

На правах рукописи

Титов Сергей Витальевич

**ПОПУЛЯЦИОННЫЕ И ГЕНЕТИЧЕСКИЕ
МЕХАНИЗМЫ МЕЖВИДОВОЙ ГИБРИДИЗАЦИИ
МЛЕКОПИТАЮЩИХ
(на примере рода *Spermophilus*)**

03.00.08 – зоология

03.00.16 - экология

Автореферат
диссертации на соискание ученой степени
доктора биологических наук

Москва
2009

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

Официальные оппоненты:

доктор биологических наук
Иваницкий Владимир Викторович,
Биологический факультет
МГУ им. М.В.Ломоносова

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

доктор биологических наук,
Баклушинская Ирина Юрьевна,
Институт биологии развития
им. Н.К. Кольцова РАН

Ведущая организация:

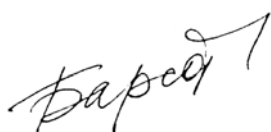
Зоологический институт РАН

Защита состоится « **27** » **апреля 2009 г.** в **15.30** 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 « 18 » февраля 2009 г.

Ученый секретарь
диссертационного совета
кандидат биологических наук



Л.И. Барсова

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Актуальность исследования. Несмотря на более чем 80-летнее изучение гибридизации животных, вопросы выявления основных популяционных и генетических закономерностей существования гибридных зон до сих пор остаются открытыми (Howard et al., 2003). Не совсем ясны причины появления гибридных популяций, механизмы их стабилизации и факторы, определяющие их локализацию. Особое место занимают вопросы выяснения причин и механизмов сохранения жизнеспособности и эволюционного потенциала гибридных популяций. Применение современных методов исследований популяционной динамики в сочетании с использованием молекулярно-генетических методов позволяет получать качественно новую информацию об их структуре, силе потоков генов через гибридные зоны, эволюционном потенциале гибридных популяций, а также прогнозировать их дальнейшее развитие и судьбу. К сожалению, подобные исследования затрагивают небольшое число гибридных зон ограниченного набора видов млекопитающих, а имеющиеся научные работы посвящены в основном изучению материнских линий по структуре мтДНК, а также направлению и степени интрогрессии ядерных и митохондриальных генов (Funk, Omland, 2003).

Исследования гибридных популяций в пространстве и времени являются актуальными и необходимы для понимания механизма процесса естественной межвидовой гибридизации. При этом изучение влияния на популяционную структуру гибридных поселений факторов среды (экологических и социальных), анализ изменчивости морфо-фенотипических признаков особей и их приспособленности, а также исследования репродуктивного успеха и особенностей жизненного цикла позволят понять масштабы и определить цену последствий межвидовой гибридизации для особи, популяции и вида в целом. Использование в популяционных исследованиях молекулярно-генетических маркеров ядерной и митохондриальной ДНК (диагностирующих гибридное происхождение, а также направление и силу интрогрессии), а также микросателлитной ДНК (выявляющих индивидуальный полиморфизм, родство и родственные линии особей) в исследованиях такого рода поднимает решение указанных проблем на новый уровень (Queller et al., 1993; Рысков, 1999; Sunnucks, 2000).

Удобной моделью для изучения смешанных и гибридных поселений близких видов млекопитающих, а также гибридных зон являются наземные беличьи, в частности, суслики (Rodentia, Sciuridae, *Spermophilus*), среди которых, по сравнению с грызунами других таксономических групп, межвидовая гибридизация – явление достаточно обычное. У 12 евразийских видов сусликов рода *Spermophilus* выявлены 15 зон перекрывания ареалов, в 8 из которых достоверно отмечена гибридизация.

Цель работы – выявление основных экологических, демографических, поведенческих, социальных и генетических факторов и механизмов межвидовой гибридизации, процесса образования и существования гибридных поселений, а также гибридных зон млекопитающих (на примере рода *Spermophilus*).

Для достижения цели были поставлены следующие **задачи**:

1. Проанализировать теоретические представления и фактические данные о изолирующих и способствующих межвидовой гибридизации факторах; оценить их роль (модальность, валентность) и механизмы действия в зависимости от внутривидовой изменчивости популяционных показателей (демографических, поведенческих, экологических) и меняющихся условий.

2. Разработать универсальную технологию исследований гибридных популяций, основанную на прижизненных и неинвазивных методах многолетнего монито-

ринга и включающую комплексную оценку последствий межвидовой гибридизации на различных уровнях организации: популяционном, организменном, генотипическом.

3. Провести анализ условий, способствующих устойчивой симбиотопии или пространственной сегрегации видов, и оценить пространственно-временную роль биотопа в процессе межвидовой гибридизации.

4. Установить специфику пространственной, социальной и демографической структуры поселений родительских видов, степень их трансформации в условиях симбиотопии и особенности, определяющие устойчивость и жизнеспособность смешанных поселений.

5. Выявить видовую специфику и степень внутривидовой изменчивости репродуктивного и агрессивного поведения родительских видов, а также поведенческие факторы, способствующие их гибридизации в смешанных поселениях.

6. Установить пространственно-временную динамику структуры смешанных и гибридных поселений сусликов в зависимости от экологических, демографических и социальных факторов; выявить среди них наиболее значимые для стабилизации и устойчивого существования гибридных популяций.

7. Установить механизмы стабилизации гибридогенных популяций на основе анализа их генетической структуры, динамики генетического разнообразия, степени панмиксии и репродуктивного успеха особей.

8. Оценить эволюционные перспективы гибридогенных популяций, а также предложить схемы формирования гибридных поселений млекопитающих. Провести типизацию гибридных зон сусликов.

Положения, выносимые на защиту:

1. Экологические, социо-демографические и поведенческие особенности близких видов могут выступать в роли как изолирующих, так и способствующих гибридизации факторов. Их модальность (та или иная их роль) определяется, с одной стороны, состоянием популяций взаимодействующих видов, а с другой стороны – экологическими условиями в зоне контакта.

2. При оптимальных популяционных условиях (оптимальная численность, стабильный состав, баланс полов) симпатрические виды в смешанных поселениях эффективно реализуют специфические жизненные стратегии и надежно разобщены. В пессимальных популяционных условиях (депрессия численности, дисбаланс полов, неустойчивый состав) вероятность гетероспецифических контактов возрастает, что ведет к началу межвидовой гибридизации.

3. Генетическая стабилизация гибридогенных популяций происходит по балансному механизму и связана с интрогрессией генов и аллелей. На скорость стабилизации влияют степень пространственной интеграции и особенности репродукции симпатрических видов (ассортативность спариваний, множественное отцовство и репродуктивный успех), а также начальное состояние популяций симпатрических видов и миграционные процессы.

4. Для видов с дискретным распространением в ареале, характерны особые организованные по экологическому типу бимодальные гибридные зоны, в которых гибридные поселения, образующиеся путем инвазии одного из симпатрических видов в поселение другого или путем слиянием симпатрических популяций, разделены поселениями симпатрических видов со следами интрогрессии. Эволюционные перспективы гибридогенных популяций сусликов определяются долговременностью их суще-

ствования, сохранением гибридного разнообразия и устойчивостью к поглотительным и интрогрессивным процессам.

Научная новизна и теоретическая ценность работы

Впервые критически оценены возможности использования концепции изолирующих механизмов на примере смешанных популяций млекопитающих. Показано, что принципиальных различий между барьерными и способствующими гибридизации популяционными факторами нет. Впервые выяснено, что в процессе гибридизации млекопитающих решающее значение имеют состояние популяций гибридизирующих видов и условия формирования контактных поселений. Предложен оригинальный подход к исследованию процесса межвидовой гибридизации млекопитающих и объяснению его механизма. Подход основан на прижизненных и неинвазивных методах многолетнего мониторинга гибридных популяций млекопитающих, включает комплексную оценку последствий межвидовой гибридизации на генотипическом, организменном, популяционном уровнях с широким использованием методов молекулярно-генетического анализа. Впервые приведено описание специфики пространственной, социальной и демографической структуры гибридных поселений млекопитающих, пространственно-временной динамики их генетической структуры, а также механизмов стабилизации гибридогенных популяций на основе анализа соотношения материнских и отцовских линий, силы интрогрессивных процессов, степени ассортативности спариваний, множественного отцовства и репродуктивного успеха особей. Предложены оригинальные схемы формирования гибридных поселений млекопитающих. Предложена новая схема структуры мозаичной бимодальной гибридной зоны млекопитающих, организованной по экологическому типу. Впервые описаны межвидовые гибриды большого и жёлтого, большого и крапчатого сусликов. Дан анализ морфо-фенотипической изменчивости гибридных особей и описано её возможное эволюционное значение.

Практическая значимость

Практическая значимость работы связана с разработкой универсальной методологии исследования гибридных популяций млекопитающих. Предлагаемые комплексные прижизненные методы исследований поселений сусликов позволяют прогнозировать развитие в них популяционной ситуации и своевременно планировать охранные мероприятия. Данный опыт может быть распространен и на другие таксоны животных, а также может использоваться при проведении природоохранных мероприятий по сохранению биоразнообразия в целом. Полученные результаты работы используются в курсах «Зоология позвоночных», «Экология», «Этология» для студентов Пензенского государственного педагогического университета и могут быть использованы в других высших учебных заведениях биологического профиля.

Апробация работы

Материалы диссертации были представлены на 17 международных и 14 всероссийских конференциях и совещаниях, на межлабораторных семинарах и коллоквиумах ИПЭЭ РАН и заседаниях кафедры зоологии позвоночных МГУ им. М.В. Ломоносова и кафедры зоологии и экологии ПГПУ им. В.Г.Белинского.

Публикации

По теме диссертации опубликовано 72 научные работы, из них 21 в ведущих рецензируемых журналах из списка ВАК РФ.

Структура и объем диссертации

Содержание диссертации изложено на 230 страницах машинописного текста; работа состоит из введения, восьми глав, заключения, выводов и приложения, вклю-

чает 110 рисунков и 38 таблиц. Список цитируемой литературы состоит из 354 научных работ, в том числе 140 на русском и 214 на иностранных языках.

СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

Во **Введении** обосновывается актуальность исследования, формулируются цели и задачи.

Глава 1. Гибридные зоны животных: результаты и перспективы популяционных исследований

1.1. Межвидовая гибридизация у животных

Гибридизацией называют скрещивание особей двух популяций различных по одному или более наследственным признакам (Woodruff, 1973; Harrison, 1990). С позиций аллопатрического видообразования в середине прошлого века межвидовая гибридизация животных считалась исключительным явлением, и для большинства симпатрических видов не признавалась (Huxley, 1938; Майр, 1974). Увеличение числа обнаруженных межвидовых гибридов повысило внимание ученых к возможности гибридогенного видообразования у животных (Harrison 1989; Avise 1994). Стало очевидным, что межвидовая гибридизация повышает изменчивость природных популяций и наравне с наследственной изменчивостью может играть роль «поставщика» эволюционного материала (Даревский, 1974; Мина, 1980; Крюков и др., 2001), а зоны гибридизации можно рассматривать как «природные лаборатории» эволюционного процесса (Hewitt, 1988; 2001; Barton, Hewitt, 1989; Harrison, 1990; Barton, 2001).

В течение последних сорока лет накоплен значительный материал о роли гибридизации в таких группах животных как рыбы, амфибии и рептилии, а также у беспозвоночных (Боркин, Даревский, 1980; Васильев, 1985; Даревский 1986; Darevsky, 1983). У высших позвоночных – птиц и млекопитающих – быстрое гибридогенное видообразование на основе аллополиплоидии не выявлено. Однако естественная гибридизация не представляет редкости и в этих таксонах животных (Панов, 1986).

У млекопитающих случаи естественной гибридизации, протекающей в настоящее время (ныне существующие гибридные зоны), ограничены небольшим числом примеров. Заметно больше информации можно найти о случаях былой гибридизации млекопитающих при обзоре работ, посвященных интрогрессии мтДНК и ядерных генов (Funk, Omland, 2003). Случаи неравновесной интрогрессии мтДНК и генов Y-хромосомы были выявлены у темной полевки (*Microtus agrestis*) (Jaarola et al, 1997), домовых мышей *Mus musculus* и *M. domesticus* (Ferris et al, 1983; Gyllenstein, Wilson, 1987; Vanderberghe et al, 1986) и африканских слонов *Loxodonta cyclotis* и *L. africana* (Roca et al, 2005). Нами была показана широкая интрогрессия мтДНК (Ермаков и др., 2002) при единичных случаях интрогрессии Y-хромосомы (Ермаков и др., 2006) у евразийских сусликов. Сходные данные были получены для американских бурундуков (Good et al, 2003). Интрогрессия по мтДНК была выявлена у белохвостого и чернхвостого оленей (*Odocoileus hemionus*, *O. virginianus*) (Carr et al., 1986; Ballinger et al., 1992), у белонного хомячка *Peromyscus leucopus* (Nelson et al., 1987), у рыжей и красной лесных полевок (*Clethrionomys glareolus*, *C. rutilus*) (Tegelström, 1987), у гоферов р. *Geomys* и *Thomomys* (Bradley et al., 1991; Patton, Smith, 1993), у койота и лугового волка (*Canis lupus*, *Canis latrans*) (Wayne, Jenks, 1991; Lehmann et al., 1991), оленей *Cervus elaphus* и *C. nippon* (Abernethy, 1994) и у зайцев *Lepus timidus* и *L. europeus* (Thulin et al., 1997; Thulin et al., 2006). Такое разнообразие работ по интрогрессии чужеродного генетического материала – следам былой гибридизации - лишний раз под-

тверждает актуальность и перспективность изучения случаев гибридизации млекопитающих, происходящей в настоящее время (Wirtz, 1999).

Среди сусликов (*Spermophilus*), являющихся хорошо дифференцированными видами (Громов и др., 1965; Воронцов и др., 1969; Воронцов, Ляпунова, 1970; Ляпунова, 2002), естественная гибридизация довольно широко распространена, что делает эту группу грызунов удобной моделью для исследования механизмов и факторов гибридизации. У 28 видов американских земляных белок известны 36 контактных зон: 19 из них являются зонами симпатрии, 13 – парапатрии и 4 – алло-парапатрии (Hall, 1981). Описаны только 2 случая межвидовой гибридизации – интрогрессивная гибридизация *S. tridecemlineatus* и *S. mexicanus* (Zimmerman, Cothran, 1976; Cothran, 1983; Cothran, Honeycutt, 1984) и гибридизация *S. armatus* и *S. beldingi* (Hall, 1943). У 13 видов сусликов Евразии выявлено 8 зон перекрывания ареалов: из них 5 являются зонами симпатрии и 3 – парапатрии. Почти у половины видов описан факт гибридизации – *S. major* и *S. pygmaeus* (Бажанов, 1944; Денисов, 1963; Формозов, Никольский, 1986; Ермаков, 1996), *S. major* и *S. fulvus* (Бажанов, 1944), *S. pygmaeus* и *S. suslicus* (Денисов, 1961, 1963; Стойко, 1985; Никольский и др., 1984), *S. suslicus* и *S. citellus* (Громов, Ербаева, 1995), *S. major* и *S. erythrogenys* (Никольский, Стариков, 1997; Жилин, 2002; Спиридонова и др., 2005, 2006), *S. major* и *S. suslicus* (Титов, 1999).

Таким образом, для млекопитающих довольно обычны случаи интрогрессии чужеродного генетического материала в результате случайных и исторически отдаленных событий межвидовой гибридизации, что значительно повышает интерес к изучению гибридных зон млекопитающих, существующих на настоящий момент.

1.2. Гибридные зоны животных

Гибридные зоны, образуясь в местах перекрывания ареалов, являются областями успешного скрещивания популяций (Крюков, 2000). Биологический вид существует как генетически связанные популяции (Dobzhansky, 1950). Поэтому анализ пространственного распределения популяций в ареале и в географических зонах гибридизации позволяет выявить механизмы репродуктивной изоляции и характер видообразования в гибридной зоне (Hewitt, 1989). Пространственное моделирование гибридных зон с помощью клинальной теории изменчивости помогает пониманию происходящих в них процессов естественной гибридизации (Rieseberg et al., 1999; Barton, 2001; Brumfield et al., 2001). Распределение точек гибридизации в гибридной зоне часто географически совпадает с формой и шириной клины, поддерживаемой в пределах гибридной зоны балансом между дисперсией и отбором (Haldane, 1948; Barton, Hewitt, 1985). Однако часто наблюдаются отклонения от этой схемы по причине асимметричной интрогрессии митотипов ДНК относительно ядерных и/или морфологических маркеров вне зоны контакта (Anderson, 1949; Dowling, Hoeh, 1991; Jaarola et al., 1997; Wirtz, 1999; Sota et al., 2001; Ross, Harrison, 2002). В тоже время результаты обширной интрогрессивной гибридизации трудно дифференцировать от наследственного полиморфизма (Harrison, Bogdanowicz, 1997; Goodman et al., 1999; Hare et al., 2002), что связано с эволюционным наложением результатов разновременных гибридизаций и фактически не позволяет различать исторические и современные признаки интрогрессии (Arntzen, Wallis, 1991). В таких случаях данные филогеографии и широких популяционных исследований позволяют дифференцировать интрогрессию от последствий наследственного полиморфизма.

История изучения гибридных зон животных, насчитывающая уже 80 лет (Howard et al., 2003). Итогом таких интенсивных исследований гибридных зон животных из разных таксонов явились различные системы их классификации. Одна из них

(Крюков, 2000) основана на описании пространственных особенностей зоны контакта (зоны швов, парапатрические гибридные зоны, мозаичные гибридные зоны, симпатрические гибридные зоны). Другая классификация (Jiggins, Mallett, 2000) основана на оценке интенсивности происходящей гибридизации (унимодальные (однородные), бимодальные и промежуточные «выровненные» (flat hybrid zone) гибридные зоны). Третья классификация базируется на оценке способов образования и локализации гибридных зон животных (Hewitt, 1988). Под гибридной зоной в ней понимается любая клинальная последовательность распределения генов(аллелей) и/или признаков. Это определение значительно расширяет объектную базу классификации, так как под неё подпадают все известные типы зон интрогрессии. Выделяют девять типов гибридных зон: 1) диффузные, 2) движущие волны, 3) гетерозиготные зоны напряженности, 4) гомозиготные зоны напряженности, 5) экологические гибридные зоны, 6) зоны гибридного преимущества, 7) множественные гибридные зоны, 8) гибридные зоны-ловушки, 9) гибридные зоны сокращения и расширения ареала.

Таким образом, анализ изученности гибридных зон животных, показал, что в отличие от типологии и характеристики гибридных зон, основанных на их структурных особенностях, основные генетические и популяционные закономерностей их возникновения, устойчивого существования и динамики до сих пор остаются мало изученными (Howard et al., 2003). Этот вывод особенно актуален для гибридных зон млекопитающих.

Глава 2. Методологические основы исследований гибридных зон и гибридных поселений млекопитающих: факторы гибридизации и изоляции

В основу работы положены два методологических подхода.

1. Исследования смешанных и гибридных поселений сусликов проводили с использованием биографического подхода (Овсянников, 1986), основанного на прижизненных и неинвазивных методах многолетнего мониторинга всего населения (диагностика происхождения, генетическая и морфологическая паспортизация, установления демографического и социального статуса каждой особи), что позволяло отслеживать историю возникновения и динамику смешанных популяций в пространстве и времени.

2. В исследованиях процесса межвидовой гибридизации мы придерживались методологии, предложенной Пановым (1986) и модифицированной с учетом современного уровня развития методов исследований и спецификой самого объекта исследований. При описании и объяснении феномена гибридизации в рамках этого подхода предполагались комплексные исследования, направленные на (1) установление поведенческих механизмов гибридизации; (2) выявление популяционных и экологических факторов, способствующих гибридизации; (3) установление генетических основ и механизмов гибридизации; (4) оценку последствий гибридизации (характера наследования гибридами признаков родительских видов, возможностей новых формообразований, судьбы гибридных популяций и их эволюционного потенциала). Исследования конкретных случаев гибридизации включают три основных методических блока.

Описание и классификация ситуации межвидовой гибридизации. Под гибридизацией мы понимали скрещивание особей, принадлежащих к разным популяциям, у которых в норме есть разрыв (хиатус) по каким-либо морфологическим, экологическим, поведенческим, физиологическим или генетическим признакам (Панов, 1986). Для классификации случаев гибридизации мы использовали систему Шорта (Short, 1969): 1) случайная (спорадическая) симпатрическая гибридизация (до 10% гибри-

дов); 2) зона перекрывания ареалов с гибридизацией (10-95% - гибридов); 3) гибридная зона (95-100% - гибридов); 4) скопление гибридов. Классификация ситуаций межвидовой гибридизации на практике обычно затруднена, вследствие недостаточности знаний о генетической структуре гибридных популяций (Панов, 1989). Используя молекулярно-генетический анализ, этого можно избежать. Кроме пространственного (географического) контакта гибридизирующих популяций в этом блоке исследовались биотопические особенности гибридных поселений (пространственная изоляция).

Популяционные исследования. Говоря о популяции, мы понимали под ней определенную совокупность особей, населяющих данную местность. При этом для сусликов границы популяции достаточно надёжно определены, вследствие дискретной структуры их ареала, связанной с формированием пространственно обособленных поселений. Такая пространственная обособленность поселений сусликов позволяет проводить тотальный отлов и идентификацию всех особей, отслеживая популяционную ситуацию в динамике, в пространстве и во времени. В зависимости от видового состава и особенностей межвидовых взаимоотношений мы выделяли 4 категории поселений: 1) видовые («чистовидовые») поселения симпатрических видов; 2) совместные поселения с выраженным стациальным разобщением видов и спорадической гибридизацией; 3) смешанные поселения, характеризующиеся биотопической агрегацией гетероспецификов со спорадической гибридизацией; 4) гибридные поселения с преобладанием гибридных особей (выше 30%) и интрогрессивной гибридизацией.

В синтетической теории эволюции важную роль отводят этологическим изолирующим механизмам (Панов, 1986). В качестве факторов репродуктивной изоляции (Серебровский, 1935) выделяют: 1) факторы, препятствующие встрече двух видов (географические и биотопические), 2) факторы, препятствующие спариванию и осеменению (сезонные, поведенческие и морфологические), 3) препятствия к оплодотворению, 4 и 5) препятствия, связанные с трудностью появления на свет и пониженной жизнеспособностью гибридного потомства. Среди факторов, способствующих гибридизации чаще всего называют три (Майр, 1968): 1) наружное оплодотворение; 2) редкость одного из гибридизирующих видов; 3) отсутствие длительных устойчивых связей между самцами и самками (промискуитет). При сопоставлении изолирующих и способствующих гибридизации факторов, не связанных с несовместимыми морфологическими, генетическими или физиологическими различиями видов видно, что принципиальных отличий между ними нет. Решающее значение для инициации межвидовой гибридизации может иметь состояние популяции смешанного поселения или симпатрических популяций контактирующих видов, а сами факторы в зависимости от этого состояния могут выступать как в качестве изолирующих, так и способствующих гибридизации. К числу таких бимодальных факторов можно отнести: 1) биотопическую приуроченность (биотопическое распределение кон- и гетероспецификов); 2) пространственную и социальную структуру поселений (пространственное распределение кон- и гетероспецификов, характер межполовых связей, структура репродуктивных ячеек); 3) демографическую структуру поселений (численность, половозрастной и видовой состав, успех репродукции, иммиграция). По нашему предположению, в оптимальных популяционных условиях (высокая численность, сбалансированный половой состав, пространственная интеграция конспецификов) все эти факторы будут выступать в роли изолирующих. Напротив, в пессимальных популяционных условиях (депрессия численности, несбалансированный половой состав, численное преобладание одного из видов, приток особей одного из видов (иммиграции), пространственное разобщение конспецификов), когда реализация специфических осо-

бенностей биологии видов затруднена, эти факторы могут способствовать агрегации гетероспецификов и инициации межвидовой гибридизации.

Таким образом, в основу популяционных исследований были положены многолетние прижизненные методы популяционные исследования населения (каждой особи) гибридных популяций с использованием комплекса традиционных диагностических методик (морфологических и биоакустических) и молекулярно-генетического анализа с применением митохондриальных, ядерных и микросателлитных маркеров ДНК.

Изучение эволюционной судьбы гибридных популяций и гибридных зон. Получить представление об эволюционной роли гибридизации возможно при полной инвентаризации гибридных популяций. Поэтому исследования гибридных зон мы начинали с изучения их размеров и границ, насыщенности поселениями различных категорий и динамики. Следующим этапом в работе были многолетние популяционные исследования по паспортизации особей модельных поселений. При этом применение набора молекулярно-генетических маркеров позволило более дифференцировано подойти к описанию гибридных населений и выявить в гибридной популяции новообразования, как свидетельства эволюционной роли гибридизации. Использование популяционных генетических показателей (уровень гетерозиготности, сила потока генов, аллельное разнообразие, степени гетерогенности) позволило оценить силу и направление происходящих в гибридной популяции генетических процессов, а также спрогнозировать судьбу гибридных популяций.

Глава 3. Материал и методы

Материалом для работы послужили результаты комплексных исследований четырех гибридных зон сусликов - малого (*Spermophilus pygmaeus* Pall., 1778) и крапчатого (*S. suslicus* Güld., 1770), малого и большого (*S. major* Pall., 1778), большого и жёлтого (*S. fulvus* Licht., 1823), больших и крапчатого, поведенные в 1996 – 2008 гг.

3.1. Характеристика материала исследований

Всего за весь период работы было отловлено и помечено 861 экз., из которых 365 экз. были большими сусликами, 206 экз. – крапчатыми, 89 экз. – жёлтыми, 20 экз. – малыми и 181 экз. – межвидовых гибридов (табл.). Приведенные в таблице выборки по сути представляют собой генеральные совокупности для каждого контактного поселения за все годы, поскольку получены на основе прижизненной индивидуальной и генетической идентификации каждой особи в каждом поселении.

Гибридная зона большого и жёлтого сусликов. Структура зоны изучалась в ходе хронологических исследований (около 10 000 км маршрута), проведенных в Саратовской обл. и Актюбинской обл. Казахстана. Было обследовано 32 поселения сусликов. Зона гибридизации *S. major* и *S. fulvus*, по всей видимости, существует уже давно, о чем свидетельствуют единичные факты обнаружения гибридов (Бажанов, 1944; Беляев, 1955). На сегодняшний день она представлена казахским и российским (Саратовское Заволжье) участками. Проведённые исследования в Казахстане выявили следы интрогрессии мтДНК и Y-хромосомы (Ермаков и др., 2007). Гибридные поселения видов на этом участке обнаружены не были. Российский участок зоны образовался недавно (Ерусланские пески) в результате расселения большого суслика (Ермаков, Титов, 2000) и частичного восстановления численности *S. fulvus* (Ермаков, 1997; Кучерук, 1998). В 2001 г. *S. major* был зарегистрирован в окрестностях с. Усатово (Краснокутский р-н), где было обнаружено смешанное поселение (Шилова и др., 2002), которое в последствие стало гибридным (Титов и др., 2005). В зоне контакта большого и

жёлтого сусликов было отловлено и помечено 203 особи родительских видов и межвидовых гибридов.

Гибридная зона большого и крапчатого сусликов. В конце прошлого века, в результате расселения большого суслика на правобережье Волги (Ермаков, Титов, 2000) возникла зона симпатрии этого вида с аборигенным крапчатым сусликом (Титов, 1999; Титов, 2001a). В результате обследования зоны контакта (около 8 000 км маршрута) были обнаружены 105 поселений *S. suslicus*, 74 - *S. major* и 3 контактных поселения симпатрических видов (Титов, 1999). В обширной зоне симпатрии выделена узкая зона гибридизации этих видов, в которой проводили многолетние стационарные популяционные исследования. За период исследований было отловлено и помечено 564 особи родительских видов и межвидовых гибридов.

Гибридные зоны большого и малого, крапчатого и малого сусликов. Гибридная зона большого и малого суслика характеризуется спорадической гибридизацией видов (Ермаков, 1996). В её пределах обнаружено только 3 совместных поселения (с. Погромное, Тоцкий р-н; пос. Дружный, Первомайский р-н, Оренбургская обл.; хут. Булак, Хобдинский р-н, Актюбинская обл., Казахстан). В последнем поселении были отловлены 2 гибридные особи. Гибридная зона крапчатого и малого сусликов, обнаруженная в 60-е годы, на современный момент не существует. Для изучения гибридного поселения этих видов были использованы коллекционные сборы В.П.Денисова (1957-1958 гг.).

Таблица. Объем материала*

Таблица. Совсем матернала						
Поселение	Характеристика	Видовая принадлежность особей по результатам молекулярно-генетического анализа, n (%)				
		<i>S. major</i>	<i>S. suslicus</i>	<i>S. fulvus</i>	<i>S. pygmaeus</i>	Гибриды
<i>Гибридная зона большого и крапчатого сусликов</i>						
«Клин»	Смешанное поселение, Ульяновская обл., 53°07' с.ш., 47°29' в.д., спорадическая гибридизация	25 (36%)	44 (63%)	–	–	1 (1%)
«Смышляевка»	Совместное поселение, Ульяновская обл., 53°45' с.ш., 47°44' в.д., спорадическая гибридизация	158 (68%)	71 (30%)	–	–	4 (2%)
«Цивильск»	Гибридное поселение, Чувашия, 55°51' с.ш., 47°24' в.д., интрогрессивная гибридизация	19 (29%)	5 (8%)	–	–	42 (63%)
Видовые поселения (<i>S. major</i> – 4, <i>S. suslicus</i> – 5)		122	73	–	–	–
<i>Гибридная зона большого и жёлтого сусликов</i>						
«Усатово»	Гибридное поселение, Саратовская обл., 50°46' с.ш., 46°54' в.д., интрогрессивная гибридизация	27 (25%)	–	2 (2%)	–	79 (73%)
Видовые поселения (<i>S. major</i> – 1, <i>S. fulvus</i> – 1)		8	–	87	–	–
<i>Гибридная зона крапчатого и малого сусликов</i>						
«Александровка» (сборы В.П. Денисова (1957-58 гг.))	Гибридное поселение, Саратовской обл., 51°26' с.ш., 45°49' в.д., интрогрессивная гибридизация	–	7 (10%)	–	13 (18%)	53 (73%)
Видовые поселения (<i>S. suslicus</i> – 1, <i>S. pygmaeus</i> – 1)		–	6	–	7	–
<i>Гибридная зона большого и малого сусликов</i>						
«Булак»	Смешанное поселение, Актюбинская обл., Казахстан, 51°55' с.ш., 55°44' в.д., спорадическая гибридизация	6 (75%)	–	–	–	2 (25%)
Всего		365	206	89	20	181

*все особи прижизненно паспорттированы по морфологическим, биоакустическим и молекулярно-генетическим маркерам (1 маркер мтДНК, 5 маркеров яДНК и 3 микросателлитные системы); проведенные повторные отловы не указаны, информация о них следует по тексту.

3.2. Методика полевых исследований и методы обработки материала

Анализ морфо-фенотипических особенностей гибридов и родительских видов.

Проводился по 4 показателям: длина тела, L (мм); плюсны, Pl (мм); хвоста, C (мм) и живой вес, G (г). Окраску особей родительских видов и гибридов изучали колориметрическим методом (Гашеев, 1999), основанным на оценке интенсивности красной, синей и зеленой части спектра пиксельной развертки цифровых фотоснимков зверьков (4 экспозиции: общий вид, голова с боку и сверху, спина) при помощи пакета программ *Adobe® Photoshop®* ver. 8.0 CS. Проанализировано 40 экз. – больших, 10 экз. – жёлтых, 13 экз. – крапчатых сусликов и 57 экз. – их гибридов.

Анализ биотопических предпочтений сусликов. Проводился в 12 модельных поселениях (гибридная зона *S. major* и *S. suslicus* – 7, *S. major* и *S. fulvus* – 2; *S. major* и *S. pygmaeus* – 3) на основе анализа распределения нор сусликов по геоботаническим выделам, описанным с использованием стандартной геоботанической методики (Василевич, 1969). Всего, таким образом, были описаны участки вокруг 774 нор, из них 536 крапчатого суслика, 129 большого, 40 жёлтого, 33 из гибридного поселения *S. major* и *S. suslicus* и 36 из гибридного поселения *S. major* и *S. fulvus*. Предпочтения сусликами микробитоппов оценивались по плотности нор в расчете на выдел. Тип распределения нор в пространстве оценивали статистически – σ^2/m (Пианка, 1981).

Биоакустический анализ. Использовали записи предупреждающих об опасности сигналов сусликов, полученные с помощью цифрового магнитофона «Marantz PMD 670» и микрофона «SONY ECM737». Частотные (начальная, максимальная, конечная частота, глубина модуляции, кГц) и временные (длительность, мс) характеристики сигналов получены при помощи программ *Avisoft-Sonograph* и *Adobe® Audition* ver. 1.0. Всего проанализировано 929 сигналов *S. major* ($n = 78$), 193 – *S. fulvus* ($n = 10$), 113 – *S. suslicus* ($n = 35$), 965 – гибридов *S. major* и *S. fulvus* ($n = 43$) и 607 – гибридов *S. major* и *S. suslicus* ($n = 32$).

Исследования структуры поселений и поведения. Проводились в 1995-1998 гг. в 2 поселениях крапчатого и в 2 поселениях большого суслика, а также в течение всего периода работы в четырех контактных поселениях сусликов при использовании стандартных этологических методик (Попов, Ильченко, 1990). Показатели участков обитания оценивали при использовании программы ELLIPS (Nikol'sky et al., 1990) либо по данным GPS-картирования с использованием пакета программ *OziExplorer* (©D&L Software Pty Ltd, 2005). Показателями пространственных отношений были дистанция и тип распределения особей в пространстве. Характер социальных отношений оценивали по половому и видовому составу пространственных группировок особей. Демографическая структура поселений оценивалась по половому и возрастному составу, а также по данным выживаемости молодняка и сохранности в составе населения размножавшихся особей. Наблюдения за поведением проводили в смешанных и гибридных поселениях, а также в 2 видовых поселениях *S. major* и 2 – *S. suslicus*. Общее время наблюдений составило 1200 ч. Регистрировали и описывали последовательность репродуктивных и агонистических контактов. Для анализа использовали частоту (регистрации) элементов поведения. Цепочки последовательных элементов поведения подвергали корреляционному анализу (R_s , τ -корреляция), что позволило выявить типичные схемы и модели поведенческой активности видов.

3.3. Методика молекулярно-генетических исследований

Молекулярно-генетические исследования решали четыре задачи: 1) определение видовой принадлежности особей и выявление гибридного происхождения, 2) изучения генетической структуры смешанных и гибридных популяций, 3) изучение

генетического разнообразия и уровня гетерозиготности популяций, 4) определение родства и отцовства на основе микросателлитного анализа. ДНК выделяли из образцов фаланг пальцев и крови на фильтрах по стандартной методике (Arrigi et al., 1968). Были использованы 6 молекулярно-генетических маркеров: контрольный регион мтДНК (С-регион, D-loop) - материнские линии, 4 маркера ядерной ДНК - интрон 6 протоонкогена p53 (апоптоз), псевдоген (Ψ) гена p53, интрон 5 гена ZfX (zinc-finger gene) - X-хромосома, интрон 8 гена SmcY (male-specific histocompatibility antigen) - Y-хромосома, отцовские линии, ген HOX b5 (homeobox-containing). Полимеразную цепную реакцию (PCR) проводили в стандартной реакционной смеси с использованием разработанных нами специфических праймеров (Ермаков и др., 2002; 2006).

Видовая специфичность и индивидуальность фрагментов ДНК, полученных в ходе PCR, определяли по различиям масс этих фрагментов или особенностями полипептидного спектра гидролизата после рестрикционного анализа. Для изучения уровня гетерозиготности популяций и родственных связей особей проводили анализ микросателлитной ДНК по 7 разработанным системам. Гибридное происхождение особи устанавливали по гетерозиготному состоянию видоспецифических молекулярно-генетических маркеров в её генотипе. При анализе генетической структуры поселений выделяли три структурные составляющие: гибридную популяцию и две популяции родительских видов. Использовали 5 показателей: 1) доля гибридов, 2) уровень гетерозиготности (*Arlequin* ver. 3.1, ©1995-2006; Laurent Excoffier, 2006), 3) соответствие наблюдаемых частот генотипов с теоретически ожидаемыми (соотношение Харди-Вайнберга), 4) частота митотипов, 5) частота специфических Y-хромосом, 6) сила потока генов (M) из родительских популяций в гибридную (Хендрик, 2003). Родственные линии отслеживали по данным молекулярно-генетического анализа индивидуальной специфичности микросателлитной ДНК.

Глава 4. Биотопические основы симпатрии близкородственных видов млекопитающих: первый уровень факторов гибридизации

Географическое и биотопическое препятствие к встрече двух видов являются первыми факторами репродуктивной изоляции (Серебряковский, 1935; Майер, 1968). Биотопическая сегрегация симпатрических видов возможна в случае двух условий: 1) среда должна быть гетерогенной и 2) особи способны отличать одно «местообитание» от другого (Панов, 1989). Гомогенность биотопа, а также отсутствие «разборчивости» в местообитаниях у особей, хотя бы одного из контактирующих видов, напротив, должны способствовать гибридизации. Таким образом, биотопические условия местообитания контактирующих видов являются первым уровнем факторов гибридизации. Они обеспечивают «первичный контакт» гетероспецификов. Одним из способов установления биотопических предпочтений видов является выявление биотопической приуроченности их убежищ (Murray, Vestal, 1979; Elliot, 1983). Биотопические предпочтения видов сусликов оценивали по факту наличия и обилия их нор в выделенных по флористическим показателям микростациях (Титов, 2000).

4.1. Видоспецифичность биотопических предпочтений как фактор межвидовой изоляции

Приводится подробный анализ биотопических предпочтений крапчатого, большого, малого и жёлтого сусликов. С целью выявления определяющих факторов среды и биотопических параметров был проведен факторный анализ (метод главных компонент). Проанализированные биотопические показатели объединяются в два кластера, соответствующих основным свойствам биотопа – обеспеченности кормовыми ресурсами и качеству субстрата (рис. 1). По первому фактору (F1, 40%), соот-

ветствующему изменению степени мезофитности биотопа, максимальная факторная нагрузка выявлена для обилия злаков (0.91) и ксерофильной растительности – типчака (-0.82) и полыни (-0.73). По второму фактору (F2, 23%), соответствующему изменению густоты растительного покрова и качества субстрата, максимальная нагрузка отмечается для проективного покрытия (0.831) и толщины дёрна (0.595). Таким образом, по результатам факторного анализа используемые для описания биотопов показатели надёжно описывают наиболее важные свойства местообитаний и пригодны для характеристики биотопических ниш сусликов.

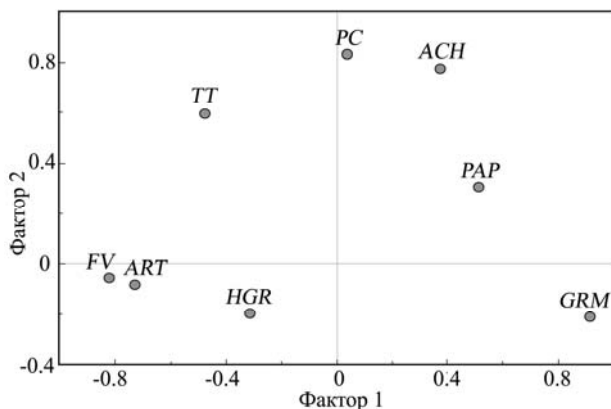


Рис. 1. Расположение биотопических показателей местообитаний большого, крапчатого и жёлтого суслика в ортогональном векторном пространстве (F 1, F 2) по результатам факторного анализа (метод главных компонент): PC – проективное покрытие, TT – толщина дёрна; обилие: GRM – злаков, FV – типчака, ART – полыни, ACH – тысячелистника, PAP – бобовых, HGR – разнотравья

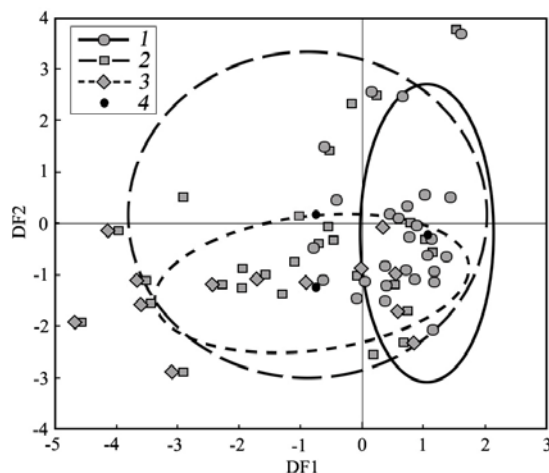


Рис. 2. Расположение эллипсов биотопических ниш крапчатого (1), большого (2) и жёлтого (3) сусликов в пространстве дискриминантных функций (DF 1, DF 2). 4 – центры эллипсов рассеивания

Для выяснения степени расхождения биотопических ниш изученных видов сусликов был использован дискриминантный анализ (Шенброт, 1986) (рис. 2). По первой дискриминантной функции (DF1, 87%) расхождение эллипсов биотопических параметров видовых местообитаний отмечается только для большого и крапчатого сусликов. Максимальные факторные нагрузки по оси этой функции приходятся на обилие мезофитных злаков (0.66), типчака (-0.77) и полыни (-0.35). При этом узкая ниша *S. suslicus* указывает на предпочтения им мезофитной злаковой растительности, тогда как большой и жёлтый суслики способны использовать и ксерофитные ее виды. Вторая дискриминантная функция (DF2, 13%) не позволяет надёжно разделить эллипсы биотопических ниш. Однако по этой дискриминантной оси заметна большая ширина ниш *S. major* и *S. suslicus* при относительно узкой нише *S. fulvus*. При этом максимальная факторная нагрузка по оси этой функции отмечается для показателей обилия степного разнотравья (0.26), тысячелистника (0.64), бобовых (0.56), а также толщине дёрна (0.50).

Таким образом, ниши изученных видов сусликов хорошо дифференцированы по биотопическим факторам, определяющим обилие кормовых ресурсов и безопасность (качество обзора). Ресурсная составляющая местообитаний, прежде всего, связана с обилием злаков и разнотравья. При этом качественную ее сторону отражает градиентный вектор ксерофитизации растительных сообществ. Безопасность биотопа связана с качеством обзора, который определяется показателями проективного покрытия растительности и обилием высокостебельных ее элементов (тысячелистник, степное разнотравье).

4.2. Биотопические особенности смешанных и гибридных поселений как условие устойчивой симбиотопии и пространственной интеграции видов

Образование смешанных и гибридных поселений различных по экологическим требованиям видов свидетельствует об особых условиях местообитания, в котором они формируются. Гомогенность биотопа в отношении биотопических предпочтений контактирующих видов и отсутствие «разборчивости» в местообитаниях у особей, хотя бы одного из контактирующих видов, должны способствовать симбиотопии (Панов, 1989). Кроме этого, особое место в биотопической интеграции симпатрических видов занимают антропогенные трансформированные ландшафты. Являясь субоптимальными местообитаниями или станциями расселения, они могут стать единственным в зоне симпатрии местом формирования контактных поселений.

Гибридная зона *S. major* и *S. suslicus*. Обнаружены все три по степени биотопической сегрегации симпатрических видов варианта поселений: 1) стациальное разобшение видов со спорадической гибридизацией («Смышляевка»); 2) микростациальное разобшение видов в условиях конкуренции за пространство со случайной гибридизацией в моменты депрессии численности; 3) равномерное распределение гетероспецификов без разобшения вследствие гомогенности биотопа в отношении биотопических предпочтений контактирующих видов с масштабной интрогрессивной гибридизацией.

Гибридная зона *S. major* и *S. fulvus*. Обнаруженное единственное гибридное поселения было приурочено к биотопу, граничащему с основными путями расселения *S. major* (полосы отвода автомобильных дорог) и имеющим антропогенное происхождение (свалка, заброшенные ферма и с/х угодья – бахчи).

Гибридная зона *S. major* и *S. pygmaeus*. Яркой чертой поселений в этой зоне является устойчивое стациальное разобшение контактирующих видов, вызванное особенностями структуры биотопов – чередование степных и мезофитных участков.

Гибридная зона *S. suslicus* и *S. pygmaeus*. Существовала в правобережном Поволжье в 60-е годы прошлого века (Денисов, 1961). Исследования современного состояния зоны, проведенные в 90-е годы, показали, что ареалы этих видов сусликов в настоящее время не перекрываются (Титов, 2001; Быстракова и др., 2005). Анализ биотопических условий сохранившихся поселений видов и некоторых локалитетов бывшего обитания не выявил специфических их особенностей. Можно утверждать, что эти морфологически близкие виды сусликов сходны по своим биотопическим предпочтениям, а наблюдавшаяся между ними поглотительная гибридизация (в сторону *S. pygmaeus*) была связана с жёсткой конкуренцией за ресурсы (Денисов, 1963). Таким образом, проведенный анализ биотопических приуроченности четырёх гибридизирующих видов сусликов выявил многообразие вариантов биотопической структурированности их контактных поселений.

Дискриминантный анализ средовых показателей видовых биотопических ниш и гибридного поселения большого и жёлтого сусликов выявил уникальность его условий (рис. 3 А). По первой дискриминантной функции (DF 1, 87%), описывающей рудеральность и ксерофитность растительности, а именно уменьшение обилия степного разнотравья (-0.49), тысячелистника (-0.50), толщины дёрна (-0.56), увеличение обилия типчака (0.35), наблюдается расхождение эллипса биотопических показателей гибридного поселения и эллипсов видовых ниш. В целом условия гибридного поселения являются предельными, т.е. располагаются на краю биотопических ниш *S. major* и *S. fulvus*. В результате биотоп гибридного поселения выступает для гибридизирующих видов в роли однородной (гомогенной), в одинаковой степени пригодной

(точнее, одинаково малопригодной) для контактирующих видов среды. В нём наблюдалось равномерное относительно друг друга биотопическое распределение гетероспецификов.

Дискриминантный анализ показателей контактных поселений большого и крапчатого сусликов (рис. 3 Б) подтвердил достоверность различий биотопических условий смешанного и гибридного поселений. По первой дискриминантной функции (DF 1, 73%) наблюдается расхождение только эллипсов рассеивания параметров видовых биотопических ниш по градиентам увеличения обилие мезофитных злаков (0.66) и уменьшения ксерофитных элементов растительности (типчак, -0.80). Вторая дискриминантная функция (25%) разделяет эллипсы биотопических показателей смешанного (без гибридизации) и гибридного поселения. При этом максимальная факторная нагрузка по оси этой функции отмечается для показателей обилия тысячелистника (0.40), проективного покрытия (0.36) и толщины дёрна (-0.50), а сами эллипсы располагаются друг против друга относительно нулевой линии этой функции. Отметим, что по размерам эллипсов биотопических показателей контактных поселений видно, что в гибридном поселении симпатрические виды занимают достаточно узкую биотопическую нишу. Для смешанного поселения, где отмечалось устойчивое микростациональное разобщение видов, биотопическая ниша, используемая сусликами значительно шире.

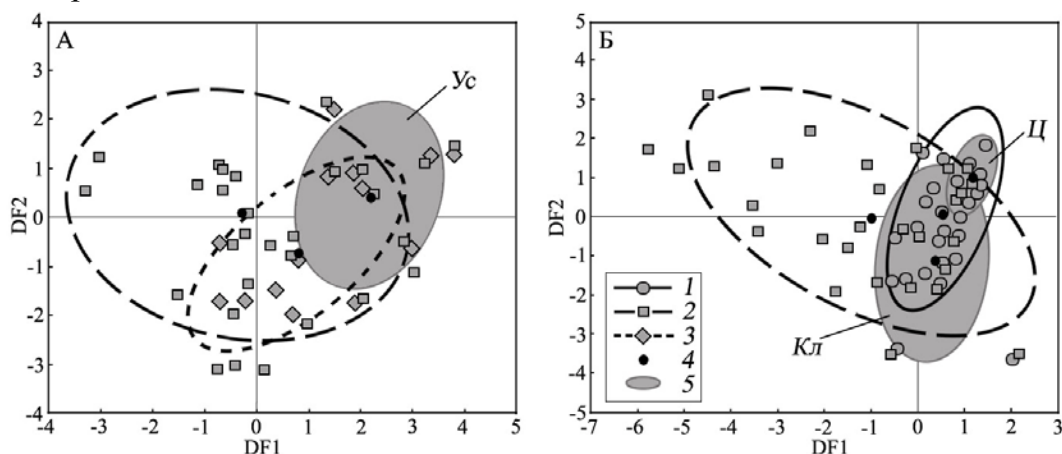


Рис. 3. Расположение эллипсов биотопических показателей контактных поселений большого и жёлтого (А), большого и крапчатого (Б) сусликов относительно эллипсов биотопических ниш видов. 1 – биотопическая ниша *S. suslicus*, 2 – тоже *S. major*, 3 – тоже *S. fulvus*, 4 – центры, 5 – эллипсы биотопических условий контактных поселений, Ус – гибридное поселение *S. major* и *S. fulvus*, Кл – смешанное поселение *S. major* и *S. suslicus* с микростациональным разобщением, Ц – гибридное поселение *S. major* и *S. suslicus* (результаты дискриминантного анализа)

4.3. Пространственно-временная роль биотопа в процессе межвидовой гибридизации

Результаты исследований биотопических особенностей видовых и контактных поселений сусликов позволяют выявить пространственно-временную роль биотопа в процессе межвидовой гибридизации. Формирование устойчивых смешанных поселений различных по экологическим требованиям видов свидетельствует об особых условиях местообитания. Существуют две предельные ситуации: 1) биотоп, в котором формируется смешанное поселение, является в отношении биотопических предпочтений симпатрических видов гомогенным и 2) биотоп гетерогенен. В первом случае вследствие равнозначности условий местообитания для видов мы можем ожидать равномерное относительно друг друга пространственное распределение гетероспецификов. Во втором случае вполне ожидаемой будет устойчивая пространственная изо-

ляция симпатрических видов. Обе эти ситуации биотопических отношений симпатрических видов мы обнаружили в зонах симпатрии изученных видов сусликов.

Биотопические предпочтения большого и малого сусликов хорошо различаются, что связано, прежде всего, со стенобионтностью последнего вида. Именно по этой причине совместное обитание этих видов характеризовалось устойчивым разобщением по станциям, а гибридизация имеет спорадический характер. Различия биотопических предпочтений малого и крапчатого суслика, напротив, незначительны. Былая узкая зона контакта этих видов (парапатрия), характеризовалась жёсткой конкуренцией за ресурсы. В изученном гибридном поселении была отмечена поглотительная гибридизация в сторону расселяющегося малого суслика (Денисов, 1963). В гибридной зоне крапчатого и большого сусликов мы обнаружили все три по степени биотопической разобщенности видов варианта поселений: 1) совместные поселения с редкой случайной гибридизацией, характеризующиеся, вследствие выраженной стациальной гетерогенности биотопа, пространственной изоляцией симпатрических видов; 2) смешанные поселения со спорадической случайной гибридизацией, характеризующиеся микростациональным разобщением симпатрических видов и 3) гибридные поселения, расположенные в гомогенных биотопах, с интрогрессивной гибридизацией. Это связано в первую очередь со значительным разнообразием биотопов, в которых могут формироваться контактные поселения (лесостепная зона), а также с эврибиотностью большого суслика, вида активно расширяющего свой ареал. В сравнении с описанной выше ситуацией, биотопические предпочтения большого и жёлтого сусликов практически не различаются, но вследствие сильной мозаичности распределения специфических для видов биотопов (опустыненные степи на тяжелых суглинках и участки гемипсаммофитной степи, соответственно), в пределах гибридной зоны трудно найти подходящие для формирования контактных поселений этих видов местообитания. Поэтому обнаруженное гибридное поселение *S. major* и *S. fulvus* приурочено к антропогенному трансформированному богатому рудеральной растительностью биотопу, который гомогенен для обоих гибридизирующих видов.

Таким образом, пространственная роль биотопа в формировании контактных поселений очевидна, и в зонах симпатрии биотоп может выступать как в качестве изолирующего, так и способствующего гибридизации фактора. Симпатрические виды, имеющие различные биотопические предпочтения, при условии достаточного разнообразия биотопов могут быть надежно пространственно изолированы. В тоже время, биотоп при некоторой универсальности своих свойств в отношении симпатрических видов может выступать в роли интегрирующего основания межвидовых отношений и способствовать образованию смешанных поселений. Временная роль биотопа в процессе межвидовой гибридизации не столь очевидна, но важна. Гетерогенный биотоп, обеспечивающий изолированное обитание видов в условиях симбиотопии, определяет достаточно долговременное существование совместных и смешанных поселений со случайной или спорадической гибридизацией. Гомогенность биотопа контактного поселения определяет кратковременность его существования на стадии совместного или смешанного обитания видов и способствует большей биотопической агрегации симпатрических видов и масштабной межвидовой гибридизации. Биотопические условия контактных поселений являются первичными из факторов межвидовой гибридизации. Они лишь способствуют возникновению пространственного контакта между видами в зоне симпатрии или гибридной зоне, но напрямую не ведут к гибридизации.

Глава 5. Структура смешанных и гибридных поселений: второй уровень факторов гибридации

Даже в случаях, когда географический контакт двух видов состоялся, и образовалась устойчивая зона симпатрии, а на уровне биотопического распределения особей особых препятствований к взаимодействию нет, всё же сохраняется возможность предотвращения скрещивания видов. Речь идет о пространственной и социальной структуре популяции и, несомненно, присущей ей видоспецифичности. Установлено, что у птиц структура смешанных популяций определяется силой и напряженностью антагонистических межвидовых отношений, а существующий в таких популяциях межвидовая территориальность является результатом снижения дефицита социальных контактов, возникающих у видов в условиях совместного обитания (Иваницкий, 1986). Поэтому степень сходства или различий между видами в пространственной и социальной структуре может оказаться решающим фактором во временной или пространственной изоляции особей взаимодействующих видов в одном случае или интеграции видовых социальных структур в единое целое в другом.

Пространственную структуру поселений (популяций) описывают как результат конфликта двух разнонаправленных процессов: пространственной концентрации особей с образованием группировок и рассредоточением особей или их групп. Оба эти процесса способствуют выполнению трех функций обеспечивающий жизнедеятельность индивида и популяции – трофической, защитной и репродуктивной (Панов, 1983). Вследствие такой связи пространственной структуры поселений (популяций) с репродуктивной функцией, для исследований межвидовых отношений и гибридации изучение распределения кон- и гетероспецифических особей в пространстве контактных поселений является первостепенной задачей. Кроме этого, распределение особей в пространстве поселений является достаточно динамичным показателем и изменяется при различных уровнях численности. При повышении численности равномерное или контагиозное распределения особей сменяется случайным (Rajunen, 1966; Moog, 1969). Снижение численности взаимодействующих видов, вследствие нарушения структуры поселений и системы межиндивидуальных связей конспецификов, может в условиях «социального вакуума» способствовать формированию новых гетероспецифических пространственных и социальных связей. Такая плотностно-зависимая изменчивость пространственной структуры является еще одним аргументом в пользу её включения в группу факторов гибридации.

5.1. Видоспецифичность пространственной структуры поселений как фактор межвидовой изоляции

Пространственная структура поселений большого суслика. Становление пространственных группировок начиналось сразу после выхода сусликов из спячки. Самцы формировали участки, в границы которых попадали несколько участков локально живущих самок, в последствии образующих ядро полигинной группы. Количество особей в группировках составляло от 2 до 4 особей, а соотношение полов (самцы:самки) в среднем – 1:2. При исследовании влияния биотопических факторов на размеры участков обитания (УО) ($n = 30$) установлено, что размеры их увеличивались с возрастанием обилия типчака ($R_S = 0.51, p=0.004$) и полыни ($R_S = 0.79, p<0.001$). Факторы, описывающие разнообразие растительности, проективное покрытие и толщину дёрна, связаны с уменьшением площади УО ($R_S = -0.55 - -0.78, 0.002 < p < 0.0001$). Площадь всего УО использовалась сусликами только на $59.9 \pm 6.4 \%$ ($n = 10$), что соответствовало площади «реализованного пространства». Реализованное пространство состояло из мозаики территорий – отдельных охраняемых его участков, число кото-

рых не превышало 7 у самцов и 3 у самок. В результате этого особь получала пространственный запас, который могла использовать в меняющихся биотопических или популяционных (дисперсия молодняка) условиях (Титов, 2001, 2003). Все агрессивные столкновения (8 из 8) были зарегистрированы только в пределах территорий реализованного пространства. В целом, особенности пространственная структура поселений *S. major* связаны с видоспецифической репродуктивной стратегией – территориальной полигинией, основанной на формировании пространственных объединений, включающих территорию одного самца и расположенные по соседству участки одной или нескольких агрегированных в пространстве филопатричных самок

Пространственная структура поселений крапчатого суслика. Формирование пространственных группировок у крапчатого суслика начиналось с выходом из спячки самцов, которые собирались на ограниченных участках поселения в так называемые группы «гонного ожидания» (Титов, 2001). Позже (через 5–7 дней), поблизости от самцов, из спячки выходили самки. Количество крапчатых сусликов в пространственных группировках ($n = 10$) составляло от 2 до 10 особей, а соотношение полов характеризовалось численным превосходством самцов – 2:1. УО крапчатых сусликов имели четкие границы, на что указывали неоднократно наблюдаемые «маятникообразные» погони зверьков ($n = 11$). При исследовании влияния биотопических факторов на размеры УО крапчатого суслика установлено, что их размеры увеличивались с возрастанием толщины дёрна ($R_s = 0.51, p < 0.001$), обилия полыни ($R_s = 0.89, p < 0.001$) и степного разнотравья ($R_s = 0.85, p < 0.001$). Факторы, описывающие растительное разнообразие биотопа, связаны с уменьшения площади участков ($R_s = -0.85, p < 0.001$). Также как и у большого суслика, была выявлена мозаичная структура УО, а агрессивные столкновения (14 из 15) наблюдались исключительно на участках реализованного пространства. В целом, особенности пространственной структуры поселений *S. suslicus* связаны с видоспецифической репродуктивной стратегией – конкурентной полигинией без образования устойчивых по составу территориальных полигинных группировок.

Пространственная структура поселений жёлтого суслика. Для *S. fulvus* характерны компактные (5–12 ос/га) и разреженные (не выше 0.5 ос/га) поселения. В разреженных поселениях у взрослых сусликов размеры УО составляли 2–5 га и их границы не перекрывались. В плотных поселениях участки обитания имели значительно меньшие размеры (0.02–0.11 га) и перекрывались (9–53%) (Миронов, 1986; Бокштейн и др., 1989). Часто зверьки использовали только часть своего участка – 30–70%, поэтому структура УО складывалась из нескольких кормовых зон, набора убежищ и путей перемещений между ними. В плотных поселениях, как показывали недавние исследования, основой их структуры служат группировки участков взрослых родственных самок – матрилинии. Поддерживаются матрилинии за счет сильных социальных связей между родственными филопатричными самками (Попов, 2004, 2007; Попов, Бабицкий, 2006). Пространственная структура поселений желтого суслика в период размножения сочетает в себе признаки территориальной полигинии (территории самцов, включающих участки нескольких самок) и конкурентной полигинии (широкие перемещения самцов, конкурирующих друг с другом за доступ к самкам во время эструса).

Таким образом, пространственная структура поселений у изученных видов сусликов является специфичной. Предпринятые попытки обобщения данных о структуре поселений на уровне рода (Steiner, 1972, 1974; Goldhwaite et al., 1990 и др.) не достигли результатов, что лишнее раз доказывает её высокую видовую специфичность.

5.2. Сравнительный анализ пространственной структуры чистовидовых поселений сусликов

Результаты исследований и анализ особенностей пространственной структуры поселений свидетельствуют о значительных различиях трех видов сусликов в стратегиях использования пространства. Крапчатый суслик образует компактные поселения, в которых индивидуальные участки имеют четкие границы и незначительно перекрываются. У большого суслика УО имеют менее четкие границы и большие зона перекрытия. Вероятно такую же характеристику можно дать и участкам жёлтого суслика. У всех видов отмечается групповой образ жизни, который поддерживается различными механизмами. У *S.suslicus* – это жесткая одиночная территориальность; у *S.major* – пространственное скопление филопатричных самок, рядом с которыми обитают самцы-одиночки, у *S.fulvus* – наличие устойчивых в пространстве и времени группировок родственных самок – матрилиний.

При сравнении пространственной структуры поселений изученных видов сусликов прослеживаются черты, которые в условиях совместного обитания могут способствовать как изоляции, так и интеграции контактирующих видов. Среди изолирующих выделим зависимость размеров участков обитания от биотопических условий. Поэтому в смешанных поселениях большого и жёлтого сусликов, имеющих сходное влияние биотопических факторов на размеры участков и, соответственно, доступ к ресурсам, следует ожидать конкуренцию за пространство. В смешанных поселениях большого и крапчатого сусликов ожидаема низкая конкуренция за биотопические ресурсы, так как размеры их УО определяются разными биотопическими факторами. Среди интегрирующих особенностей пространственной структуры поселений выделим две, обеспечивающих «диффузию» гетероспецификов в смешанных поселениях, это: «мозаичная» территориальность в границах УО, облегчающая независимое использование пространства гетероспецификами, и отсутствие четкой полигиничности группировок, облегчающее контакты с «чужими» половыми партнерами, в том числе гетероспецифичными. Таким образом, на примере двух пар гибридизирующих видов мы видим два варианта пространственных отношений. Первый – конкурентные отношения – следует ожидать в смешанных поселениях *S. major* и *S. fulvus*. Второй вариант – независимое распределение – вероятно, будет реализоваться в смешанных поселениях *S. major* и *S. suslicus*.

5.3. Демографическая структура смешанных популяций: стабильная изоляция и состояние половой депривации

В смешанных популяциях даже незначительные изменения в демографической ситуации могут способствовать или препятствовать межвидовой гибридизации. Если же гибридизация уже происходит, то изменения демографической структуры являются мощным фактором, определяющим ее направление, характер и масштаб. Эта роль демографической структуры поселений в процессе межвидовой гибридизации объясняется самими предпосылками к гибридизации видов. Речь идет о половой депривации и тенденции формирования группировок особей (Майр, 1968; Панов, 1989). Особое внимание необходимо уделять еще одному событию, которое может определять ход гибридизации, – иммиграции особей одного из гибридизирующих видов из видовых популяций в смешанную. От её масштаба и степени постоянства зависит интрогрессивный характер гибридизации.

Смешанное поселение большого и крапчатого сусликов «Клин». В начале наблюдений (1996-97 гг.) популяции симпатрических видов в поселении характеризовались высокой численностью и асинхронной динамикой плотности населения. В 2000

г. в поселении была отмечена сильная депрессия численности по причине уменьшения пастбищной нагрузки (деградация степных растительных сообществ). В этот период (2000-04 гг.) большой суслик поддерживал низкую (0.4 ос/га), но стабильную численность, тогда как отловы *S. suslicus* были единичны. Половой состав популяции крапчатого суслика в период оптимальной численности (1996-97 гг.) характеризовался достоверным увеличением доли самцов (с 44% до 63%, $F(\text{two-tailed}) - p = 0.01$). По сравнению с этим, половой состав популяции *S. major* был стабильным при недостоверном повышении доли самок (от 50% до 55%; $F(\text{two-tailed}) - p = 0.57$). В целом, демографическая структура смешанного поселения «Клин» характеризовалась сильной депрессией численности (снижение к 2000 г. в 10 раз), в большей мере отразившейся на популяции крапчатого суслика (снижение доли самок на 20%), низкой сохранностью взрослых особей (13%), низкой выживаемостью молодых зверьков (20%). Выравнивание плотностей популяций симпатрических видов к 2000 году (0.15 ос/га) стало начальной точкой межвидовой гибридизации. Однако такое снижение численности оказалось критичным, особенно для крапчатого суслика, дестабилизирующие процессы в популяции продолжали нарастать вплоть до полного исчезновения поселения в 2004 году.

Совместное поселение большого и крапчатого сусликов «Смышляевка». Особенностью поселения является разобщение видов по стациям: большой суслик занимал пойменную луговину, *S. suslicus* – плакорные участки разнотравной степи. За период наблюдений (2004-08 гг.) в поселении у обоих видов была отмечена средняя и высокая численность. При этом синхронное увеличение их плотности сочеталось с нарастанием численности больших сусликов, заселяющих новое пространство поселения. Половая структура популяции *S. major* в совместном поселении была стабильной и ежегодно ($n = 5$) характеризовалась преобладанием самок ($74.6 \pm 2.8\%$), что создавало условия для реализации полигинной репродуктивной стратегии, характерной для вида. Половой состав популяции *S. suslicus* до 2007 г. характеризовался нестабильностью и достоверно менялся по годам в 2004-05 гг. и в 2006-07 гг. ($F(\text{two-tailed}) - p < 0.05$). В последние два года (2007-08 гг.) половой состав популяции крапчатого суслика стабилизировался. Доля больших сусликов ($n = 34$), повторно отловленных после спячки, составила 22.5%. При этом 4.6% особей ($n = 7$) регистрировались на протяжении 3-4-х лет. Для *S. suslicus* показатель повторных отловов ниже – 14.5% ($n = 10$), а отловы на 3-4 год не были зарегистрированы вовсе. Выживаемость молодых в популяции большого суслика составляет 34% ($n = 59$), тогда как у крапчатого суслика ни один из молодых зверьков ($n = 5$) не был пойман на следующий год. Таким образом, совместное поселение «Смышляевка» характеризовалось устойчивой и сбалансированной демографической структурой. Поимка первого гибрида (2005 г.) в зоне соприкосновения разобщенных популяций симпатрических видов, которая характеризовалась неустойчивой пространственной структурой, совпала с самым низким показателем доли самцов крапчатого суслика. Отловленная гибридная особь имела гаплотип мтДНК специфический для *S. suslicus*, что соответствует спариванию самки этого вида с самцом *S. major* и указывает на существование на тот момент состояния половой депривации в зоне контакта видов.

Гибридное поселение большого и крапчатого сусликов «Цивильск». Динамика численности в поселении имеет ряд особенностей: 1) депрессивным состоянием популяций крапчатого и большого сусликов; 2) незначительным увеличением численности больших сусликов начиная с 2005 г; 3) синхронным с увеличением численности *S. major* снижением доли гибридов (рис. 4). Таким образом, на протяжении всего пе-

риода исследований в поселении «Цивильск» отмечалось устойчивое депрессивное состояние всех трёх составляющих его популяций. Эта особенность указывает на возможный путь образования поселения – единовременное вселение больших сусликов в популяцию аборигенного *S. suslicus*. При этом в гибридной популяции постоянно наблюдался несбалансированный половой состав – вплоть до полного отсутствия особей одного из полов (2005 г. – самок *S. major*, 2007 г. – самцов *S. suslicus*, 2008 г. – гибридных самцов). Многолетняя низкая, но стабильная численность объясняется высокой, по сравнению с другими контактными поселениями *S. suslicus* и *S. major*, сохранностью взрослых особей (59%), низкой выживаемости молодых зверьков (из 5 ни один не был зарегистрирован повторно) и, возможно, низкой с плодовитостью самок. Исследования этого вопроса не проводились, т.к. они связаны с умерщвлением самок, что не допустимо и не соответствует методологии нашего исследования.

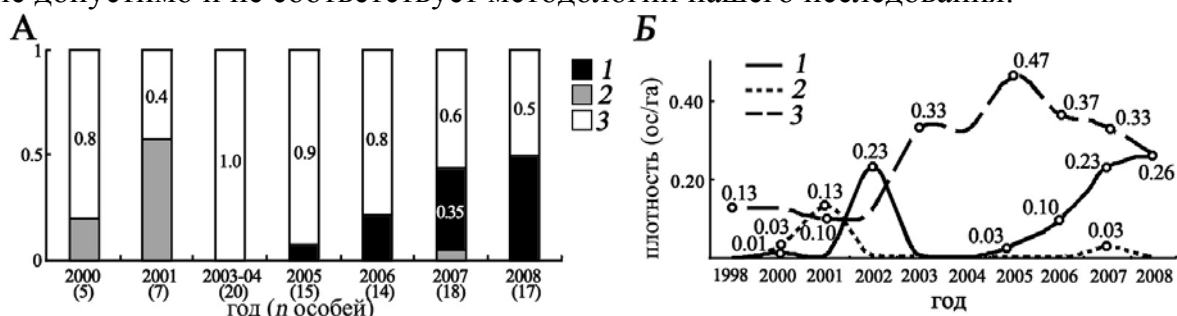


Рис. 4. Видовой состав (А) гибридного поселения «Цивильск» и динамика плотности (ос/га) (Б) больших (1), крапчатых (2) сусликов и их гибридов (3) (в скобках указан размер общей выборки)

Гибридное поселение большого и жёлтого сусликов «Усатово». Видовой состав поселения отражает историю образования гибридной популяции. Начиная с момента его возникновения (2001 г.) отмечался рост численности населения и устойчивое преобладание гибридных особей (среднее многолетнее – 77%), что связано с широким скрещиванием родительских видов (рис. 5). Относительная численность большого суслика в среднем за все годы составляла 27.4% и значительно превосходит таковую у *S. fulvus* (6.8%). Причиной этому, возможно, явилось периодическое вселение *S. major* в гибридную популяцию. Половой состав этого поселения не постоянен и до 2005 г. характеризовался устойчивым ростом доли самок в поселении (с 40 до 75%, $F(\text{two-tailed}) - p < 0.0002$). Начиная с 2005 г., наблюдалась стабилизация половой структуры поселения, которое выражалась в приближении соотношения полов к 1:1.

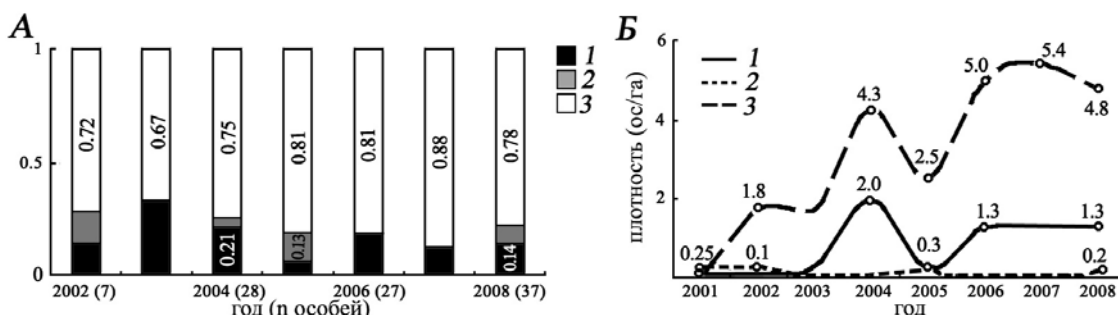


Рис. 5. Видовой состав (А) гибридного поселения «Усатово» и динамика плотности (ос/га) (Б) больших (1), жёлтые (2) сусликов и их гибридов (3). (в скобках указан размер общей выборки)

Зависимость демографической структуры гибридного поселения от миграционной активности *S. major* подтверждают данные по динамике плотности всех категорий особей. В период с 2002 по 2006 гг., когда по нашим данным (см. гл. 7) происходит становление генетической структуры поселения, с изменением плотности *S.*

major отмечается синхронное изменение плотности гибридных особей. В целом же изменения демографической структуры гибридного поселения, обусловлены двумя основными причинами: низкой сохранностью взрослых особей (не более 30%), а также низкой выживаемостью молодых (не более 20%). При этом высокая доля гибридов поддерживается и в последней демографической группе. Среди прибылых зверьков доля особей гибридного происхождения составила 82%, а доля больших сусликов – всего 18%. Из первых выжили 41% зверьков, а из вторых только 5%.

Таким образом, нестабильная демографическая ситуация в смешанных поселениях (депрессия численности, дисбаланс полов, постоянное вселение одного из родительских видов) является одним из факторов способствующих межвидовой гибридизации, поскольку значительно повышает вероятность встречи гетероспецифических половых партнёров (ситуация половой депривации). Устойчивая демографическая структура популяций симпатрических видов в смешанном поселении является надежным изолирующим фактором. Данные о демографической структуре контактных поселений сусликов позволяют сделать ряд обобщений. В двух из них («Клин», «Смышляевка»), характеризующихся разобшением видов и спорадической гибридизацией, мы видим два возможных варианта развития демографической структуры смешанных поселений. Первый вариант – конкурентный – реализуется в случае микростационального разобшения видов, не исключающего контакта гетероспецификов. Происходит одностороннее развитие демографической структуры популяции одного из контактирующих видов за счет подавления другой. Второй вариант – истинно разобщенный – проявляется в независимом развитии демографической структуры популяций контактирующих видов, разобщенных по растительным стациям. В таких условиях вследствие закрытости видовых популяций в межвидовых скрещиваниях участвуют только особи, обитающие на субоптимальных или пограничных участках поселения. Два других поселения «Усатово», («Цивильск»), характеризуются масштабной гибридизацией и дают ещё два варианта развития демографической структуры смешанных поселений. Третий вариант – миграционный – связан с зависимостью демографической структуры от миграционной активности одного из контактирующих видов. И, наконец, четвертый вариант – интеграционный – наблюдается в смешанных поселениях, образующихся в результате однократного слияния популяций двух симпатрических видов. На первых этапах видовые демографические структуры развиваются независимо друг от друга, но вследствие возникающего со временем демографического дефицита дестабилизируются. Дальнейшее развитие идет по пути возникновения конкурентной асинхронной динамики демографических структур. Устойчивость этого популяционного состояния поддерживается разномоментными интеграционными связями между особями всех категорий.

5.4. Пространственная структура смешанных поселений, ее динамика и роль в межвидовых взаимоотношениях

В оптимальных популяционных условиях (оптимальная численность, стабильный состав, баланс полов) в смешанных поселениях между особями должна развиваться конкурентная меж- и внутривидовая борьба за пространство и партнеров. При этом конспецифики стремятся максимально эффективно использовать пространство поселения и формируют видоспецифическую пространственную структуру, основанную на устойчивых пространственных связях, которая может выступать в роли барьерного фактора. В пессимальных популяционных условиях (депрессия численности, непостоянный состав, дисбаланс полов) можно ожидать нарушения видоспецифических пространственных структур и системы устойчивых пространственных свя-

зей между конспецификами, что может увеличивать вероятность пространственных (и, соответственно, сексуальных) контактов с гетероспецификами. В таких смешанных поселениях пространственная структура выступает в роли фактора, способствующего гибридизации.

Смешанные и гибридные поселения большого и крапчатого сусликов. Исследования пространственной структуры трех смешанных поселений крапчатого и большого сусликов выявили различные ее варианты.

Смешанное поселение большого и крапчатого сусликов «Клин» формировалось в результате периодического вселения особей *S. major* в поселение аборигенного *S. suslicus* на фоне межвидовой конкуренции за пространство. Распределение особей в пространстве и его зависимость от присутствия симпатрического вида характеризуется дистанциями удаления зверьков. Среди больших сусликов дистанция между самками (27.1 ± 4.4 м, $n = 4$), а также между разнополыми особями (38.5 ± 3.5 м, $n = 18$) была достоверно меньше, чем между самцами (60.1 ± 5.8 м, $n = 9$; тест Манна-Уитни, $p = 0.007$ и $p = 0.002$, соответственно), что указывает на сохранении у большого суслика в условиях симбиотопии видоспецифического характера пространственной структуры, основанной на формировании полигинных групп. Среди крапчатых сусликов дистанция между самками (37.6 ± 5.5 м, $n = 6$) и между разнополыми особями (34.2 ± 4.4 м, $n = 7$) была, наоборот, достоверно больше, чем между самцами (23.8 ± 2.7 м, $n = 13$; тест Манна-Уитни, $p = 0.028$ и $p = 0.005$, соответственно), что подтверждает сохранение у крапчатого суслика в этом смешанном поселении видоспецифических черт пространственной структуры – агрегаций самцов и дисперсного распределения самок – свойственных конкурентной полигинии. При этом разнополые гетероспецифики располагались в пространстве смешанного поселения ближе друг к другу (28.9 ± 2.3 м, $n = 23$), чем конспецифичные самцы и самки обоих видов (тест Манна-Уитни, $p < 0.001$). Участки конспецификов перекрывались лишь краевыми областями, участки гетероспецификов формировались независимо друг от друга и накладывались друг на друга. Пространственное распределение особей *S. major* было более устойчиво и менее подвержено действию эффекта присутствия другого вида, что подтверждают данные по составу пространственных группировок. Преобладание в них самок, характерное для чистых видовых поселений большого суслика (1.67 ± 0.33 , $n = 3$) (Титов, 2001), сохранялось в почти неизменной степени и в смешанном поселении (1.75 ± 0.48 , $n = 4$), тогда как у *S. suslicus* в условиях симбиотопии отмечалось достоверное ($p < 0.05$) уменьшение доли самцов в группировках (с 2.50 ± 0.19 , $n = 6$ до 1.11 ± 0.31 , $n = 4$). При постепенном повышении численности большого суслика в поселении в период с 1996 по 2003 г. исходно агрегированное распределение особей крапчатого и большого сусликов сменилось на регулярное. Гибридизация между видами началась лишь в 2004 г., когда вследствие сильного снижения численности обоих симпатрических видов, сложившаяся пространственная структура совместного поселения полностью нарушилась. Таким образом, пространственная структура этого смешанного поселения в период оптимальной численности видовых популяций выступает в роли барьерного фактора. Однако, при снижении численности популяций симпатрических видов изменение характера пространственного распределения гетероспецификов способствует началу гибридизации.

Совместное поселение большого и крапчатого сусликов «Смышляевка» сформировалось в результате слияния двух первоначально разобщенных одновидовых популяций (Кузьмин, Титов, 2006). В границах поселения симпатрические виды были разобщены по растительным стадиям, а их численность была высокой. Зоны сопри-

косновения участков обитания симпатрических видов (т.е. места стациальных переходов) характеризовались низкой численностью конспецификов и неустойчивой половой структурой. В целом, среди населения *S. major* значительно преобладали самки (4:1), обитающие агрегировано (до 6 самок в группировке). Дистанции между самками (24.3 ± 2.7 м, $n = 33$) в 8 выделенных группировках оказались достоверно меньше дистанций между группировками (92.7 ± 5.6 м, $n = 16$, тест Манна-Уитни, $p < 0.001$). Дистанции между самцами и самками большого суслика (84.2 ± 5.6 м, $n = 46$) оказались достоверно меньше дистанций между самцами (267.3 ± 35.9 м, $n = 20$), тест Манна-Уитни, $p < 0.001$), что указывает на обитание самцов вблизи агрегаций самок и подтверждает территориальный характер полигинии у *S. major* (Титов, 2004). В популяции крапчатого суслика значения дистанций между особями всех категорий не различались (тест Манна-Уитни, $p > 0.05$). Таким образом, все особи в популяции *S. suslicus* пространственно равноудалены друг от друга. Полученные данные косвенно указывают на промискуитетный тип репродуктивных отношений особей этого вида в поселении «Смышляевка». Дистанции между разнополыми особями были минимальны в популяции *S. suslicus* (31.5 ± 1.7 м, $n = 85$), достоверно больше они были у гетероспецификов разных полов (51.1 ± 7.4 м, $n = 13$, тест Манна-Уитни, $p = 0.005$), а максимальные значения имели в популяции *S. major* (75.1 ± 4.4 м, $n = 13$). Гибридные особи, зарегистрированные только в зоне соприкосновения видов в пределах поселения, были полностью включены в общую пространственную структуру поселения, и каких-либо предпочтений в пространственных связях с особями родительских видов не отмечено. Дистанции удаления гибридных зверьков ($n = 4$) от особей родительских видов (*S. major* – 38.4 ± 19.5 м, $n = 3$ и *S. suslicus* – 30.2 ± 9.3 м, $n = 5$) не различались (тест Манна-Уитни, $p = 0.45$). Таким образом, в поселении «Смышляевка» видовые популяции были разобщены на стациальном уровне, имели оптимальную численность и специфическую пространственную структуру. Гибридизация была отмечена только в зонах соприкосновения участков видового обитания и носила спорадический характер.

Пространственная структура гибридного поселения большого и крапчатого сусликов «Цивильск» иллюстрирует возможную интеграцию видоспецифических стратегий использования пространства. Анализ многолетней динамики популяционной ситуации позволяет предположить, что это поселение возникло в результате однократного вселения особей *S. major* в депрессивное поселение аборигенного *S. suslicus*. Биотопическая изолированность поселения, затрудняющая приток новых особей извне, способствовала стабилизации его своеобразной структуры. При анализе дистанций удаления особей достоверные различия были выявлены только между парами большой – гибрид (82 ± 3.6 м, $n = 16$) и крапчатый – большой (196 ± 38.4 м, $n = 5$) (тест Манна-Уитни, $p = 0.026$), при отсутствии различий дистанции между разнополыми особями во всех парах сочетаний категорий: *S. major*, *S. suslicus*, гибриды (66.4 – 76.8 м). Такое пространственное распределение особей способствовало скрещиванию гибридов между собой, а также возвратному скрещиванию гибридов с одним из родительских видов. Так как дистанции между гибридами и особями родительских видов были почти равны, то преимущество скрещиваний, по всей видимости, определялось только демографической ситуацией в поселении. Судя по динамике численности и плотности больших и крапчатых сусликов в поселении (рис. 4), можно предположить, что до 2002 г. преимущественно отмечались скрещивания гибридов с крапчатыми сусликами, а в дальнейшем, вследствие подъема численности *S. major*, исключительно с большими сусликами. Интеграция видовых пространственных структур привела к исчезновению видоспецифических особенностей использования пространства у

симпатрических видов. Это проявилось в отсутствии агрегаций самок у большого суслика и группировок самцов – у крапчатого. В целом, структура поселения характеризовалась крайней неустойчивостью, как по распределению особей, так и по составу их группировок. Одной из причин длительного поддержания нестабильной структуры гибридного поселения «Цивильск» являлась асинхронная динамика пространственного распределения особей всех категорий, приводящая к установлению долговременного состояния половой депривации. Примечательно, что процессы интеграции проявлялись в основном в особенностях пространственной структуры гибридной популяции. В ней отмечались агрегации гибридных самок и группировки гибридных самцов, т.е. черты, характерные для стратегий использования пространства у обоих симпатрических видов. Численность гибридных самок в группировках ($n = 10$) не превышала 4, а гибридных самцов – 3 особей ($n = 3$). Таким образом, пространственная структура гибридного поселения «Цивильск» характеризовалась трансформацией у симпатрических видов стратегий использования пространства. Сильная контактность гибридов, как между собой, так и с родительскими видами, обогащение гибридной популяции специфическими как для одного, так и для другого вида элементами группового образа жизни являлись главными факторами прохождения в этом поселении масштабной гибридизации, имеющей интрогрессивный характер.

Гибридное поселение большого и жёлтого сусликов. Пространственная структура гибридного поселения «Усатово» характеризовалась неустойчивостью, как по характеру дислокации отдельных зверьков, так и по численному составу пространственных группировок. Сравнение дистанций между особями различных категорий (по видовой принадлежности и полу) не выявило достоверных различий, что указывает на их независимое от пола и вида размещение в пространстве гибридного поселения (тест Манна-Уитни, $p > 0.05$). Однако равномерного распределения особей в поселении мы также не наблюдали. Заметна некоторая агрегированность зверьков, ограниченная пределом дистанций между ними – до 120 м. В гибридной популяции выявлены два типа пространственных группировок, по своей структуре повторяющие пространственные группировки сусликов из видовых поселений – полигинные группы ($1\sigma^{\uparrow} : n\sigma^{\downarrow}$), характерные для *S. major*, и группировки самцов и самок, более характерные для *S. fulvus* и представляющие собой объединения самцов (>1) и одну или несколько самок ($m\sigma^{\uparrow} : n\sigma^{\downarrow}$). Полигинные группы включали от 3 до 6 особей. Из 8 таких групп в 7 соотношение полов было 1:2, а в одной группе – 1:4. Группировки самцов и самок были образованы непостоянными по числу группами самцов и обитающими поблизости самками (соотношение полов 1:1). Количество особей в таких группировках от 2 до 5. Самцы больших сусликов входили в состав только полигинных групп, самцы гибридов – в группировки обоих типов. Самки больших сусликов и самки гибридов участвовали в обоих типах группировок. Ни одна из группировок обоих типов не была конспецифичной: все они включали либо гетероспецифичных самцов и самок, либо гибридов, что указывает на отсутствие ассортативности в выборе партнеров при формировании репродуктивных ячеек ($\chi^2 = 2.42$, $p > 0.1$).

Анализ многолетней динамики соотношения пространственных группировок двух типов и соотношения полов во всем поселении (рис. 6) показал, что при уменьшении доли всех самцов в населении ниже 50% уровня и одновременном увеличении доли самцов *S. major*, увеличивается доля полигинных групп. Так как для большого суслика характерен полигинный тип репродуктивных отношений, то вполне очевидным является, что именно вселяющиеся самцы *S. major* и образуют новые полигинные группы в гибридном поселении, присоединяясь к агрегациям филопатрических

нерасселяющихся самок (натальная филопатрия свойственна молодым самкам как больших, так и жёлтых сусликов - Титов, 2003; Попов, 2007). Таким образом, гибридное поселение большого и жёлтого сусликов характеризуется интеграцией пространственных структур видовых популяций, проявляющейся в формировании полигинных групп (свойственных большому суслику) и группировок самцов и самок (свойственных жёлтому суслику), объединяющих кон- и гетероспецифичных особей.

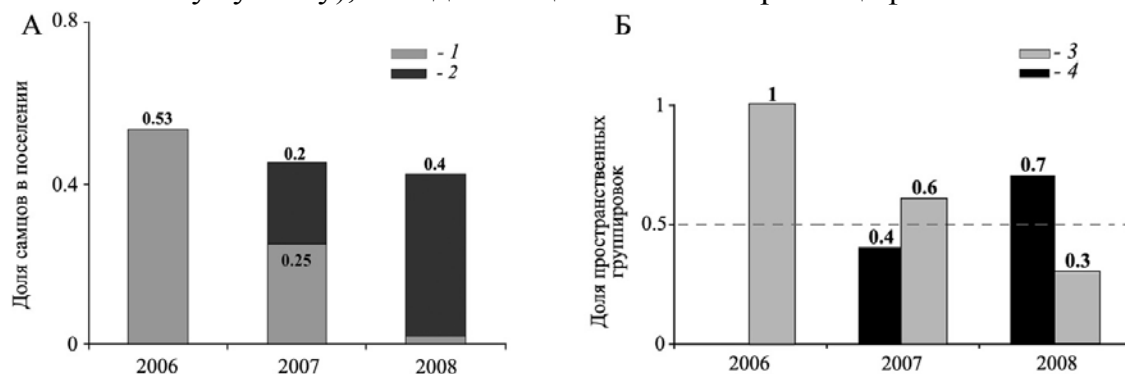


Рис. 6. Соотношение пространственных группировок особей и динамика доли самцов в гибридном поселении большого и жёлтого сусликов (с. Усатово, Краснокутский р-н, Саратовская обл.). *А* – динамика доли всех самцов и доли самцов *S. major* в поселении, *Б* – динамика соотношения пространственных группировок особей. 1 – доля всех самцов в поселении; 2 – доля самцов *S. major* в поселении; 3 – группировки самцов и самок; 4 – полигинные группы

Подводя итог, отметим два момента: 1) во всех рассмотренных случаях масштабной межвидовой гибридной структуры смешанных поселений имеет выраженный дефектный характер; 2) в зависимости от первоначальных популяционных условий пространственная структура поселений может выступать как в качестве барьерного фактора, так и способствовать контакту гетероспецифических особей и межвидовой гибридной. При оптимальных популяционных условиях (оптимальная численность, сбалансированность полового состава) в смешанных поселениях между видами разворачивается конкурентная борьба за пространство, которая неизбежно приведёт к формированию каждым из них специфической пространственной структуры (поселение *S. suslicus* и *S. major* «Клин»). При таких пространственных отношениях видов структура совместного поселения выступает в качестве изолирующего фактора, а среди контактов зверьков преобладают взаимодействия конспецификов, направленные, опять-таки на поддержание исключительно видоспецифической пространственной структуры. В пессимальных популяционных условиях (депрессия численности, дисбаланс полов) отмечается дефектность видоспецифических пространственных структур популяций контактирующих видов (поселения «Цивильск» и «Усатово»). Контакты между особями в таких поселениях хаотичны, а в условиях половой депривации возрастает вероятность сексуальных контактов гетероспецификов. В результате, пространственная структура совместного поселения выступает в качестве фактора, способствующего гибридной.

Глава 6. Поведенческие аспекты межвидовой гибридной: третий уровень факторов межвидовых отношений близких видов млекопитающих в смешанных и гибридных поселениях

Этологическая изоляция основана на различиях в облике и в поведении близких видов. Эти различия позволяют особям каждого вида опознавать потенциальных половых партнеров при первой встрече и препятствуют развитию половых отношений между гетероспецификами (Панов, 1989). Для наземных беличьих наиболее важными изолирующими формами активности являются репродуктивное и агонистиче-

ское поведение. Первое препятствует вступлению гетероспецификов в половые отношения, второе обеспечивает пространственное разобщение особей или продолжительное совместное обитание (Иваницкий, 1986). Кроме этого, при рассмотрении видоспецифических форм репродукции и агрессии особое место занимает поведение опознавания «свой-чужой».

6.1. Морфо-фенотипические особенности гибридов и поведение распознавания «свой-чужой»

Морфологические различия, которые возникают в процессе экологической дивергенции видов, могут вторично приобретать роль опознавательных признаков. Основным движущим фактором в приобретении такого рода различий являются конкурентные взаимоотношения близких форм в период становления симпатрии (Lack, 1971; Gerhardt, 1994). Среди опознавательных признаков можно выделить статические (особенности внешнего облика) и динамические, источником которых служат все формы двигательной активности (Панов, 1989). У сусликов, как у дневных грызунов открытых пространств, развито дихроматическое цветовое зрение (Орлов, 1972). Эта особенность указывает на их возможности в опознавании по окраске и форме тела других особей. Морфологически изученные виды сусликов достаточно хорошо различимы (Огнев, 1947; Громов и др., 1965).

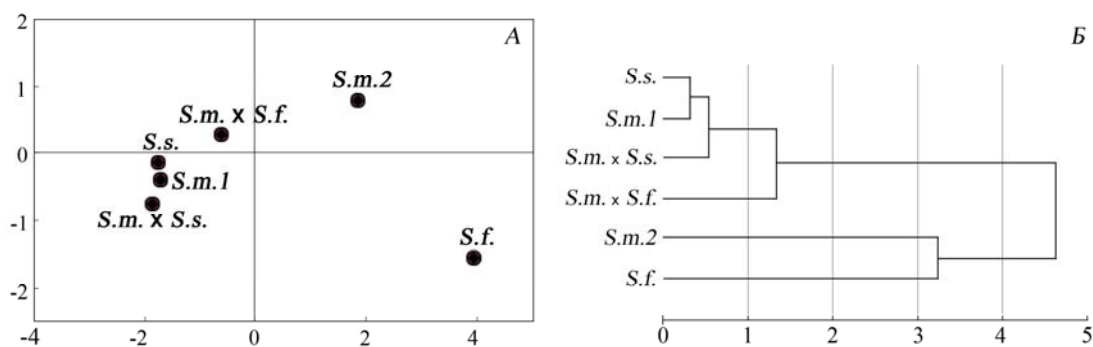


Рис. 7. Результаты дискриминантного анализа выборок (А) и кластеризации (UPGA-метод) координат (DF1, DF2) центроидов эллипсов рассеивания (Б), характеризующих окраску меха крапчатых (*S.s.*), жёлтых (*S.f.*) и больших сусликов с правобережных (*S.m.1*) и левобережных (*S.m.2*) районов Поволжья, а также их гибридов (*S.m. x S.s.*, *S.m. x S.f.*)

Приводятся результаты подробного анализа изменчивости морфо-фенотипических признаков особей родительских видов и их гибридов в каждом случае гибридизации. По морфологическим показателям гибриды первого поколения занимают промежуточное положение. Гибридные особи, полученные в результате возвратных скрещиваний, характеризуются широким размахом изменчивости признаков, полностью перекрывающим хиатус различий исходных родительских форм симпатрических видов. По окраске меха гибридные особи *S.major x S.suslicus* и *S.major x S.fulvus* достоверно ярче особей родительских видов. Проведенный дискриминантный анализ выборок сусликов из изученных зон гибридизации (рис. 7) показал, что выборки гибридов занимают близкие друг к другу позиции. По первой дискриминантной функции (DF1, 81%), описывающей увеличение белизны окраски, происходит разделение двух пар гибридизирующих видов, а также их гибридов. По второй дискриминантной функции (DF2, 13%), связанной с уменьшением красного оттенка в окраске, разделяются родительские виды и гибриды *S.major x S.suslicus*, а также гибриды *S. major x S. fulvus*. Таким образом, гибриды большого суслика, как с крапчатым, так и с жёлтым сусликом, отличаются более яркой окраской по сравне-

нию с родительскими видами. При этом эта особенность является общей для гибридов сусликов. На это указывают данные кластерного анализа и сравнение Евклидовых дистанций между гибридами и гибридами и родительскими видами (рис. 7 Б).

Промежуточный характер наследования гибридами морфологических признаков родительских видов для равноценных по размерам видов, вероятно, не имеет большого значения. Совершенно другая ситуация наблюдается при рассмотрении отношений хорошо морфологически дифференцированных видов, например, большого и крапчатого сусликов. Здесь различия в размерах могут стать лимитирующими как для инициации, так и для продолжения межвидового контакта. Преодоление этого морфологического барьера мы наблюдали во взаимодействиях разновозрастных гетероспецификов. По нашим данным, у контактирующих молодых самцов *S. major* и эструсных самок *S. suslicus* размеры не различаются (тест Манна-Уитни: $p > 0.05$). Вследствие недостаточности оснований (специальных наблюдений), мы не будем утверждать, что особенности окрасочных показателей особей у крапчатого и большого сусликов могут как-то повлиять на ассортативность скрещиваний, хотя исключить полностью вероятность этого мы также не можем. У большого и жёлтого сусликов такого влияния нами не было выявлено. Таким образом, результаты сравнительного анализа морфологических и фенотипических показателей видовых и гибридных выборок свидетельствуют о промежуточном характере наследования гибридами данных признаков, а в случае с окраской и о выраженном эффекте суммирования, проявляющимся в усилении этого морфологического признака.

6.2. Видовые особенности репродуктивного поведения как фактор изоляции видов

Приводится подробное описание и анализ репродуктивного поведения большого и крапчатого сусликов. Для большого суслика характерна территориальная полигиния со слабовыраженной конкуренцией самцов за участки поселения, занятые территориально разобщенными рецептивными самками (Титов, 2001, 2004). В пессимальных популяционных условиях у *S. major* возможен «вынужденный» промискуитет. Для крапчатого суслика, как, вероятно, и для других территориально-одиночных видов этого рода (*S. pygmaeus*), характерна более пластичная (точнее изменчивая) репродуктивная стратегия, выражающаяся в крайних формах – промискуитет или конкурентная полигиния. (Титов, 2001, 2003). Для желтого суслика в чистовидовых поселениях с высокой плотностью характерны полигинные сексуальные отношения, основанные на защите самок и доминировании (А.В. Чабовский, устн. сообщение). В тоже время в разреженных поселениях *S. fulvus*, по нашим данным, для этого вида характерны промискуитетные сексуальные отношения, вызванные неравномерным распределением зверьков разного пола в пространстве ленточного поселения. Гамосематическое поведение сусликов характеризуется различной активностью особей разных полов. Высокая подвижность самцов и временная «оседлость» самок создают необходимые условия для встречи половых партнеров. Наблюдаемые на этом этапе сексуальных отношений инспектирование самцами своих участков или рецептивных самок преследует две основные цели: предупреждение возможных посещений гонной территории или участков самок другими самцами и распознавание репродуктивного состояния «своих» самок. Таким образом, сравнение репродуктивных отношений трёх видов сусликов указывает на их высокую специфичность (различные формы полигинии) в оптимальных популяционных условиях, а также на простоту организации и сходность (промискуитет) в популяционном пессимуме.

6.3. Видовая специфичность агрессивного поведения гетероспецификов в условиях симбиотопии

Проявление агрессивности в смешанных популяциях животных происходит в двух формах: внутривидовая и межвидовая агрессия (Иваницкий, 1986). Сила межвидового агрессивного поведения зависит от сложности внутривидовой структуры социального поведения. Поэтому в смешанных популяциях следует ожидать: 1) индифферентное отношение к гетероспецификам на фоне сильной внутривидовой агрессии за территорию или полового партнера или 2) жесткую агрессивность по отношению к симпатрическому виду. Преобладающая агрессия к гетероспецификам будет вести к изоляции симпатрических видов, в то время как, мягкие формы межвидовой агрессии, как и полное отсутствие её, будет, по крайней мере, не препятствовать межвидовым сексуальным контактам.

Приводится подробное описание и анализ агонистического поведения большого и крапчатого сусликов (Титов и др., 2007, 2008). Проведенный сравнительный анализ агонистического поведения большого и крапчатого сусликов свидетельствуют о значительных различиях в его структуре и проявлениях. При контакте этих видов, вероятно, следует ожидать отсутствие какой-либо межвидовой агрессии. Действительно, в смешанном поселении крапчатого и большого сусликов «Клин», характеризующимся оптимальной численностью, межвидовых агрессивных контактов не было зарегистрировано ни разу за весь период наблюдений, все агрессивные контакты регистрировались только между конспецификами. В гибридном поселении большого и крапчатого суслика «Цивильск», характеризующимся депрессией численности и несбалансированным половым составом, редкие агрессивные контакты происходили между особями вне зависимости от их видовой принадлежности или происхождения и имели территориальный характер. Таким образом, при оптимальной ситуации в смешанной популяции видоспецифический поведенческий комплекс эффективно действует среди конспецификов, не выходя на уровень межвидовых отношений, где прямая конкурентная борьба минимизирована по агрессии. При любых изменениях популяционной обстановки (перенаселение или депрессии численности) внутривидовая агрессивность трансформируется в межвидовую. Несмотря на это в смешанном поселении большого и крапчатого суслика «Смышляевка» даже в ситуации повышенной межвидовой агрессивности частота внутривидовой агрессии превалировала над межвидовой ($5 \text{ к } 1$, $n = 18$). В ситуациях, связанных с депрессией численности, отмечается общее падение уровня агрессивности как между конспецификами, так и между гетероспецифическими особями.

6.4. Пластичность репродуктивной стратегии видов как основа сексуальных контактов гетероспецифических особей

В репродуктивных стратегиях изученных видов сусликов кроме описанной выше специфической полигинной формы размножения присутствует промискуитетный компонент, особенно ярко проявляющийся в условиях дестабилизации пространственной структуры поселения (рис. 8). Изученные смешанные и гибридные поселения сусликов вследствие депрессивной численности характеризовались нарушением специфической пространственной структуры видовых популяций. В таких условиях (дефицит конспецификов и нарушение пространственных связей) наблюдались промискуитетные репродуктивные отношения.

Выявленная высокая пластичность репродуктивных стратегий сусликов, вероятно, имеет и экологические причины. Для видов с ярко выраженной сезонностью активности, которая часто зависит от погодных условий (растянутость сроков выхода из

спячки), промискуитетные отношения становятся практически единственным способом размножения. Таким образом, в пессимальных условиях для симпатрических видов характерно выполнение факультативных вариантов репродуктивной стратегии, которые по сравнению с основными являются более простыми и кратковременными, а у близкородственных видов, как правило, еще и идентичными.

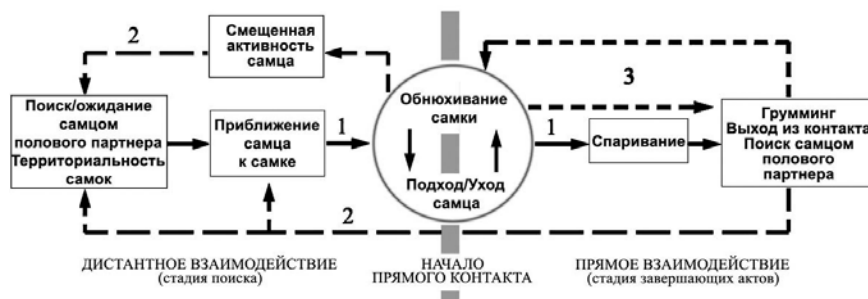


Рис. 8. Обобщенная схема репродуктивных стратегий большого (*S. major*) и крапчатого (*S. suslicus*) сусликов. 1 – промискуитет (*S. major*, *S. suslicus*), 2 – территориальная полигиния (*S. major*), 3 – конкурентная полигиния (*S. suslicus*).

6.5. Значение акустической активности в процессах изоляции и интеграции видов в условиях симбиотопии

У наземных беличьих, поселения которых приурочены к открытым ландшафтам, звуковая сигнализация выполняет две важные функции: 1) издаваемый особью крик выполняет функции опознавательного знака ее пространственного присутствия и 2) издаваемый особью крик в момент опасности предупреждает популяционный социум о надвигающейся опасности (Crook, 1970; Alexander, 1974; Жантеев, 1981; Панов, 1983; Никольский, 1992). В этом отношении интересен вопрос об особенностях акустической активности близких видов в условиях совместного обитания. Предупреждающие об опасности звуковые сигналы сусликов являются достаточно надежным диагностическим признаком при определении их видовой принадлежности (Никольский, 1979). При этом гибридные особи, как правило, характеризуются промежуточным типом наследования этого признака. Однако возможно формирование новых типов сигналов, несвойственных сигналам родителей (Никольский и др., 1984). Объяснением этого явления, вероятно, может служить широкая ситуативная изменчивость сигнала, отмеченная для сусликов (Формозов, Никольский, 1986), которая, вероятно, наследуется и гибридами. Описаны случаи изменения типа звуковой активности гибридов в процессе онтогенеза (Peters, 1978). Наконец, мы не можем исключать возможного влияния имитации или звукоподражания; по мнению Никольского (1984), среди млекопитающих это явление может быть распространено шире, чем об этом известно в настоящее время.

Биоакустическая характеристика гибридов большого и желтого сусликов. Крики *S. major* и *S. fulvus* хорошо распознаются на слух в полевых условиях, а частотные и временные параметры сигналов достоверно ($p < 0.001$) различаются. По ритмической организации сигналы значительной части гибридных особей (16 из 43, 37%) были представлены только одиночными (характерно для большого суслика) криками, промежуточными по своим частотным и временным характеристикам относительно родительских форм. Сигналы остальных зверьков (63%, $n = 27$), кроме таких промежуточных криков, включали как одиночные (30%, $n = 13$), так и серии из двух (19%, $n = 8$), трех (9%, $n = 4$) или четырех и более криков желтого суслика (5%, $n = 2$). Одиночные сигналы гибридов достоверно отличаются по 4 из 5 частотно-временным показателям (кроме конечной частоты, $p = 0.124$) от сигналов большого суслика и по всем пяти – от сигналов желтого суслика ($p < 0.001$). Такие же различия были получены и для первых сигналов в серийных криках у гибридов. Однако последующие крики в серии

не отличаются от криков жёлтого суслика. В то же время, показатели максимальной и конечной частот и размах частотной модуляции звукового сигнала гибридов достоверно ($p < 0.0001$) выше показателей родительских видов, т.е. уклоняются от промежуточного положения. Как показывают наблюдения, гибридные особи одинаково успешно владели и использовали сигнализацию родительских видов. Эти факты, на наш взгляд, указывают на особенный характер наследования этого признака или возможность научения сигнализации.

Для получения более подробной биоакустической характеристики сигналов гибридов большого (m) и желтого (f) сусликов был проведен дискриминантный анализ. Были проанализированы 6 категорий особей: большие суслики, жёлтые суслики, и 4 группы гибридов (рис. 9). По результатам анализа видно, что выборка гибридов гетерозиготные по двум признакам (m/f, m/f) занимают промежуточное положение между областями рассеивания показателей криков родительских видов. Беккроссы (m/f, m/m; m/f, f/f; m/m, m/f; f/f, m/f) уклоняются в стороны того родительского вида, от скрещивания с которым были получены. Несколько обособлено располагается группа гибридов с мозаичным характером наследования генов родительских видов (m/m, f/f). Крики этих особей максимально отличаются от сигналов жёлтых сусликов ($p < 0.04$) и от сигналов беккроссов ($p < 0.01$, кроме глубины частотной модуляции, $p > 0.18$). Наименьшие различия для криков таких гибридов выявлены в отношении сигналов больших сусликов (по начальной и максимальной частотам, $p < 0.005$). Проведенный кластерный анализ значений координат центроидов эллипсов рассеивания анализируемых групп показал что, максимальную дистанцию различий имеет выборка гибридов с мозаичным характером наследования (m/m, f/f), которая и является внешней группой для двух достаточно обособленных кластеров: больших сусликов с гибридами и беккроссами и жёлтых сусликов с беккроссами. В целом, полученные результаты, вероятно, указывают на возможность формирования в процессе гибридизации новых признаков, связанных с комбинированием родительских генов.

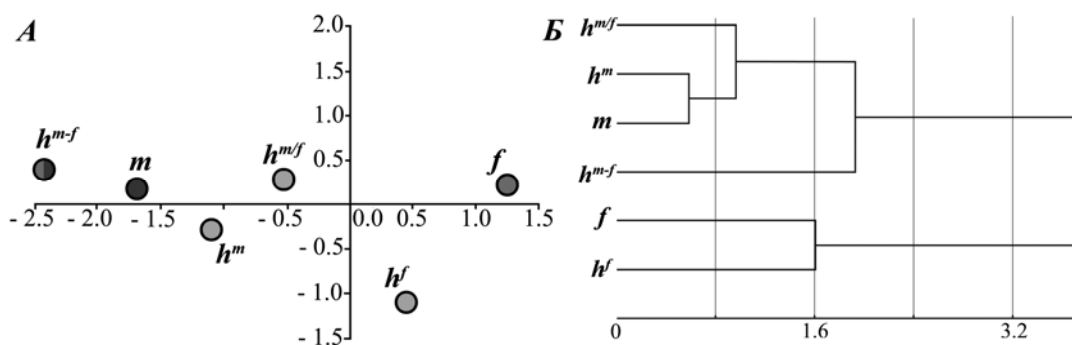


Рис.

9. Результаты анализа показателей звуковых сигналов особей из гибридного поселения большого и жёлтого сусликов (с. Усатово, Краснокутский р-н, Саратовская обл.). *А* – расположение центроидов эллипсов рассеивания в пространстве двух первых дискриминантных функций, *Б* – кластерный анализ выборок сравнения, использованных в дискриминантном анализе. $h^{m/f}$ – межвидовые гибриды – гетерозиготы (p53-m/f, Ψ p53-m/f), h^m – беккроссы с *S. major* (m/m, m/f), h^{m-f} – гибриды с мозаичным характером наследования (m/m, f/f), *m* – большие суслики, *f* – жёлтые суслики, h^f – беккроссы с *S. fulvus* (m/f, f/f)

Биоакустическая характеристика гибридов большого и крапчатого сусликов. Звуковые сигналы обоих видов представлены одиночными криками разной длительности (до 500 мс у большого и 200 – 400 мс у крапчатого сусликов), хорошо распознаются на слух в полевых условиях и достоверно различаются по временным и частотным показателям ($p < 0.001$). Звуковые сигналы гибридных особей (поселение «Смышляевка» - $n = 38$, поселение «Цивильск» - $n = 569$) также представлены одиноч-

ными криками, имеющими изменчивую структуру. В целом сигналы гибридов являются промежуточными по отношению к сигналам родительских видов. По всем частотным и временным показателям крики гибридных зверьков достоверно отличаются от криков *S. major* и *S. suslicus* ($p < 0.05$), при этом средние значения частотных параметров сигналов гибридов отклоняются в сторону большого суслика, а сами крики в целом короче, чем у родительских видов. Проведенный дискриминантный анализ выборок видов и гибридов выявил те же особенности, что и при анализе гибридного поселения большого и жёлтого сусликов «Усатово».

Для гибридов малого и крапчатого (Никольский и др., 1984), а также малого и большого (Ермаков, 1996; Ермаков, Титов, 2007) сусликов были получены аналогичные результаты. Гибриды имели промежуточный по показателям звуковой сигнал. Однако, в первом случае, не смотря на то, что анализируемые гибриды были первого поколения, получены в экспериментальных условиях, наблюдалось некоторое смещение показателей промежуточного гибридного крика в сторону малого суслика.

Таким образом, анализ акустических сигналов гибридов сусликов выявил промежуточный механизм наследования биоакустических признаков родительский видов. При этом в случаях возвратных скрещиваний, полученные гибриды уклоняются в сторону того родительского вида, с которым происходили повторные скрещивания. В результате этого в популяции дивергентный разрыв между биоакустическими системами симпатрических видов становится градиентным, а в гибридной популяции формируется совершенно новое биоакустическое поле, в котором объединяются все категории особей. Кроме этого, выявленный факт уклонения параметров звуковых сигналов гибридных особей с мозаичным характером наследования как от параметров криков родительских видов, так и параметров криков других групп гибридных особей указывает на возможность новообразований в результате комбинирования генов родительских видов и показывает возможное эволюционное значение гибридизации.

6.6. Роль индивидуальных особенностей особи в процессе межвидовой гибридизации

Так как случайная гибридизация есть результат однократного взаимодействия гетероспецифических особей, а масштабная гибридизация – совокупность таких одномоментных актов, то индивидуальные особенности особи в гибридизации близкородственных видов могут иметь определенное значение. В процессе межвидовой гибридизации имеется ряд ситуаций, когда индивидуальные качества и свойства, а также особенности поведения особи имеют определенное значение. Среди них выделим только три нами зафиксированных:

- 1) Повышенная поведенческая активность особи, уклоняющаяся от стереотипной и специфической активности симпатрических видов. Здесь необходимо упомянуть о несоответствующих видовой норме формам поведения особи в жёстко регламентированный популяционный период. Например, в гибридном поселении *S. major* и *S. fulvus* нами были отмечены активные перемещения эструсных самок в поиске полового партнера, что, возможно, повышает вероятность гетероспецифических контактов.

- 2) Хронографическое запаздывание в проявлении поведенческой активности особи, связанное с особенностями физиологического состояния или активности. Например, в совместном поселении *S. major* и *S. suslicus* «Смышляевка» молодые большие суслики, как правило, отселялись в субоптимальные местообитания, которые для *S. suslicus*, напротив, являются типичными. На таких участках совместного поселения неоднократно отмечались гетероспецифические контакты, связанные с синхронным

пробуждением от зимней спячки молодых самцов *S. major* и взрослых самок *S. suslicus*. На существование такой ситуации указывают отловы ($n = 4$) гибридных особей именно на этих участках.

3) Ошибки в опознавании конспецифичного полового партнера. Такого рода ошибки определяются самими особенностями прохождения периода размножения у сусликов, животных с чрезвычайно коротким и насыщенным периодом активности. Сжатые сроки репродукции заставляют самцов проявлять повышенную активность в поиске половых партнеров. Такая активность неизбежно связана с ошибками в опознаваниях «свой-чужой».

По-видимому, эти примеры специфичны и достаточно сильно зависят от особенностей биологии гибридизирующих видов. Для сусликов, по нашему мнению, главным из них является сжатые сроки наземной активности, в которых на определение видового статуса особи остается очень малый запас времени.

Глава 7. Генетическая структура гибридных популяций млекопитающих как фактор их устойчивости и жизнеспособности

Генетическая структура гибридных поселений связана как с историей их образования и периодическими изменениями состава, происходящими вследствие вселения или убыли особей родительских видов, так и с ассортативностью контактов кон- и гетероспецифических особей.

7.1. Популяционная генетическая структура гибридных поселений

На момент начала межвидовой гибридизации генетическая структура смешанных поселений представляет собой простую сумму генетических структур популяций симпатрических видов. В результате гибридизации в смешанной популяции появляются гетерозиготные генотипы (m/f), а с увеличением их числа возникает особая генетическая структура гибридной популяции, которая характеризуется сочетанием двух популяций родительских видов и популяции гибридов. Результаты исследований генетической структуры гибридных и смешанных поселений, отличающихся разными способами формирования и развития, позволило выделить 4 ее типа: 1) Интрогрессивный (гибридное поселение *S. major* и *S. fulvus* «Усатово»). Начало межвидовой гибридизации было связано с активным вселением самцов большого суслика в популяцию жёлтого суслика. В результате роста численности гибридного населения и постоянного притока больших сусликов сложилась особая структура гибридной популяции. Её особенностями являлось устойчивое и значительное преобладание гибридных особей и почти полное отсутствие жёлтых сусликов. 2) Балансный (гибридное поселение *S. major* и *S. suslicus* «Цивильск»). Поселение возникло в результате однократного слияния симпатрических популяций. При этом обе родительские популяции характеризовались депрессивной численностью. В дальнейшем, по мере роста гибридного населения складывалась своеобразная генетическая структура поселения, характеризующаяся изменчивым соотношением особей большого и крапчатого сусликов, а также их гибридов. 3) Смешанный (гибридное поселение *S. suslicus* и *S. pygmaeus* «Александровка»). В результате интрогрессивной (точнее поглотительной – «*extinction by hybridization*», Rhymer, Simberloff, 1996) гибридизации (Денисов, 1961) генетическая структура популяции за очень короткий срок прошла балансную стадию и приобрела черты интрогрессивного типа. 4) Спорадический (совместное поселение крапчатого и большого суслика «Смышляевка»). Такая генетическая структура характерна для поселений со спорадической гибридизацией. Она формировалась случайно и в результате возвратных скрещиваний существовала очень короткое время.

Гибридное население одновременно является как результатом происходящей гибридизации, так и возвратных скрещиваний. Поэтому оно представляет собой неоднородную совокупность разных по генетическим характеристикам особей: 1) гетерозиготы (a/b , a/b) (предположительно гибриды F1), 2) беккроссы (a/b , a/a) с симпатрическим видом А, 3) беккроссы (a/b , b/b) с симпатрическим видом Б и 4) гибриды с мозаичным наследованием признаков родительских видов (a/a , b/b).

Гибридное поселение большого и жёлтого сусликов «Усатово» характеризовалось низкой долей гибридов-гетерозигот (29%) и высокими долями беккроссов (с *S. major* – 39%, с *S. fulvus* – 26%), что косвенно указывает на панмиксичность гибридной популяции. Преобладание беккроссов с большими сусликами свидетельствует о миграционном типе формирования этого поселения и указывает на итрогрессию в сторону *S. major*. Иные данные были получены по гибриднему поселению большого и крапчатого суслика «Цивильск». В нем отмечалась высокая доля гибридных особей гетерозигот (49%) и почти равные доли беккроссов (с *S. major* – 20%, с *S. suslicus* – 39%). Эти данные свидетельствует о способе формирования гибридного поселения как результата слияния симпатрических популяций родительских видов и о флуктуирующей интрогрессии в сторону то одного, то другого из них. Гибриды с мозаичным характером наследования генетических признаков родительских видов в проанализированных поселениях редки («Усатово» – 5%, «Цивильск» – 9%) и, на наш взгляд, имеют особый генетический статус. По сути, они представляют собой генетические новообразования, характеризующиеся сочетанием разных признаков родительских видов. Подчеркнем, что именно мозаичное сочетание, а не промежуточное наследование, как это отмечалось для гибридов гетерозигот и беккроссов. По нашему мнению, именно такие особи гибридного населения как раз и имеют тот эволюционный потенциал, который так ожидается от гибридизации. При условии их изоляции и панмиксичного существования представляется реальным гибридогенное видообразование у млекопитающих. Именно у таких особей нами были отмечены особые морфо-фенотипические признаки, которые в теории вполне могут стать рабочим материалом для дивергентной эволюции.

7.2. Динамика генетической структуры гибридных популяций: соотношение материнских (мтДНК) и отцовских (Y-хромосома) линий, гетерозиготность

Генетическая структура гибридных поселений характеризуется значительной изменчивостью. Такая изменчивость связана с действием следующих факторов: 1) характером внутренних демографических процессов в элементарных популяциях (конспецифические взаимодействия), 2) масштабом и периодичностью иммиграций одного (или обоих) симпатрических видов, 3) ассортативностью скрещиваний, в том числе и гетероспецифическими.

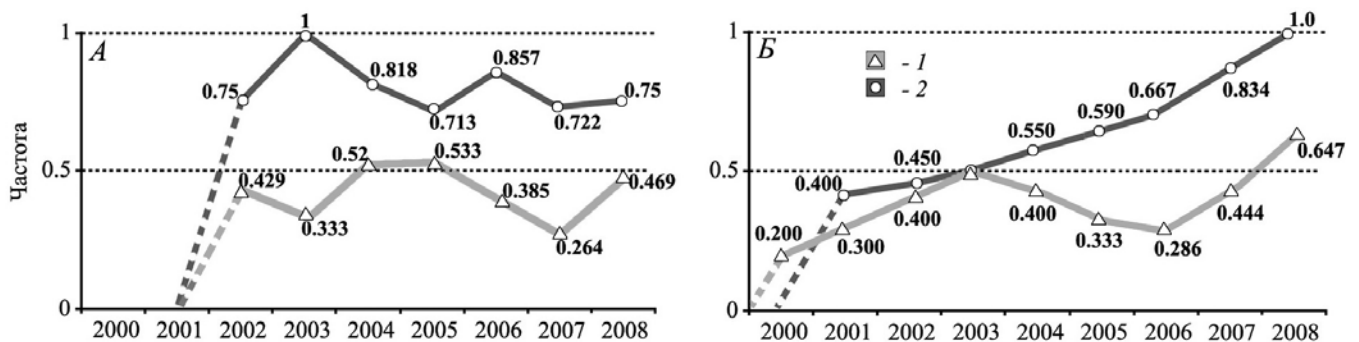


Рис. 10. Изменения частоты специфических для большого суслика митотипов (1) и Y-хромосомы (2) в гибридном поселении большого и жёлтого сусликов «Усатово» (А) и в гибридном поселении большого и крапчатого сусликов «Цивильск» (Б)

Одним из важнейших показателей генетической структуры гибридных популяций является соотношение материнских и отцовских линий. Исследования материнских (мтДНК, С-регион) и отцовских линий (интрон 8 гена *SmcY*, Y-хромосома) в гибридном поселении большого и жёлтого сусликов «Усатово» выявили связь изменений генетической структуры популяции с силой миграционной активности большого суслика (рис. 10). В поселение отмечалось увеличение доли особей, несущих специфические для большого суслика митотипы ДНК (B1, B2, C1), и быстрое накопление Y-хромосомы *S. major*. В гибридном поселении большого и крапчатого сусликов «Цивильск» были обнаружены только по одному видоспецифическому митотипу (A и D1), что подтверждает однократность вселения большого суслика в поселение аборигенного *S. suslicus* и его устойчивую изоляцию. Это поселение отличалось увеличением долей специфических для *S. major* генетических маркеров и имеет ряд особенностей: 1) начальное преобладание митотипов крапчатого суслика (аборигенный статус *S. suslicus*); 2) постепенное увеличение доли митотипов *S. major* (преимущественное размножение самок, несущих этот тип митохондриальной ДНК); 3) постепенное увеличение доли специфических для большого суслика Y-хромосом.

Не менее показательным является уровень гетерозиготности гибридных поселений. В идеале соотношение гомо- и гетерозиготных генотипов должно изменяться в соответствии с законом Харди-Вайнберга, что является признаком стабилизации популяционной структуры. Выявление фактов несоответствия этому закону свидетельствует о действии на автономные внутривидовые генетические процессы факторов, связанных с неравновесной динамикой численности особей родительских видов, миграционными процессами или ассортативностью скрещивания, пониженной фертильностью или низкой выживаемостью гетерозигот. Анализ динамики уровня гетерозиготности гибридной популяций *S. major* и *S. fulvus* «Усатово» (6 интрон гена *p53*) выявил устойчивый его рост на начальных этапах гибридизации (рис. 11). В поселении, вследствие периодического вселения особей большого суслика, наблюдаются связанные с ним заметные колебания значений гетерозиготности (2003, 2005, 2007 гг.). Несмотря на это, процесс формирования устойчивой генетической структуры заканчивается на 4-5 год. К этому моменту происходило выравнивание значений ожидаемой и наблюдаемой гетерозиготности популяции, а сама генетическая структура, вероятно, эффективно поддерживалась автономными генетическими механизмами в соответствии с законом Харди-Вайнберга. Анализ динамики уровня гетерозиготности гибридной популяций *S. major* и *S. suslicus* «Цивильск» привел нас к аналогичным результатам. Процесс формирования гибридного поселения «Цивильск» характеризуется высокой частотой скрещивания особей родительских видов, что выражается в превышении значений наблюдаемой над значениями ожидаемой гетерозиготности. Результатом однократного вселения *S. major* в популяцию аборигенного *S. suslicus*, вероятно, является плавное изменение уровня гетерозиготности в этом поселении по сравнению с гибридным поселением большого и жёлтого суслика.

Проведенный анализ уровня гетерозиготности гибридного поселения крапчатого и малого сусликов «Александровка» (сборы В.П. Денисова) показал, что это поселение на момент его изучения находилось в стабильном состоянии. Показатели наблюдаемой и ожидаемой гетерозиготности не различались ни в 1957 г. ($n = 85$), ни в 1958 г. ($n = 29$) ($\chi^2 = 0.11-0.41$, $df = 2$, $p > 0.813$).

Таким образом, исследования динамика генетической структуры гибридных популяций показал, что соотношение материнских (мтДНК) и отцовских (Y-хромосома) линий могут достоверно свидетельствовать как об истории образования

гибридных популяций, так и происходящих в них процессах. Сравнение наблюдаемых и ожидаемых значений уровня гетерозиготности позволяет определить момент стабилизации гибридных популяций и предсказать их дальнейшую судьбу.

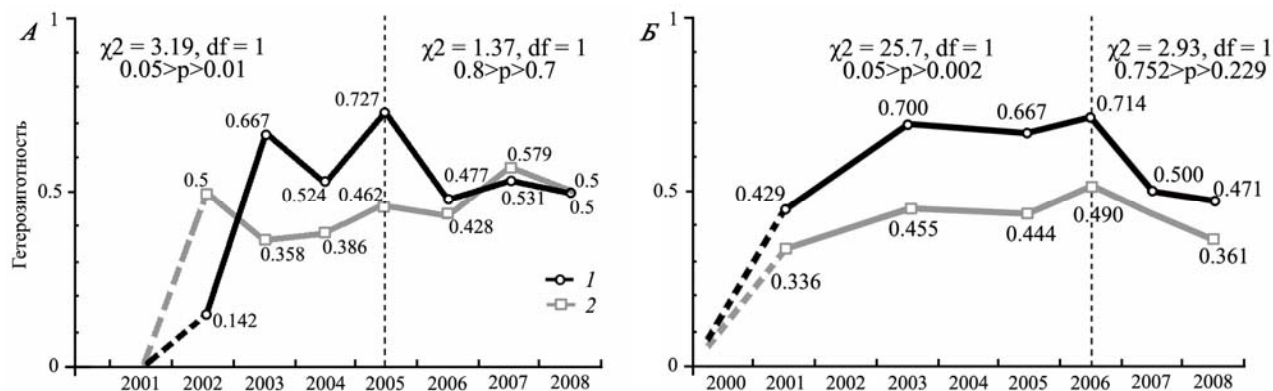


Рис. 11. Уровень наблюдаемой, H_o (1) и ожидаемой, H_e (2) гетерозиготности по 6 интрону гена $p53$ в гибридном поселении большого и жёлтого сусликов (А) и в гибридном поселении большого и крапчатого сусликов «Цивильск» (Б)

7.3. Родственные отношения в гибридных популяциях: репродуктивный успех, множественное отцовство и ассортативность спариваний

Успех размножения является важным показателем, как приспособленности особи, так и устойчивости и жизнеспособности популяции в целом. В гибридном поселении большого и жёлтого сусликов «Усатово» большая часть размножающихся самок участвовала в многосамцовых спариваниях (56%, $n = 16$). В 67% таких случаев самцов было 2, в 22% случаев 3 самца и в одном случае (11%) – 4. Поэтому вполне оправдано ожидать множественного отцовства в выводках. Действительно, доля гетероспермных выводков в этом поселении достаточно высока и составляла в среднем за 4 года (2004, 2006-2008 гг.) наблюдений 37.3 ± 9.8 (%). Как показывают результаты анализа микросателлитной ДНК, 69.6 ± 10.1 (%) детенышей в выводках ($n = 5$) принадлежали одному из самцов. Аналогичные результаты были получены для тринадцатиполосного суслика - до 75% детенышей в выводке (Schwagmeyer, Parker, 1990). В целом, множественное отцовство в этом поселении являлось довольно распространенным явлением (в 12 из 26 выводков, 46%). По нашему мнению, спаривания самки со многими самцами ведут к увеличению генетического разнообразия в депрессивной популяции и могут временно стабилизировать ее генетическую структуру, способствуя устойчивому существованию.

Анализ репродуктивного успеха отдельных особей в гибридном поселении большого и жёлтого суслика показал, что в популяции присутствовали особи, которые отличались большей репродуктивной активностью и успешностью размножения. Максимальный репродуктивный успех, как у самок, так и у самцов, был отмечен в годы с наименьшей плотностью зверьков в поселении. Так, в 2004 г. 5 размножавшихся особей (3 самки и 2 самца, 7%) дали 26% прибылых зверьков за все годы наблюдений. Кроме этого, все особи, у которых был отмечен максимальный репродуктивный успех, являлись гибридами (за исключением самки большого суслика – 14%), что доказывает фертильность гибридных особей обоих полов, вопреки бытующему мнению о стерильности гибридов *S. fulvus* × *S. major* (Громов, Ербаева, 1995). Однако данные по среднему числу сусят в выводках ($2.14 \pm 0.28, n = 29$, соотношение самок и самцов – 1:1.3) указывают на пониженный репродуктивный потенциал гибридных особей, так как этот показатель достоверно ниже такового для родительских видов: 7

– 14 у *S. major* (Титов, 2003), 4 – 14 у *S. fulvus* (Миронов, 1986). При этом выживаемость гибридного потомства оказалась не ниже выживаемости «чистых» детенышей (44% ($n=32$) и 29% ($n=7$), соответственно; $\chi^2=0.55$; $p>0.1$).

Иные данные были получены для контактных поселений большого и крапчатого сусликов. Так, в гибридном поселении большого и крапчатого сусликов «Цивильск» за 2000-08 гг. были зафиксированы 26 выводков. Среднее число молодых, сохранившихся на момент расселения, составило лишь 1.7 ± 0.2 особей. Для большей части выводков (81%) был установлен только один генетический отец. Для совместного поселения большого и крапчатого сусликов «Смышляевка», характеризующегося случаями спорадической гибридизации, показатели репродуктивной эффективности соответствуют таковым для гибридного поселения «Усатово» (2.6 ± 0.4 особей, $n = 23$). Доля гетероспермных выводков составила лишь 4%.

Для изучения направления межвидовых скрещиваний важным показателем является их ассортативность. Полученные нами данные по гибриднему поселению большого и жёлтого сусликов «Усатово» указывают на отсутствие каких-либо предпочтений. Сравнение ожидаемых и наблюдаемых частот спариваний разных по происхождению особей (2004-2008 гг.) не выявило достоверных различий ($\chi^2 = 0.27 - 3.51$, $df = 5$, $p>0.622$). Таким образом по данным генетического анализа репродуктивные отношения сусликов гибридные поселения являются панмиксичными по промискуитетному типу. Они характеризуются отсутствием ассортативности скрещиваний, наличием многосамцовых спариваний самок и выраженным множественным отцовством. Характер размножения и плодовитость особей определяется исключительно популяционными условиями и не имеет никаких конкурентных ограничений.

7.4. Оценка интрогрессивных процессов в гибридных популяциях по силе потока генов из родительских популяций

Анализ потока видоспецифических генов (*S. major* – M_m , *S. fulvus* – M_f) из родительских популяций в гибридную популяцию большого и жёлтого сусликов «Усатово» показал, что бóльший вклад наблюдается со стороны популяции вселяющегося вида *S. major* (рис. 12). В среднем за все годы наблюдений в гибридном поселении интенсивность потока генов *S. major* ($M_m - 0.7$) преобладает над таковой *S. fulvus* ($M_f - 0.3$), что свидетельствует о прохождении в нем интрогрессивной гибридизации, характеризующейся преобладанием митотипов и генотипов большого суслика. Интенсивность потока генов со стороны одного из гибридизирующих видов в гибридных популяциях напрямую зависит от масштаба его вселения в смешанное поселение ($r = 0.986$, $n = 4$, $p=0.014$). Таким образом, выявленный флуктуирующий в зоне вклада одного из симпатрических видов характер динамики потока специфических родительским видам генов, вероятно, является типичным для гибридных популяций, образующихся в результате вселения одного из симпатрических видов.

Анализ потока видоспецифических генов (M_m , M_s) в гибридном поселении большого и крапчатого сусликов «Цивильск» выявил совершенно иную динамику этого показателя. В начале наблюдений (1998 г.) в момент однократной миграции большого суслика вклад в гибридную популяцию максимален со стороны популяции *S. major* (M_m) (Титов и др., 2007). В дальнейшем после прекращения вселения больших сусликов этот показатель стремительно падал, что означало увеличение вклада со стороны популяции аборигенного крапчатого суслика. Впоследствии с увеличением доли *S. major* в результате депрессии крапчатого суслика вновь наблюдалось повышение величины генного потока со стороны популяции *S. major*. В среднем за все годы наблюдений в гибридном поселении «Цивильск» интенсивность генного потока

S. major ($M_m - 0.52$) почти равна таковой *S. suslicus* ($M_s - 0.48$). Эти данные свидетельствуют об отсутствии в поселении устойчивого притока генов одного из родительских видов в гибридную популяцию. Таким образом, выявленный постепенный характер падения и увеличения потока специфических родительским видам генов, вероятно, является типичным для гибридных популяций, возникших в результате слияния симпатрических популяций.

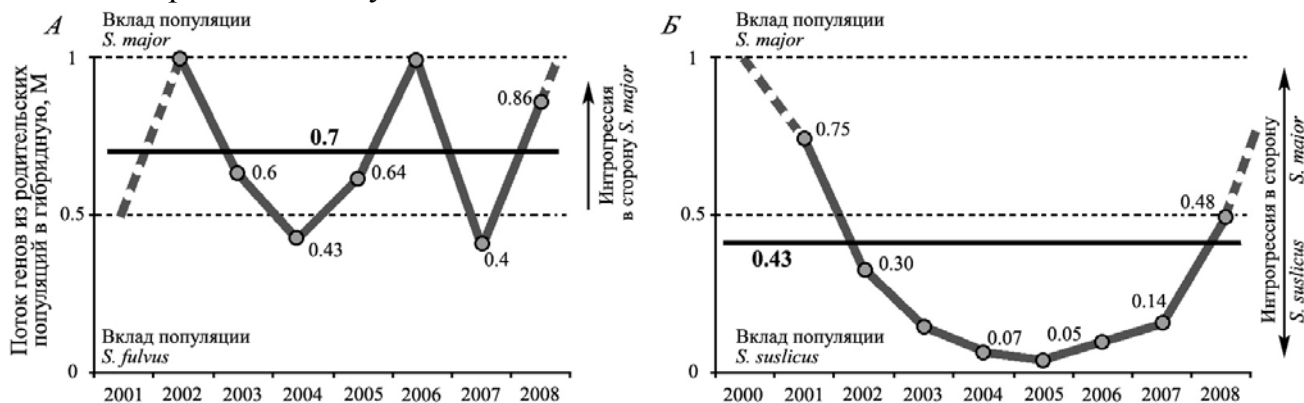


Рис. 12. Динамика потока генов (M) из родительских популяций большого (M_m), жёлтого (M_f) и крапчатого (M_s) сусликов в гибридные популяции «Усатово» (А) и «Цивильск» (Б)

7.5. Повышение гетерозиготности гибридных популяций как основа их устойчивости

Актуальной проблемой современной популяционной экологии и теории метапопуляций являются исследование генетического разнообразия популяций, особенно мозаичных, направленные на оценку их устойчивости и риска исчезновения (Haymer, 1994; Frankham, 1998; Behergaray et al., 2000; Gibbs, 2001; Garner et al., 2004; Garner, 2004). Известно, что устойчивость популяций связана с уровнем их генетического разнообразия. В условиях смешанного поселения с депрессивной численностью симпатрических видов, имеющих низкий уровень генетическим разнообразием, сам факт межвидового скрещивания ведет к его увеличению и стабилизации популяции.

Микросателлитный анализ выборок больших и жёлтых сусликов из чистых видовых поселений по двум системам IGS-br (на CAG-повтор) и IGS-bm (на CAA-повтор) выявил богатый полиморфизм этих микросателлитных маркеров (14 и 5 аллелей, соответственно). Вследствие депрессивного состояния популяции аборигенного вида (*S. fulvus*) и иммиграционного характера формирования популяции второго вида, гибридное поселение характеризовалось низким полиморфизмом микросателлитных локусов у особей родительских видов. Для популяции жёлтого суслика были отмечены только 3 аллели этого генетического маркера – br4, br6 и br7. Все остальные аллели, обнаруженные в гибридном поселении были привнесены вселяющимися большими сусликами - br1- br3, br5, br8. При скрещивании, полученное гибридное потомство обладало большим генетическим разнообразием и характеризовалось более широким аллельным спектром (7 аллелей), что в конечном итоге, вероятно, и определило устойчивость самой гибридной группировки особей и гибридного поселения в целом. Аналогичные результаты были получены и по гибриднему поселению большого и крапчатого суслика «Цивильск».

Таким образом, в гибридных поселениях в условиях депрессивного состояния видовых популяций и прекращения действие факторов репродуктивной изоляции с началом межвидовой гибридизации постепенно формируется интегрированная генетическая структура, в последствие стабилизирующаяся во времени. Стабилизация выражается в выравнивании значений наблюдаемой и ожидаемой гетерозиготности. Од-

ной из причин устойчивости гибридных поселений является повышение гетерогенности гибридной популяции, за счет комбинирования в генотипах гибридных особей аллелей родительских видов.

Глава 8. Гибридные поселения млекопитающих: структура и пути развития

Гибридные поселения млекопитающих являются уникальными образованиями и поэтому не так часто встречаются в природе. Они, как показывают наши исследования, представляли собой хорошо интегрированные популяционные системы. Поэтому изучение таких систем представляет как теоретический, так и практический интерес, поскольку на их примере можно выявить основные закономерности образования и существования гибридных зон млекопитающих.

8.1. Две модели формирования гибридных поселений: территориальная экспансия и слияние симпатрических популяций

Исследования гибридных зон животных свидетельствуют, что подавляющее большинство совместных поселений возникает в результате освоения видами нового пространства (Панов, 1989; Крюков, 2000). При формировании контактных поселений в результате вселения одного из видов складывается особая популяционная ситуация, развитие которой может пойти по одному из двух направлений: разобщение симпатрических видов с надежной изоляцией и интеграция с последующей межвидовой гибридизацией. Направление развития зависит от исходного состояния популяции аборигенного вида (численность, соотношение полов), а также от масштаба вселения другого вида. Кроме этого, определённую роль играют и особенности биотопических условий поселений. Так, смешанное поселение *S. major* и *S. suslicus* «Клин» характеризовалось разобщением и изоляцией симпатрических видов и сформировалось в результате массового и продолжительного вселения особей *S. major* в локальное поселение *S. suslicus*. Образовавшаяся пространственная структура смешанного поселения представляла собой «наложение» пространственных структур большого и крапчатого сусликов. Гибридное поселение большого и крапчатого сусликов «Цивильск является единственным примером интрогрессивной гибридизации этих видов. Оно образовалось в результате однократного вселения особей *S. major* в депрессивное поселение *S. suslicus* (низкая численность, несбалансированный состав полов). По этой причине гибридизация в этом поселении на протяжении всей истории его существования имела масштабный интрогрессивный характер. Совместное поселение большого и крапчатого сусликов «Смышляевка» отличается от описанных выше биотопической разобщённостью видов по растительным стадиям. Оно иллюстрирует ещё один вариант формирования смешанных поселений – образование поселения в результате слияния двух разрастающихся локальных видовых популяций. Анализ популяционной ситуации в этом поселении показал, что динамика численности симпатрических видов синхронизирована, наблюдается конкуренция за пространство и вполне вероятно, что в дальнейшем поселение может развиваться по схеме аналогичной поселению «Клин». Гибридное поселение большого и жёлтого сусликов образовалось в результате периодического вселения расселяющегося большого суслика в депрессивное поселение жёлтого. С ростом гибридного населения и продолжающим вселением больших сусликов (преимущественно самцов) масштаб гибридизации нарастал, и она приобрела интрогрессивный характер в сторону *S. major*.

Таким образом, смешанные поселения млекопитающих формируются двумя основными путями: в результате вселения одного из симпатрических видов в популяцию другого, и в результате слияния двух соседствующих изолированных популяций симпатрических видов. Определяющими факторами формирования уникальной простран-

ственной структуры смешанных поселений являются состояние популяции одного или обоих видов симпатрических видов, а также масштаб и характер вселения другого симпатрического вида.

8.2. Структурные особенности гибридных поселений млекопитающих

Гибридные поселения млекопитающих имеют определенную популяционную структурированность, которая проявляется на пространственном, демографическом, поведенческом и генетическом уровнях. Основой популяционной структуры является, на наш взгляд, полная интеграция разнокачественных по генетическому статусу особей. При этом гибридизация в своем результирующем проявлении выступает в качестве стабилизирующего популяцию механизма. Она постепенно размывает границы между симпатрическими видами за счет образования промежуточных форм. Как показывают наши исследования, особенности структуры гибридных поселений отражали путь его формирования. Для гибридных поселений, возникших в результате вселения в поселение аборигенного вида особей другого симпатрического вида, была характерна диффузная структура с равномерным и постоянно меняющимся распределением разных по генетическому статусу особей. Вероятно, такая структура гибридных поселений определяет однонаправленный интрогрессивный характер происходящей в них гибридизации. Для гибридных поселений, возникших в результате слияния симпатрических популяций, была характерная мозаичная структура с распределением группировок гибридных особей между группировками симпатрических видов. Вероятно, подобная структура гибридных поселений ограничивает скрещивание родительских видов и определяет спорадический характер гибридизации. Однако при условии сильной депрессии численности, когда образование группировок особей затруднена, в поселении может сохраняться продолжительная гибридизация с переменчивым вектором интрогрессии.

Полученные данные по структуре гибридных поселений позволяют описать структуру гибридных зон свойственных сусликам (рис. 13). Суслики характеризуются дискретным распределением в пределах ареала. Они образуют компактные изолированные друг от друга поселения. Поэтому основной формой межвидового взаимодействия у них является образование мозаичных зон симпатрии с различным по характеру силе разобщением видов. В результате пространственно-временной перестройки ареалов, чаще всего вызванной миграционной активностью, в пределах существующих зон симпатрии возникают разные по размерам и форме гибридные зоны. В них встречаются поселения 3 категорий: 1) поселения с полным преобладанием гибридов, 2) поселения со спорадической гибридизацией, 3) поселения симпатрических видов. При этом в зоне гибридизации гибридные поселения занимают относительно вектора расселения одного из симпатрических видов центральное место, а по периферии этой зоны расположены поселения со спорадической гибридизацией. Последние бывают двух типов. В первых, находящихся в зоне освоения новых областей обитания у гибридов, вследствие возвратных скрещиваний, отмечается преобладание генов аборигенного вида, тогда как во вторых, расположенных до гибридной популяции (относительно вектора расселения) отмечается преобладание генов расселяющегося вида. Именно такую структуру, например, имеет гибридная зона *S. major* и *S. fulvus*.

При таких структурных особенностях гибридные зоны сусликов по классификации Джиггинса и Маллета (Jiggins, Mallett, 2000), разработанной для животных с непрерывным распределением, мы можем признать как бимодальные. Учитывая дискретность распределения сусликов, эту характеристику можно уточнить – бимодальные гибридные зоны экологического типа. Таким образом, для сусликов Евразии ха-

рактельны три варианта межвидовых отношений, связанных с гибридизацией: 1) зона симпатрии со спорадической гибридизацией (*S. major* – *S. pygmaeus*), 2) зона парапатрии с поглотительной гибридизацией (*S. major* – *S. erythrogenys*, *S. pygmaeus* – *S. suslicus*) и 3) гибридная зона экологического типа с интрогрессивной гибридизацией (*S. major* – *S. suslicus*, *S. major* – *S. fulvus*).

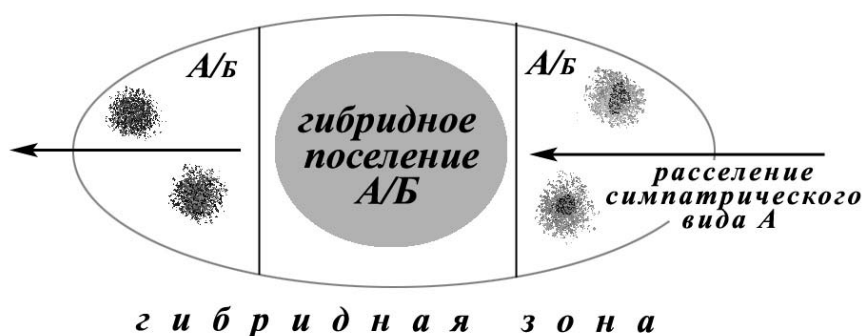


Рис. 13. Структура гибридной зоны для дискретно распространенных животных (на примере сусликов). *А/Б* – гибридное поселение, *А/Б* – поселения с единичными гибридами и преобладание генов аборигенного симпатрического вида *Б*, *А/Б* – поселения с единичными гибридами и преобладание генов расселяющегося симпатрического вида *А*.

Заключение: Популяционные аспекты межвидовой гибридизации млекопитающих

Приводится подробный сравнительный анализ полученных результатов исследования четырех гибридных зон, а также трёх гибридных и двух смешанных поселений сусликов. Выявленные закономерности межвидовой гибридизации млекопитающих связаны, в первую очередь, с нестабильным состоянием их симпатрических популяций. Вступление видов в процесс межвидовой гибридизации является в какой-то мере вынужденным и способствует сохранению этих популяций. Образование смешанных поселений является первым шагом на пути интеграции видов в условиях симбиотопии. Дальнейшее развитие событий зависит от комплекса факторов, среди которых наиболее важными являются иммиграция особей одного из симпатрических видов, пространственная структура поселений, динамическая демографическая ситуация, насыщенность социальной среды, морфо-фенотипическая и поведенческая совместимость. Устойчивость гибридных поселений определяется долговременным их депрессивным состоянием и повышением уровня разнородности за счет панмиксичного скрещивания разных по генетическому статусу особей. Судьба гибридогенных поселений зависит от времени сохранения установившейся в них популяционной ситуации. При продолжающейся депрессии численности такие поселения исчезают, при усилении миграционной активности одного из симпатрических видов в результате интроградации перерождаются в видовые поселения со следами интрогрессии. Несмотря на это, гибридные популяции млекопитающих, несомненно, имеют богатый для видообразования эволюционный потенциал, прежде всего за счет особей с мозаичным характером наследования признаков родительских видов.

Выводы

1. Анализ изолирующих и способствующих гибридизации популяционных факторов выявил отсутствие принципиальных различий между ними. Решающее значение в инициации межвидовой гибридизации имеет состояние симпатрических популяций, а сами факторы в зависимости от этого могут выступать как в качестве изолирующих, так и способствующих гибридизации.

2. Свойства биотопа определяют степень сегрегации симпатрических видов в контактных поселениях. При этом гетерогенность его условий относительно биотопических требований симпатрических видов способствует долговременному и устойчивому их разобщению и редким случаям спорадической гибридизации. Гомогенный по условиям биотоп определяет масштабную межвидовую гибридизацию и быстрое увеличение доли гибридов в поселении.

3. Гибридным особям свойственен промежуточный характер наследования морфологических, фенотипических и биоакустических признаков. В некоторых случаях возвратных скрещиваний у гибридов отмечается эффект суммирования признаков родительских видов, проявляющийся в их усилении, а также их комбинирование, ведущее к образованию новых признаков. Совокупность морфо-фенотипических признаков гибридов разных поколений нарушает hiatus между видовыми опознавательными образами «свой-чужой», что способствует большей интеграции особей в гибридной популяции.

4. Дефектный характер пространственной, социальной и демографической структуры смешанных и гибридных поселений млекопитающих, проявляющийся в нестабильности и разнонаправленной динамике пространственного распределения особей родительских видов на фоне устойчивой половой депривации, является фактором, способствующим гибридизации. При оптимальных популяционных условиях в смешанных поселениях между видами разворачивается конкурентная борьба за ресурсы, которая приводит к формированию изолированных друг от друга видоспецифических популяционных структур.

5. Видовые особенности репродуктивного поведения при оптимальных популяционных условиях являются надежным фактором изоляции видов. В смешанных и гибридных поселениях, характеризующихся дефектной пространственной структурой и депрессией численности, контакт разнополых особей затруднен, требования к выбору партнера снижаются, а в популяции реализуется факультативный варианты репродуктивной стратегии – промискуитет, не исключая гетероспецифические половые контакты.

6. В смешанных поселениях млекопитающих при оптимальной популяционной ситуации комплекс видоспецифического поведения эффективно действует только на внутривидовом уровне, межвидовая конкуренция минимизирована, а в поселениях отмечается устойчивое разобщение видов. При изменении популяционной ситуации (перенаселении или депрессии численности) внутривидовые формы поведенческой активности переносятся на межвидовой уровень, что приводит к повышению социальной интеграции симпатрических видов.

7. Особенностью генетической структуры гибридных поселений млекопитающих является неравновесная динамика частотного распределения генов родительских видов. Продолжительная иммиграция особей одного из симпатрических видов определяет однонаправленный характер интрогрессии, а нестабильный уровень гетерозиготности, характерный для начальных этапов формирования гибридного поселения, в результате увеличения доли гибридных особей приближается к состоянию, характерному панмиксичной популяции. Основными механизмами повышения генетической разнообразия в гибридогенных популяциях являются панмиксичные репродуктивные отношения, отсутствие ассортативности скрещиваний, а также многосамцовые спаривания, ведущие к множественному отцовству и большей гетерогенности потомства.

8. Выявлены две схемы образования смешанных поселений млекопитающих с дискретным распределением в пределах ареала: вселение одного из симпатрических

видов в поселение другого или слияние симпатрических популяций. В соответствие с этими схемами формируются диффузные с интрогрессивной гибридизацией или мозаичные с биотопической разобщенностью видов и спорадической гибридизацией смешанные поселения. Вследствие такой структурированности контактных поселений и дискретности распространения сусликов в границах ареала их гибридные зоны можно охарактеризовать как мозаичные бимодальные гибридные зоны, организованные по экологическому типу.

Благодарности

Выполнение настоящей работы было бы невозможным, если бы в основе её не лежали усилия большого числа людей. Прежде всего, я благодарен своему первому учителю Виктору Порфирьевичу Денисову, который на начальных этапах не только руководил моей работой, но и повлиял на разработку тематики будущих исследований, чей энтузиазм вдохновлял на научный поиск. Я благодарен всем своим аспирантам и студентам - А.А. Шмырову, Ан.А. Кузьмину, Ал.А. Кузьмину и другим, кто в течение многих лет помогал собирать материал и делил со мной радости и трудности полевой работы, спасибо им за помощь и удовольствие делиться опытом. Спасибо всему коллективу кафедры зоологии и экологии ПГПУ за поддержку, помощь и терпение. Я благодарен О.А. Ермакову, Н.В. Быстраковой, Д.Г. Смирнову за совместные многолетние исследования, которые внесли существенный вклад в работу. Я искренне признателен С.А. Шиловой и всем сотрудникам и аспирантам лаборатории популяционной экологии ИПЭЭ РАН, особенно А.В. Чабовскому, Л.Е. Савинецкой, В.В. Неронову, С.В. Павловой, В.С. Попову, Н.М. Васильевой, за их неизменно доброжелательный интерес при обсуждении разделов работы, советы и приятное общение. Спасибо Н.А. Формозову и В.Л. Сурину за постоянную поддержку, неоценимую помощь и методическое сопровождение при проведении молекулярно-генетических исследований, а также за радость совместных исследований и дружеское общение. Я благодарен С.А. Ананичеву, Г.А. Ананичевой, С.А. Боченкову и Т.А. Боченковой за неоценимую и так необходимую помощь в проведении полевых исследований. Спасибо моей семье, родным и близким, принявшим мой выбор и вдохновлявшим меня к работе, за постоянную помощь и поддержку. Спасибо РФФИ, который поддерживал исследования на протяжении многих лет (проекты 03-04-48814а, 05-04-52116э_б, 06-04-48957а, 06-04-63035к, 06-04-03013б, 07-04-05006б, 08-04-05045б, 08-04-01813э_б).

Список работ, опубликованных по теме диссертации

Статьи в ведущих рецензируемых журналах

1. Титов С.В., 2000. Биотопические предпочтения большого (*Spermophilus major* Pall.) и крапчатого (*S. suslicus* Güld.) сусликов в недавно возникшей зоне симпатрии // **Зоол. журн.** Т. 79. № 1. С. 64-72.
2. Ермаков О.А., Титов С.В., 2000. Динамика границы ареала большого суслика *Spermophilus major* (Rodentia, Sciuridea) в Поволжье // **Зоол. журн.** Т. 79. № 4. С. 503-509.
3. Титов С.В., 2001. Современное распространение и изменение численности крапчатого суслика в восточной части ареала // **Зоол. журн.** Т. 80. № 2. С. 230-235.
4. Титов С.В., 2001. Пространственная структура поселений большого и крапчатого сусликов в Поволжье // **Зоол. журн.** Т. 80. № 6. С. 731-742.
5. Ермаков О.А., Сурин В.Л., Титов С.В., Тагиев А.Ф., Лукьяненко А.В., Формозов Н.А., 2002. Изучение гибридизации четырех видов сусликов (*Spermophilus*: Rodentia, Sciuridae) молекулярно-генетическими методами // **Генетика**, Т. 38, № 7, С. 950-964.
6. Титов С.В., 2003. Дисперсия молодых в поселениях большого и крапчатого сусликов // **Экология**. №4. С.289-295.
7. Титов С.В., 2003. Особенности репродуктивного поведения крапчатого суслика (*Spermophilus suslicus*, Rodentia, Sciuridae) в Поволжье // **Зоол. журн.** Т. 82. № 11. С. 1381-1392.
8. Рыбакова Н., Майснер Б., Лукьянов С.Б., Ермаков О.А., Титов С.В., 2003. Малая пищуха (*Ochotona pusilla pusilla* Pallas, 1759) как индикатор современного состояния экосистем степного Заволжья // **Поволжский экологический журнал**. Вып. 3. С. 239-250.

9. Рыбакова Н., Майснер Б., Лукьянов С.Б., Ермаков О.А., Титов С.В., 2004. Современное состояние экосистем степного Заволжья // **Поволжский экологический журнал**. Вып. 1. С. 79-86.
10. Титов С.В., 2004. Репродуктивное поведение большого суслика, *Spermophilus major* (Rodentia, Sciuridae) // Зоологический журнал. Т. 83. № 9. С. 1148-1159.
11. Титов С.В., Ермаков О.А., Сурин В.Л., Формозов Н.А., Касаткин М.В., Шилова С.А., Шмыров А.А., 2005. Молекулярно-генетическая и биоакустическая диагностика больших (*Spermophilus major* Pallas, 1778) и желтых (*S. fulvus* Lichtenstein, 1823) сусликов из совместного поселения // **Бюлл. Моск. о-ва испытателей природы**. Отд. Биол. Т. 110. Вып. 4. С. 72-77.
12. Быстракова Н.В., Ермаков О.А., Титов С.В., 2005. Хромосомный маршрут на Среднем Дону // **Информационный вестник ВОГиС** (Всероссийского общества генетиков и селекционеров). Т. 9. № 1. С. 67-69.
13. Ермаков О.А., Сурин В.Л., Титов С.В., Зборовский С.С., Формозов Н.А., 2006. Поиск видоспецифических маркеров в Y-хромосоме и их использование при изучении гибридизации сусликов (*Spermophilus*: Rodentia, Sciuridae) // **Генетика**. Т. 42. № 4. С. 429-438.
14. Ермаков О.А., Титов С.В., Савинецкий А.Б., Сурин В.Л., Зборовский С.С., Ляпунова Е.А., Брандлер О.В., Формозов Н.А., 2006. Молекулярно-генетические и палеоэкологические аргументы в пользу конспецифичности малого (*Spermophilus pygmaeus*) и горного (*Spermophilus musicus*) сусликов // **Зоол. журн.** Т. 85, № 12, С. 1474-1483.
15. Беляченко А.В., Шляхтин Г.В., Опарин М.Л., Ильин В.Ю., Завьялов Е.В., Быстракова Н.В., Ермаков О.А., Лукьянов С.Б., Смирнов Д.Г., Семихатова С.Н., Филиппечев А.О., Сонин К.А., Титов С.В., 2006. Редкие и исчезающие виды млекопитающих, рекомендуемые к внесению во второе издание Красной книги Саратовской области // **Поволжский экологический журнал**. Вып. спец. С. 99-107.
16. Ермаков О.А., Титов С.В., Сурин В.Л., Формозов Н.А., 2006. Молекулярно-генетический анализ материнских и отцовских линий при гибридизации сусликов (*Spermophilus*: Rodentia, Sciuridae) // **Бюлл. Московского об-ва испытателей природы**. Отдел биол. Т. 111. Вып. 5. С. 30-35.
17. 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.
18. 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.
19. Никольский А.А., Ермаков О.А., Титов С.В., 2007. Географическая изменчивость малого суслика (Rodentia, Sciuridae, *Spermophilus pygmaeus*): биоакустический анализ // **Зоол. журн.** Т. 86. № 11. 2007. С. 1379-1388.
20. Титов С.В., Ермаков О.А., Шмыров А.А., Кузьмин А.А., 2007. Агонистическое поведение крапчатого суслика (*Spermophilus suslicus*) в Поволжье // **Зоол. журн.** Т. 86. № 3. С. 349-359.
21. Титов С.В., Шмыров А.А., Кузьмин А.А., Ермаков О.А., 2008. Агонистическое поведение большого суслика (*Spermophilus major*, Rodentia, Sciuridae) // **Зоол. журн.** Т. 87. № 9. С. 1124-1133.

Статьи в сборниках и журналах

1. Титов С.В., 1997. Изменчивость химического состава жира малого суслика (*Spermophilus pygmaeus* Pall.) в активный период жизни // Фауна и экология животных: Межвуз. сб. научн. трудов. Пенза: ПГПУ. С. 84-90.
2. Титов С.В., Смирнов Д.Г., 1997. Химический состав костной ткани близких видов сусликов (*Spermophilus pygmaeus* Pall., *S. major* Pall.) // Фауна и экология животных: Межвуз. сб. научн. трудов. Пенза: ПГПУ. С. 78-84.
3. Быстракова Н.В., Ермаков О.А., Титов С.В., 1999. Новые кариотипические данные о мелких млекопитающих Приволжской возвышенности // Изучение и охрана биологического разнообразия ландшафтов Русской равнины: Мат. Междунар. научн. конферен. Пенза: ПГПУ. С. 163-166.
4. Титов С.В., 1999. Территориальность наземных беличьих Среднего Поволжья // Экология животных и проблемы регионального экологического образования: Межвуз. сб. научн. трудов. Саранск: МордГПУ. С. 64-67.

5. Ермаков О.А., Титов С.В., Быстракова Н.В., Формозов Н.А., 2000. Строение и диагностическое значение бакулума сусликов (*Spermophilus*) Поволжья // Систематика и филогения грызунов и зайцеобразных: Междунар. сб. статей. Москва: РАН. С. 48-50.
6. Ермаков О.А., Титов С.В., Ильин В.Ю., Григорьев А.К., Смирнов Д.Г., 2001. К вопросу о северной границе европейской части ареала большого суслика // Биоразнообразие и биоресурсы Урала и сопредельных территорий: Мат. междунар. конферен. Оренбург: ИПК Газпромнефть. С. 263-265.
7. Титов С.В., 2001. О крапчатом суслике и не только о нем ... // ПОЛЕ: Научно-попул. экологический вестник. Пенза: ПГПУ. Вып. 4. С. 55-61.
8. Титов С.В., Ермаков О.А., Сурин В.Л., Формозов Н.А., 2003. Некоторые морфологические, биоакустические и молекулярно-генетические различия малых сусликов с двух берегов Волги // Систематика, филогения и палеонтология мелких млекопитающих: Мат. Междунар. конферен., посвященной 90-летию проф. И.М. Громова. С-Пб.: ЗИН РАН. С. 214-217.
9. Ермаков О.А., Титов С.В., Сурин В.Л., Формозов Н.А., 2003. К вопросу о гибридах большого и желтого сусликов // Систематика, филогения и палеонтология мелких млекопитающих: Мат. Междунар. конферен., посвященной 90-летию проф. И.М. Громова. С-Пб.: ЗИН РАН. С. 82-85.
10. Титов С.В., Ермаков О.А., Быстракова Н.В., 2003. Популяционные аспекты гибридизации большого (*Spermophilus major* Pall.) и крапчатого (*S. suslicus* G+ld.) сусликов в Поволжье (предварительные результаты) // Охрана растительного и животного мира Поволжья и сопредельных территорий: Мат. Всерос. научн. конферен., посвящ. 130-летию И.И. Спрыгина. Пенза: ПГПУ. С. 240-242.
11. Ермаков О.А., Титов С.В., Ильин В.Ю., Смирнов Д.Г., Яняева Н.М., 2003. Находки меланистов малого суслика (*Spermophilus rugmaeus* Pallas 1778) в Мугоджарах // Selevinia-2003: Казахский зоол. ежегодник. Алматы: Зоол. институт КазАН. С. 219.
12. Ермаков О.А., Титов С.В., Сурин В.Л., Зборовский С.С., Формозов Н.А., 2004. Внутривидовая дифференциация малого суслика (*Spermophilus rugmaeus*) и предварительные данные о положении горного суслика (*Spermophilus misicus*) по молекулярно-генетическим данным // Тр. Третьей Междунар. конферен. «Биологическое разнообразие Кавказа». Нальчик: КБНЦ РАН. С. 135-144.
13. Ермаков О.А., Титов С.В., Быстракова Н.В., 2005. Сведения о современном состоянии зоны контакта ареалов малого (*Spermophilus rugmaeus* Pallas, 1778) и крапчатого (*S. suslicus* G+ldenstaedt, 1770) сусликов в Поволжье // Мат. Междунар. совещ. «Биоресурсы и биоразнообразие экосистем Поволжья: прошлое, настоящее и будущее». Саратов: СГУ. С. 153-154.
14. Титов С.В., Ермаков О.А., Сурин В.Л., Формозов Н.А., Шмыров А.А., 2005. Молекулярно-генетический анализ выводков сусликов из совместного поселения *Spermophilus fulvus* и *S. major* (Rodentia, Sciuridae) // Мат. Междунар. совещ. «Биоресурсы и биоразнообразие экосистем Поволжья: прошлое, настоящее и будущее». Саратов: СГУ. С. 188-190.
15. Ермаков О.А., Титов С.В., Сурин В.Л., Формозов Н.А., 2005. Молекулярно-генетический анализ материнских и отцовских линий при гибридизации сусликов // Мат. Рос. научн. конферен. «Суслики Евразии (Роды *Spermophilus*, *Spermophilopsis*): происхождение, систематика, экология, поведение, сохранение видового разнообразия». М.: ТНИ КМК. С. 34-36.
16. Титов С.В., Ермаков О.А., Шмыров А.А., Сурин В.Л., Формозов Н.А., 2005. Популяционные аспекты межвидовой гибридизации сусликов // Мат. Рос. научн. конферен. «Суслики Евразии (Роды *Spermophilus*, *Spermophilopsis*): происхождение, систематика, экология, поведение, сохранение видового разнообразия». М.: ТНИ КМК. С. 110-112.
17. Шмыров А.А., Титов С.В., 2006. Изучение гибридного поселения большого и желтого сусликов // Мат. конферен. молодых сотрудников и аспирантов ИПЭЭ РАН «Актуальные проблемы экологии и эволюции в исследованиях молодых ученых». М.: ИПЭЭ РАН. С. 331-337.
18. Ермаков О.А., Титов С.В., Быстракова Н.В., Кузьмин А.А., 2006. К вопросу о гибридизации большого (*Spermophilus major* Pall.) и малого (*S. rugmaeus* Pall.) сусликов (Rodentia, Sciuridae): находки гибридов в Казахстане и их биоакустический анализ // Selevinia: Казахский зоологический ежегодник. Алматы: Институт зоологии Казахстана. С. 149-156.
19. Титов С.В., 2007. Генезис и судьба гибридных поселений млекопитающих (на примере р. *Spermophilus*) // Мат. конферен. «Современные проблемы биологической эволюции (к 100-летию Дарвиновского музея)». М.: ГДМ. С. 253-255.

20. 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.
21. Ермаков О.А., Духанина Е.А., Титов С.В., Сурин В.Л., Формозов Н.А., 2007. Молекулярно-генетический анализ гибридизации малого и крапчатого сусликов по данным сухих коллекций // Мат. междунар. конферен. «Молекулярно-генетические основы сохранения биоразнообразия млекопитающих Голарктики». М.: ТНИ КМК. С. 61-72.
22. 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.

Тезисы конференций и совещаний

1. Титов С.В., Смирнов Д.Г., 1993. Содержание воды в костной ткани малого суслика // Экология и охрана окружающей среды: Тез. докладов 3-ей Всесоюз. научно-практич. конферен. Рязань: РязГПИ. С. 65-66.
2. Титов С.В., 1993. Кислотное число жира как показатель физиологического состояния малого суслика // Экология и охрана окружающей среды: Тез. докладов 3-ей Всесоюз. научно-практич. конферен. Рязань: РязГПИ. С. 64-65.
3. Титов С.В., Смирнов Д.Г., Денисов В.П., 1995. Сезонные изменения химического состава жира большого суслика // Экология и охрана окружающей среды: Тез. докладов 2-ой Междунар. научно-практич. конферен. Пермь: ПермГПИ. Ч. 2. С. 123-124.
4. Титов С.В., Смирнов Д.Г., 1995. Сравнительный морфометрический анализ бедренной кости близких видов сусликов Среднего Поволжья // Региональные эколого-фаунистические исследования как научная основа фаунистического мониторинга: Тез. докладов региональной научно-практич. конферен. Ульяновск: УГПИ. С. 195-196.
5. Ермаков О.А., Титов С.В., Быстракова Н.В., 1996. К морфологии бакулюма рода *Spermophilus* F. Guvier // Краеведческие исследования в регионах России: Мат. Всерос. научно-практич. конферен. Орел: ОГПУ. С. 98-99.
6. Титов С.В., Смирнов Д.Г., 1996. Сезонные изменения показателя свободных жирных кислот в жире большого суслика (*Spermophilus major* Pall.) // Краеведческие исследования в регионах России: Мат. Всерос. научно-практич. конферен. Орел: ОГПУ. С. 130-131.
7. Титов С.В., Ермаков О.А., 1996. Изучение окраски волосяного покрова млекопитающих: новый методический подход // Фауна Центрального Черноземья и формирование экологической культуры: Мат. региональной конферен. Липецк: ЛГПУ. Ч.1. С. 85-86.
8. Титов С.В., 1996. Распространение крапчатого суслика (*Spermophilus suslicus* Güld.) в Ульяновской и Самарской областях // Краеведческие исследования и проблема экологического образования: Тез. докладов юбилейной научно-практич. конферен. Пенза: ПГПУ. С. 75-76.
9. Titov S.V., 1997. Effets de facteurs fnthropigues sur la repartition geographique du spermophilus tachete sur la rive droite de la Volga // Gestion de la faune sauvage et usager de l'espace dans les paysager ouverts: Resumes des posters XXIIIeme congres. Lyon. Frances. P. 45.
10. Титов С.В., 1997. Уникальный случай совместного поселения трех видов наземных белых // Формирование экологической культуры – актуальная задача современности: Мат. междунар. научн. конферен. Пенза: ПГПУ. С. 137-139.
11. Titov S.V., 1997. The role of marmot in maintenance spatial-ethological structure of mixed settlement three species ground squirrel // Holarctic marmot as factor of biodiversity: Abstracts of the 3d International Confererence on Marmots (Cheboksary, 1997). Moscow: ABF. P. 140.
12. Титов С.В., 1998. Распространение крапчатого суслика в Пензенской области (исторический обзор и предварительные современные результаты) // Проблемы охраны и рационального использования природных экосистем и биологических ресурсов: Мат. Всерос. научно-практич. конферен. Пенза: ПГПУ. С. 361-362.
13. Быстракова Н.В., Булатова Н.Ш., Ермаков О.А., Титов С.В., 1999. К распространению некоторых видов мелких млекопитающих на правобережье Средней Волги // Тез. докладов VI съезда Всес. териол. общ-ва. М.: РАН. С. 42.
14. Титов С.В., 1999. Территориальное поведение крапчатого (*Spermophilus suslicus* Güld.) и большого (*S. major* Pall.) сусликов на Правобережье Волги // Тез. докладов VI съезда Всес. териол. общ-ва. М.: РАН. С. 255.

15. Ермаков О.А., Титов С.В., Сурин В.Л., Формозов Н.А., 1999. Суслики Поволжья: нуклеотидные последовательности D-петли митохондриальной ДНК и доказательства многократной гибридизации в прошлом // Тез. докладов VI съезда Всес. териол. общ-ва: М.: РАН. С. 87.
16. Ermakov O., Bystrakova N., Titov S., 2001. Interspecific hybridization in mammals: a case of sousliks, *Spermophilus major* and *S. suslicus* // Abstract international conference «Evolution, genetics, ecology and biodiversity» (Vladivostok, 2001). Vladivostok: Vostok marine biological station. P. 52.
17. Титов С.В., Ермаков О.А., Быстракова Н.В., 2003. Гибридизация большого *Spermophilus major* Pall. и крапчатого *S. suslicus* Güld. сусликов (эколого-этологические аспекты) // Териофауна России и сопредельных территорий (VII съезд териол. общ-ва): Мат. междунар. совещ. М.: РАН. С. 350.
18. Ермаков О.А., Титов С.В., Быстракова Н.В., 2003. Некоторые особенности большого суслика *Spermophilus major* Pall. с правого берега Камы // Териофауна России и сопредельных территорий (VII съезд териол. общ-ва): Мат. междунар. совещ. М.: РАН. С. 125.
19. Ермаков О.А., Титов С.В., Сурин В.Л., Формозов Н.А., 2003. Изучение гибридизации сусликов с использованием полиморфных маркеров ядерной ДНК // Териофауна России и сопредельных территорий (VII съезд териол. общ-ва): Мат. междунар. совещ. М.: РАН. С. 125-126.
20. Ермаков О.А., Титов С.В., 2004. Заметки о сусликах Южного Урала и Мугоджар // Сб. тез. Междун. совещ. «Млекопитающие как компонент аридных экосистем (ресурсы, фауна, экология, медицинское значение и охрана)». М.: ИПЭЭ РАН. С. 48-49.
21. Титов С.В., Ермаков О.А., Сурин В.Л., Формозов Н.А., Шилова С.А., Савинецкая Л.Е., 2004. Молекулярно-генетическая диагностика больших и желтых сусликов из совместных поселений // Сб. тез. Междун. совещ. «Млекопитающие как компонент аридных экосистем (ресурсы, фауна, экология, медицинское значение и охрана)». М.: ИПЭЭ РАН. С. 149-150.
22. Ermakov O., Surin V., Titov S., Formozov N., 2006. The differentiation level of the European ground squirrel according to data from control region mtDNA and BCR gene sequence // 1st European Ground Squirrel Meeting. Book of programme and abstracts. Felsotarkany, Hungary, 20-24 October 2006. P. 21.
23. Ermakov O., Titov S., Surin V., Formozov N., 2006. Hybridization of Eurasian ground squirrels // 1st European Ground Squirrel Meeting. Book of programme and abstracts. Felsotarkany, Hungary, 20-24 October 2006. P. 22.
24. 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.
25. Ермаков О.А., Титов С.В., Сурин В.Л., Формозов Н.А., 2007. Новые сведения о гибридизации сусликов (*Spermophilus*): находки в Казахстане // Мат. междунар. совещ. «Териофауна России и сопредельных территорий» (VIII съезд Териол. общ-ва). М.: ТНИ КМК. С. 146.
26. Формозов Н.А., Ермаков О.А., Титов С.В., Сурин В.Л., 2007. Гипотеза «передового края» Годфрея Хьюитта как возможное объяснения фиксации чужеродных митотипов в результате древней гибридизации // Мат. междунар. совещ. «Териофауна России и сопредельных территорий» (VIII съезд Териол. общ-ва). М.: ТНИ КМК. С. 523.
27. 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.
28. Ермаков О.А., Титов С.В., 2007. Особенности звукового сигнала гибридов малого (*Spermophilus pygmaeus*) и большого (*S. major*) сусликов // Сб. тез. IV Всерос. конферен. по поведению животных. Москва: ТНИ КМК. С. 167-168.
29. Титов С.В., 2007. Особенности поведения гибридов сусликов // Сб. тез. IV Всерос. конферен. по поведению животных. Москва: ТНИ КМК. С. 477-478.