

УДК: 599.322.2:591.526 (477.54)

**Пространственная структура поселения *Marmota bobak* на северо-востоке Украины
Г.А.Савченко, В.И.Ронкин**

Харьковский национальный университет имени В.Н.Каразина (Харьков, Украина)

В 1992–2007 гг. изучали пространственную структуру поселения степных сурков (*Marmota bobak* Müller, 1776) на стационарном участке исследований (с. Нестеривка, Великобурлукский р-н, Харьковская обл.). Приводится общее число и плотность нор, доля нор разных категорий, их соотношение и распределение по территории. На основании плотности постоянных нор и плотности населения степных сурков выделены две части поселения: экологический центр и экологическая периферия. Приводятся количественные характеристики семейных участков степного сурка в разных по степени хозяйственного использования типах местообитаний. Обсуждается влияние на пространственную структуру поселения фактора рельефа и средообразующего воздействия крупных домашних копытных. Рассматривается роль градиента средообразующих эффектов для стабильного существования поселений степного сурка.

Ключевые слова: *степной сурок, структура поселения, экологический центр и экологическая периферия поселения.*

Введение

В Украине степной сурок (*Marmota bobak* Müller, 1776) – фоновый вид современных степных экосистем северо-востока страны. Он взят под охрану и отнесен к ресурсам государственного значения. Все имеющиеся в Украине поселения степного сурка относятся к балочному (ленточному) типу. В отличие от диффузного (степного) типа, когда животные размещены относительно равномерно (соответственно однородности ландшафта), в балочном типе поселений отдельные колонии животных отделены друг от друга непригодной для их обитания территорией (Бибииков, 1989). Несмотря на значительное число публикаций, касающихся биологии и экологии степного сурка (Шубин и др., 1978; Середнева, 1986, 1991; Машкин, 1997; Токарский, 1997), пространственная структура его поселений охарактеризована лишь в общем и до сих пор остается мало изученной. В предлагаемой работе мы восполняем существующий дисбаланс в тематике исследований и приводим детальное описание одного из типичных для северо-востока Украины поселений степного сурка.

Материал и методика исследований

Работа проводилась в 1992–2007 гг. Для стационарных исследований был выбран участок типичного поселения степного сурка в обширной овражно-балочной системе (около 90 км к северо-востоку от г. Харькова). Исследованиями была охвачена овражно-балочная сеть от ур. «Бабачий яр» вблизи с. Зеленый Гай до с. Средний Бурлук. Общая площадь, в пределах которой проводили маршрутный учет численности животных и оценку растительности, составляет около 800 га. В зависимости от режима хозяйственной нагрузки, все исследованные участки были отнесены к одному из трех типов. 1-ый тип – участки, практически не используемые в хозяйственных целях, т.е. без выпаса и ежегодного сенокосения. 2-ой тип – участки с периодическим (умеренным) выпасом или ежегодным сенокосением (1 раз в год). Растительность имеет признаки пастбищной дигрессии растительного покрова второй-четвертой стадии (Раменский, 1971). 3-ий тип – участки, подверженные постоянному (интенсивному) выпасу крупного рогатого скота (КРС), с признаками пастбищной дигрессии четвертой-пятой стадий. Средние сроки выпаса: с 1 мая по 25 сентября. В сухие и теплые годы сроки выпаса смещаются приблизительно на месяц с каждой стороны. Подробная характеристика растительности всех типов местообитаний дана нами ранее (Ронкин, Савченко, 2000; Савченко, Ронкин, 2006 и др.).

Для постоянных наблюдений за степными сурками была выбрана площадка мечения, которая захватывала все выделенные типы местообитаний, общей площадью около 40 га, и покрыта координатной сеткой, т.е. разбита на квадраты 20×20 м. На этой площадке мечения проводили картирование нор и детальные наблюдения за животными, при которых регистрировали местонахождение меченых сурков в квадратах координатной сетки и отмечали формы активности. Было отловлено и помечено 75 степных сурков, из них 22 взрослых самки, 34 взрослых самца и 19 сеголетков. Для долговременной идентификации использовали индивидуальные особенности депигментации лап и пластиковые цветные ушные метки фирмы Hauptner (ФРГ), предоставленные вместе с манипулятором для их установки фирмы Dalton (ФРГ) проф. А.А.Никольским. Наблюдения

проводили в бинокль и зрительную трубу из нескольких точек, в 200–300 метрах от объекта. Результаты вводили в компьютерную базу данных и обрабатывали с помощью программы ELLIPS, разработанной А.Т.Терехиным, А.А.Никольским и В.Ю.Румянцевым. Программа показывает границы индивидуальных участков животных в виде эллипса, аппроксимирующего двумерное распределение используемой территории с любой заданной вероятностью (Nikol'skii et al., 1990). Нами принята вероятность, равная 95%. Это означает, что в пределах участка территории, ограниченной эллипсом, можно встретить данную особь с указанной вероятностью. Центр активности вычисляется программой как координата среднего по обеим осям X,Y. Площадь эллипса соответствует площади индивидуального участка особи с заданной вероятностью (Nikol'skii et al., 1990). Для вычисления площади совместно используемой территории в базу данных вводили объединенную по всем членам группы выборку.

При классификации нор сурков различали две основные категории: постоянные или гнездовые (летние и зимовочные) и временные (запасные, защитные или кормовые).

Результаты

Размер площадки мечения, без учета заболоченных, распаханых и т.д. земель, составляет свыше 30 га. Число всех имеющихся на данной территории нор степного сурка почти достигает 1000. 10,2% от общего числа использовались животными для зимовки, рождения и воспитания потомства или постоянного проживания в летний период, т.е. относились к категории постоянных или гнездовых. 26,3% постоянных нор или 2,7% от общего числа хотя бы один раз использовались для зимовки. Около 17% постоянных нор или около 2% от общего числа использовались сурками для зимовки ежегодно. В 5 норах зимовка отмечена единично. Остальные норы – 89,8% от общего числа отнесены нами к категории временных (защитно-кормовых). Наличие бутана и хорошо разработанного лаза, т.е. внешних признаков, характерных для длительно использующихся нор, отмечено для 68,0% их числа, остальные 32% временных нор не имели этих признаков. Соотношение зимовочных и летних нор к защитно-кормовым составляет на исследуемой территории 1:9; ежегодное соотношение зимовочных и летних – 1:5; потенциальное соотношение последних (учитывая все норы, которые хотя бы один раз использовались для зимовки) – 1:3.

Картирование нор дало возможность проанализировать распределение их на изучаемой территории. Преимущественное развитие здесь имеют склоны северной и южной экспозиции. Мы разделили поселение на полосы равной длины и ширины (500×20 м), идущие параллельно водоразделам с запада на восток, и подсчитали плотность нор в каждой из них. Результаты представлены на рисунке.

На данном рисунке показано, что распределение нор по территории связано, в основном, с рельефом местности. На обширных плакорных пространствах (левый и правый края, рисунок) норы сурков практически полностью отсутствуют. «Провалы» отмечают крутые склоны, водоразделы или периодически затопляемые территории, «пики» – нижние части склонов и незатопляемые участки днищ балок. Самый высокий из пиков соответствует не только максимальной численности всех типов нор, но и, что особенно показательно, зимовочных и летних. Данный пик соответствует экологическому центру поселения, т.е. оптимальным условиям для жизнедеятельности животных. Он располагается на приподнятом дне балки в луговой ее части, которая постоянно подвергается интенсивному выпасу крупного рогатого скота. Т.е. экологический центр поселения находится на участке с интенсивным выпасом (3-й тип местообитаний степного сурка), а периферия примерно соответствует участку без выпаса и сенокосения (1-й тип местообитаний). Положение центра поселения не менялось на протяжении всего периода наблюдений (1992–2007 гг.). Здесь обнаружено 10% от общего числа постоянных нор, причем плотность их в этом месте более чем в три раза выше средней (13 нор/га). Плотность всех типов нор составляет 67 нор/га.

Среднее расстояние между ближайшими зимовочными норами равно 119 ± 31 м ($n=45$). В 5 случаях (из 50) расстояние не превышало 25 м. По наблюдениям за индивидуально меченными животными нами установлено, что в трех случаях такие близкорасположенные зимовочные норы принадлежали одной социальной группе, члены которой из года в год совместно использовали эти норы и территорию вокруг них. Поскольку совместная зимовка и совместное использование территории – обязательные условия для того, чтобы группа сурков называлась семьей, мы в дальнейшем будем использовать данный термин строго в этом смысле. В двух других случаях наблюдалось то раздельное использование близко расположенных зимовочных нор двумя социальными группами, совместная зимовка которых не была установлена, но и не исключалась, то наблюдалось совместное использование территории и нор, но на зимовку вновь запечатывалось две норы.

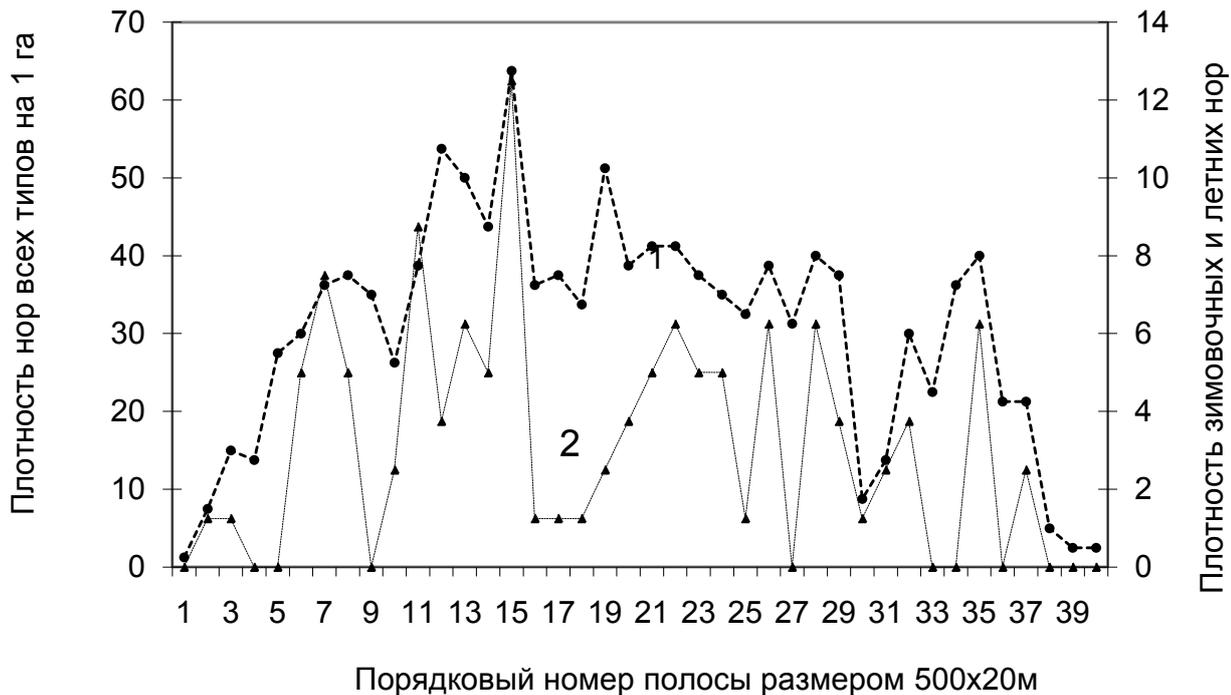


Рис. Розподілення різних типів нор на досліджуваній території
1 – всі типи нор, 2 – зимовочні і літні.

Число відомих тварин в соціальних групах варіювало від 2 до 5. Щільність нор, в яких можлива гібернація (т.е. зареєстрована хоча б один раз за весь період спостережень), практично однакова на всьому протязі поселення і становить 1,5–1,7 нор/га. Щільність населення тварин, навпаки, різко відрізняється – від 1,2 сім'ї/га (центр) до 0,3 сім'ї/га (периферія). Оскільки в розпорядженні однієї сім'ї може знаходитися різне число зимовочних нор (в нашому випадку від однієї до трьох), середні відстані між норами сусідніх сімей також значно відрізняються. Середня відстань між зимовочними норами сусідніх сімей в центрі поселення становить 61 ± 8 м ($n=10$, $p<0,01$). В решті частини поселення вона майже в два рази вище і рівно 115 ± 26 м ($n=46$, $p=0,5$).

Розчленованість рельєфу, створюючи необхідне різноманітність умов для різних видів життєдіяльності сурков, забезпечує наявність в використовуваній кожною твариною території не менше трьох елементів рельєфу: ділянки водорозділу, ділянки схилу і ділянки дна балки. Зимовочні норы розміщені, як правило, на схилах і водорозділах, а для корміжки сурки віддають перевагу луговині в нижній частині схилу і на днах балок. Кількісні характеристики територій, сумісно використовуваних групою сурков (т.н. сімейні ділянки), що відображають нерівномірність умов в різних типах місцевих обитань, представлені в таблиці.

Для аналізу просторового розподілення тварин були обчислені відстані між центрами активності відомих тварин. Далі дані були сгруповані в два масиви: перший для тварин, чий індивідуальний ділянку перекривався більш ніж на 50% (відстані між членами групи), другим – для тварин, індивідуальні ділянки яких не перекривалися або перекривалися менше, ніж на 50% (відстані між членами сусідніх соціальних груп).

Середні відстані між центрами активності значно відрізняються в усіх трьох типах місцевих обитань. В місцевих обитаннях без випасу і сенокосу відстані між центрами активності членів групи в середньому становили 31 ± 6 м ($x \pm s.d.$, $n=10$), а відстані між членами сусідніх соціальних груп – 131 ± 15 м ($n=14$). В місцевих обитаннях з помірним випасом зареєстровані наступні значення: 15 ± 7 м ($n=12$) для членів групи і 153 ± 48 м ($n=21$) для сусідів. В місцевих обитаннях з постійним випасом, відповідно, 13 ± 2 м ($n=10$) і 82 ± 14 м ($n=10$). Перевірка непараметричним критерієм Манна-Уїтні показала достовірність відмінностей відстаней між сусідами першого-третього і другого-третього типів місцевих обитань ($p<0,01$). Відмінності середніх відстаней між сусідами першого-другого типів місцевих обитань, навпаки, статистично не достовірні. Відмінності середніх відстаней між членами групи статистично достовірні ($p<0,01$) для першого-другого і першого-третього типів і не достовірні для другого-третього типів місцевих обитань.

Таблиця.

Количественные характеристики семейных участков степного сурка

	Местообитания без выпаса	Местообитания с умеренным выпасом	Местообитания с интенсивным выпасом
Площадь территории (аппроксимация с использованием программы ELLIPS), м ² (x±s.d.)	15314±4035 n=8	8962±3601 n=8	10359±6031 n=8
Расстояние от зимовочной норы до луговины, м	45±7	42±16	12±6
Перепад высот между зимовочной норой и луговиной, м	5±1	6±2	3±1
Площадь луговины, га	0,06±0,02	0,15±0,08	0,40±0,10
Ежегодное соотношение «зимовочные : летние : защитно-кормовые норы»	1 : 6 : 56	1 : 2 : 31	1 : 2 : 21
Число обитателей	2±1	3±1	4±2

Таким образом, наиболее значимые различия наблюдаются между первым и третьим типами местообитаний, т.е. между экологическим центром поселения и его периферией. В экологическом центре поселения расстояние между центрами активности членов групп в 2,3 раза меньше, чем на периферии. Расстояния между центрами активности членов соседних групп – в 1,6 раза меньше. Вся площадь экологического центра более-менее равномерно используется его обитателями. Описываемые различия выражаются в пространственном сближении социальных групп экологического центра. Эта часть поселения представляет собой скопления перекрывающихся индивидуальных участков небольших размеров, причем достаточно часто частичное перекрывание имеет место и между индивидуальными участками животных соседних социальных групп. Компактное расположение и малые размеры индивидуальных участков, проецируясь на площадь совместно используемой территории, отражают ее относительно небольшие (по сравнению с экологической периферией) размеры (табл.). Для промежуточной – между центром и периферией – части поселения (местообитаний с умеренным выпасом) также характерны небольшие индивидуальные участки (и, соответственно, небольшие семейные территории). Но частичное перекрывание индивидуальных участков соседей наблюдается реже, а расстояния между центрами активности членов соседних групп в среднем в 1,9 раза больше, чем в центре поселения. Между семейными территориями имеются неиспользуемые «коридоры». Плотность населения составляет 0,6 семьи/га.

Общее число семейных участков в исследуемом поселении составляет 39. Из них 2 семейных участка являются «выселками», обособленными от остального поселения, 14 семейных участков – центром поселения, 4 – периферией. Ближайшие (в одну и другую стороны) ядра поселений находятся на расстоянии около 2 км по овражно-балочной сети. 3 семейных участка имеют выход на агроценозы, 8 – на проселочную дорогу.

Обсуждение

Принимая во внимание сильную расчлененность рельефа на северо-востоке Украины, становится очевидным, что в пределах любого семейного участка сурков имеется градиент исходных условий (рельефа и увлажнения) и, соответственно, градиент растительных сообществ (от засухоустойчивых к влаголюбивым). Этот градиент обеспечивает необходимые для жизни взрослых животных условия при любых колебаниях климатических и погодных факторов. Однако, как показывают наши данные (Ronkin, Savchenko, 2004), устойчивый воспроизводственный процесс и выживание молодняка обеспечивается лишь средообразующей деятельностью крупных копытных, точнее, наложением на исходный необходимый градиент условий средообразующего эффекта выпаса. Для выпаса мало пригодны крутые склоны и водоразделы, и, наоборот, наиболее подходят понижения балок и нижние части склонов. Верхние плато также удобны для этих целей, но из-за недостаточной влагообеспеченности подобные участки достаточно быстро превращаются в

скотосбой. Так что интенсивность выпаса определяется, в целом, рельефом местности и условиями увлажнения.

Различная степень хозяйственного использования местообитаний степного сурка приводит к усилению их исходной неоднородности и формированию разнокачественности частей поселения степного сурка. Впервые представление о разнокачественности участков целостного поселения было сформировано Н.П.Наумовым (Наумов, 1954) и впоследствии разработано Д.И.Бибиковым (Бибиков, 1965, 1989), В.Б.Чекалиным (Чекалин, 1967) и В.В.Сунцовым (Сунцов, 1981) для горных видов сурков. Однако влияние подобного явления на пространственную структуру поселения у степного сурка до сих пор серьезно не рассматривалось, хотя тема неравномерности распределения животных по территориям так или иначе присутствовала в рассуждениях авторов (Середнева, 1986; Машкин, 1997 и др.).

Приблизительно равная плотность нор, которые могут использоваться как зимовочные, во всех типах местообитаний свидетельствует о том, что потенциал всех участков поселения приблизительно одинаков, и разница плотности населения сурков всецело объясняется средообразующим эффектом выпаса. В нижних частях склонов и на днищах балок, где в условиях лучшей влагообеспеченности под влиянием выпаса КРС развиваются пастбищные луговые сообщества с преобладанием *Polygonum aviculare* L., *Taraxacum officinale* Webb ex Wigg., *Trifolium repens* L., *Plantago media* L., *Achillea submillefolium* Klok. et Krytska, формируются наилучшие для степных сурков кормовые условия (Ronkin, Savchenko, 2004). Местообитания, имеющие высокую долю подобных луговых сообществ (луговин) в общей площади, являются оптимальными для обитания степного сурка. В таких местообитаниях наблюдается наименьшая площадь индивидуальных участков сурка (Nikol'skii, Savchenko, 1999) и наименьшее расстояние между постоянными норами соседних семей, что согласуется с полученными другими авторами на территории Украины данными (Середнева, 1986). По-видимому, роль луговин частично могут выполнять поля многолетних трав (где по отаве также производится выпас) и поля сельхозкультур с разной фенологией, а также растительность обочин проселочных дорог, но, по понятным причинам (севооборот и периодическая расчистка обочин грейдерами), растительность всех вышеперечисленных мест подвержена резким изменениям. Повышение доли луговин увеличивает кормовую емкость угодий и влечет за собой возрастание плотности населения семей. Однако это возрастание не является прямо пропорциональным. Так, в исследуемом поселении, доля луговин в выпасаемых местообитаниях в 6,6 раза выше, чем в невыпасаемых, а плотность населения выше лишь в 2,5 раза. Объяснение следует искать в особенностях территориальных отношений сурка, среди которых: разделение ресурсов между семьями, наличие критических расстояний между членами соседних семей, невозможность перекрывания центральных частей индивидуальных участков соседей и т.д.

Возникновение разнокачественности местообитаний степных сурков проецируется на пространственную структуру поселения: происходит вычленение центральной части поселения (ядра) и периферийной его части. Высокая доля луговин обеспечивает формирование и устойчивое существование ядра поселения, выражающееся в стабильном воспроизводстве и высокой плотности семей на единицу площади. В свою очередь, высокая плотность населения в центре интенсифицирует всевозможные связи, делает центральную область еще более благоприятной для жизни по сравнению с краевыми территориями и повышает успех воспроизводства центральных семей. При ограничении отселения молодняка, когда он остается в составе семьи и приступает к размножению, возникают внутрисемейные, по терминологии Т.А.Середневой (Середнева, 1991), группы, как это наблюдалось автором в 80-е гг. XX ст. В центре исследуемого нами поселения, в случаях, когда расстояние между зимовочными норами не превышает 25 м, наблюдается подобное явление. Как следствие, отношения особей в близко живущих социальных группах отличаются от взаимоотношений животных из отдаленно живущих. Это и тот факт, что враждебные отношения (активная агрессия) имеют место среди особей разных, отграниченных естественными преградами, групп, было отмечено также рядом других авторов (Тарасов, 1961; Токарский, 1997 и др.).

Таким образом, доля луговин в значительной степени определяет как плотность населения семей на том или ином участке, так и использование территории животными (площадь индивидуальных и семейных участков, расстояние между центрами активности и т.д.). Независимо от места расположения в овражно-балочной сети, каждая отдельная часть поселения из нескольких десятков семей, включающая ядро, периферию и связывающие их участки, представляет собой самостоятельную единицу (парцеллу или парцеллярную группировку) и может служить моделью классического представления о структуре популяции, заключающегося в признании зон оптимума и пессимума. Такая неоднородная структура обеспечивает относительную независимость существования всей популяции от общеклиматических факторов, что и является основным отличием балочного и степного типов поселений.

Список литературы

- Бибиков Д.И. Сурки и чума в горах Средней Азии. Дисс. ... д-ра биол. наук / Среднеазиатский научно-исслед. противочумный институт. – Алма-Ата, 1965. – Т.1. – 403с.
- Бибиков Д.И. Сурки. – М.: Агропромиздат, 1989. – 256с.
- Машкин В.И. Европейский байбак: экология, сохранение и использование. – Киров: Кировская областная типография, 1997. – 156с.
- Наумов Н.П. Типы поселений грызунов и их экологическое значение // Зоол. журн. – 1954. – Т.33, вып.2. – С. 268–289.
- Раменский Л.Г. Проблемы и методы изучения растительного покрова. – Л.: Наука, 1971. – 336с.
- Ронкин В.И., Савченко Г.А. Зависимость пригодности местообитаний для степного сурка, *Marmota bobak* (*Rodentia*, *Sciuridae*) от структуры растительного покрова // Зоол. журн. – 2000. – Т.79, №10. – С. 1229–1234.
- Савченко Г.А., Ронкин В.И. Роль исходной и привнесённой неоднородности в формировании комплексности степных экосистем северо-востока Украины // Вісник Харківського національного університету ім. В.Н.Каразіна. – 2006. – №729. – С. 185–192.
- Середнева Т.А. Определение абсолютной плотности населения и численности сурков (*Marmota*) // Зоол. журн. – 1986. – Т.65, вып.10. – С. 1559–1567.
- Середнева Т.А. Пространственные и временные колебания плотности населения монгольского и степного сурка // Мат. Всес. совещ. «Биология, экология, охрана и рациональное использование сурков». – М.: Изд-во Всес. териолог. об-ва, 1991. – С. 125–131.
- Сунцов В.В. Территориальная структура популяции и внутривидовые отношения тарбаганов (*Marmota sibirica*) в Туве // Зоол. журн. – 1981. – Т.60, вып.9. – С. 1394–1405.
- Тарасов П.П. К изучению биологии сурков. Повадки. Внутривидовые отношения и вопросы миграции // Тр. Среднеазиатского научно-исслед. противочумного ин-та. – 1961. – Вып.7. – С. 233–248.
- Токарский В.А. Байбак и другие виды рода Сурки. – Харьков: Изд-во Харьковского териологического об-ва, 1997. – 304с.
- Чекалин В.Б. Семейные участки и типы поселений серых сурков в северо-восточной части центрального Тянь-Шаня // Ресурсы фауны сурков в СССР. Мат-лы совещ. – М.: Наука, 1967. – С. 30–33.
- Шубин И.Г., Абеленцев В.И., Семихатова С.Н. Байбак // Промысловые животные СССР и среда их обитания. Сурки. Распространение и экология. – М.: Наука, 1978. – С. 10–38.
- Nikol'skii A.A., Savchenko G.A. Structure of family groups and space use by steppe marmots (*Marmota bobak*): preliminary results // Vestnik zoologii. – 1999. – Vol.33, №3. – P. 67–72.
- Nikol'skii A.A., Teryokchin A.T., Srebrodol'skaya Ye.B. et al. Correlation between the spatial structure of population and acoustic activity of Northern Pika, *Ochotona hyperborea* Pallas, 1811 (Mammalia) // Zool. Anz. – 1990. – Vol.224. – №5/6. – P. 342–358.
- Ronkin V.I., Savchenko G.A. Effect of cattle grazing on habitats for the steppe marmot (*Marmota bobak*) in north-eastern Ukraine // Vestnik zoologii. – 2004. – Vol.38, №1. – P. 55–60.

Просторова структура поселення *Marmota bobak* на північному сході України**Г.О.Савченко, В.І.Ронкін**

У 1992–2007 рр. вивчали просторову структуру поселення бабака (*Marmota bobak* Müller, 1776) на стаціонарній ділянці досліджень (с. Нестерівка, Великобурлуцький р-н, Харківська обл.). Наведено загальну кількість та щільність нір, частку нір різних категорій, їх співвідношення та розподіл по територіях. На базі щільності постійних нір і щільності населення бабаків виділені дві частини поселення: екологічний центр та екологічна периферія. Надаються кількісні характеристики родинних ділянок бабака у різних за ступенем господарського користування типах місцеперебувань. Обговорюється вплив на просторову структуру поселення фактора рельєфу і середоутворюючої дії великих свійських копитних. Розглядається роль градієнта середоутворюючих ефектів щодо стабільного існування поселень бабака.

Ключові слова: бабак, структура поселення, екологічний центр та екологічна периферія поселення.

**Spatial structure of *Marmota bobak* settlement in North-Eastern Ukraine
G.A.Savchenko, V.I.Ronkin**

The spatial structure of steppe marmot settlement was studied in 1992–2007 at a stationary site in North-Eastern Ukraine (village Nesterivka, Velikoburluk district, Kharkov region). General number and density of burrows, the ratio of different categories of burrows, their proportion and distribution on the territory are presented. On the basis of the constant burrows density and the density of marmot population two parts of the settlement are established: ecological center and ecological periphery. The quantitative characteristics of home-ranges of marmot family groups in habitats which differ by degree of grazing pressure are presented. The influence of the orographical factor and environment-formed effect of cattle grazing on the spatial structure of marmot settlement is discussed. The role of a gradient presence of both effects for stable existence of steppe marmot population is considered.

Key words: *steppe marmot, spatial structure of settlement, ecological center and ecological periphery.*

Представлено: Ю.В.Ляшенко
Рекомендовано до друку: Л.І.Воробйовою