme de *Marmota bobak* supporte l'hypothèse de V.Yu. Rumyantsev (1997, 1997a) selon laquelle les vallées des grandes rivières, à l'exception de l'Oural, coupant méridionalement l'aire de distribution de l'espèce ont un effet d'isolement. Les résultats permettent de penser qu'existe au sein de l'aire de répartition de l'espèce bobak quatre populations géographiques, isolées depuis longtemps par les systèmes fluviaux du Don, de la Volga, et du Turgai. Le dernier, selon Rumyantsev (1997, 1997a), n'est pas un obstacle mécanique, il peut être facilement surmonté physiquement, mais plutôt « biotique », du fait de la rareté des facteurs écologiques favorables à la vie des marmottes. Les populations géographiques ne coïncident que partiellement avec les sous-espèces conventionnelles de la marmotte des steppes.

Mots-clés : Marmotte des steppes, cri d'alarme, variabilité géographique, isolement géographique, populations géographiques.

Introduction

V.Yu. Rumiantsev, on the grounds, which are «fairly evident from the biogeographical standpoint» (Rumiantsev 1997, 1997a) paid attention to the fact that «for the bobak, a hibernating and low mobile animal, valleys of the big rivers crossing the area from the north to the south may be the main physical barrier». According to Rumiantsev, those obstacles in the modern bobak range are the valleys of the Don, Volga, and Ural Rivers, and the Turgay depression beyond the Urals.

However, the view of Rumiantsev appears to be too general because he does not take into account the details of geographic variability of the species: it is known that the criterion of the effectiveness of an obstacle is the degree of gap in the variability of the feature (Mayr 1968).

The present study is concerned with the test of how effective the valleys of big rivers are as obstacles affecting the population structure of the steppe marmot. Selected as a diagnostic trait is the characteristic of the frequency modulation of the alarm call, which is species-specific in marmots, and its variability, presumably, is not impacted by selection by environmental factors in contrast to the other feature of rhythmical organisation (Nikol'skii 1984). When I selected this trait as diagnostic, I proceeded from the fact that its geographical variability essentially affects the gene flow interrupted by obstacles.

The populations distinguished on the basis of discontinuities in variability would be more neutrally referred to as «geographical populations» rather than subspecies, which helps avoid some extra discussion.

Materials and Techniques

The alarm call of the marmots was recorded with a tape-recorder in the field. An acoustical reaction by the animals was provoked by a person standing a dozen meters apart from the marmots.

The signal of the steppe marmot consists of two components, low- and high-frequency (Nikol'skii 1984). For an analysis of geographical variability one characteristic sign of the high-frequency component was used, the rate of frequency attenuation for a specific time interval. In this study the rate of frequency attenuation during 20 ms was measured: «the sign» is the index (I_k), the ratio of two frequencies, the frequency 20 ms after the maximal frequency (F_m) to the maximal frequency (F_k) (Fig. 1).

The signal was tape-recorded in 11 local populations (Fig. 2). The place and time of material collection, the name of the collector, and the number of individuals recorded (n) is enumerated below.

1. *Kharkov*. Ukraine. Kharkov region, Velikij Burluk district, neighborhood Zelenij Haj Village. August 1997. A.A. Nikol'skii. $n = 24$.
2. *Lugansk*. Ukraine. Lugansk region, Melovoye district, Bobak nature reserve of The Ukrainian Science Academy (neighborhood Krinichnoye Village). June 1969. A.A. Nikol'skii. $n = 23$.
3. *Saratov*. Russia. Saratov region, Saratov district, the state farm «Ozernij». May 1973. I.B. Pereladova. $n = 16$.
4. *Ulyanovsk*. Russia. Ulyanovsk region, neighborhood Shilovka Village. August 1991. I.V. Sukhanova. $n = 19$.
5. *Ozinki*. Russia. Saratov region, Ozinki district, neighborhood Ozinki Village. May 1973. I.B. Pereladova. $n = 16$.
6. *Grachyovka*. Russia. Orenburg region, Grachyovka district, neighborhood Komsomol'skiy Village. June 1997. A.A. Nikol'skii. $n = 26$.
7. *Kuvandik*. Russia. Orenburg region, Kuvandik district, neighborhood Mayachnij Village. June 1997. A.A. Nikol'skii. $n = 30$.
8. *Svetlij*. Russia. Orenburg region, Svetlij district, «The Aschisaj steppe» division of a nature reserve «The Orenburgskij» (neighborhood Pervomayskiy Village). June 1997. A.A. Nikol'skii. $n = 28$.
9. *Naumovka*. Kazakstan. Tselinograd region, Alekseevka district, neighborhood Naumovka Village. July 1981. N.A. Formozov. $n = 25$.
10. *Ermentau*. Kazakstan. Tselinograd region, Ermentau district, neighborhood Alagbas Village. July 1981. N.A. Formozov. $n = 21$.
11. *Semisbugi*. Kazakstan. Karaganda region, Ulyanovsk district, neighborhood Semisbugi Village. May-June 1979. I.V. Rutovskaya. $n = 19$.

The spectrum analysis of the records were done by means of THE BIOOPTIMA computer program, Ver.4. Data were created with the help of the statistical program STATGRAPHICS Plus, Ver. 2.1.

Results

Fig. 3 shows the means of the *I*_k index. The maximal differences for the given character occur only between the most distant populations of the western (1, 2) and eastern (9, 10, 11) edge of the range of the species. The other six populations, dwelling on the right bank of the Volga River (3, 4) and in the Southern Urals (5, 6, 7, 8) form a variability series close to a cline, but in terms of this character the South Ural populations unexpectedly proved closer to the Ukrainian rather than to their immediate neighbors in the West and in the East.

Based on the analysis of means (Fig. 3) I merged local populations into four geographical populations, referring to them conventionally as: (1) *Ukrainian* (1, 2 local); (2) *Volgaside* (3, 4); (3) *Volga-Ural* (5, 6, 7, 8) and (4) *Trans-Turgai* (9, 10, 11).

The means of the merged samples distinguished in the geographic populations are presented in Fig. 4. It clearly demonstrates the similarity of the *Ukrainian* and *Volga-Ural* geographical populations and the differences between the populations in the combinations: *Ukrainian*, *Volgaside*, *Trans-Turgai* and *Volga-Ural*, *Volgaside*, *Trans-Turgai*.

On the basis of the distribution of the means of the *I*_k index of the local (Fig. 3) and geographical (Fig. 4) populations, Fig. 5 shows the most probable spatial pattern of geographical populations of the bobak and the obstacles that separate them.

Conclusion

Analysis of geographic variability of the bobak signal supports the view of V.Yu. Rumiantsev (1997, 1997a) regarding the isolation effect of the valleys of big rivers, except the Ural River, crossing the range of the species meridionally. The Ural River does not appear to be an insurmountable obstacle for the steppe marmot, because the largest part of it flows not meridionally but rather latitudinally.

The results obtained support the interpretation that within the species range, the bobak is represented by four geographical populations, which for a long time were isolated by the river systems of the Don, Volga, and Turgai rivers. According to Rumiantsev (1997, 1997a), the latter is not a mechanical but rather a «biotic» obstacle, being currently well surmountable physically, in terms of a number of ecological factors little suitable for the life of marmots.

The most probable foci of the origin of modern geographical populations of the given species are the Upper-Pleistocene refuges: Middle-Russian and Volgaside Uplands, the Mugodzhary, and the Kazakh hummocky country. The former three were earlier distinguished by Dinesman (1983).

The mutual closeness of the *Ukrainian* and *Volga-Ural* geographical populations is hard to explain. It well may be that these populations are relicts of the same (?) time.

The geographical populations only partly coincide with the conventional subspecies of the bobak, which can be explained by the fact that this species has been studied insufficiently. At the same time the view of Rumiantsev (1997) to the effect that «the Trans-Ural population has never been analysed systematically» appears too categorical. For instance, the studies by Kapitonov (1966), Nikol'skii et al. (1983), Kolesnikov et al. (1996) and some others are no doubt systematic. True, their work is insufficient to solve such a complicated and debatable problem of the systematics of the subspecies.

Further analysis of variability of the bobak alarm call may be useful for a deeper insight into the structure and history of the range of this species. It is feasible to follow up this work along the following lines: (1) collect and analyse material from local populations dwelling between the *Volgaside* and *Volga-Ural* and *Volga-Ural* - *Volgaside* geographical populations and (2) use statistical methods to find the most conservative character locally. Comparative analysis of the variability of several local-temporal populations is needed for that, i.e., those that dwelled in the same area in different years.

Acknowledgments

I am grateful to O.B. Pereladova, M.V. Rutovskaya, M.V. Sukhanova, and N.A. Formozov for the tape-records of the marmot alarm calls. Thanks are also due to Prof. V.N. Rudy and her students, E. Roschina and O. Soroka, for assistance in the Orenburg region. Special thanks are due to V.Yu. Rumiantsev for discussion of this problem and technical assistance.

This work was supported in part by INTAS-94-1428.

REFERENCES / ЛИТЕРАТУРА

- Dinesman L.G. 1983. The history of a bobak of the Russian plain in the Holocene. Pp. 32-35 in *A protection, rational use and ecology of marmots*. Math. All-Union Conf., Moscow. (in Russian).
- Kapitonov V.I. 1966. The distribution of marmots in The Central Kazakstan and a perspective their industry. *Proc. Inst. of Zool. Asc. Kas. SSR* 26:94-134. (in Russian).
- Kolesnikov V.V., V.L. Mashkin & B.E. Zarubin. 1996. Differences of the measurements body of bobaks from the west and east parts of area). Pp. 54-56 in *Marmots of North Eurasia: a conservation of a biodiversity. Thes. Proc. II Int. (VI) Conf. on marmots of UIS*. Moscow: ABF Pub. House. (in Russian).
- Mayr E. 1968. Animal species and evolution (Russ. transl.). Moscow: Mir Pub. House. 597 p.
- Nikol'skii A.A. 1984. Sound signals of mammals in evolutionary process. Moscow: Nauka Pub. House, 199 p. (in Russian).
- Nikol'skii A.A., L.Yu. Yanina, M.V. Rutovskaya & N.A. Formozov. 1983. Variability of the sound signal of steppe and gray marmots (*Marmota bobac*, *M. baibacina*; Sciuridae, Rodentia) in the zone of secondary contact. *Zool. J.* 62:1258-1266. (in Russian).
- Rumiantsev V.Yu. 1997. A reacclimatization of the bobak: sums and problems (Report 2 - some theoretical questions). Pp. 32-35 in *A revival of the steppe marmot. Thes. Proc. Int. Conf. on marmots of UIS*. Moscow: ABF Pub. House. (in Russian).
- Rumiantsev V.Yu. 1997a. To the problem of the bobak marmot area structure. Pp. 83-84 in *Holarctic marmots as a factor of biodiversity. III Int. Conf. on Marmots. Abstracts*, Moscow: ABF Pub. House. (in Russian).

На русском языке / In Russian :

- Динесман Л.Г. К истории байбака Русской равнины в голоцене // *Охрана, рациональное использование и экология сурков*. - *Мат. Всес. Сов.*, 3-5 февраля, Москва. М.: 1983, с. 32-35.
- Капитонов В.И. Распространение сурков в Центральном Казахстане и перспективы их промысла. // *Тр. Ин-та зоологии АН КазССР*, 1966, т. 26, с. 94-134.
- Колесников В.В., Машкин В.И., Зарубин Б.Е. Различия промеров тела байбаков из восточных и западных частей ареала // *Сурки Северной Евразии: сохранение биологического разнообразия*. - *Тез. Докл. II Межд. (VI) совещания по суркам стран СНГ (г. Чебоксары, Чувашская Республика, Россия, 9-13 сентября 1996 г.)*. М.: Изд-во ABF, 1996, с. 54-56.
- Майр Э. Зоологический вид и эволюция. М.: Изд-во Мир, 1968, 597с.
- Никольский А.А. Звуковые сигналы млекопитающих в эволюционном процессе. М.: Изд-во Наука, 1984, 199 с.
- Никольский А.А., Янина И.Ю., Рутовская М.В., Формозов Н.А. Изменчивость звукового сигнала степного и серого сурков (*Marmota bobac*, *M. baibacina*; Sciuridae, Rodentia) в зоне вторичного контакта // *Зоол. журн.*, 1983, т. 62, № 8, с. 1258-1266.
- Румянцев В.Ю. Реакклиматизация байбака: итоги и проблемы (Сообщение 2 - некоторые теоретические вопросы) // *Возрождение степного сурка - Тез. Докл. Межд. Семинара по суркам стран СНГ (с. Гайдары, Харьковская обл., Украина, 26-30 мая 1997г.)*. М.: Изд-во ABF, 1997, с. 32-35.
- Румянцев В.Ю. К вопросу о структуре ареала байбака // *Сурки Голарктики как фактор биоразнообразия*. - *III Международная конференция по суркам (Россия, Чувашская Республика, г. Чебоксары, 25-30 августа 1997 г., тез. докл.)*. М.: Изд-во ABF, 1997а, с. 83 - 84.

FIGURES / РИСУНКИ

Fig. 1. Comments on the methods. A characteristic of frequency modulation of the high-frequency component of an alarm call of the steppe marmot. «The sign» is the index (I_k), which is the ratio of the frequency 20 ms after the maximal frequency (F_k) to the maximal frequency (F_m): $I_k = F_k/F_m$.

Рис.1. Пояснение методики. Характеристика частотной модуляции высокочастотного компонента звукового предупреждающего об опасности сигнала степного сурка. В качестве «признака» использован индекс ($I_k = F_k/F_m$): отношение частоты, отстоящей на 20мс от максимальной (F_k), к максимальной частоте (F_m).

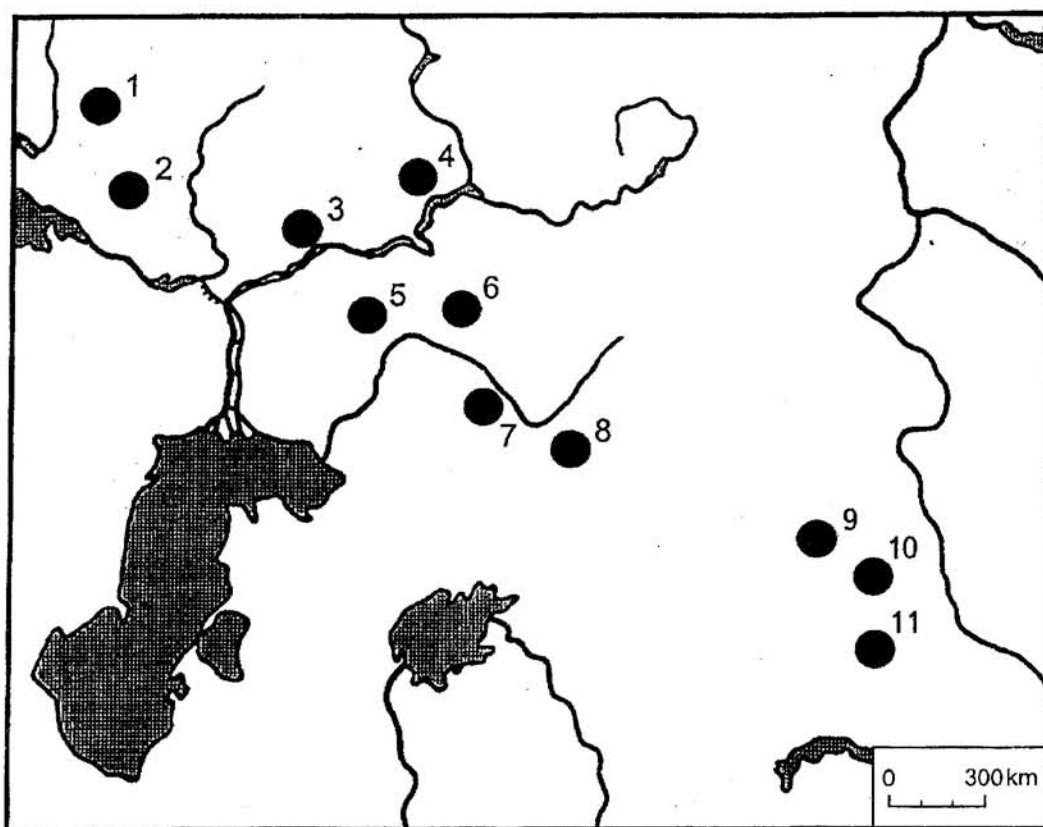
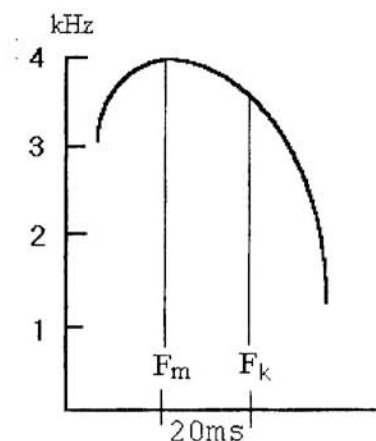


Fig. 2. The local populations of the steppe marmot: (1) Kharkov, (2) Lugansk, (3) Saratov, (4) Ulyanovsk, (5) Ozinki, (6) Grachyovka, (7) Kuvandik, (8) Svetlii, (9) Naumovka, (10) Ermentau, (11) Semisbugi.

Рис. 2. Локальные популяции степного сурка: 1 - Харьков; 2 - Луганск; 3 - Саратов; 4 - Ульяновск; 5 - Озинки; 6 - Грачевка; 7 - Кувандык; 8 - Светлый; 9 - Наумовка; 10 - Ерментау; 11 - Семизбуги.

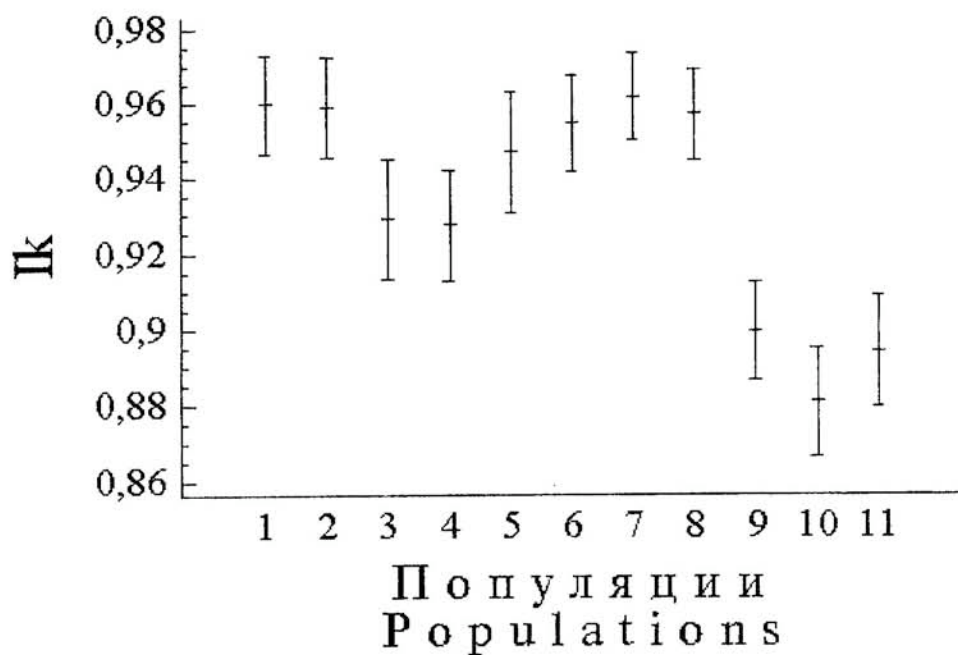


Fig. 3. Means and s.e. ($p = 0.05$) of the index I_k of the local populations (Fig.2) of the steppe marmot.

Рис. 3. Средняя и стандартная ошибка ($p = 0.05$) индекса I_k локальных популяций (см. рис.2) степного сурка.

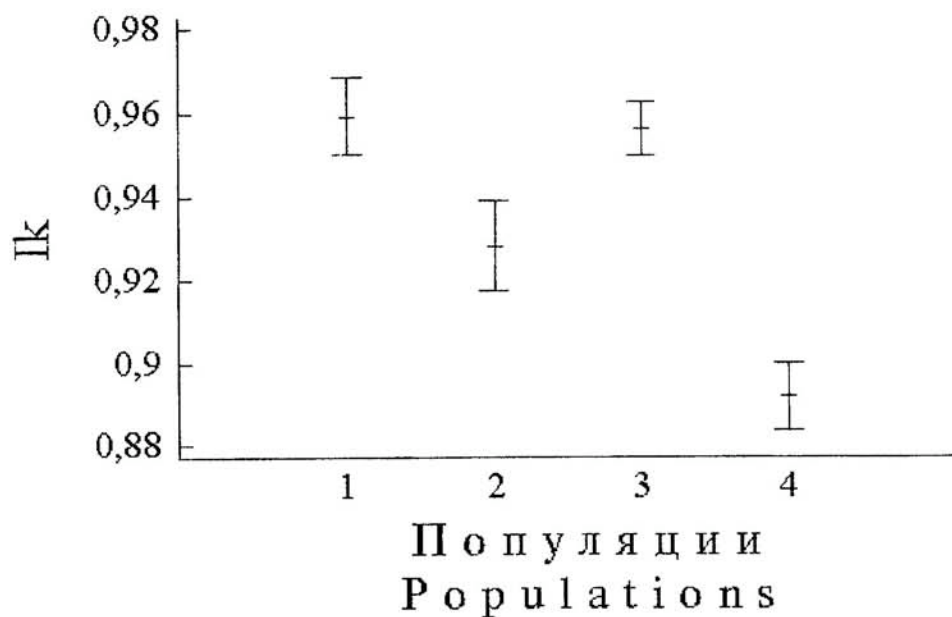


Fig. 4. Means and s.e. ($p = 0.05$) of the index I_k of the geographic populations (Fig.5) of the steppe marmot.

Рис. 4. Средняя и стандартная ошибка ($p = 0.05$) индекса I_k географических популяций (см. рис. 5) степного сурка.

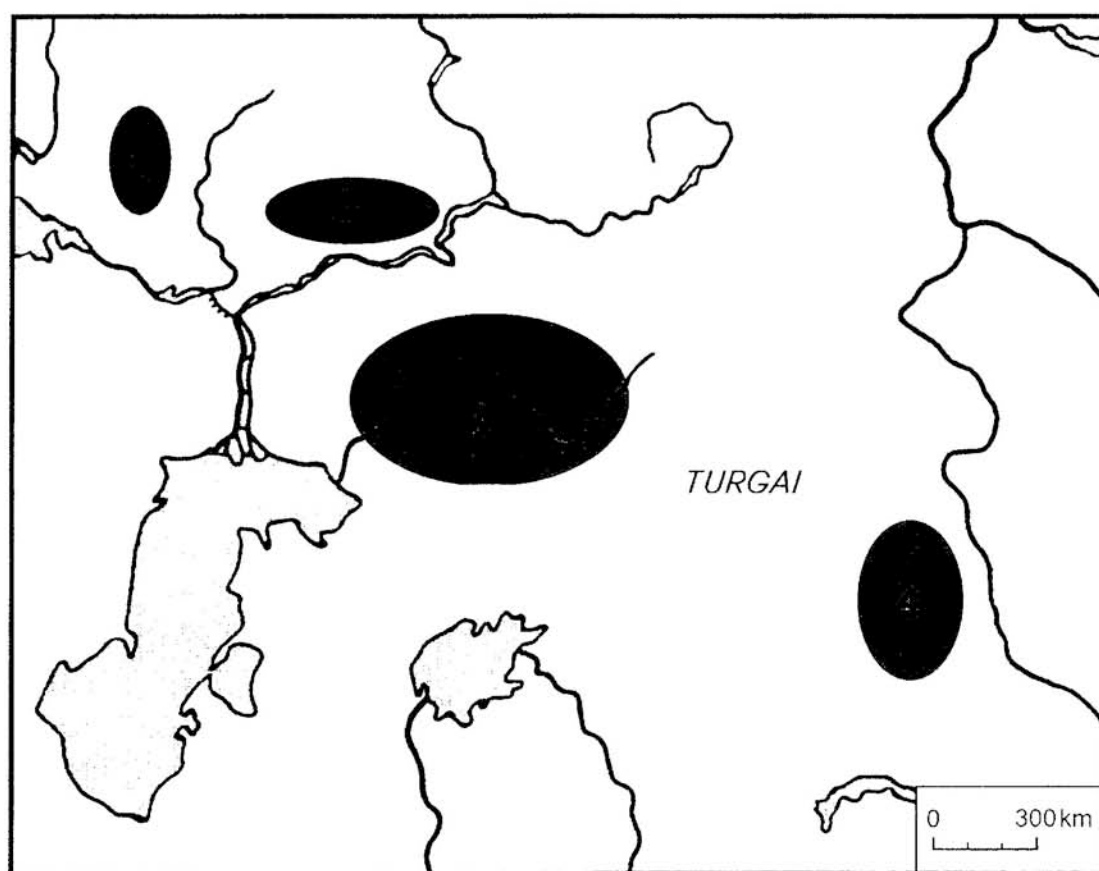


Fig. 5. The geographic populations of the steppe marmot: (1) Ukrainian, (2) Volgaside, (3) Volga-Uralian, (4) Trans-Turgaj.

Рис. 5. Географические популяции степного сурка: 1 - Украинская; 2 - Приволжская; 3 - Волжско-Уральская; 4 - Затургайская.

Authors' original text in Russian
Авторский оригинал на русском языке

Введение

В.Ю. Румянцев, основываясь на соображениях «достаточно очевидных с позиций биогеографии», недавно (Румянцев 1997, 1997а) обратил внимание на то, что «для такого вида, как байбак - зимоспящего и не слишком подвижного - важнейшими механическими преградами могут и должны быть долины крупных рек, пересекающих ареал в меридиональном направлении ...». К ним, в современном ареале байбака, Румянцев относит долины Дона, Волги и Урала, а за Уралом - Тургайскую ложбину. Однако позиция, высказанная Румянцевым, представляется слишком общей, так как не учитывает детали географической изменчивости вида: известно, что критерием эффективности преграды является степень разрыва в изменчивости признака (Майр, 1968).

Предлагаемая ниже работа посвящена проверке того, насколько эффективны долины крупных рек, как преграды, влияющие на популяционную структуру степного сурка. В качестве диагностического признака выбрана характеристика частотной модуляции звукового предупреждающего об опасности сигнала, которая у сурков видоспецифична, а ее изменчивость предположительно не испытывает давления отбора под влиянием факторов среды, в отличие от другого признака - ритмической организации (Никольский, 1984). Выбирая признак, я исходил из того, что на его географическую изменчивость влияет в основном поток генов, прерываемый преградами.

Популяции, выделяемые на основании разрывов в изменчивости, я предпочитаю называть нейтральным термином «географические популяции», а не подвиды, что освобождает меня от дополнительной дискуссии.

Материал и методика

Сигнал сурков записан на магнитную ленту в полевых условиях. Акустическую реакцию у животных провоцировал человек, стоя от них на расстоянии нескольких десятков метров.

Сигнал степного сурка состоит из двух спектральных составляющих - низко- и высокочастотной (Никольский, 1984). Для анализа географической изменчивости использован один из характерных признаков высокочастотного компонента - скорость затухания частоты за определенный промежуток времени. В данном случае измерялась скорость затухания за 20 мс: вычислялся индекс (Ik) отношения частоты, отстоящей на 20 мс от максимальной (Fk), к максимальной частоте (Fm) (рис. 1).

Сигнал записан в 11 локальных популяциях (рис. 2). Место и время сбора материала, имя оператора и число особей (n) перечислены ниже. Рабочие названия популяций выделены курсивом.

1. *Харьков*. Украина. Харьковская обл., Великобурлукский р-н, окрестности села Зеленый Гай. Август, 1997. Никольский А.А. n = 24.
2. *Луганск*. Украина. Луганская обл., Меловский р-н, Байбачий заповедник АН Украины (окрестности с. Криничное). Июнь, 1969. Никольский А.А. n = 23.
3. *Саратов*. Россия. Саратовская обл., Саратовский р-н, совхоз "Озерный". Май, 1973. Переладова О.Б. n = 16.
4. *Ульяновск*. Россия. Ульяновская обл., окрестности села Шиловка. Август, 1991. Суханова М.В. n = 19.
5. *Озинки*. Россия. Саратовская обл., Озинковский р-н, окрестности пос. Озинки. Май, 1973. Переладова О.Б. n = 16.
6. *Грачевка*. Россия. Оренбургская обл., Грачевский р-н, окрестности пос. Комсомольский. Июнь, 1997. Никольский А.А. n = 26.
7. *Кувандык*. Россия. Оренбургская обл., Кувандыкский р-н, окрестности пос. Маячный. Июнь, 1997. Никольский А.А. n = 30.
8. *Светлый*. Россия. Оренбургская обл., Светлинский р-н, отделение "Ащисайская степь" заповедника «Оренбургский» (окрестности пос. Первомайский). Июнь, 1997. Никольский А.А. n = 28.
9. *Наумовка*. Казахстан. Целиноградская обл., Алексеевский р-н, окрестности пос. Наумовка. Июль, 1981. Формозов Н.А. n = 25.
10. *Ерментау*. Казахстан. Целиноградская обл., Ерментаусский р-н, окрестности пос. Алагбас. Июль, 1981. Формозов Н.А. n = 21.
11. *Семизбугы*. Казахстан. Карагандинская обл., Ульяновский р-н, окрестности пос. Семизбугы. Май-июнь, 1979. Рutowская М.В. n = 19.

Спектральный анализ сигнала проведен с помощью компьютерной программы БИООПТИМА, Вер. 4. Статистическая обработка результатов наблюдений - с помощью пакета программ STATGRAPHICS Plus, Ver. 2.1.

Результаты

На рис. 3 показаны средние индексы Ik. Как следует из рисунка, максимальные различия по данному признаку обнаружены между наиболее удаленными популяциями, населяющими западные (1, 2) и восточные (9, 10, 11) окраины видового ареала. Остальные 6 популяций, населяющие правый берег Волги (3, 4) и Южный Урал (5, 6, 7, 8), образуют близкий к клинальному ряд изменчивости, но южно-уральские популяции неожиданно оказались по данному признаку ближе к украинским, чем к своим непосредственным соседям на западе и на востоке.

На основании анализа средних (рис. 3), я сгруппировал локальные популяции в 4 географических, присвоив им рабочие названия: 1 - Украинская (1, 2 локальные); 2 - Приволжская - (3, 4); 3 - Волго-Уральская (5, 6, 7, 8) и 4 - Затургайская (9, 10, 11).

Средние объединенных выборок, выделенных в географические популяции, представлены на рис. 4. Он наглядно отображает сходство Украинской и Волго-Уральской географических популяций и различия между популяциями в сочетаниях: Украинская, Приволжская, Затургайская и Волго-Уральская, Приволжская, Затургайская.

На основании распределения средних индекса I_k локальных (рис. 3) и географических (рис. 4) популяций, на рис. 5 изображена наиболее вероятная пространственная картина географических популяций степного сурка и преград, которые их разделяют.

Заключение

Анализа географической изменчивости сигнала байбака в общем подтверждает мнение В.Ю. Румянцева (1997, 1997а) об изолирующем эффекте долин крупных рек, пересекающих ареал вида в меридиональном направлении, за исключением Урала. Река Урал, видимо, не является для байбака непреодолимой преградой, так как в пределах ареала степного сурка большая ее часть, включая верховье, протекает не в меридиональном, а в широтном направлении.

Полученные результаты позволяют предположить, что в пределах видового ареала степной сурок представлен 4 географическими популяциями, длительное время изолированными речными системами Дона, Волги и Тургая. Последний, по мнению В.Ю. Румянцева (1997, 1997а), представляет собой не механическую, а «биотопическую» преграду, так как в настоящее время физически преодолеть, но по ряду экологических факторов мало пригоден для обитания сурков.

Наиболее вероятными центрами происхождения современных географических популяций данного вида являются верхнеплейстоценовые рефугиумы: Среднерусская и Приволжская возвышенности, Мугоджары и Казахский мелкосопочник. Первые три ранее выделил Л.Г. Динесман (1983).

Взаимная близость Украинской и Волжско-Уральской географических популяций труднообъяснима. Не исключено, что эти популяции являются реликтами одного (?) времени.

Географические популяции лишь частично совпадают с принятыми подвидами степного сурка, что возможно объясняется слабой изученностью изменчивости вида. В то же время трудно согласиться с излишне категоричным мнением В.Ю. Румянцева (1997) о том, что «популяции Зауралья ... вообще никем и никогда в систематическом плане не анализировались». Например, работы В.И. Капитанова (1966), А.А. Никольского с соавторами (1983), В.В. Колесникова с соавторами (1996) и некоторые другие, конечно выполнены в «систематическом плане». Другое дело, что их пока недостаточно для решения такого сложного и обычно спорного вопроса, как подвидовая систематика.

Дальнейший анализ изменчивости звукового сигнала степного сурка может быть полезен для более глубокого понимания структуры и истории видового ареала. Его целесообразно продолжить в двух направлениях: 1) собрать и проанализировать материал из локальных популяций, населяющих пространство между Приволжской - Волжско-Уральской и Волжско-Уральской - Затургайской географическими популяциями, и 2) используя статистические методы, найти локально наиболее консервативный признак. Для этого следует провести сравнительный анализ изменчивости нескольких локально - временных популяций, то есть таких, которые населяли одну и ту же территорию в разные годы.

Благодарности

Я глубоко благодарен О.Б. Переладовой, М.В. Рutowской, М.В. Сухановой, Н.А. Формозову, в разные годы в трудных экспедиционных условиях собравших этот уникальный материал. Я благодарю профессора В.Н. Руди и ее учениц, Е. Рошину и О. Сорока, за активное содействие в сборе материала на территории Оренбургской области. Моя особая благодарность В.Ю. Румянцеву за обсуждение деталей этой работы и разнообразную техническую помощь при оформлении рукописи.

Работа выполнена частично при поддержке гранта INTAS-94-1428.