

На правах рукописи

КУЗЬМИН

Антон Алексеевич

**ЗОНА ГИБРИДИЗАЦИИ БОЛЬШОГО (*SPERMOPHILUS MAJOR* PALL.,
1778) И КРАПЧАТОГО (*S. SUSLICUS* GÜLD., 1770) СУСЛИКОВ:
ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ, ПОВЕДЕНЧЕСКИЕ И ГЕНЕТИЧЕСКИЕ
ОСОБЕННОСТИ**

03.00.08 – зоология

Автореферат

диссертации на соискание ученой степени

кандидата биологических наук

Москва

2009

Работа выполнена на кафедре зоологии и экологии Пензенского государственного педагогического университета имени В.Г. Белинского.

НАУЧНЫЙ РУКОВОДИТЕЛЬ:

кандидат биологических наук, доцент
Сергей Витальевич Титов

ОФИЦИАЛЬНЫЕ ОППОНЕНТЫ:

доктор биологических наук
Андрей Всеволодович Чабовский,
Институт проблем экологии и эволюции
им. А.Н. Северцова РАН

кандидат биологических наук
Пётр Петрович Дмитриев,
Биологический факультет Московского
государственного университета
им. М.В. Ломоносова

ВЕДУЩАЯ ОРГАНИЗАЦИЯ:

Институт биологии развития им. Н.К. Кольцова
РАН

Защита состоится «__» _____ 2009 г. в _____ часов на заседании диссертационного совета Д 501.001.20 при Московском государственном университете им. М.В. Ломоносова по адресу: Москва 119991, Ленинские горы, д. 1, стр. 12, МГУ им. М.В. Ломоносова, Биологический ф-т.

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке Биологического факультета Московского Государственного университета имени М.В. Ломоносова

Автореферат разослан «_____» _____ 2009 г.

Ученый секретарь
диссертационного совета

кандидат биологических наук



Л.И. Барсова

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Актуальность темы. Гибридизация млекопитающих долгое время считалась редким явлением (Майр, 1968, 1974). Существуют два варианта развития отношений симпатрических видов в зоне контакта: устойчивая репродуктивная изоляция и межвидовая гибридизация. Репродуктивная изоляция, возникающая вследствие действия барьерных факторов (Панов, 1989), при определённых условиях может оказаться неэффективной. В таких случаях инициируется процесс межвидовой гибридизации. При этом за изоляцию видов и их гибридизацию в зависимости от силы и направления своего действия отвечают одни те же популяционные факторы.

В большинстве случаев контактные зоны ареалов животных представлены зонами симпатрии, характеризующимися тем или иным пространственным разобщением видов или надёжной репродуктивной изоляцией в местах совместного обитания. В некоторых из них при нарушении межвидовых барьеров возникают различные по характеру сингенеза симпатрических видов зоны гибридизации. Как показывают данные, такие зоны не столь редки в природе, как это ожидалось (Hewitt, 2001; Howard et al., 2003). На сегодняшний день накоплен обширный фактический материал, описывающий зоны гибридизации животных (Янчуков и др., 2002; Jiggins et al., 1996; Serrano et al., 1996; Harrison, Rand, 1989; Jiggins, Mallet, 2000; Good et al., 2003; Miller et al., 2003; Minder et al., 2007 и мн. др.). При этом вопросы, касающиеся основных генетических и популяционных закономерностей их существования, до сих пор остаются открытыми (Howard et al., 2003). В этом отношении показательны данные по межвидовой гибридизации сусликов рода *Spermophilus* (Денисов, 1963; Стойко, 1985; Ермаков, 1996; Титов, 1999; Титов и др., 2006; Шилова и др., 2003; Титов и др., 2005, 2006; Никольский, Стариков, 1997; Стариков, 1997; Спиридонова и др., 2000; Zimmerman, Cothran, 1976; Cothran, 1983). В этих работах межвидовая гибридизация рассматривалась с позиций результата и последствий этого процесса. Изолирующие механизмы и развитие взаимоотношений между контактирующими видами почти не изучались, или исследования находятся на начальной стадии. Изучение популяционных факторов, способствующих или препятствующих гибридизации, позволит не только понять её механизмы, но и раскрыть биологическую роль этого явления (Barton, 2001).

В качестве объекта исследования выбрана одна из динамически развивающихся зон гибридизации – большого (*Spermophilus major* Pall.) и крапчатого (*S. suslicus* Güld.) сусликов. Она сформировалась в зоне симпатрии, и во многих отношениях является уникальной. Крапчатый и большой суслики, в отличие от других гибридизирующих пар сусликов Евразии, характеризуются значительными морфологическими различиями – первый почти в 1.5 раза меньше второго.

Цель и задачи исследования. Целью работы является установление основных экологических, поведенческих и генетических закономерностей образования и существования зоны гибридизации, совместных, смешанных и гибридных поселений крапчатого и большого сусликов.

Для достижения поставленной цели выдвинуты следующие задачи:

- 1) Исследовать современное распространение симпатрических видов в Поволжье, особенности их отношений в зоне симпатрии, а также динамику зоны гибридизации;
- 2) Провести морфологическую, биоакустическую, молекулярно-генетическую диагностику особей из гибридных и смешанных поселений, установить их происхождение, а также особенности наследования гибридами признаков родительских видов;
- 3) Провести сравнительный анализ особенностей пространственной, демографической и социальной структуры видовых и смешанных поселений большого и крапчатого сусликов, выявить основные популяционные факторы, способствующие симбиотопии;
- 4) Сравнить особенности поведенческих стратегий большого и крапчатого сусликов и изучить их трансформацию в условиях совместного обитания, выявить её значение в процессе интеграции симпатрических видов;
- 5) Исследовать генетическую структуру смешанных и гибридных поселений, выявить основные генетические закономерности долговременного стабильного существования гибридных популяций, определить силу генного потока и характер гибридизации;
- 6) Выявить популяционные факторы, способствующие или препятствующие гибридизации большого и крапчатого сусликов, предложить модель формирования смешанных поселений сусликов в зависимости от внешних и внутренних условий.

Научная новизна. Комплексные исследования естественной гибридизации симпатрических видов млекопитающих немногочисленны. Данная диссертация продолжает ряд работ, посвящённых изучению гибридизации сусликов Евразии и, впервые, основана на комплексном подходе к изучению этого явления. В работе используются оригинальные методы молекулярно-генетического анализа и обработки полученных результатов. Впервые приводятся описания гибридов большого и крапчатого сусликов по комплексу морфологических, фенотипических, биоакустических, молекулярно-генетических признаков. Впервые на популяциях сусликов разработаны и апробированы методы исследования специфической микросателлитной ДНК при анализе популяционного генетического разнообразия и выявлении родственных связей и генетического отцовства. Впервые для поселений сусликов установлены основные закономерности образования смешанных поселений, а также выявлены популяционные механизмы, обеспечивающие устойчивость природных гибридных популяций.

Теоретическое и практическое значение. Теоретическое значение работы заключается в выявлении общих популяционных факторов гибридизации, её причин и механизмов, особенностей наследования гибридами признаков родительских видов. Разработанные методы комплексного изучения популяций сусликов имеют практическое значение и позволяют прогнозировать развитие популяционной

ситуации в конкретных поселениях и способствуют заблаговременному планированию природоохранных мероприятий по сохранению биологических видов и биоразнообразия в целом. Полученные результаты могут быть использованы в лекционных и практических курсах по зоология позвоночных и экологии.

Апробация работы. Материалы диссертации представлены на международной конференции «Суслики Евразии» (Москва, 2005), 10-й Пущинской школеконференции молодых учёных (Пушино, 2006), 1-м Европейском совещании по сусликам (Венгрия, 2006), VIII-м съезде Всероссийского териологического общества РАН (Москва, 2007), 1-й Всероссийской поведенческой конференции (Москва, 2007), международной конференции «Молекулярно-генетические основы сохранения биоразнообразия млекопитающих Голарктики» (Черноголовка, 2007).

Публикации. По материалам диссертационной работы опубликовано 12 работ, из них 4 в центральных научных журналах, включённых в список ВАК РФ.

Объем и структура работы. Диссертация изложена на 135 страницах, состоит из введения, восьми глав, выводов, заключения, списка используемой литературы и приложения. Работа иллюстрирована 61 рисунком и 11 таблицами. Список литературы включает 139 источников, в том числе 49 на иностранных языках.

СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

Во **Введении** обосновывается актуальность темы, формулируются цель и задачи исследования.

ГЛАВА 1. ЗОНА СИМПАТРИИ БОЛЬШОГО И КРАПЧАТОГО СУСЛИКОВ: ОСОБЕННОСТИ И ИСТОРИЯ ФОРМИРОВАНИЯ

В главе приведён обзор литературных данных, посвящённых динамике и характеру распространения крапчатого и большого сусликов в зоне симпатрии. Особенности исследуемой зоны являются: её значительная площадь, мозаичность распределения видовых популяций и низкая контактность симпатрических видов. Пространственные отношения большого и крапчатого сусликов в зоне симпатрии проявляются в трёх вариантах: 1) аллобиотопия, 2) разобщение видов по растительным стадиям и 3) симбиотопия. Регистрация гибридных поселений *S. major* и *S. suslicus* позволила выделить в зоне симпатрии зону гибридизации. В связи с этим обосновывается необходимость и важность проведения современных популяционных исследований зоны симпатрии большого и крапчатого сусликов. Наряду с изучением динамики распространения видов в зоне контакта и объяснением возможных причин происходящих в ней процессов, исследовательская работа была направлена на выявление и исследование смешанных и гибридных поселений как естественных площадок реализации возможных форм межвидовых отношений.

ГЛАВА 2. МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

2.1. Характеристика материала исследований. Популяционные исследования проводились в 4 поселениях большого суслика, 4 поселениях крапчатого суслика и в 3 модельных контактных поселениях этих видов (табл. 1).

Таблица 1. Характеристика изученных поселений сусликов

Поселение	Характеристика и адрес	Видовая принадлежность отловленных особей по результатам молекулярно-генетического анализа			
		<i>S. major</i>	<i>S. suslicus</i>	Гибриды	Всего
Контактные поселения большого и крапчатого сусликов					
«Клин» ¹	Смешанное поселение большого и крапчатого сусликов, окр. пос. Клин, Николаевский р-н, Ульяновская обл. 53°07' с.ш., 47°29' в.д.	31	45	1	77
«Смышляевка»	Совместное поселение большого и крапчатого сусликов, окр. с. Смышляевка, Кузоватовский р-н, Ульяновская обл., 53°45' с.ш., 47°44' в.д.	158	71	4	233
«Цивильск»	Гибридное поселение большого и крапчатого сусликов, г. Цивильск, Цивильский р-н, Чувашия, 55°51' с.ш., 47°24' в.д.	19	5	42	66
Всего		208	121	47	376
Поселения большого суслика					
«Чириково»	окр-ти с. Чириково, Кузоватовский р-н, Ульяновская обл., 53°45' с.ш., 47°49' в.д.	68	–	–	–
«Белое озеро»	окр-ти с. Белое Озеро, Вешкаймского р-н, Ульяновская обл., 53°51' с.ш., 47°33' в.д.	10	–	–	–
«Заречное»	окр-ти с. Заречное, Кузоватовский р-н, Ульяновская обл., 53°44' с.ш., 47°36' в.д.	20	–	–	–
«Ключищи»	окр-ти с. Большие Ключищи, Ульяновский р-н, Ульяновская обл., 54°07' с.ш., 48°13' в.д.	24	–	–	–
Поселения крапчатого суслика					
«Тимерсяны»	с. Нижние Тимерсяны, Цильнинского, Ульяновская обл., 54°33' с.ш., 47°48' в.д.	–	16	–	–
«Николаевка»	окр-ти пос. Николаевка, Николаевский р-н, Ульяновская обл., 53°07' с.ш., 47°19' в.д.	–	15	–	–
«Урено-Карлинское»	окр-ти с. Урено-Карлинское, Корсунский р-н, Ульяновская обл., 54°15' с.ш., 47°15' в.д.	–	13	–	–
«Батырево»	окр-ти пос. Батырево, Батыревский р-н, Ульяновская обл., 55°05' с.ш., 47°40' в.д.	–	12	–	–

Современное состояние зоны симпатрии большого и крапчатого сусликов на территории Ульяновской области и республики Чувашия изучалось методом маршрутных учётов с автомобиля. Общая протяжённость маршрутов составила около 9 000 км. При этом проводилось как обследование уже известных поселений симпатрических видов, так и поиск новых точек их обитания ($n = 56$).

2.2. Методы полевых исследований. В основу работы положен биографический метод исследований (Овсянников, 1986) – многолетнее прижизненное слежение за населением поселения, отлов особей без изъятия их из популяции и исследования их морфологических и генетических характеристик, а также популяционные и этологические наблюдения. Отлов зверьков осуществляли

¹ Материал по поселению «Клин» предоставлен С.В. Титовым

донскими ловушками. Индивидуальное мечение особей проводили по стандартной схеме (Кучерук, 1952; Карасева, Телицына, 1996), а также с использованием красителя Урзол. Для паспортизации зверьков проводили фото- и видеосъёмку особи (4 экспозиции: общий вид, верх головы – «шапочка», спина, вид головы сбоку), снимали морфологические показатели (масса и длина тела, длина хвоста и плюсны), записывали предупреждающие об опасности звуковые сигналы. Пространственную структуру изучали на основе данных GPS-картирования точек поимки сусликов, мест проявлений различных форм поведенческой активности и контактов зверьков. В ходе этологических наблюдений были использованы стандартные этологические методики: 1) метод сплошного протоколирования, 2) метод регистрации отдельных поведенческих проявлений и 3) метод «тотального наблюдения» (Попов, Ильченко, 1990).

2.3. Методы обработки и анализа данных. В описаниях пространственной структуры поселений сусликов используется терминология в понимании Панова (1983) и Шилова (1991). Взаимное расположение индивидуальных участков особей, их границы, расположение центров активности и их удаление у разных зверьков проанализировано по данным GPS-картирования, обработанным с использованием пакета программ OziExplorer. Распределение зверьков в пространстве поселения определяли на основе данных о частоте их регистраций, полученных методом скользящих квадратов со стороной, равной средней величине дистанции удаления особей в видовой популяции или в поселении. Оценка распределения особей симпатрических видов в контактных поселениях проводилась на основе анализа распределения: $\sigma^2 < m$ – регулярное, $\sigma^2 = m$ – случайное, $\sigma^2 > m$ – агрегированное (Гиляров, 1990).

Достоверность различий параметрических показателей оценивалась по критерию Стьюдента (t_d) при пороговом значении $p < 0.05$, а непараметрических – по критерию Манна-Уитни (U) и с помощью χ^2 -теста. При обработке многомерных показателей был использован пакет программ *Statistica for Windows*. Обработка записей звуковых сигналов сусликов, описание их частотных (начальная, максимальная, конечная частоты и частотная модуляция, кГц) и временных (длительность, мс) характеристик, построение сонограмм проводили с помощью программ *Adobe Audition 1.0* и *Avisoft-Sonograph*.

Молекулярно-генетические исследования были направлены на решение четырех задач: 1) определение видовой принадлежности и выявление возможного гибридного происхождения особей; 2) изучения генетической структуры смешанных и гибридных популяций; 3) изучение генетического разнообразия популяций и уровня гетерозиготности контактных поселений; 4) определение родства и отцовства на основе анализа микросателлитной ДНК.

ДНК выделяли из образцов печени, когтевых фаланг пальцев, хранившихся в 96%-ном этаноле по стандартной методике (Arrigi et al., 1968). В работе были использованы 6 молекулярно-генетических маркеров: контрольный регион мтДНК (С-регион, D-loop), наследующийся только по материнской линии, 5 маркеров

ядерной ДНК - интрон 6 протоонкогена p53, ответственного за апоптоз, псевдоген (Ψ) гена p53, интрон 5 гена ZfX (zinc-finger gene), локализованного на X-хромосоме, интрон 8 гена SmcY (male-specific histocompatibility antigen), локализованного на Y-хромосоме и позволяющего отслеживать отцовские линии, ген HOX b5 (homeobox-containing). Полимеразную цепную реакцию (PCR) проводили в стандартной реакционной смеси с использованием специфических для сусликов праймеров (Ермаков и др., 2002; Ермаков и др., 2006). Видовую специфичность и индивидуальность фрагментов ДНК особей, полученных в ходе PCR, определяли по различиям масс этих фрагментов при их электрофоретическом разделении или особенностями полипептидного спектра гидролизата после рестрикционного анализа.

Гибридное происхождение особи устанавливали по наличию гетерозиготного состояния молекулярно-генетических маркеров в её генотипе. Так как аллели гибридирующих видов по всем использованным генетическим маркерам специфичны, то гетерозиготное состояние отождествлялось с гибридным. Гибридные особи, имеющие гетерозиготные генотипы по всем проанализированным маркерам принимались нами как гибриды первого поколения (F1). Для изучения уровня гетерозиготности популяций и родственных связей особей проводили анализ микросателлитной ДНК по 3 разработанным нами системам: STR1 1 ([GAAA](AGGG)-повтор) (11 аллелей), STR 3 (CCT-повтор) (9 аллелей), ST 7 ([GGT](GT)-повтор) (29 аллелей).

Поселения, в которых особи симпатрических видов вступают во взаимодействия, мы рассматриваем как контактные. По степени репродуктивной изоляции и интеграции большого и крапчатого сусликов в зоне их симпатрии мы выделили три типа контактных поселений. В смешанном поселении «Клин» видовые пространственные структуры сохраняли свою специфичность, а гибридизация носила спорадический характер. В совместном поселении «Смышляевка» видовые популяции были разобщены по станциям и репродуктивно изолированы, а спорадическая гибридизация регистрировалась в местах соприкосновения участков обитания симпатрических видов. В гибридном поселении «Цивильск» видовые популяции утратили специфические черты пространственной структуры и сформировали единую интегрированную структуру на фоне масштабной гибридизации (доля гибридов превышает 50 %).

Генетическая структура гибридных популяций описывалась по 6 статическим и динамическим показателям: 1) доля гибридов в поселении, 2) уровень гетерозиготности, 3) соответствие наблюдаемого соотношения генотипов с теоретически ожидаемым (соотношение Харди-Вайнберга), 4) частота митотипов ДНК, 5) частота видоспецифических Y-хромосом и 6) сила потока генов (M) из родительских популяций в гибридную.

ГЛАВА 3. СОВРЕМЕННОЕ СОСТОЯНИЕ ЗОНЫ ГИБРИДИЗАЦИИ БОЛЬШОГО И КРАПЧАТОГО СУСЛИКОВ

В главе проводится анализ современного состояния зоны симпатрии и зоны гибридизации большого и крапчатого сусликов. Оценивается современное

распространение симпатрических видов, отмечено увеличение числа потенциальных местообитаний, пригодных для жизни сусликов. В большинстве популяций крапчатого суслика выявлена депрессия численности, вплоть до исчезновения многих поселений. Из 105 поселений вида, известных в 1999 году (Титов, 1999), в 2007–2008 гг. обнаружено только 28. Большой суслик, не смотря на общую депрессию численности в Поволжье (из 74 поселений, известных в 1999 году, в 2007–2008 гг. обнаружено только 26), продвигается в западном направлении, успешно осваивая биотопы лесостепной зоны. В целом, при таких значительных изменениях распределение видов в зоне симпатрии остаётся мозаичным, а степень их контактности – низкой. Зона гибридизации, напротив, отличается стабильностью во времени. Она образована двумя контактными поселениями большого и крапчатого сусликов: «Смышляевка» и «Цивильск». В первом наблюдается разобщение видов по станциям, а гибридизация имеет спорадический характер. Во втором, регистрируется масштабная интрогрессивная гибридизация, а само поселение характеризуется как «скопление гибридов» (доля гибридов – 71 %).

ГЛАВА 4. МОРФОЛОГИЧЕСКАЯ И БИОАКУСТИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА БОЛЬШИХ И КРАПЧАТЫХ СУСЛИКОВ И ИХ ГИБРИДОВ

4.1. Морфологическая характеристика больших и крапчатых сусликов и их гибридов. Дискриминантный анализ выборок показателей морфологии тела особей в совместном поселении «Смышляевка» показал, что по оси первой дискриминантной функции (DF1, соб.ч. – 14.34, $\chi^2 = 365.9$, $df = 6$, $p < 0.001$), описывающей 99.9% общей дисперсии, максимальная факторная нагрузка приходится на показатель длины плюсны (–0.954) (рис. 1, А). Анализ гибридного поселения «Цивильск» показал, что по оси первой дискриминантной функции (DF1, соб.ч. – 0.465, $\chi^2 = 19.13$, $df = 4$, $p < 0.001$), описывающей 93.7% общей дисперсии, максимальная отрицательная нагрузка также приходится на показатель длины плюсны (–0.842) (рис. 1, Б). Область распределения показателей гибридов захватывает эллипсы рассеивания показателей родительских видов. Это иллюстрирует широкую морфологическую изменчивость гибридных особей, которая объясняется интрогрессией и возвратным характером гибридизации в поселении «Цивильск». При этом центроиды области рассеивания показателей гибридов в обоих случаях расположены между центроидами областей рассеивания показателей *S. major* и *S. suslicus*, что указывает на промежуточный характер наследования морфологических признаков.

Проведенный дискриминантный анализ показателей окраски меха спины выборок из совместного поселения «Смышляевка» выявил различия видовых и гибридной выборок (рис. 2, А). По первой дискриминантной функции (DF1, соб.ч. – 0.78, $\chi^2 = 55.6$, $df = 6$, $p < 0.001$), описывающей 94.3 % общей дисперсии, максимальные корреляты были получены по показателям красного оттенка (–0.683). По оси этой функции яркость окраски меха ослабевает, т.е. по этому окрасочному признаку большие суслики оказались ярче крапчатых.

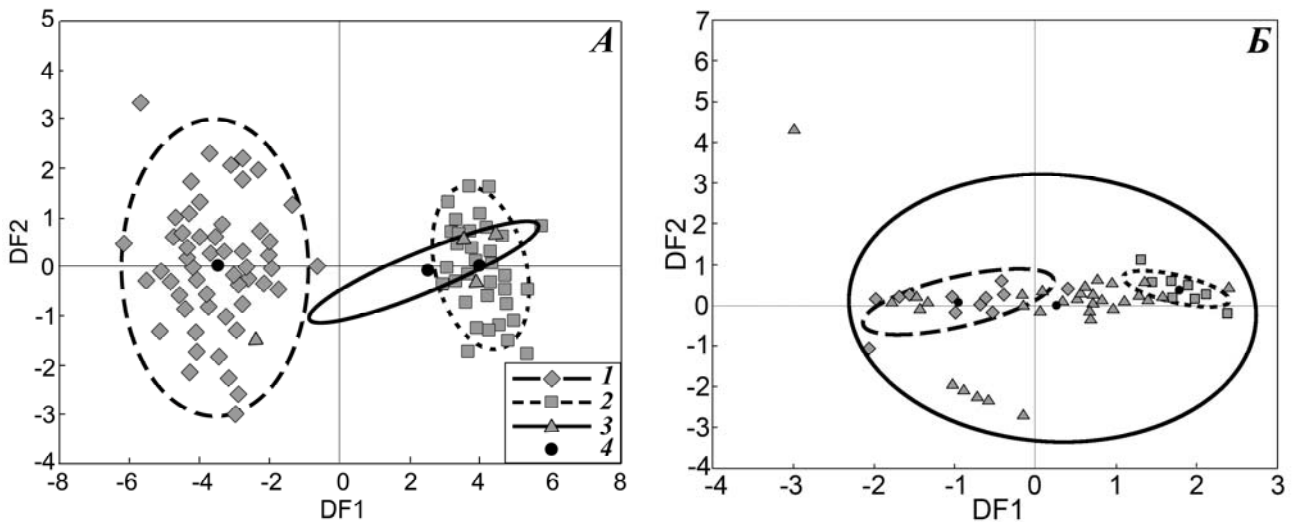


Рис. 1 Результаты дискриминантного анализа выборок морфологических показателей сузиков из совместного поселения «Смышляевка» (А) и гибридного поселений «Цивильск» (Б). 1 – большие сустики, 2 – крапчатые сустики, 3 – гибриды, 4 – центры эллипсов рассеивания

По результатам дискриминантного анализа выборок из гибридного поселения «Цивильск» (рис. 2, Б) первая функция (DF1, соб.ч. – 0.49, $\chi^2 = 18.2$, $df = 6$, $p = 0.006$), описывающая 85.5 % общей дисперсии, коррелирует со всеми тремя окрасочными показателями (красный – 0.640, зелёный – 0.770, голубой – 0.689). Центр оид области рассеивания показателей гибридной выборки в пространстве первой дискриминантной функции и в первом, и во втором случаях расположен между центрами областей рассеивания видовых выборок. Таким образом, гибриды большого и крапчатого сузиков характеризуются промежуточным характером наследования окрасочных признаков родительских видов.

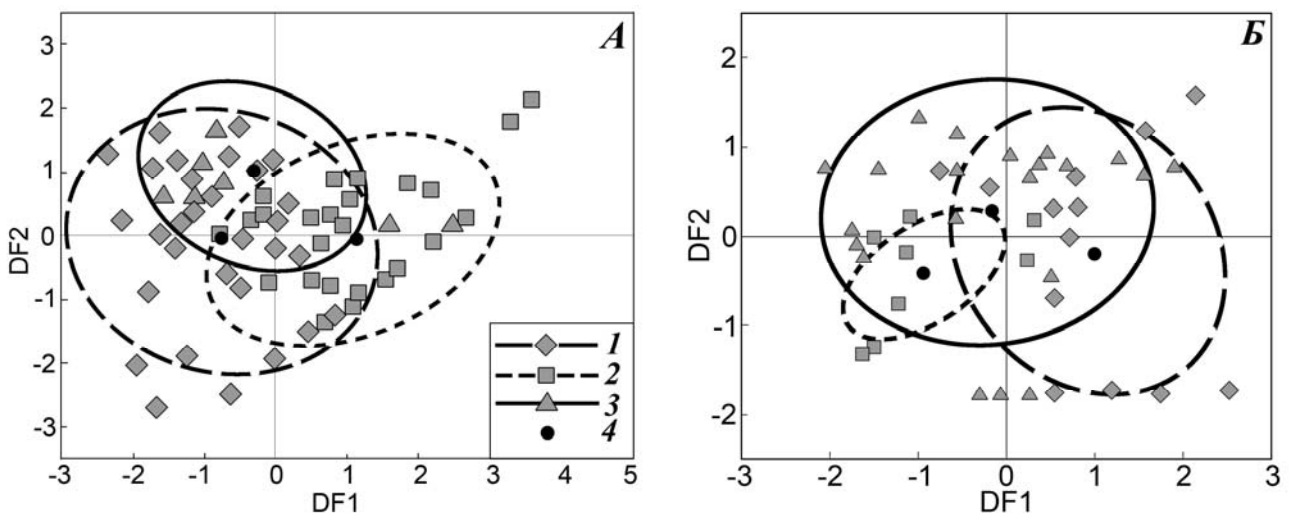


Рис. 2. Результаты дискриминантного анализа выборок окрасочных показателей спины из совместного поселения «Смышляевка» (А) и гибридного поселений «Цивильск» (Б). 1 – большие сустики, 2 – крапчатые сустики, 3 – гибриды, 4 – центры эллипсов рассеивания

4.2. Биоакустическая характеристика больших и крапчатых сузиков и их гибридов. Сигналы гибридов представлены, как и у родительских видов, одиночными криками. Они достоверно отличаются от криков родительских форм по всем временным и частотным показателям ($p < 0.05$, кроме длительности ($p = 0.6$) у

крапчатых сусликов и гибридов). Дискриминантный анализ выборок из совместного поселения «Смышляевка» показал, что по оси первой функции (DF1, соб.ч. – 16.69, $\chi^2 = 751.7$, $df = 10$, $p < 0.001$), описывающей 98.4% общей дисперсии, максимальная факторная нагрузка выявлена для частотных показателей: начальной (–0.638), максимальной (–0.584) и конечной (–0.917) частот. Крики крапчатых сусликов значительно выше по частоте по сравнению с криками гибридов и больших сусликов. Расположение центроида области рассеивания показателей выборки криков гибридов ($n=38$) между центроидами эллипсов рассеивания показателей криков большого и крапчатого сусликов указывает на промежуточный характер наследования гибридами особенностей звуковой сигнализации родительских видов (Титов и др., 2005) (рис. 3).

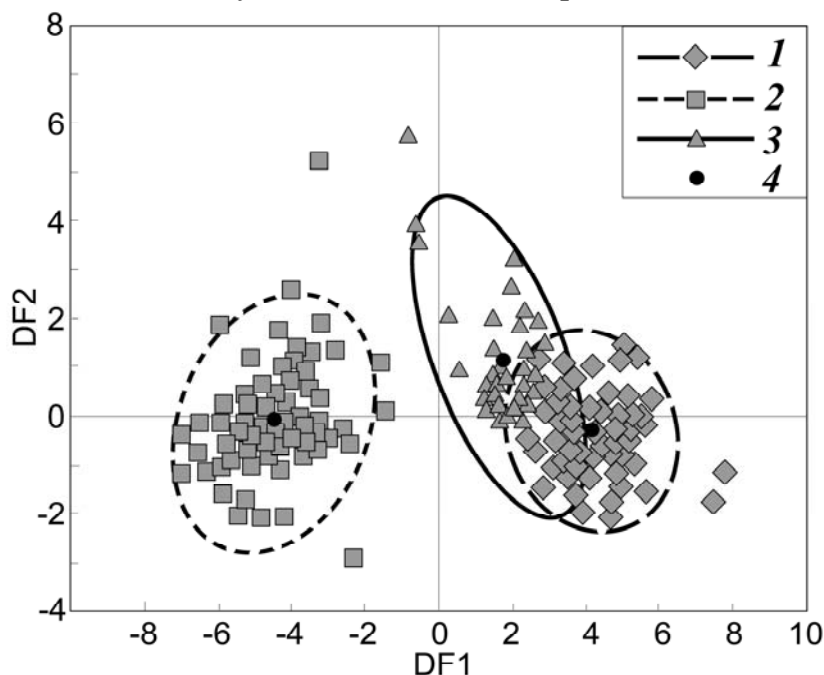


Рис. 3. Результаты дискриминантного анализа выборок показателей звуковых сигналов сусликов в совместном поселении «Смышляевка»: 1 – большие суслики, 2 – крапчатые суслики, 3 – гибриды, 4 – центроиды эллипсов рассеивания

для оеоакустического анализа выоорок из гиоридного поселения крапчатого (s) и большого (m) сусликов «Цивильск» все гибридные особи (по 2 молекулярно-генетическим маркерам - p53 и HOX) были разделены на 3 категории: гетерозиготы по двум маркерам (F1) (s/m, s/m), беккроссы с *S. major* (m/m, s/m) и беккроссы с *S. suslicus* (s/s, s/m). В результате анализа выявлено, что гибриды, гетерозиготные по двум маркерам, занимают промежуточное положение между областями рассеивания показателей криков родительских видов, а беккроссы уклоняются в сторону того вида, от скрещивания с которым были получены (рис. 4). При этом крики беккроссов с *S. suslicus* достоверно отличаются от криков крапчатых сусликов по всем временным и частотным характеристикам ($p < 0.05$), также как сигналы беккроссов с *S. major* от сигналов больших сусликов (кроме максимальной частоты, $p = 0.6$). По результатам кластерного анализа максимальную дистанцию удаления имеет выборка крапчатого суслика (что связано, вероятно, с высокими значениями частотных показателей их сигналов). При этом эта выборка является внешней группой по отношению к двум кластерам: большим сусликам со своими беккроссами и гибридам с беккроссами от *S. suslicus*.

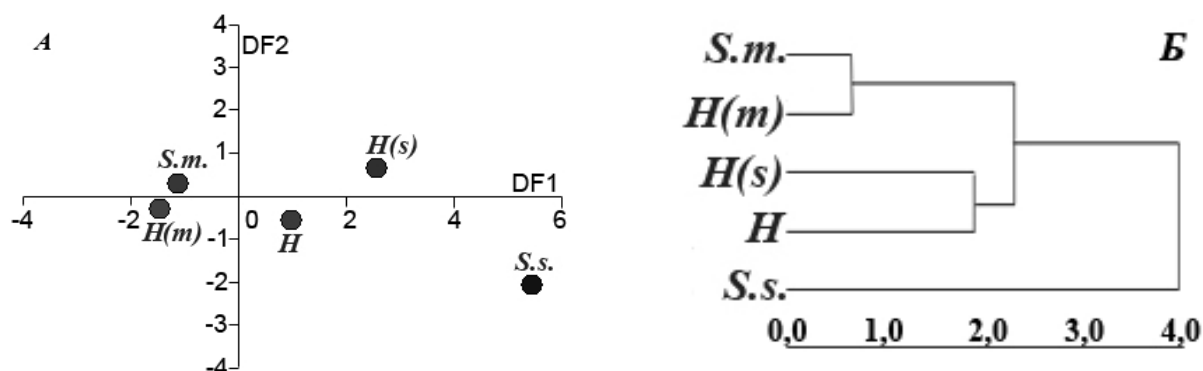


Рис. 4. Результаты дискриминантного (А) и кластерного (В) анализов показателей звуковых сигналов особей из гибридного поселения большого и крапчатого сусликов «Цивильск»: *S.m.* – большие суслики, *S.s.* – крапчатые суслики, *H(m)* – беккроссы с *S. major*, *H(s)* – беккроссы с *S. suslicus*, *H* – гибриды, гетерозиготные по двум анализируемым маркерам

ГЛАВА 5. ПРОСТРАНСТВЕННАЯ СТРУКТУРА КОНТАКТНЫХ ПОСЕЛЕНИЙ БОЛЬШОГО И КРАПЧАТОГО СУСЛИКОВ

5.1. Динамика численности и поло-возрастного состава контактных поселений большого и крапчатого сусликов.

5.1.1. Динамика численности и поло-возрастного состава смешанного поселения «Клин» (рис. 5). На начальном этапе исследований в поселении (1996–1997 гг.) обе популяции симпатрических видов характеризовались высокой численностью и стабильным половым составом. В 2000 г. наблюдалась резкая депрессия численности зверьков обоих видов. В 2002 г. популяция большого суслика медленно и незначительно повысила свою численность, в основном, за счёт новой волны вселения этого вида (Кузьмин, 2006). Наблюдавшаяся на тот момент в поселении асинхронная динамика численности в видовых популяциях и дисбаланс полов объясняют факт обнаружения здесь в 2004 г. гибридной самки. Одной из причин депрессии численности особей обоих видов в поселении, вероятно, была деградация степного биотопа вследствие прекращения выпаса скота.

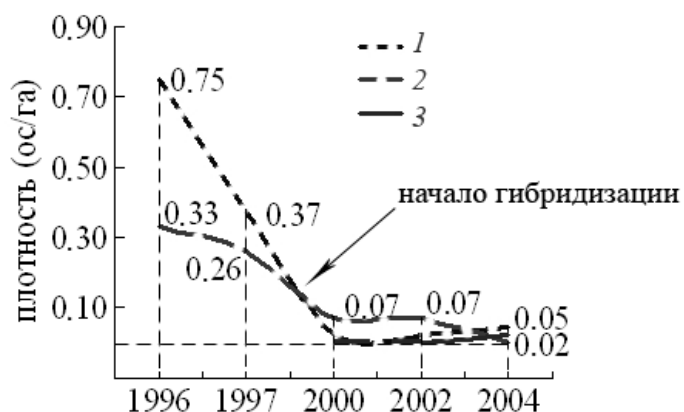


Рис. 5 Динамика плотности большого и крапчатого сусликов в смешанном поселении «Клин» (пос. Клин, Николаевский р-н, Ульяновская обл.): 1 – крапчатые суслики, 2 – большие суслики, 3 – гибриды

Данные по половому составу в период пессимального состояния поселения (2000–04 гг.) свидетельствуют о несбалансированном половом составе в популяции крапчатого суслика. Большой суслик поддерживал низкую, но стабильную численность, тогда как отловы *S. suslicus* были единичны ($n = 2$).

Сохранность группировки взрослых сусликов оценивалась по проценту повторных отловов. В поселении «Клин» этот показатель составляет 13% для

крапчатого и 7% для большого суслика. Такие же низкие показатели были получены и по выживаемости молодых в поселении. Из 19 молодых *S. suslicus*, помеченных летом 1996 года, на следующий год было поймано лишь 4 (21 %). Вероятно, наблюдаемое обновление особей в поселении определило нестабильность его демографической структуры.

5.1.2. Динамика численности и поло-возрастного состава совместного поселения «Смышляевка» (рис. 6). Взаимоотношения видов в данном поселении характеризовалось их разобщением на уровне растительных стадий, проявляющимся в приуроченности больших сусликов в период наземной активности к пойменным луговинам, а крапчатого – к плакорным участкам злаково-разнотравной степи. При этом популяция *S. major*, расположенная в понижениях и на балочных склонах была окружена популяцией *S. suslicus*, расположенной на верхних степных участках.

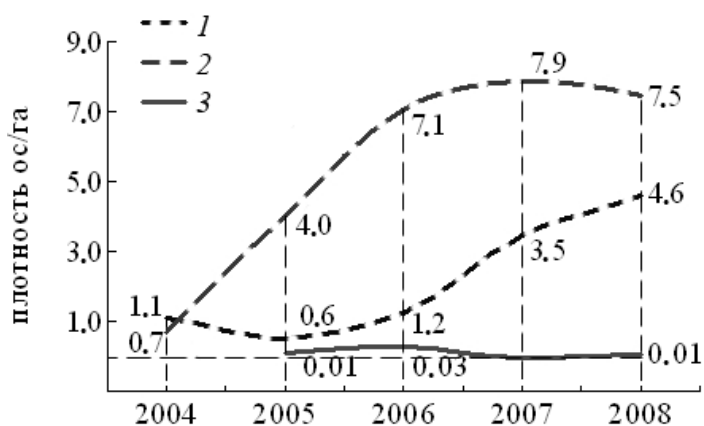


Рис. 6. Динамика плотности большого и крапчатого сусликов в совместном поселении «Смышляевка» (с. Смышляевка, Кузоватовский р-н, Ульяновская обл.): 1 – крапчатые суслики, 2 – большие суслики, 3 – гибриды

Половая структура популяции большого суслика (рис. 7, А) в этом поселении была стабильной по годам и характеризовалась преобладанием самок (74.6 ± 2.8 (%), $n = 5$). Напротив, половой состав популяции крапчатого суслика (рис. 7, Б) в поселении до 2007 года характеризовался неустойчивостью. С 2007 году наблюдалась стабилизация половой структуры популяции крапчатого суслика.

Доля повторных отловов взрослых особей в поселении «Смышляевка» составляла 21.5 % для *S. major* (при этом 4.6 % особей регистрировались в течение 3–4 лет подряд) и 14.5 % *S. suslicus* (повторных отловов на третьем и последующих годах после первой поимки ни для одной особи не зарегистрировано). Выживаемость молодых в популяции большого суслика составляет 34 %, тогда как у крапчатого суслика ни один из молодых зверьков не был отловлен на следующий год.

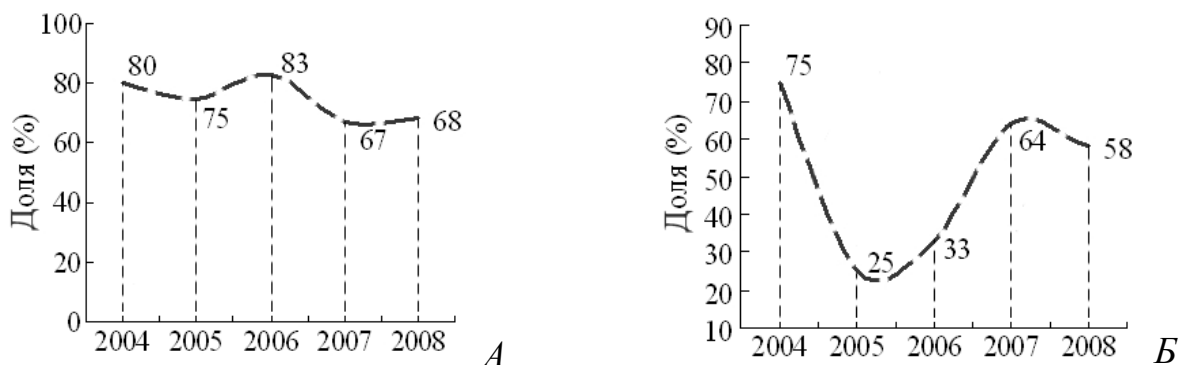


Рис. 7. Доля самок в поселении «Смышляевка» (Кузоватовский р-н, Ульяновская обл.) А – популяция большого суслика, Б – популяция крапчатого суслика

5.1.3. Динамика численности и поло-возрастного состава гибридного поселения большого и крапчатого сусликов «Цивильск». Поселение на протяжении всего периода исследований характеризовалось депрессивным состоянием всех трёх составляющих его популяционных подструктур (рис. 8). При этом в каждой из них наблюдалась несбалансированность полового состава вплоть до отсутствия в отдельные годы зверьков определённого пола. В случае интеграции видовых и гибридной популяций в единую структуру половой состав стабилизировался, вследствие формирования гетероспецифических репродуктивных пар. Сохранению такого нестабильного демографического состояния поселения способствовала его удалённость и изолированность от ближайших популяций симпатрических видов.

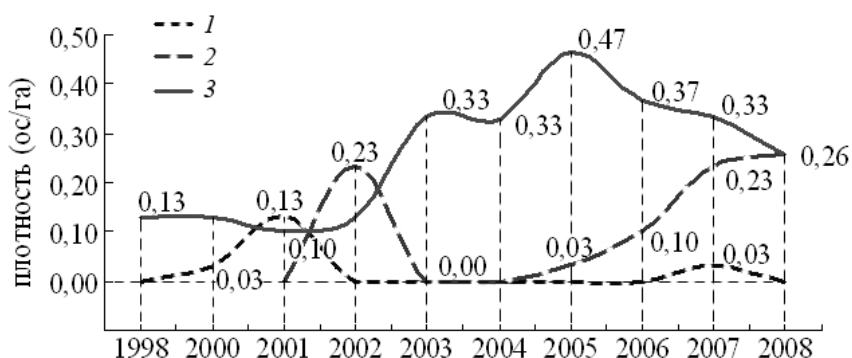


Рис. 8. Динамика плотности больших и крапчатых сусликов и их гибридов в поселении «Цивильск» (г. Цивильск, Цивильский р-н, Чувашия): 1 – крапчатые суслики, 2 – большие суслики, 3 – гибриды

Многолетняя низкая, но стабильная численность в этом поселении объяснялась высокой по сравнению с другими контактными поселениями преимуществом группировки взрослых особей. Так, процент повторных отловов зверьков составляет 59%, а 34% особей регистрировались на протяжении 3–5 лет. При этом выживаемость молодых зверьков (видимо, наряду с плодовитостью участвующих в размножении самок) была очень низкой.

5.2. Пространственная структура контактных поселений большого и крапчатого сусликов. Структура контактных поселений формируется в результате интеграции видоспецифических пространственных структур. При депрессии численности и дисбалансе полов реализация видовых стратегий в условиях контактного поселения становится невозможной, популяции утрачивают видоспецифические черты пространственной структуры и формируют особую единую структуру. В этих условиях особенности пространственной структуры смешанного поселения способствуют межвидовой гибридизации.

5.2.1. Динамика пространственной структуры смешанного поселения «Клин». В поселении «Клин» участки конспецифических особей перекрываются лишь краевыми областями. Участки гетероспецификов разворачиваются в зависимости от расположения участков обитания соседствующих зверьков, а общая структура поселения представляет собой результат «наложения» видоспецифических пространственных структур. Исследования структуры смешанного поселения крапчатого и большого сусликов «Клин» в период оптимальной численности видовых популяций свидетельствуют о независимости пространственного распределения конспецификов на фоне конкуренции видов за пространство.

Распределение особей симпатрических видов в пространстве поселения в период оптимальной численности зверьков в поселении «Клин» (1996-1997 гг.) свидетельствует о территориальной экспансии со стороны большого суслика (рис. 9).

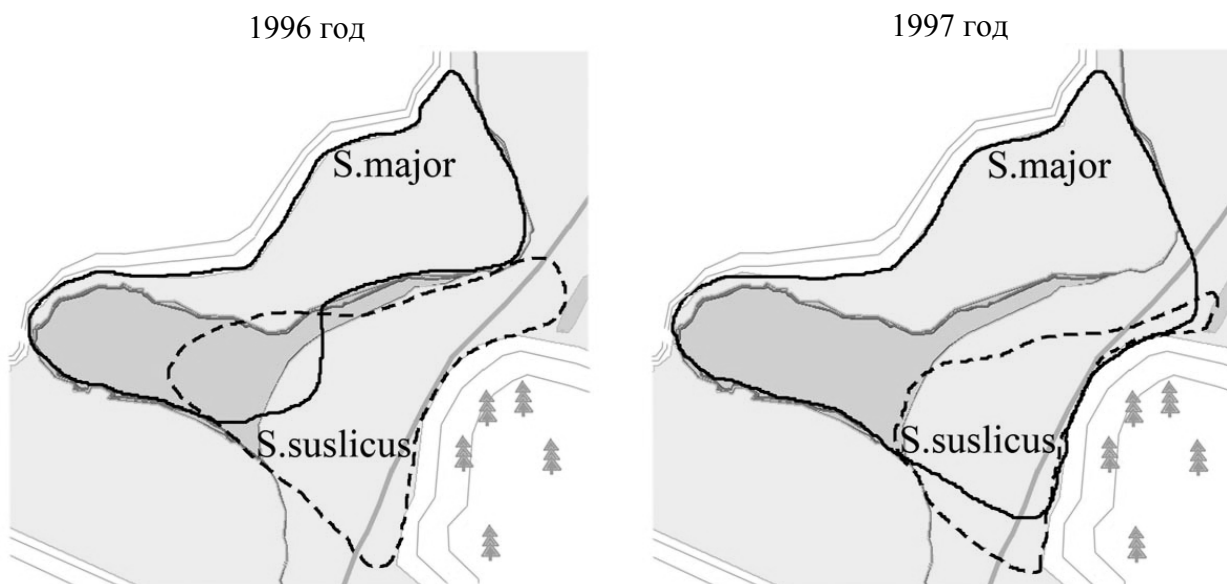


Рис. 9. Территориальная экспансия большого суслика в смешанном поселении «Клин» (Николаевский р-н, Ульяновская обл.)

В период с 1996 по 2004 г. распределение как крапчатого, так и большого сусликов в пространстве поселения изменялось от агрегированного через случайное (2000–2002 г.) до регулярного (2004 г.). В 2004 году в поселении была отловлена гибридная самка. Одной из причин прекращения изолирующего действия видоспецифических пространственных структур, следует считать резкое снижение численности конспецификов и нарушение внутривидовых связей, результатом которого является половая депривация – фактор, способствующий межвидовой гибридизации (Панов, 1989).

5.2.2. Динамика пространственной структуры совместного поселения «Смышляевка». В поселении «Смышляевка» видовые популяции, разобщенные на стациальном уровне, в условиях оптимальной численности придерживались видоспецифических стратегий использования пространства поселения, выявленных ранее в чистых видовых поселениях (Титов, 2001а). Все гибридные особи в поселении «Смышляевка» ($n = 4$) регистрировались в местах соприкосновения участков видового обитания большого и крапчатого сусликов. Эти зоны контакта характеризовались низкой численностью конспецификов, неустойчивой половой структурой и ограниченностью пригодного для жизни пространства (Панов, 1983; Brown, 1969; Wiens, 1973). Эти факторы привели к нарушению видоспецифических пространственных структур и способствовали гибридизации.

Предпосылками спорадической гибридизации в поселении являются также сезонное перераспределение пространства и различные сроки наземной активности симпатрических видов. Пространственное распределение крапчатых сусликов в течение сезона активности постоянно. Большие суслики в условиях балочного поселения проводят сезон активности на пойменной луговине, а зимуют на плакорных участках разнотравной степи в непосредственной близости от *S. suslicus*.

Молодые самцы *S. major* уходят на зимовку и пробуждаются весной позже взрослых, что значительно затрудняет их участие в размножении в составе своей популяции. В совместном поселении сроки пробуждения молодых самцов большого суслика приходится на выход из спячки взрослых самок *S. suslicus* (середина апреля), что облегчает сексуальный контакт гетероспецификов. Такое совпадение сроков наземной активности в совокупности с морфологическим подобием молодых самцов большого суслика и эструсных самок крапчатого суслика (тест Манна-Уитни: длина тела – $U=30.0$, $Z=-2.19$, $p=0.028$; длина стопы – $U=12.0$, $Z=0.0$, $p=1.00$; длина хвоста – $U=8.0$, $Z=-0.85$, $p=0.594$) способствовало межвидовой гибридизации.

Влияние на пространственное распределение особей фактора присутствия симпатрического вида проявляется при анализе данных по динамике характера распределения особей в пространстве поселения. За период исследований в поселении «Смышляевка» (с 2004 по 2008 гг.) наблюдалась постепенная синхронизация пространственного распределения гетероспецификов – переход от агрегированного распределения особей к регулярному. Подобная же синхронизация динамики распределения больших и крапчатых сусликов наблюдалась в поселении «Клин», но в сочетании с падением численности там она привела к гибридизации.

5.2.3. Динамика пространственной структуры гибридного поселения «Цивильск». Пространственная структура гибридного поселения «Цивильск» уникальна и представляет собой результат интеграции видоспецифических пространственных структур. Депрессивное состояние популяций конспецификов, масштабная гибридизация (доля гибридов – 71 %), отсутствие притока вселенцев делает вынужденным участие всех особей в формировании и поддержании единой интегрированной структуры поселения. Интеграция видовых пространственных структур привела к исчезновению видоспецифических особенностей использования пространства. Это ярко проявлялось в отсутствии агрегаций самок у большого суслика и группировок самцов – у крапчатого, что было характерной чертой для чистых видовых поселений.

Процессы интеграции проявлялись в особенностях пространственной структуры популяции гибридных особей. В ней отмечались агрегации родственных самок и группировки самцов, а также одиночные самцы и самки, то есть черты, характерные для стратегий использования пространства симпатрических видов (рис. 10). Сочетание в структуре гибридной популяции видовых особенностей пространственных структур, их взаимное обогащение элементами группового образа жизни повышали разнообразие функциональных связей в гибридной популяции и способствовали поддержанию её динамической устойчивости.

В целом, структура гибридного поселения в некотором приближении повторяла структуру гибридной зоны – область обитания гибридов находилась между областями чистовидового обитания. При этом какой-либо территориальной экспансии со стороны симпатрических видов за период наблюдений мы не отметили.

Другой причиной длительного поддержания нестабильной структуры поселения являлась асинхронная динамика характера распределения в пространстве

всех трёх категорий особей: больших, крапчатых сусликов и гибридов. По нашему мнению, такая разнонаправленность динамики распределения приводит к долговременному дисбалансу полов – фактору, способствующему процессу межвидовой гибридизации.

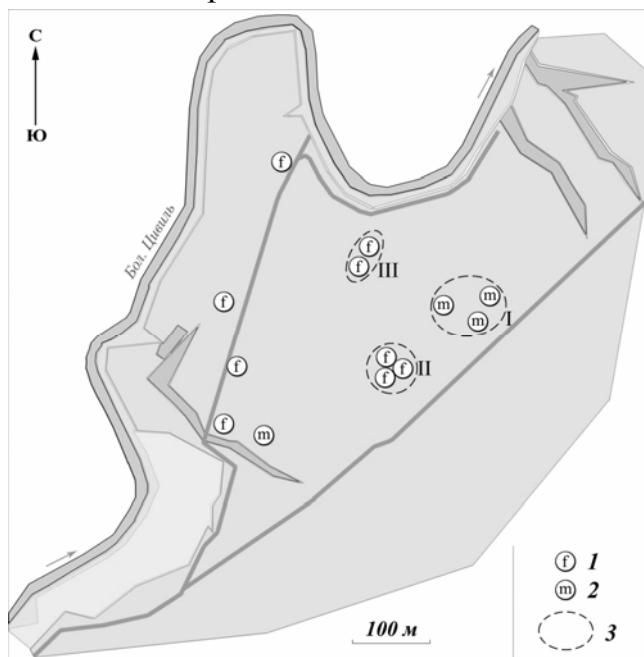


Рис. 10. Одиночные гибридные особи и их группировки в поселении «Цивильск» в 2005 году: 1 – гибридные самки, 2 – гибридные самцы, 3 – группировки гибридов: I – группировка самцов, II и III – группировки самок

ГЛАВА 6. СРАВНИТЕЛЬНАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ПОВЕДЕНЧЕСКИХ СТРАТЕГИЙ БОЛЬШОГО И КРАПЧАТОГО СУСЛИКОВ. ИХ ТРАНСФОРМАЦИЯ В УСЛОВИЯХ СИМБИОТОПИИ КАК ОДНА ИЗ ПРЕДПОСЫЛОК ГИБРИДИЗАЦИИ

6.1. Особенности агонистического поведения большого и крапчатого сусликов. Общей для агонистического поведения большого и крапчатого сусликов является тенденция особей-резидентов оставаться в пределах своего участка обитания. Противоположной для видовых стратегий поведения является тенденция в использовании элементов «прямой агрессии» или элементов «доминирования–подчинения». Если в агонистических взаимодействиях большого суслика применение агрессивных форм поведения минимизировано, а элементы второго типа преобладают, то в агонистических контактах у крапчатого суслика доминируют формы агрессивного поведения (Титов и др., 2007; 2008).

Минимизация применения элементов прямой агрессии в поведении большого суслика свидетельствует о более развитых у него социальных отношениях, по сравнению с *S. suslicus*. Это подтверждается также образованием у *S. major* устойчивых полигинных групп особей (Титов, 1999, 2001, 2004). Высокая степень агрессивности крапчатых сусликов в агонистических контактах в совокупности с их хаотичной структурой и частой сменой во взаимодействиях лидирующей роли контактирующих зверьков затрудняет образование устойчивых социальных связей между особями этого вида (Титов и др., 2007).

Трансформация видоспецифических стратегий агонистического поведения в условиях присутствия симпатрического вида сводилась к снижению общего уровня

агрессивности у крапчатого суслика и отсутствию проявления агонистических форм поведения у большого суслика по отношению к крапчатым сусликам. Нейтральность особей *S. major* к гетероспецификам в периоды депрессии численности конспецификов способствовала возникновению гетероспецифических репродуктивных контактов.

6.2. Характеристика репродуктивного поведения большого и крапчатого сусликов. Репродуктивное поведение большого и крапчатого сусликов значительно различается по своей организации. Для *S. major* в условиях оптимальной численности характерна территориальная полигиния (Титов, 2004). У крапчатого суслика была выявлена более пластичная репродуктивная стратегия, выражающаяся в виде конкурентной полигинии или промискуитета (Титов, 2003; Лобков, 1978, 1991; Кузьмин, 2007). Конкретная форма репродуктивной стратегии крапчатого суслика определялась общей численностью населения, соотношением полов и стабильностью поселения (Титов, 2003). В стабильных поселениях (отсутствие антропогенного пресса) обычно с низкой и оптимальной плотностью зверьков преимущественно регистрировались однократные спаривания самки и самца или полигинные сексуальные отношения (поселение «Клин»). Напротив, в лабильных поселениях, возникающих в антропогенных трансформированных ландшафтах и имеющих высокую плотность, промискуитетные отношения полов снижали напряжённость конкуренции в период гона (поселение «Смышляевка»).

Пластичность репродуктивной стратегий симпатрических видов наиболее ярко проявлялась в условиях совместного обитания, особенно, в смешанных и гибридных поселениях с депрессивной численностью. В таких поселениях у обоих симпатрических видов наблюдалось усиление промискуитетной составляющей репродуктивного поведения. В сжатые сроки периода размножения при условии недостатка, а тем более отсутствия, конспецифичных половых партнёров промискуитетные сексуальные отношения были единственно возможными.

ГЛАВА 7. ГЕНЕТИЧЕСКАЯ СТРУКТУРА КОНТАКТНЫХ ПОСЕЛЕНИЙ БОЛЬШОГО И КРАПЧАТОГО СУСЛИКОВ

7.1. Динамика показателей генетической структуры контактных поселений как отражение процесса гибридизации. Средние значения ожидаемой гетерозиготности (H_e) в поселениях «Смышляевка» (рис. 11, А) и «Цивильск» (рис. 11, Б) составляли 0.43 и 0.39 соответственно. Средние значения наблюдаемой гетерозиготности (H_o) за период исследований (2004—2008 гг.) составили 0.02 и 0.48, соответственно. Значения ожидаемой и наблюдаемой гетерозиготности в поселении «Смышляевка» достоверно различаются между собой ($\chi^2 = 210.6$, $df = 2$, $p < 0.0001$), а в поселении «Цивильск» не имеют достоверных различий ($\chi^2 = 2.2$, $df = 2$, $p = 0.327$). При рассмотрении динамики значений H_e и H_o по годам (2004–08 гг.) в поселении «Смышляевка» достоверные различия наблюдались в течение всего периода исследований ($p < 0.05$), а в поселении «Цивильск» – только до 2007 г. (2004–06 гг.: $p < 0.05$; 2007 г.: $p = 0.5$, 2008 г.: $p = 0.45$). Полученные результаты указывают на то, что генетическая структура поселения «Цивильск» постепенно стабилизируется и

поддерживается автономными генетическими процессами в соответствие с законом Харди-Вайнберга. В поселении «Смышляевка» гибридизация носит спорадический характер и наблюдается в зоне контакта на периферии участков обитания видовых популяций.

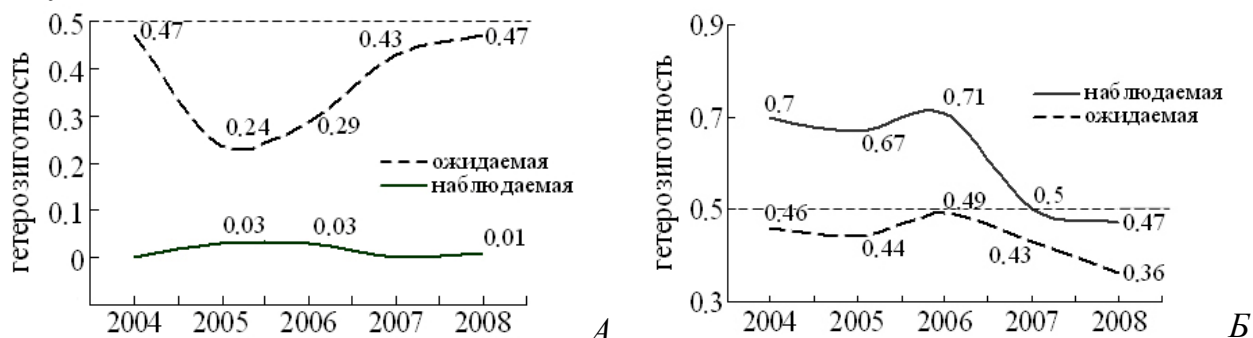


Рис. 11. Изменение ожидаемой и наблюдаемой гетерозиготности в совместном («Смышляевка» – А) и гибридном («Цивильск» – Б) поселениях большого и крапчатого сусликов

Динамика видоспецифических митотипов в поселении «Цивильск» характеризуется периодами роста и падения их долей (рис. 12), что отражает переменный успех в размножении материнских линий большого и крапчатого суслика. Повышение доли Y-хромосомы большого суслика, не смотря на редуцированный характер её наследования, было связано с преобладающей интрогрессией генетических маркеров *S. major*, депрессивным состоянием популяции крапчатого суслика, а также, по-видимому, с преимущественным размножением самцов, несущих Y-хромосому большого суслика (рис. 13).

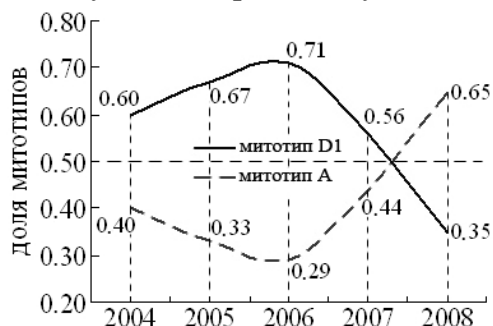


Рис. 12. Изменение частоты видоспецифических типов мтДНК в поселении «Цивильск» (митотип А – большой суслик, митотип D1 – крапчатый)

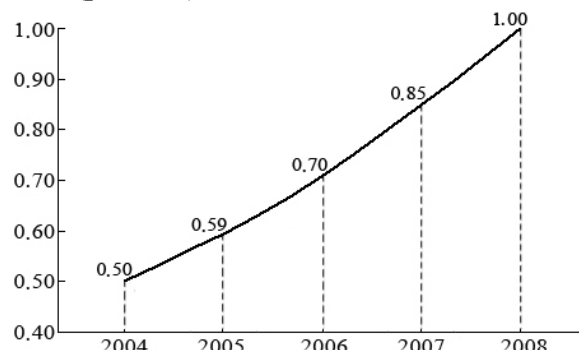


Рис. 13. Изменение частоты специфичных для большого суслика аллелей гена *SmcY* (Y-хромосома *S. major*) в поселении «Цивильск»

Поток видоспецифических генов (M) в гибридном поселении «Цивильск» в период активной миграции большого суслика был максимален со стороны популяции *S. major* (M_m) (Титов и др., 2007). После прекращения вселения больших сусликов этот показатель стремительно снижался и к 2005 г. приблизился к нулю. Впоследствии с возобновлением притока особей большого суслика в гибридную популяцию вновь наблюдалось повышение силы генного потока со стороны популяции *S. major* (рис. 14). В среднем, за все годы наблюдений в гибридном поселении «Цивильск» интенсивность генного потока *S. major* ($M_m = 0.52$) была почти равна таковой *S. suslicus* ($M_s = 0.48$). Эти данные свидетельствует о разнонаправленной интрогрессии, подчинённой внутренней динамике видового

состава поселения, которая вызвана изоляцией этого поселения и отсутствием притока особей родительских видов из соседствующих видовых популяций.

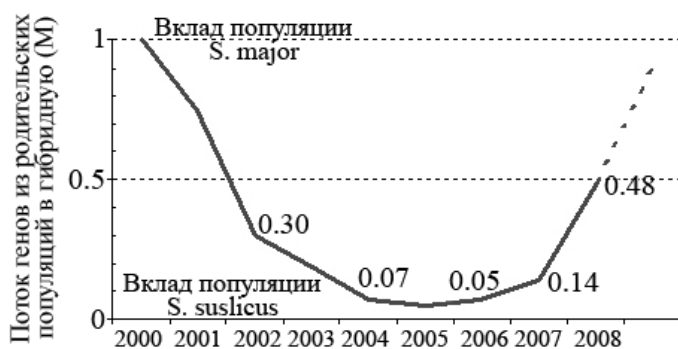


Рис. 14. Динамика потока генов (M) в гибридном поселении большого и крапчатого сусликов «Цивильск» из родительских популяций в гибридную

7.2. Анализ микросателлитной ДНК. Полиморфизм гибридной популяции.

Родство и отцовство. По результатам анализа микросателлитной ДНК гибридная популяция обладает большим аллельным разнообразием по сравнению с популяциями родительских видов (рис. 15). В этой связи гибридизация является одним из возможных путей повышения разнокачественности особей в поселении. Разнокачественность особей в популяции расширяет границы зоны оптимума её существования, повышает её адаптивные возможности и устойчивость в пространстве и времени.

Микросателлитный анализ 23 выводков *S. major* из поселения «Смышляевка», а также предполагаемых родителей молодых из этих выводков показал, что только в одном из них (4 %) наблюдалось явление множественного отцовства (2 самца). В других выводках все детёныши были потомством только одного самца. В популяции *S. suslicus* гетероспермных выводков не было обнаружено. Таким образом, явление множественного отцовства для видовых популяций большого и крапчатого сусликов нехарактерно.

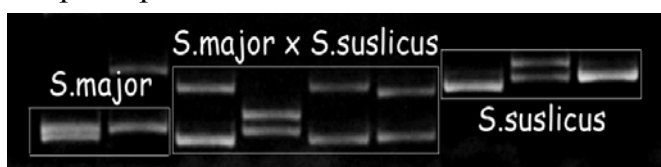


Рис. 15. Результаты анализа микросателлитной ДНК большого и крапчатого сусликов, а также их гибридов из поселения «Цивильск» (STR, (GAAA)_n(AGGG)_m-повтор)

ГЛАВА 8. ПУТИ ФОРМИРОВАНИЯ И РАЗВИТИЯ КОНТАКТНЫХ ПОСЕЛЕНИЙ СИМПАТРИЧЕСКИХ ВИДОВ СУСЛИКОВ

При формировании контактных поселений складывается популяционная ситуация, развитие которой может пойти по одному из двух направлений. В первом случае наблюдается разобщение симпатрических видов, и, как следствие этого, надежная их изоляция. Во втором случае изолирующие механизмы оказываются неэффективными, что ведёт к межвидовой гибридизации. Развития ситуации в образовавшемся смешанном поселении зависит от исходного состояния популяции аборигенного вида (численность, соотношение полов), а также от характера и масштаба вселения другого вида. Кроме этого, определённую роль играют и особенности биотопических условий поселений (разнородность биотопа, особенность рельефа, обеспеченность ресурсами).

На основании данных многолетних исследований динамики популяционной ситуации в контактных поселениях большого и крапчатого сусликов нами предложена модель формирования и развития смешанных поселений. Отчётливо различаются два пути формирования контактных поселений: вселение группы особей одного симпатрического вида в поселение другого и слияние поселений симпатрических видов.

В первом случае контактное поселение возникает в результате вселения в популяцию аборигенного вида (*S. suslicus*) группы особей симпатрического вида (*S. major*). Дальнейшее развитие популяционной ситуации в образовавшемся поселении зависит от демографического состояния популяции аборигенного вида на момент вселения, а также от характера и масштаба вселения. Так, смешанное поселение «Клин» (пос. Клин, Николаевский р-н, Ульяновская обл.) возникло и развивалось в результате продолжительного вселения особей большого суслика в поселение крапчатого, характеризовавшегося на момент вселения высокой численностью особей и сбалансированным половым составом. Гибридное поселение «Цивильск» (г. Цивильск, Цивильский р-н, Чувашия), напротив, сформировалось в результате однократного вселения группы особей *S. major* в депрессивное поселение *S. suslicus*.

Контактное поселение может сформироваться в результате разрастания и слияния видовых популяций симпатрических видов. Подобным образом в зоне симпатрии большого и крапчатого сусликов образовалось совместное поселение со спорадической гибридизацией «Смышляевка» (с. Смышляевка, Кузоватовский р-н, Ульяновская обл.), в котором видовые популяции имеют высокую численность особей, характеризуются устойчивостью своей структуры и надёжно изолированы.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Одной из необходимых предпосылок начала гибридизации является возможность непосредственного взаимодействия гетероспецифических разнополых особей. Такое условие возникает только при существовании пространственного контакта особей, как в масштабе зоны симпатрии, так и в масштабе смешанного поселения. Не менее важным условием, способствующим гибридизации, является встреча гетероспецифических половых партнёров, которой препятствуют факторы видовой изоляции: устойчивость видоспецифических пространственных структур, различия в стратегиях поведения, несовпадение сроков периодов наземной активности. Действие этих факторов эффективно только при численности конспецификов, достаточной для обеспечения устойчивых функциональных связей между ними. Последствием депрессии численности в видовых поселениях, как правило, является их исчезновение. В контактных поселениях низкая численность в видовых популяциях и связанная с ней дестабилизация половой структуры способствует встрече гетероспецифических половых партнёров. При этом гибридизация является одним из путей сохранения генетической информации вида в генофонде гибридной популяции. Кроме этого комбинирование в гибридных генотипах аллелей родительских видов повышает уровень полиморфизма особей,

привносит новые адаптивные возможности и способствует устойчивости гибридогенных популяций.

ВЫВОДЫ

1. Зона симпатрии большого и крапчатого сусликов с момента ее образования (конец 90-х) значительно изменилась. Отмечено исчезновение значительной части поселений симпатрических видов и продолжающееся продвижение большого суслика на запад. Современная зона симпатрии крапчатого и большого сусликов характеризуется сильной мозаичностью распределения видовых популяций и низкой степенью их контактности.
2. Гибриды большого и крапчатого суслика характеризуются промежуточным характером наследования морфологических и биоакустических признаков родительских видов.
3. В оптимальных популяционных условиях видоспецифические особенности пространственной структуры поселения является надёжным фактором межвидовой изоляции. В условиях депрессии численности вследствие нарушений функциональных связей между конспецификами образуется единая интегрированная структура гибридного поселения.
4. Большой и крапчатый суслики хорошо различаются по особенностям репродуктивного и агонистического поведения. В условиях депрессии численности отмечается трансформация поведенческих стратегий, выражающаяся в использовании особями простых факультативных схем взаимодействия, общих для симпатрических видов и облегчающих контакт гетероспецификов.
5. В гибридном поселении формируется общая генетическая структура, поддерживаемая автономными генетическими процессами в соответствии с законом Харди-Вайнберга. Стабилизация гибридной популяции связана с повышением уровня её гетерогенности и полиморфизма.
6. Факторами, определяющими характер взаимоотношений видов в контактных поселениях, являются: исходное состояние популяции одного или обоих симпатрических видов, а также масштаб и характер миграций особей. Выявлены два пути формирования смешанных поселений: слияния популяций симпатрических видов и вселения особей одного из видов в поселение другого.

Благодарности. Выражаю глубокую благодарность всему коллективу кафедры зоологии и экологии ПГПУ, а, в особенности, своему научному руководителю С.В. Титову за неоценимую помощь в работе, А.А. Шмырову, О.А. Ермакову за ценные советы по улучшению рукописи. Директору средней общеобразовательной школы с. Смышляевка (Кузоватовский р-н, Ульяновская обл.) С.А. Ананичеву, его супруге Г.А. Ананичевой, С.А. Боченкову за помощь в проведении полевых исследований, студентам ПГПУ С.С. Бакаевой и А.А. Кузьмину за помощь и поддержку, РФФИ за финансовую помощь в проведении исследований.

Публикации по теме диссертации (перечень ВАК):

1. Кузьмин А.А., Титов С.В., 2006. Особенности формирования смешанных поселений большого (*Spermophilus major* Pall.) и крапчатого (*S. suslicus* Güld.) сусликов // Бюлл. Московского об-ва испытателей природы. Отдел биол. Т. 111. Вып. 5. С. 41-43.
2. Титов С.В., Ермаков О.А., Шмыров А.А., Кузьмин А.А., Сурин В.Л., Формозов Н.А., 2006. Популяционные особенности межвидовой гибридизации сусликов (*Spermophilus*: *Rodentia*, *Sciuridae*) // Бюлл. Московского об-ва испытателей природы. Отдел биол. Т. 111. Вып. 5. С. 36-41.
3. Титов С.В., Ермаков О.А., Шмыров А.А., Кузьмин А.А., 2007в. Агонистическое поведение крапчатого суслика (*Spermophilus suslicus*) в Поволжье // Зоологический журнал. Т. 86. № 3. С. 349-359.
4. Титов С.В., Шмыров А.А., Кузьмин А.А., Ермаков О.А., 2008. Агонистическое поведение большого суслика (*Spermophilus major*, *Rodentia*, *Sciuridae*) // Зоологический журнал. Т. 87. № 9. С. 1124-1133.

Публикации в сборниках и журналах, не входящих в перечень ВАК, тезисы докладов:

5. Ермаков О.А., Титов С.В., Быстракова Н.В., Кузьмин А.А., 2006. К вопросу о гибридизации большого (*Spermophilus major* Pall.) и малого (*S. pygmaeus* Pall.) сусликов (*Rodentia*, *Sciuridae*): находки гибридов в Казахстане и их биоакустический анализ // *Selevinia*: Казахский зоологический ежегодник. Алматы: Институт зоологии Казахстана. С. 149-156.
6. Кузьмин А.А., 2006. Популяционная характеристика зоны симпатрии большого и крапчатого сусликов // Биология – наука XXI века: 10-я Пущинская школа-конференция молодых учёных. Сборник тезисов. (Пущино, 2006) Пущино: Пущинский научный центр РАН, 2006 С. 286.
7. Кузьмин А.А., 2007. Популяционная характеристика гибридной зоны большого (*Spermophilus major* Pall.) и крапчатого (*S. suslicus* Güld.) сусликов // Териофауна России и сопредельных территорий. Материалы международного совещания (Москва, 2007). Москва: Товарищество научных изданий КМК, 2007. С. 233.
8. Кузьмин А. А., 2007. Трансформация репродуктивных стратегий близких видов сусликов в условиях симбиотопии // Сб. тез. IV Всерос. конферен. по поведению животных. Москва: ТНИ КМК. С
9. Титов С.В., Кузьмин А.А., Шмыров А.А., 2007. Репродуктивная стратегия как фактор межвидовой гибридизации и изоляции симпатрических видов сусликов // Мат. конферен. «Современные проблемы биологической эволюции (к 100-летию Дарвиновского музея)». М.: ГДМ. С. 255-257.
10. Титов С.В., Шмыров А.А., Кузьмин А.А., Ермаков О.А., Сурин В.Л., Формозов Н.А., 2007. Особенности динамики генетической структуры гибридных популяций млекопитающих (на примере р. *Spermophilus*) // Мат. междунар. конферен. «Молекулярно-генетические основы сохранения биоразнообразия млекопитающих Голарктики». М.: ТНИ КМК. С. 258-269.
11. Титов С.В., Шмыров А.А., Кузьмин А.А., Ермаков О.А., Сурин В.Л., Формозов Н.А., 2007. Популяционные особенности межвидовой гибридизации млекопитающих (на примере р. *Spermophilus*) // Мат. междунар. совещ. «Териофауна России и сопредельных территорий» (VIII съезд Териол. общ-ва). М.: ТНИ КМК. С. 493.
12. Titov S., Ermakov O., Shmyrov A., Kuzmin A., Surin V., Formozov N., 2006. Population aspects of interspecific hybridization of ground squirrel // 1st European Ground Squirrel Meeting. Book of programme and abstracts. Felsotarkany, Hungary, 20-24 October 2006. P. 55.