

УДК 599.32: 591.158.1

НАСЛЕДОВАНИЕ ПРИЗНАКОВ РОДИТЕЛЬСКИХ ВИДОВ ГИБРИДАМИ БОЛЬШОГО, ЖЕЛТОГО И КРАПЧАТОГО СУСЛИКОВ (*SPERMOPHILUS*, *SCIURIDAE*, *RODENTIA*)

© 2024 г. С. В. Титов^{а,*}, О. В. Чернышова^а, М. Д. Симаков^а, Н. А. Картавов^а, А. А. Кузьмин^б

^аПензенский государственный университет, Пенза, 440026 Россия

^бПензенский государственный технологический университет, Пенза, 440039 Россия

*e-mail: svtitov@yandex.ru

Поступила в редакцию 09.11.2023 г.

После доработки 06.02.2024 г.

Принята к публикации 08.03.2024 г.

Изучены особенности наследования размерных, окрасочных и биоакустических признаков большого (*Spermophilus major*), желтого (*S. fulvus*) и крапчатого (*S. suslicus*) сусликов у различных по генетическому статусу гибридов. В гибридном поселении большого и желтого сусликов проанализированы 10 особей *S. major*, 10 особей *S. fulvus* и 40 гибридов *S. major* × *S. fulvus*; в гибридном поселении большого и крапчатого сусликов — 11 особей *S. major*, 11 особей *S. suslicus* и 24 гибрида *S. major* × *S. suslicus*. Установлено, что гибридные особи с различным генетическим статусом демонстрируют дифференциацию в векторном пространстве изменчивости признаков родительских видов. При этом отмечается как смещение признаков некоторых категорий гибридов в сторону признаков одного из гибридизирующих видов, так и достоверное отклонение от них. Полученные результаты указывают на повышение уровня изменчивости размерных, окрасочных и биоакустических признаков в гибридных популяциях. Такое размывание дивергентного hiatus специфических признаков родительских форм происходит в результате формирования дифференцированного гибридного населения. По мере накопления в популяции гибридных особей с различным сочетанием родительских признаков возникает ситуация, когда в этой популяции появляется достаточное количество гибридов с комбинированным сочетанием родительских признаков (*Hcomb*). Такие гибридные особи в генотипах имеют различные сочетания видоспецифических маркеров в гомозиготном состоянии. По нашим данным, доля таких гибридов в гибридном поселении большого и желтого сусликов составляет 22.5% ($n = 40$), в гибридном поселении большого и крапчатого сусликов — 12.5% ($n = 24$). Эта категория гибридных особей может рассматриваться как материал для возможных дальнейших микроэволюционных процессов и процесса видообразования в целом.

Ключевые слова: грызуны, межвидовые гибриды, размерные, окрасочные и биоакустические признаки

DOI: 10.31857/S0044513424040109, **EDN:** UXGFZQ

Межвидовая гибридизация представляет собой своеобразный природный эксперимент (Hewitt, 1988, 2001; Harrison, 1990), который может дать объективные оценки способности особей гибридизирующих видов животных к распознаванию “своих” и “чужих” (Панов, 1986). Возникающие в процессе экологической дивергенции различия видов могут приобретать роль опознавательных признаков при вторичных контактах. Движущим фактором в приобретении таких различий являются конкурентные взаимоотношения близких форм в период становления симпатрии (Gerhardt, 1994). Развитием взглядов об усилении межвидовых различий за счет такой сопряженной эволюции

является разработка гипотезы “смещения признаков” (character displacement). Она до сих пор остается важным теоретическим основанием в исследованиях отношений симпатрических видов (Панов, 1989; Brown, Wilson, 1956; Grant, 1972; Meyer, 1993; Dayan, Simberloff, 2005; Jørgensen et al., 2007; Pfennig, Pfennig, 2009; Germain et al., 2018; Nielsen et al., 2020 и др.). В зонах симпатрии или парапатрии, формирующихся в результате вторичного контакта близкородственных видов, выработанные ранее репродуктивные механизмы изоляции проходят проверку на устойчивость. Поскольку условия новых по времени межвидовых контактов могут сильно отличаться от условий первичного контакта, как

в средовой, так и в популяционной составляющей, существует вероятность их нарушения и начала межвидовой гибридизации.

Возникающие в контактных популяциях гибридные особи, как правило, характеризуются промежуточными признаками. Увеличение их числа при условии успешной гибридизации может поставить под сомнение надежность эволюционной дивергенции видов. При этом перед исследователями встает вопрос — будут ли особи с промежуточными признаками опознаваться особями родительских видов как конспецифики и включаться в демографический процесс родительских популяций или же будет наблюдаться ассортативное скрещивание гибридных особей с последующим расщеплением гибридного поколения (Титов, 2009)?

Среди признаков, по которым возможно опознавание индивида, выделяют статические (особенности внешнего облика) и динамические (связанные с двигательной активностью) (Панов, 1989). Теоретически можно предсказать два различных способа видоспецифического опознавания: на основе какого-либо одного признака, выступающего в качестве так называемого знакового (ключевого) стимула (Lack, 1940), и на основе комбинации признаков (Chantrey, Workman, 1984). При этом не исключены и другие промежуточные способы опознавания между названными вариантами. В этой связи изучение у гибридных особей млекопитающих индивидуальных признаков, которые могут быть включены в процесс видоспецифического опознавания, является актуальной задачей при исследовании масштаба и результата успешной межвидовой гибридизации.

Удобной эволюционной моделью для изучения характера наследования гибридами признаков родительских видов являются наземные беличьи, а именно суслики (*Spermophilus*, Sciuridae, Rodentia). Со второй половины прошлого века на территории Поволжья достоверно были отмечены межвидовые контакты малого (*Spermophilus pygmaeus* Pall. 1778) и крапчатого (*S. suslicus* Güld. 1770) (Денисов, 1961; Стойко, 1985), большого (*S. major* Pall. 1778) и малого сусликов (Денисов, 1963; Ермаков, 1996; Ермаков и др., 2007), большого и крапчатого (Титов, 1999, 2009; Кузьмин, 2009), большого и желтого (*S. fulvus* Licht. 1823) (Шилова и др., 2002; Титов и др., 2005; Шмыров и др., 2011) сусликов. На сегодняшний день в Поволжье сохранились только две зоны вторичного контакта сусликов — широкая зона симпатрии со случайной гибридизацией большого и крапчатого сусликов (правобережные районы) и узкая зона интрогрессивной гибридизации *S. major* и *S. fulvus* (левобережные районы) (Титов, 2009; Титов и др., 2015; Титов и др., 2020; Titov et al., 2023). Эти зоны характеризуются многочисленным гибридным населением, а проведенные нами многолетние (1996–2023) исследования

контактных поселений позволили получить обширную базу данных как о генетическом статусе гибридных особей, так и об их размерных, окрасочных и биоакустических особенностях.

Цель исследования — изучение особенностей наследования размерных, окрасочных и биоакустических признаков трех видов сусликов (*Spermophilus major*, *S. fulvus* и *S. suslicus*) у различных по генетическому статусу гибридных особей в рамках концепции факторов, препятствующих межвидовой гибридизации.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Материалом для работы послужили результаты комплексных исследований (1996–2023) двух контактных зон сусликов Поволжья — зоны симпатрии большого (*S. major*) и крапчатого (*S. suslicus*), а также гибридной зоны большого и желтого (*S. fulvus*) сусликов. Были использованы выборки особей, сформированные при применении неинвазивных методов многолетнего мониторинга всего населения в гибридных поселениях: “большой—желтый” — 10 особей *S. major*, 10 особей *S. fulvus* и 40 гибридов *S. major* × *S. fulvus* (Саратовская обл., Краснокутский р-н, с. Усатово, 50°46'21" N, 46°54'23" E); “большой—крапчатый” — 11 особей *S. major*, 11 особей *S. suslicus* и 24 гибридов *S. major* × *S. suslicus* (Чувашская Республика, Цивильский р-н, пос. Молодежный, 55°50'47" N, 47°24'17" E). Подробное описание генетической структуры этих поселений можно найти в опубликованных недавно нами работах (Titov et al., 2023, 2023a).

Все особи были прижизненно паспортизированы по размерным, окрасочным, биоакустическим и молекулярно-генетическим маркерам. Первоначально видовую принадлежность особи определяли по внешним признакам. В качестве морфологических видоспецифических маркеров использовали показатели внешней морфологии (длина тела и хвоста, длина плюсны), а также характеристики окраски шерсти верха головы (“шапочки”) и спины (поясничный отдел). В дальнейшем первичный диагноз уточняли на основе результатов биоакустического и молекулярно-генетического анализов.

При формировании выборок была использована информация только о взрослых особях, а для предотвращения влияния полового диморфизма, свойственного сусликам, выборки были по возможности выровнены по половому составу (табл. 1). Возраст каждого зверька был точно известен, так как в гибридных поселениях проводили многолетние (1996–2023) исследования населения (Титов, 2009; Титов и др., 2020; Titov et al., 2023, 2023a), связанные с тотальным отловом населения, индивидуальным мечением зверьков и последующим слежением за жизнью каждой особи по биографическому методу (Овсянников, 1986).

Таблица 1. Результаты генетического анализа гибридов из гибридных поселений большого (*Spermophilus major*) и желтого (*S. fulvus*), а также большого и крапчатого (*S. suslicus*) сусликов

Категория гибридов	N	Пол	Генотип					
			Митохондриальная ДНК	Ядерная ДНК			Половые хромосомы	
				CR	HOX	p53	Ψp53	ZfX
Гибридное поселение <i>S. major</i> – <i>S. fulvus</i>								
<i>S. major</i> × <i>S. fulvus</i> , <i>F1</i>	10	3 самки	<i>m</i>	<i>m/f</i>	<i>m/f</i>	<i>m/f</i>	<i>m/f</i>	—
		2 самки	<i>f</i>	<i>m/f</i>	<i>m/f</i>	<i>m/f</i>	<i>m/f</i>	—
		2 самца	<i>m</i>	<i>m/f</i>	<i>m/f</i>	<i>m/f</i>	<i>m</i>	<i>f</i>
		3 самца	<i>f</i>	<i>m/f</i>	<i>m/f</i>	<i>m/f</i>	<i>f</i>	<i>m</i>
<i>S. major</i> × <i>S. fulvus</i> , <i>Hm</i>	10	самка	<i>m</i>	<i>m/f</i>	<i>m/f</i>	<i>m/m</i>	<i>m/f</i>	—
		самка	<i>m</i>	<i>m/f</i>	<i>m/m</i>	<i>m/f</i>	<i>m/f</i>	—
		самка	<i>m</i>	<i>m/f</i>	<i>m/m</i>	<i>m/f</i>	<i>m/m</i>	—
		самка	<i>f</i>	<i>m/f</i>	<i>m/f</i>	<i>m/f</i>	<i>m/m</i>	—
		самец	<i>m</i>	<i>m/f</i>	<i>m/f</i>	<i>m/f</i>	<i>f</i>	<i>m</i>
		самец	<i>m</i>	<i>m/f</i>	<i>m/f</i>	<i>m/f</i>	<i>m</i>	<i>m</i>
		самец	<i>m</i>	<i>m/f</i>	<i>m/f</i>	<i>m/m</i>	<i>m</i>	<i>m</i>
		самец	<i>m</i>	<i>m/m</i>	<i>m/m</i>	<i>m/f</i>	<i>m</i>	<i>m</i>
<i>S. major</i> × <i>S. fulvus</i> , <i>Hf</i>	11	самка	<i>m</i>	<i>m/f</i>	<i>m/f</i>	<i>f/f</i>	<i>m/f</i>	—
		самка	<i>m</i>	<i>m/f</i>	<i>m/f</i>	<i>m/f</i>	<i>f/f</i>	—
		самка	<i>m</i>	<i>f/f</i>	<i>f/f</i>	<i>m/f</i>	<i>m/f</i>	—
		самка	<i>m</i>	<i>m/f</i>	<i>f/f</i>	<i>m/f</i>	<i>m/f</i>	—
		самка	<i>f</i>	<i>m/f</i>	<i>f/f</i>	<i>f/f</i>	<i>m/f</i>	—
		самец	<i>m</i>	<i>m/f</i>	<i>m/f</i>	<i>f/f</i>	<i>f</i>	<i>m</i>
		самец	<i>m</i>	<i>f/f</i>	<i>m/f</i>	<i>m/f</i>	<i>f</i>	<i>m</i>
		самец	<i>m</i>	<i>f/f</i>	<i>f/f</i>	<i>m/f</i>	<i>m</i>	<i>m</i>
		самец	<i>m</i>	<i>m/f</i>	<i>f/f</i>	<i>m/f</i>	<i>f</i>	<i>f</i>
		самец	<i>m</i>	<i>f/f</i>	<i>m/f</i>	<i>m/f</i>	<i>f</i>	<i>f</i>
<i>S. major</i> × <i>S. fulvus</i> , <i>Hcomb</i>	9	самка	<i>m</i>	<i>m/f</i>	<i>f/f</i>	<i>f/f</i>	<i>m/f</i>	—
		самка	<i>m</i>	<i>m/f</i>	<i>f/f</i>	<i>m/f</i>	<i>m/m</i>	—
		самка	<i>m</i>	<i>f/f</i>	<i>m/f</i>	<i>m/f</i>	<i>m/m</i>	—
		самка	<i>m</i>	<i>f/f</i>	<i>m/m</i>	<i>m/f</i>	<i>m/m</i>	—
		самец	<i>m</i>	<i>f/f</i>	<i>m/m</i>	<i>m/m</i>	<i>m</i>	<i>m</i>
		самец	<i>m</i>	<i>f/f</i>	<i>m/m</i>	<i>m/f</i>	<i>m</i>	<i>m</i>
		самец	<i>m</i>	<i>m/f</i>	<i>m/m</i>	<i>f/f</i>	<i>m</i>	<i>f</i>
		самец	<i>m</i>	<i>m/f</i>	<i>f/f</i>	<i>f/f</i>	<i>m</i>	<i>f</i>
		самец	<i>f</i>	<i>m/f</i>	<i>f/f</i>	<i>m/m</i>	<i>m</i>	<i>m</i>
Гибридное поселение <i>S. major</i> – <i>S. suslicus</i>								
<i>S. major</i> × <i>S. suslicus</i> , <i>F1</i>	11	3 самки	<i>m</i>	<i>m/s</i>	<i>m/s</i>	<i>m/s</i>	<i>m/s</i>	—
		8 самок	<i>s</i>	<i>m/s</i>	<i>m/s</i>	<i>m/s</i>	<i>m/s</i>	—

Таблица 1. Окончание

Категория гибридов	N	Пол	Генотип					
			Митохондриальная ДНК	Ядерная ДНК			Половые хромосомы	
			CR	HOX	p53	Ψp53	ZfX	SmcY
<i>S. major</i> × <i>S. suslicus</i> , <i>Hm</i>	4	2 самки	<i>m</i>	<i>m/s</i>	<i>m/s</i>	<i>m/m</i>	<i>m/m</i>	—
		самка	<i>s</i>	<i>m/s</i>	<i>m/m</i>	<i>m/s</i>	<i>m/m</i>	—
		самец	<i>m</i>	<i>m/s</i>	<i>m/m</i>	<i>m/m</i>	<i>s</i>	<i>m</i>
<i>S. major</i> × <i>S. suslicus</i> , <i>Hs</i>	6	самка	<i>m</i>	<i>s/s</i>	<i>m/s</i>	<i>s/s</i>	<i>m/s</i>	—
		самка	<i>m</i>	<i>m/m</i>	<i>m/s</i>	<i>s/s</i>	<i>m/s</i>	—
		самка	<i>s</i>	<i>m/s</i>	<i>m/s</i>	<i>m/s</i>	<i>s/s</i>	—
		самка	<i>s</i>	<i>m/s</i>	<i>m/s</i>	<i>s/s</i>	<i>s/s</i>	—
		2 самки	<i>s</i>	<i>s/s</i>	<i>m/s</i>	<i>m/s</i>	<i>m/s</i>	—
<i>S. major</i> × <i>S. suslicus</i> , <i>Hcomb</i>	3	2 самки	<i>m</i>	<i>m/m</i>	<i>s/s</i>	<i>m/m</i>	<i>m/m</i>	—
		самка	<i>s</i>	<i>m/m</i>	<i>m/m</i>	<i>m/m</i>	<i>m/m</i>	—

Примечания. *N* — размер выборки; видоспецифические аллельные генные фрагменты: *m* — *S. major*, *f* — *S. fulvus*, *s* — *S. suslicus*. Группы гибридов: *F1* — гетерозиготы (условно гибриды от прямого скрещивания особей родительских видов); *Hm* — беккроссы с *S. major*; *Hf* — беккроссы с *S. fulvus*; *Hs* — беккроссы с *S. suslicus*; *Hcomb* — гибридные особи, имеющие в генотипе сочетание разных видоспецифических генов в гомозиготном состоянии.

В случае поимки сусликов ювенильного возраста основные данные по этим особям фиксировали только на следующий год, а в случае поимки взрослых по размерным признакам особей или перезимовавших зверьков прошлогодного поколения показатели снимали в этот же момент и корректировали при повторном отлове после спячки на следующий год. Проведенные популяционные, этологические и биографические исследования гибридного населения сусликов в контактных зонах подтвердили фертильность гибридных особей всех поколений (Титов, 2009; Шмыров и др., 2011).

В качестве размерных показателей были использованы длина тела *L* (мм), плюсны *Pl* (мм) и хвоста *C* (мм) и живой вес *G* (г).

Для изучения особенностей окраски гибридных особей и родительских видов был применен колориметрический метод, основанный на оценке интенсивности цветового спектра при пиксельной развертке (Гашев, 1999). Были использованы полученные в ходе полевых исследований цифровые фотоснимки (Nikon D7100) двух участков тела: верха головы (“шапочки”) (*VG*) и лопаточной части спины (*SP*). Съемку проводили в дневные часы (с 10 до 12) в солнечную погоду при рассеянном освещении (в тени). Обработку фотоматериала проводили при помощи программы Adobe® Photoshop® ver. 8.0 CS. Оценочные образцы окраски представляли собой участки фотоснимка раз-

мером 100×100 пиксель, представленные в формате *.bmp. В качестве показателей окраски использовали три параметра: 1) цветонасыщенность (коэффициент отражения) в красной, синей и зеленой частях спектра (в % от полного отражения); 2) белизна, средняя величина первых трех показателей (*B*) и 3) оттенок (*O*), отношение интенсивности красной части спектра к белизне.

В биоакустическом анализе использовали записи предупреждающего об опасности сигнала сусликов, полученные с использованием портативного цифрового стерео магнитофона Marantz PMD 670 и микрофона SONY ECM737 непосредственно из живоловок после отлова. Характеристики сигнала — начальная (*Fin*), максимальная (*Fmax*) и конечная (*Fend*) частоты, глубина частотной модуляции, (*Fmod*) — разница между *Fmax* и минимальным значением *Fin* или *Fend* (Гц) и длительность сигнала (*D*, мс) — получены при помощи программ Avisoft-SASLab и Adobe® Audition ver. 1.0 (рис. 4). Всего для гибридного поселения большого и желтого сусликов было проанализировано 88 сигналов *S. major* (*n* = 10), 62 сигнала *S. fulvus* (*n* = 10) и 385 сигналов гибридов *S. major* × *S. fulvus* (*n* = 40). Для гибридного поселения большого и крапчатого сусликов обработано 379 сигналов *S. major* (*n* = 11), 70 сигналов *S. suslicus* (*n* = 11) и 509 сигналов гибридов *S. major* × *S. suslicus* (*n* = 24). В многофакторный анализ были включены только средние для особей значения использованных в работе биоакустических показателей.

Для идентификации видовой принадлежности сусликов и генетической типизации гибридных особей были использованы шесть оригинальных видоспецифических молекулярно-генетических маркеров — контрольный регион мтДНК (CR), интрон 6 протоонкогена p53, псевдоген (Ψ) гена p53, интрон 5 гена ZfX (zinc-finger gene), интрон 8 гена SmcY (male-specific histocompatibility antigen), ген HOX b5 (homeobox-containing). Видовую специфичность и индивидуальность особей определяли по присутствию ПЦР-фрагментов определенной длины (относительно маркера масс pBR322/Нра II) или их характерному распределению после гидролиза рестрикционной эндонуклеазой (Ермаков и др., 2002, 2006; Титов и др., 2018, 2022). Эти молекулярно-генетические маркеры были использованы не только для выявления гибридного происхождения особи, но и для дифференциации гибридов. При этом гетерозиготное (m/f , m/s) (аллели двух видов в генных фрагментах) сочетание видоспецифических (m — *S. major*, f — *S. fulvus*, s — *S. suslicus*) аллелей принималось как гибридное, а гомозиготное (m/m , f/f , s/s) как видовое. Использование шести молекулярно-генетических маркеров позволило выявить следующие группы гибридов (H): $F1$ — гетерозиготы (m/f , m/s) по HOX, p53, ZfX маркерам для особей обоих полов, а для самцов при условии сочетания аллелей гибридирующих видов CR и SmcY при совпадении видоспецифических гаплотипов ZfX с гаплотипами CR (по набору использованных генетических маркеров гибриды от прямого скрещивания особей родительских видов); Hm — беккроссы с *S. major* (в различных сочетаниях m/m , m/f и m/m , m/s); Hf — беккроссы с *S. fulvus* (в различных сочетаниях m/f и f/f); Hs — беккроссы с *S. suslicus* (в различных сочетаниях m/s и s/s); $Hcomb$ — гибридные особи, имеющие в генотипе сочетание разных видоспецифических генов в гомозиготном состоянии (m/m , f/f и m/m , s/s). Выявленная таким образом генетическая дифференциация гибридного населения была учтена при анализе характера наследования проанализированных морфологических, окрасочных и биоакустических признаков. В случае если дисперсионный анализ не подтверждал наличие такой дифференциации, сравнение проводили с использованием общей выборки гибридов (H).

ДНК выделяли из образцов ткани, зафиксированных после биопсии (кусочек ушной раковины или подушечки пальцев) в этаноле (96%) по общепринятой хлороформ-фенольной методике (Sambrook et al., 1989).

Статистическую обработку данных проводили с помощью программы Statistica for Windows 13.3 (StatSoft® Russia, SN: AXA9081943629FAACD-A). Были использованы параметрические критерии сравнения, а также дисперсионный, дискриминантный и кластерный анализы.

РЕЗУЛЬТАТЫ

В результате генетического анализа гибридного населения в изученных гибридных поселениях сусликов были выявлены генетические группы гибридов (табл. 1). Полученные группировки гибридных особей были протестированы на возможность их использования в сравнительном анализе морфологических, окрасочных и биоакустических признаков дисперсионным анализом. Однофакторный дисперсионный анализ биоакустических показателей гибридов по всем из них подтвердил выявленную в ходе генетического анализа дифференциацию гибридного населения в гибридных поселениях большого и желтого (F — от 5.692 до 44.128, $n = 385(40)$, $p < 0.0001$), а также большого и крапчатого (F — от 24.205 до 454.724, $n = 509(24)$, $p < 0.0001$) сусликов. При этом многомерный тест значимости Уилкоксона также подтвердил эффективность декомпозиционной гипотезы дифференциации гибридного населения в контактных поселениях по биоакустическим показателям (F — 18.343, $p < 0.0001$ и 96.343, $p < 0.0001$ соответственно).

По размерным признакам (M , L , Pl , C) не было получено полного подтверждения достоверности выделения таких групп гибридов. Для гибридного поселения большого и желтого сусликов критерий Фишера (F) в однофакторном дисперсионном анализе был достоверен только для показателя длины плюсны (Pl) — 3.568 ($n = 39$, $p = 0.0233$). Для гибридной популяции большого и крапчатого сусликов достоверная группировка гибридов была выявлена только по показателям длины тела (L) и длины плюсны (Pl) — 3.153 ($n = 22$, $p = 0.0488$) и 14.464 ($n = 22$, $p < 0.0001$) соответственно. Наличие двух дифференцирующих *S. major* × *S. suslicus* размерных признаков, вероятно, обеспечило и достоверную оценку группировки гибридов в многомерном дисперсионном анализе (тест значимости Уилкоксона, F — 2.527, $p = 0.0256$). Проведенный многомерный дисперсионный анализ размерных показателей гибридов *S. major* × *S. fulvus* не подтвердил декомпозиционную гипотезу (F — 1.450, $p = 0.1702$).

Однофакторный и многофакторный дисперсионный анализ окрасочных показателей ($B VG$, $O VG$, $B SP$, $O SP$) различных по генотипу гибридов не подтвердил наличия их группировки по этим признакам (тест значимости Уилкоксона, F — 1.416, $p = 0.1780$ и 1.481, $p = 0.1693$ соответственно). Таким образом, возможность проведения сравнительного анализа признаков гибридов и родительских форм с использованием группировки гибридов была статистически подтверждена по биоакустическим показателям для обоих контактных поселений и по морфологическим показателям только для выборки из гибридной популяции большого и крапчатого сусликов.

Размерные признаки

Согласно результатам анализа размерных показателей выборок из гибридного поселения большого и желтого сусликов, при заметной морфологической схожести *S. major* и *S. fulvus* эти виды достоверно различаются по массе ($df = 18, p = 0.0019$), длине тела ($df = 18, p < 0.0042$) и плюсны ($df = 18, p < 0.0001$) (табл. 2). Гибриды достоверно отличаются от особей *S. fulvus* по массе ($df = 38, p < 0.0001$), а также по длине плюсны ($df = 48, p < 0.0001$) и хвоста ($df = 48, p = 0.0087$). От особей *S. major* гибриды отличаются только по длине плюсны ($df = 48, p = 0.0040$).

Анализ выборок особей из гибридного поселения большого и крапчатого сусликов выявил больший размах различий по размерным признакам гибридов и особей родительских видов (табл. 2). Эта особенность, прежде всего, связана со значительными морфологическими различиями самих гибридизирующих видов (до 30%). *S. major* и *S. suslicus* достоверно различаются по всем проанализированным морфологическим признакам — *M* ($df = 18, p < 0.0001$), *L* ($df = 20, p < 0.0001$), *Pl* ($df = 20, p < 0.0001$), *C* ($df = 20, p < 0.0001$). Такие же результаты были получены при сравнении гибридов *S. major* × *S. suslicus* с *S. suslicus* — *M* ($df = 24, p = 0.0001$), *L* ($df = 31, p < 0.0001$), *Pl* ($df = 31, p < 0.0001$), *C* ($df = 29, p < 0.0001$). В то же время сравнение гибридов с *S. major*

выявило различия только по длине плюсны ($df = 31, p < 0.0001$) и хвоста ($df = 29, p = 0.0002$).

Выявленные в ходе множественного сравнения различия выборок гибридов и особей родительских видов имеют неоднозначный характер и трудно поддаются обобщению. Поэтому были проведены пошаговый дискриминантный и кластерный анализы с использованием группировки гибридных особей по их генетическим особенностям (рис. 1).

Пошаговый дискриминантный и кластерный анализы размерных показателей четырех групп гибридов и родительских видов из гибридного поселения большого и желтого сусликов выявили достоверную кластеризацию этих категорий особей. Первая дискриминантная функция (DF 1) описывает 86.6% общей дисперсии ($EV = 1.967, \chi^2 = 59.18, p < 0.0001$) (рис. 1а). По оси этой функции максимальная факторная нагрузка (0.924) отмечена для показателя длины плюсны, а расположение центроидов эллипсов рассеивания в дискриминантном пространстве характеризует увеличение этого размерного признака. Вторая дискриминантная функция (DF 2) описывает только 11.7% общей дисперсии ($EV = 0.265, \chi^2 = 11.88, p = 0.1560$), так как связана факторной нагрузкой (0.671) с крайне изменчивым морфологическим признаком — массой тела. Центроиды областей рассеивания размерных показателей

Таблица 2. Размерные показатели гибридов (*H*) из гибридных поселений большого (*Spermophilus major*) и желтого (*S. fulvus*), а также большого и крапчатого (*S. suslicus*) сусликов

Категория особей	<i>N</i>	Морфологические показатели (<i>M</i> ± <i>m</i>)			
		Масса, <i>M</i> , г	Длина тела, <i>L</i> , мм	Длина плюсны, <i>Pl</i> , мм	Длина хвоста, <i>C</i> , мм
Гибридное поселение <i>S. major</i> — <i>S. fulvus</i>					
<i>S. major, m</i>	10	676.4±38.9 a	285.5±3.9 a	46.44±0.70 a, b	79.2±2.1
<i>S. fulvus, f</i>	10	834.1±19.4 a, c	299.5±1.7 a	53.75±0.62 a, c	86.6±2.1 c
<i>S. major</i> × <i>S. fulvus, H</i>	40	645.3±26.1 (30) c	289.3±2.7	49.14±0.37 (39) b, c	79.4±1.3 (39) c
Гибридное поселение <i>S. major</i> — <i>S. suslicus</i>					
<i>S. major, m</i>	11	415.7±30.7 (9) a	253.6±5.6 a	44.49±0.69 a, b	69.1±2.3 a, b
<i>S. suslicus, s</i>	11	225.3±9.0 a, c	205.6±3.5 a, c	31.85±0.66 a, c	39.6±1.5 a, c
<i>S. major</i> × <i>S. suslicus, H</i>	22	357.3±24.1 (15) c	243.5±3.5 c	39.47±0.59 b, c	56.67±1.8 (20) b, c

Примечания. Пары сравнения с достоверными различиями: а—с при $p \leq 0.017$, поправка Бонферрони ($k = 3 - m, f, H$ и m, s, H). В скобках — скорректированный фактический размер выборки.

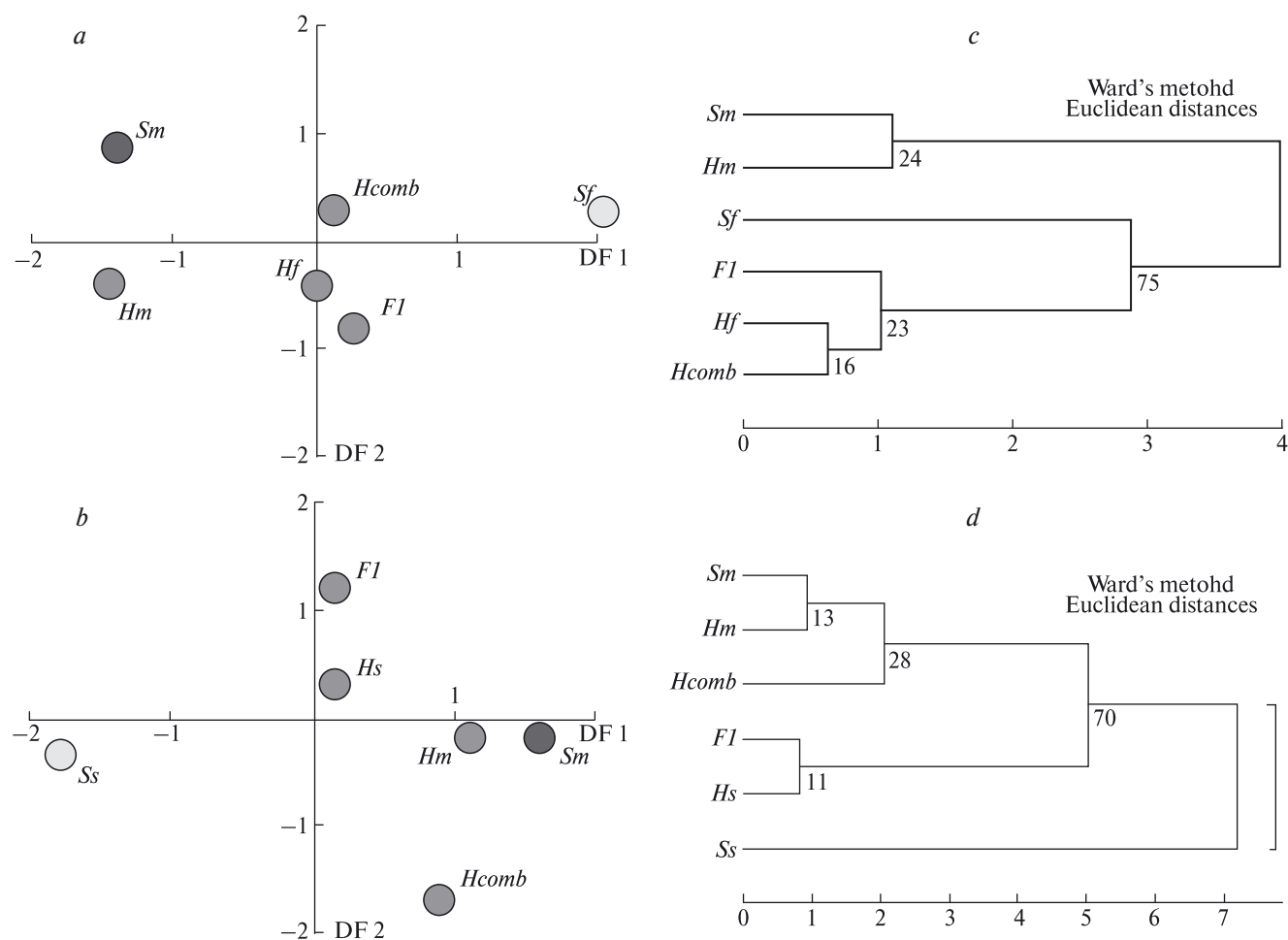


Рис. 1. Результаты пошагового дискриминантного и кластерного (по средним каноническим переменным, метод Варда) анализов размерных признаков выборок гибридов и особей родительских видов из гибридного поселения большого и желтого (a, c), а также гибридного поселения большого и крапчатого сусликов (b, d). В пространстве дискриминантных функций показаны центры эллипсов рассеивания. Категории особей: *Sm* – *Spermophilus major*; *Sf* – *S. fulvus*; *Ss* – *S. suslicus*; *F1* – особи с гетерозиготными генотипами по видоспецифическим аллелям (условно гибриды от прямого скрещивания особей родительских видов – гибриды первого поколения); *Hm* – беккроссы с *S. major*; *Hf* – беккроссы с *S. fulvus*; *Hs* – беккроссы с *S. suslicus*; *Hcomb* – гибридные особи, имеющие в генотипе сочетание разных видоспецифических генов в гомозиготном состоянии. В узлах дерева кластерного анализа указана процентная доля от максимальной дистанции – $(D_{link}/D_{max}) \times 100$.

трех групп гибридных особей (*F1*, *Hf* и *Hcomb*) располагаются между центроидами эллипсов родительских видов (*Sm* и *Sf*). В противоположность этому, центроид показателей беккроссов, происходящих после возвратных скрещиваний гибридов с *S. major* (*Hm*), сближен с центроидом *S. major* (*Sm*). Выявленную группировку центроидов разных категорий особей подтверждают результаты кластерного анализа по средним каноническим переменным (рис. 1б). Гибридные особи с гетерозиготными генотипами (*F1*), беккроссы с *S. fulvus* (*Hf*) и гибриды с сочетанием видоспецифических генов в генотипах (*Hcomb*) образуют один кластер, характеризующийся 23% максимальной дистанции в анализе. Такую же характеристику

имеют и кластер *S. major* (*Sm*), и беккроссы с этим видом (*Hm*) – 24%. Наибольшую долю максимальной дистанции в анализе (75%) имеет ветвь *S. fulvus* (*Sf*).

Пошаговый дискриминантный и кластерный анализы размерных показателей четырех групп гибридов и родительских видов из гибридного поселения большого и крапчатого сусликов также выявили достоверную кластеризацию этих категорий особей (рис. 1б, 1з). Первая дискриминантная функция (DF 1) описывает 89.1% общей дисперсии ($EV = 8.398$, $\chi^2 = 92.38$, $p < 0.0001$) (рис. 1б). По оси этой функции максимальные факторные нагрузки (0.899, 0.566) отмечены для показателя длины плюсны и хвоста. Вторая дискриминантная

функция (DF 2) описывает только 7.0% общей дисперсии ($EV = 0.660$, $\chi^2 = 25.16$, $p = 0.0141$) и связана факторными нагрузками (0.859 и 0.597) с показателями длины и массы тела. Расположение центроидов областей рассеивания размерных показателей четырех групп гибридов и особей родительских видов, а также результаты кластерного анализа (рис. 1г) свидетельствуют о более сильном смещении этих признаков гибридов *S. major* $\times$ *S. suslicus* в сторону *S. major*. Центроиды областей рассеивания размерных показателей только двух групп гибридных особей (*F1*, *Hs*) образуют один кластер и располагаются между центроидами эллипсов родительских видов (*Sm* и *Ss*) с некоторым смещением в сторону *S. major*. Второй кластер сформирован группой гибридов с гетерозиготными генотипами (*F1*), группой гибридов с сочетанием видоспецифических генов в генотипах (*Hcomb*) и группой особей *S. major* (*Sm*). При этом различия между этими кластерами составляют 70% от максимальной дистанции. Устойчивый интрогрессивный характер гибридизации большого и крапчатого сусликов в сторону *S. major* указывает и на базальное расположение ветви *S. suslicus* (*Ss*) в дереве кластерного анализа.

Признаки окраски

Анализ окрасочных показателей особей *S. major* и *S. fulvus* из гибридного поселения показал, что

они достоверно различаются по трем из четырех показателей (табл. 3, рис. 2) — по оттенку верха головы (*O VG*, $df = 18$, $p < 0.0001$), оттенку спины (*O SP*, $df = 18$, $p = 0.0106$) и белизне верха головы (*B VG*, $df = 18$, $p = 0.0277$). При этом по последнему признаку различия достоверны только при парном сравнении, тогда как при множественном сравнении (выборки родительских видов и гибридов) полученный уровень значимости различий не проходит предельный уровень по поправке Бонферрони ($p \leq 0.017$). Гибриды достоверно отличаются только от особей *S. fulvus* по оттенку верха головы (*O VG*, $df = 43$, $p < 0.0001$). Сравнение видовых выборок и выборок четырех генетических групп гибридов *S. major* $\times$ *S. fulvus* (*F1*, *Hm*, *Hf*, *Hcomb*) не выявило достоверных различий между ними ни по одному из окрасочных признаков. В то же время, без учета поправки Бонферрони ($p \leq 0.008$), особи *S. fulvus* отличаются от гибридов *Hm* и *Hcomb* по оттенку верха головы (*O VG*: $df = 16$, $p = 0.0012$ и $df = 16$, $p = 0.0162$ соответственно), от гибридов *F1* — по тому же показателю и оттенку спины (*O VG*, $df = 17$, $p = 0.0002$; *O SP*, $df = 17$, $p = 0.0221$), а от гибридов *Hf* — по оттенку и белизне верха головы (*O VG*, $df = 18$, $p < 0.0027$; *B VG*, $df = 18$, $p = 0.0130$).

Анализ выборок особей большого и крапчатого сусликов из гибридного поселения выявил различия по трем окрасочным признакам (табл. 3, рис. 3). *S. major* и *S. suslicus* достоверно различаются

Таблица 3. Окрасочные показатели гибридов (*H*) из гибридных поселений большого (*Spermophilus major*) и желтого (*S. fulvus*), также большого и крапчатого (*S. suslicus*) сусликов

Категория особей	<i>N</i>	Показатели окраски, %			
		<i>B VG</i>	<i>O VG</i>	<i>B SP</i>	<i>O SP</i>
Гибридное поселение <i>S. major</i> — <i>S. fulvus</i>					
<i>S. major, m</i>	10	55.96±2.86 с	113.48±2.02 а	49.15±3.94	116.12±2.01 а
<i>S. fulvus, f</i>	10	48.38±1.25 с	94.93±1.7 а, b	45.36±1.54	109.156±1.40 а
<i>S. major</i> × <i>S. fulvus, H</i>	35	51.94±1.57	108.34±1.54 b	47.55±1.19	116.22±2.23
Гибридное поселение <i>S. major</i> — <i>S. suslicus</i>					
<i>S. major, m</i>	11	49.57±1.16 а	104.91±2.02	50.03±1.73 а	112.80±2.51 с
<i>S. suslicus, s</i>	11	38.52±2.33 а, b	101.32±3.35	36.75±2.43 а, b	104.47±3.10 с, d
<i>S. major</i> × <i>S. suslicus, H</i>	23	49.57±1.44 b	106.05±1.13	49.15±1.76 b	110.89±1.57 d

Примечания. Показатели окраски: *B VG* — белизна верха головы (“шапочки”), *O VG* — оттенок верха головы, *B SP* — белизна спины, *O SP* — оттенок спины. Пары сравнения с достоверными различиями: а–b — при $p \leq 0.017$, поправка Бонферрони ($k = 3 - m, f, H$ и m, s, H), с–d — при $p \leq 0.050$, без поправки Бонферрони.



Рис. 2. Большой (*Spermophilus major*) (a), желтый (*S. fulvus*) (d) суслики и их межвидовые гибриды *S. major* × *S. fulvus* (b, c). Экспозиции (слева направо): общий вид, спина, верх головы.

по показателям белизны верха головы и спины — $B VG$ ($df = 19$, $p < 0.0003$) и $B SP$ ($df = 19$, $p < 0.0002$), а также оттенку спины ($O SP$, $df = 19$, $p = 0.0486$). При этом различия по последнему признаку могут считаться достоверными только без учета поправки Бонферрони ($p \leq 0.017$). Гибриды *S. major* × *S. suslicus* достоверно отличаются только от особей *S. suslicus* по белизне верха головы и спины — $B VG$ ($df = 31$, $p = 0.0002$) и $B SP$ ($df = 31$, $p = 0.0004$), а также без учета поправки Бонферрони ($p \leq 0.017$) и по оттенку спины ($df = 31$, $p < 0.0486$). Достоверных различий между гибридами и особями *S. major* по окрасочным показателям выявлено не было.

Сравнение видовых выборок и выборок четырех генетических групп гибридов *S. major* × *S. suslicus* ($F1$, Hm , Hs , $Hcomb$) не выявило достоверных различий между ними по окрасочным признакам. Исключение составляет пара сравнения Hm и $Hcomb$, в которой выборки гибридов достоверно различаются по белизне верха головы и

спины — $B VG$ ($df = 4$, $p = 0.0008$) и $B SP$ ($df = 4$, $p = 0.0003$). Без учета поправки Бонферрони ($p \leq 0.008$) особи *S. suslicus* отличаются от гибридов $F1$ и Hs по белизне верха головы и спины ($O VG$ — $df = 19$, $p = 0.0052$ и $df = 19$, $p = 0.0016$ и $B SP$ — $df = 14$, $p = 0.0265$ и $df = 14$, $p = 0.0416$ соответственно), а от гибридов Hm — только по белизне верха головы ($B VG$, $df = 11$, $p = 0.0243$). Особи *S. major* отличаются только от гибридов $Hcomb$ по белизне верха головы и спины ($O VG$ — $df = 12$, $p = 0.0028$ и $df = 12$, $p = 0.0384$ соответственно).

Таким образом, проведенный анализ окрасочных показателей изученных гибридов сусликов выявил разный характер их отличий от признаков родительских видов. Гибриды внешне отличаются от родительских форм — гибриды *S. major* × *S. fulvus* окрашены в более интенсивные рыжие тона (различия по оттенку к красному спектру, O), а гибриды *S. major* × *S. suslicus* имеют более светлый оттенок (различия по белизне, B).



Рис. 3. Крапчатый (*Spermophilus suslicus*) (a), большой (*S. major*) (d) суслики и их межвидовые гибриды *S. major* × *S. suslicus* (b, c). Экспозиции (слева направо): общий вид, спина, верх головы.

Биоакустические показатели

Анализ биоакустических показателей предупреждающего об опасности сигнала сусликов из гибридного поселения *S. major* и *S. fulvus* показал, что при хорошей различимости сигналов на слух гибридирующие виды достоверно различаются между собой по четырем (*D*, *Fin*, *Fmax*, *Fend*) из пяти показателей ($df = 155$, $p < 0.0001$) (рис. 4, табл. 4). Гибридные особи (*H*, $n = 40$) достоверно отличаются от особей *S. major* по трем показателям (*D*, $df = 471$, $p < 0.0001$; *Fend*, $df = 471$, $p = 0.0062$; *Fmod*, $df = 469$, $p = 0.0023$) и от *S. fulvus* по всем четырем ($df =$ от 450 до 452, p от 0.0003 до 0.0001). При этом сравнение выборок различных по статусу гибридных особей (*F1*, *Hm*, *Hf*, *Hcomb*) также выявило достоверные различия почти по всем показателям у всех пар сравнения (табл. 4). При сравнении гибридных особей, имеющих в генотипе сочетание разных видоспецифических генов в гомозиготном состоянии (*Hcomb*), с другими группами гибридов выявлено максимальное число

достоверно отличающихся показателей — 11 (из 15 возможных: 5 показателей на 3 пары сравнения). Далее идут беккроссы с *S. major* (*Hm*) — 10, затем беккроссы с *S. fulvus* (*Hf*) — 9 и завершают ряд гетерозиготы (условно гибриды от прямого скрещивания особей родительских видов, *F1*) — 8. Подтвержденная многофакторным дисперсионным анализом декомпозиционная гипотеза ($F = 18.343$, $p < 0.0001$) и выявленная по биоакустическим показателям дифференциация гибридного населения послужили основанием для проведения дискриминантного анализа биоакустических показателей по средним для особи значениям.

Пошаговый дискриминантный и кластерный анализы биоакустических показателей четырех групп гибридов и родительских видов из гибридного поселения большого и желтого сусликов выявили надежную кластеризацию всех категорий особей. Первая дискриминантная функция (DF 1) описывает 67.3% общей дисперсии ($EV = 1.346$, $\chi^2 = 76.81$, $p < 0.0001$) (рис. 5a). По оси этой функции

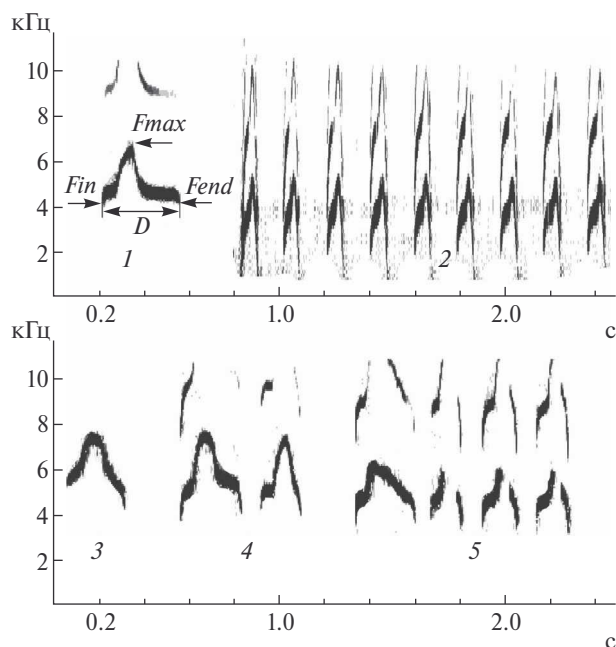


Рис. 4. Сонограммы предупреждающих об опасности звуковых сигналов сусликов из гибридного поселения большого и желтого сусликов: 1 — большие (*Spermophilus major*), 2 — желтые (*S. fulvus*), 3–5 — межвидовые гибриды *S. major* × *S. fulvus*. Схема измерения частотных характеристик (F_{in} , F_{max} , F_{end} , кГц) и длительность (D , с) звуковых сигналов показаны на сонограмме большого суслика (1).

максимальные факторные нагрузки (0.849 и 0.749) отмечены для начальной частоты (F_{in}) и длительности звукового сигнала (D), а расположение центроидов эллипсов рассеивания в пространстве дискриминантных функций характеризует увеличение этих биоакустических показателей. Вторая дискриминантная функция (DF 2) описывает только 22.5% общей дисперсии ($EV = 0.449$, $\chi^2 = 30.32$, $p = 0.0002$) и связана с более низкими по значению факторными нагрузками (0.747 и 0.366) показателей частотной модуляции (F_{mod}) и начальной частоты (F_{in}) звуковых сигналов. Таким образом, центроиды областей рассеивания биоакустических показателей только двух групп гибридных особей (Hf и $Hcomb$) располагаются между центроидами эллипсов родительских видов (Sm и Sf). В противоположность этому, центроид показателей гибридных особей с гетерозиготными генотипами ($F1$) и центроид показателей беккроссов (Hm) с *S. major* сближены с центроидом *S. major* (Sm). Выявленную группировку центроидов разных категорий особей подтверждают результаты кластерного анализа их средних канонических переменных (рис. 5с). Гибридные особи с гетерозиготными генотипами ($F1$), беккроссы с *S. major* (Hm) и *S. major* (Sm) образуют один кластер, характеризующийся 21%

отличий от максимальной дистанции в анализе. Кластер гибридов-беккроссов с *S. fulvus* (Hf) и гибридов с сочетанием видоспецифических генов в генотипах ($Hcomb$) имеет 24% различий. Наибольшие отличия от максимальной дистанции (72%) имеет ветвь *S. fulvus* (Sf), что косвенно указывает на интрогрессивный характер гибридизации в сторону *S. major*.

Анализ биоакустических показателей предупреждающего об опасности сигнала сусликов из гибридного поселения *S. major* и *S. suslicus* показал, что гибридизирующие виды достоверно различаются только по частотным показателям (F_{in} , F_{max} , F_{end} , F_{mod}) ($df = 447$, $p < 0.0001$) (рис. 6, табл. 4). Гибридные особи (H , $n = 24$) достоверно отличаются от особей *S. major* по всем биоакустическим показателям ($df = 886$, $p < 0.0001$), а от особей *S. suslicus*, как и при сравнении родительских видов, только по частотным показателям ($df = 577$, $p < 0.0001$). При сравнении выборки гибридных особей ($F1$, Hm , Hs , $Hcomb$) были выявлены достоверные различия (табл. 4). Было зафиксировано 15 (из 15 возможных) биоакустических признаков, которые позволяют различать группы гибридных особей. Подтвержденные многофакторным дисперсионным анализом ($F = 96.343$, $p < 0.0001$) данные о дифференциации гибридного населения по биоакустическим показателям послужили основанием для проведения дискриминантного анализа выборки этих показателей по средним для особи значениям.

Результаты пошагового дискриминантного и кластерного анализов биоакустических показателей четырех групп гибридов и родительских видов из гибридного поселения большого и крапчатого сусликов подтвердили дифференциацию этих групп особей, выявленную по генетическим маркерам. Первая дискриминантная функция (DF 1) описывает 88.9% общей дисперсии ($EV = 8.101$, $\chi^2 = 119.17$, $p < 0.0001$) (рис. 5б). По оси этой функции максимальные факторные нагрузки выявлены для начальной и конечной частот и частотной модуляции сигнала (0.857, 0.773 и -0.801 соответственно). Расположение в пространстве дискриминантных функций центроидов эллипсов рассеивания определяется изменениями биоакустических показателей — увеличением двух первых и уменьшением третьего. Вторая дискриминантная функция (DF 2) описывает только 6.3% общей дисперсии ($EV = 0.826$, $\chi^2 = 30.84$, $p = 0.0021$) и связана с более низкими по значению факторными нагрузками (0.622 и 0.424) показателей длительности (D) сигнала и частоты модуляции (F_{mod}). В целом центроиды областей рассеивания биоакустических показателей всех групп гибридных особей располагаются ближе к центроиду эллипса рассеивания биоакустических показателей *S. major* (Sm), а не к центроиду эллипса рассеивания биоакустических

Таблица 4. Биоакустические показатели предупреждающих об опасности звуковых сигналов больших (*Spermophilus major*), желтых (*S. fulvus*), крапчатых (*S. suslicus*) сусликов и их гибридов (*S. major* × *S. fulvus*, *S. major* × *S. suslicus*)

Категория особей	Число звуков (число особей)	Биоакустические показатели ($M + m$)				
		Длительность, D , мс	Начальная частота, Fin , Гц	Максимальная частота, $Fmax$, Гц	Конечная частота, $Fend$, Гц	Частотная модуляция, $Fmod$, Гц
Гибридное поселение $S. major$ – $S. fulvus$						
$S. major, m$	88 (10)	284.3±9.5 a, b, d, e, f, g	3816.8±50.2 a, b, f	6144.6±62.3 a	3523.8±61.4 a, b, f, g	2650.2±50.8 b, e, f, g
$S. fulvus, f$	69 (10)	91.6±8.7 a, c, h, i, j, k	2452.7±40.5 a, c, h, i, j, k	4977.1±72.4 a, c, h, i, j, k	2668.6±37.9 a, c, h, i, j, k	2568.5±67.7 c, j, k
$S. major \times S. fulvus, H$	385 (40)	180.5±4.3 b, c	3648.4±34.3 b, c	6098.7±31.8 c	3327.3±31.2 b, c	2891.7±35.7 b, c
$S. major \times S. fulvus, F1$	79 (10)	176.6±9.8 d, h, l, n	3770.4±69.7 h, m	6075.0±58.8 h, n	3613.0±92.6 h, m, n	2609.5±86.3 m, n
$S. major \times S. fulvus, Hm$	91 (10)	219.7±9.1 e, i, l, o, p	3979.5±46.7 i, o, p	5952.1±77.7 i, p	3570.6±51.3 i, o, p	2405.1±60.5 e, o, p
$S. major \times S. fulvus, Hs$	115 (11)	183.8±8.4 f, j, o, q	3221.1±59.2 f, j, m, o, q	6053.6±61.1 j	3079.7±40.7 f, j, m, o	3192.9±49.0 f, j, m, o
$S. major \times S. fulvus, Hcomb$	100 (9)	144.1±4.4 g, k, n, p, q	3742.1±68.9 k, p, q	6302.8±48.3 k, n, p	3164.8±51.2 g, k, n, p	3211.1±57.0 g, k, n, p
Гибридное поселение $S. major - S. suslicus$						
$S. major, m$	379 (11)	280.3±3.2 b, d, e, g	4128.7±17.5 a, b, d, e, f, g	6376.2±25.24 a, b, d, e, f, g	3762.4±21.6 a, b, d, e, f, g	2632.7±25.1 a, b, d, f, g
$S. suslicus, s$	70 (11)	263.5±7.7 h, i, k	8901.4±65.7 a, c, h, i, j, k	9323.0±47.7 a, c, h, i, j, k	8923.4±47.2 a, c, h, i, j, k	514.0±39.4 a, c, h, i, j, k
$S. major \times S. suslicus, H:$	509 (24)	253.7±4.8 b	5877.3±56.9 b, c	7541.4±54.3 b, c	5830.5±73.3 b, c	1926.0±29.2 b, c
$S. major \times S. suslicus, F1$	154 (11)	233.5±3.6 d, h, l, m, n	6296.2±51.1 d, h, l, m, n	7523.9±55.2 d, h, l, m	6147.2±62.5 d, h, l, m, n	1499.1±38.6 d, h, l, m, n
$S. major \times S. suslicus, Hm$	103 (4)	204.9±8.1 e, i, l, o, p	3850.1±50.0 e, i, l, o, p	5873.0±52.7 e, i, l, o, p	3383.6±68.1 e, i, l, o, p	2511.9±43.6 i, l, o, p
$S. major \times S. suslicus, Hs$	219 (6)	275.3±9.3 m, o, q	6665.5±53.1 f, j, m, o, q	8387.1±67.0 f, j, m, o, q	6992.7±70.2 f, j, m, o, q	1796.8±34.5 f, j, m, o, q
$S. major \times S. suslicus, Hcomb$	33 (3)	356.5±6.9 g, k, n, p, q	5019.5±51.9 g, k, n, p, q	7218.0±34.9 g, k, p, q	4277.2±70.8 g, k, n, p, q	2946.9±80.1 g, k, n, p, q

Примечания. а–р – пары сравнения с достоверными различиями: а–с при $p \leq 0.017$, поправка Бонферрони ($k = 3 - m, f, H$ и m, s, H); d–q при $p \leq 0.008$, поправка Бонферрони ($k = 6 - m, f, F1, Hm, Hf, Hcomb$ и $m, s, F1, Hm, Hs, Hcomb$). Обозначения выделенных групп гибридов такие же, как в табл. 1.

показателей *S. suslicus* (*Ss*). Центроиды показателей гибридных особей с гетерозиготными генотипами (*F1*) и центроиды показателей беккроссов от возвратных скрещиваний гибридов с *S. suslicus* (*Hs*) имеют условно промежуточное расположение. Выявленную в ходе дискриминантного анализа группировку центроидов разных категорий особей

иллюстрируют и результаты кластерного анализа их средних канонических переменных (рис. 5з). Гибриды с сочетанием видоспецифических генов в генотипах (*Hcomb*), беккроссы с *S. major* (*Hm*) и особи *S. major* (*Sm*) образуют один кластер, характеризующийся 36% отличий от максимальной дистанции в анализе. Кластер гибридов-беккроссов

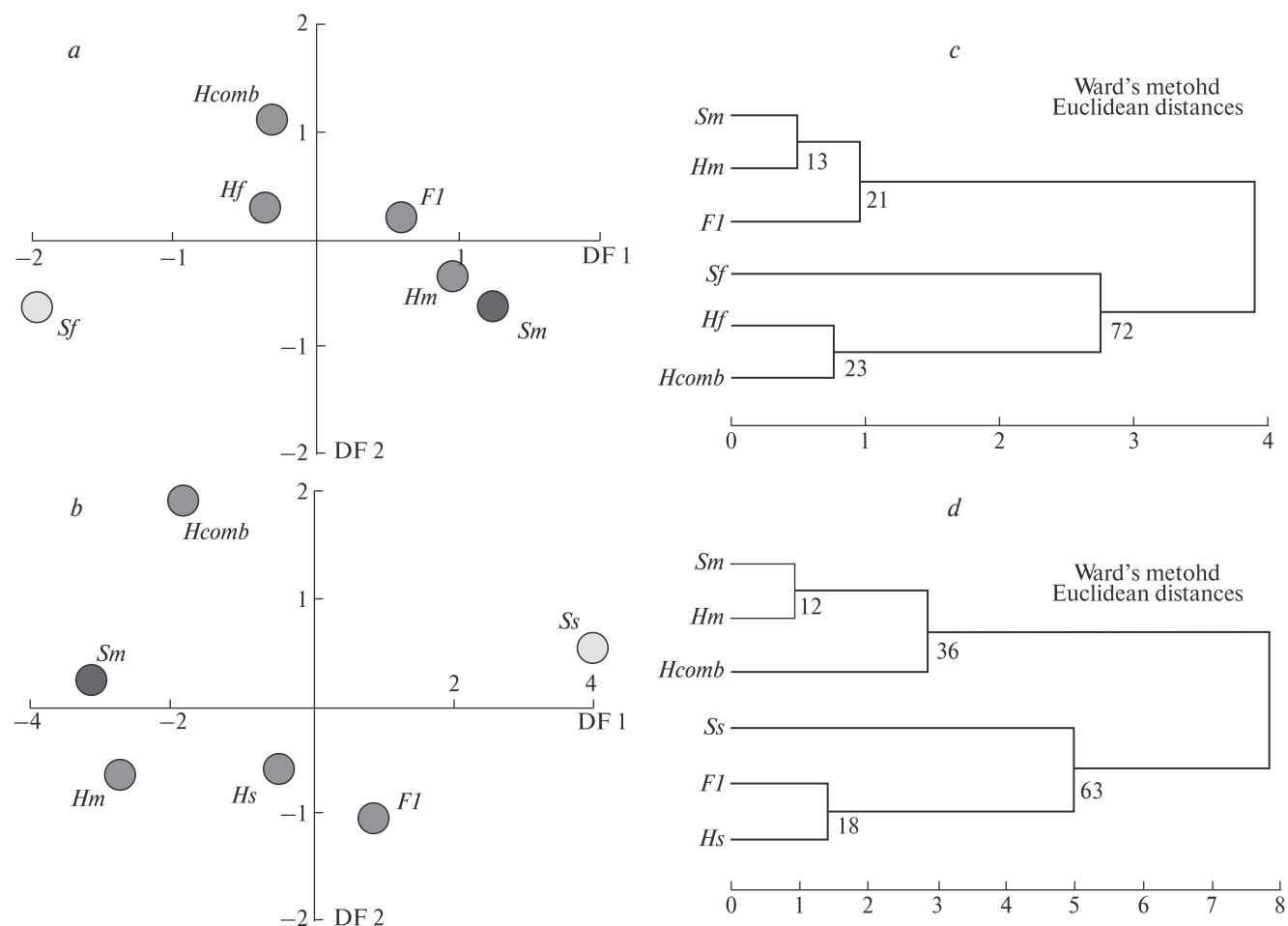


Рис. 5. Результаты пошагового дискриминантного и кластерного (по средним каноническим переменным, метод Варда) анализов биоакустических признаков выборок гибридов и особей родительских видов из гибридной зоны большого и желтого сусликов (a, c) и зоны симпатрии большого и крапчатого сусликов (b, d). Обозначения те же, что и на рис. 1.

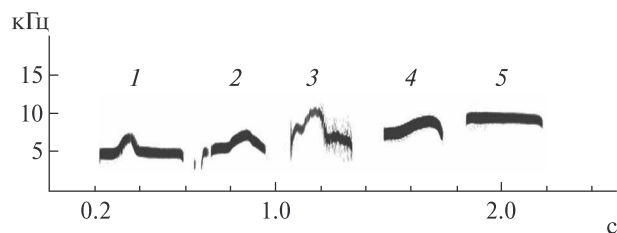


Рис. 6. Сонограммы предупреждающих об опасности звуковых сигналов сусликов из гибридного поселения большого и крапчатого сусликов: 1 – большие (*Spermophilus major*), 2–4 – межвидовые гибриды *S. major* × *S. suslicus*, 5 – крапчатые (*S. suslicus*). Схема измерения частотных характеристик (*Fin*, *Fmax*, *Fend*, кГц) и показателя длительности (*D*, с) звуковых сигналов такая же, как и на рис. 4.

с *S. suslicus* (*Hs*) и гибридных особей с гетерозиготными генотипами (*F1*) имеет 18% отличий от максимальной дистанции. Наибольшие отличия (63%) от максимальной дистанции в анализе имеет ветвь *S. suslicus* (*Ss*), что косвенно указывает на интрогрессивный характер гибридизации в сторону *S. major*.

Приведенные выше результаты анализа размеров, окрасочных и биоакустических признаков гибридного населения из двух контактных поселений сусликов свидетельствуют о довольно специфическом характере наследования признаков родительских видов и о наличии четкой дифференциации гибридов по генетическому статусу. Для выявления общих закономерностей и последствий скрещивания родительских видов был проведен дискриминантный и кластерный анализы, но уже с использованием комплекса этих признаков. Для их подбора использовали критерий

Лямбда Уилкса (Wilks' Lambda), показывающий уровень достоверности различий между средними значениями функций пошагового дискриминантного анализа для исследуемых групп гибридов. Для гибридов *S. major* и *S. fulvus* такими признаками оказались длина плюсны (0.609, $p < 0.0001$), белизна верха головы (0.556, $p = 0.0082$), оттенок верха головы (0.766, $p < 0.0001$), начальная частота (0.390, $p = 0.0001$), частотная модуляция (0.339, $p = 0.0037$) и длительность (0.356, $p = 0.0011$) предупреждающего об опасности сигнала. Для гибридов *S. major* и *S. suslicus* такими признаками являлись длина плюсны (0.124, $p < 0.0001$), белизна верха головы (0.546, $p = 0.0193$), начальная (0.084, $p = 0.0018$) и конечная (0.072, $p = 0.0182$) частоты, а

также частотная модуляция (0.072, $p = 0.0182$) предупреждающего об опасности сигнала.

Предварительно сформированные по генетическому статусу группы (выборки) гибридных особей были верифицированы в ходе проведения пошагового дискриминантного анализа по результатам классификации особей по значениям дискриминантных функций. Для гибридов большого и желтого сусликов совпадение выборок и результатов классификации для гибридов *F1* составило 66.7% (6 из 9 особей, 1 – *Sf*, 1 – *Hm*, 1 – *Hcomb*), для гибридов *Hm* – 75.0% (6 из 8 особей, 1 – *F1*), для гибридов *Hf* – 77.8% (7 из 9 особей, 1 – *Sf*, 1 – *Hcomb*), а для гибридов *Hcomb* – 55.6% (5 из 9 особей, 2 – *F1*, 2 – *Hf*). Для большого и крапчатого суслика были

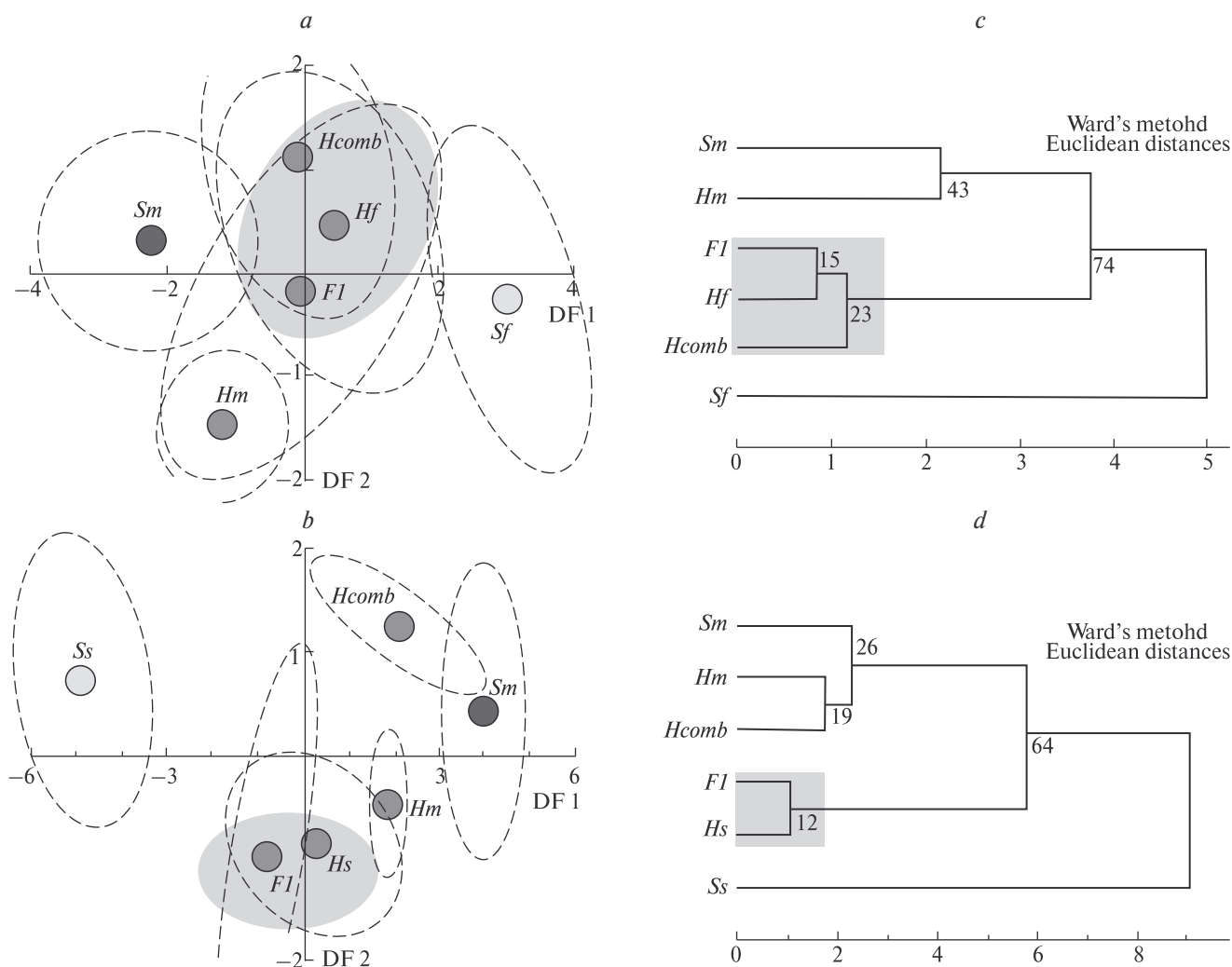


Рис. 7. Результаты пошагового дискриминантного и кластерного (по средним каноническим переменным, метод Варда) анализов размерных, окрасочных и биоакустических признаков выборок гибридов и особей родительских видов из гибридной зоны большого и желтого сусликов (a, c) и зоны симпатрии большого и крапчатого сусликов (b, d). Пунктиром показаны эллипсы рассеивания (95% вероятности), показателей признаков в пространстве дискриминантных функций. Обозначения те же, что и на рис. 1. Пояснения в тексте.

получены более высокие значения: для гибридов *F1* – 90.9% (10 из 11 особей, 1 – *Hs*), для гибридов *Hm* – 100.0% (3 из 3 особей), для гибридов *Hs* – 33.3% (2 из 6 особей, 1 – *Sm*, 3 – *F1*), а для гибридов *Hcomb* – 50.0% (2 из 4 особей, 1 – *Sm*, 1 – *F1*).

Результаты пошагового дискриминантного и кластерного анализов показывают, что в изученных контактных поселениях сусликов гибридное население достоверно дифференцировано по размерным, окрасочным и биоакустическим признакам и некоторые их категории кластеризуются в группы (рис. 7). В гибридном поселении большого и желтого сусликов такая группа сформирована гибридами с гетерозиготными генотипами (*F1*), беккроссами с *S. fulvus* (*Hf*) и гибридами с сочетанием видоспецифических генов в генотипах (*Hcomb*). В пространстве дискриминантных функций ($DF1 = 69.1\%$, $EV = 3.201$, $\chi^2 = 125.11$ при $p < 0.0001$; $DF2 = 14.1\%$, $EV = 0.668$, $\chi^2 = 56.22$ при $p < 0.0001$) эта группа занимает центральное положение по градиенту (для $DF1$ увеличения длины плюсны (0.715) и оттенка верха головы (0.330), а также по градиенту уменьшения начальной частоты (–0.542) и длительности (–0.512) звуковых сигналов. В гибридном поселении большого и крапчатого сусликов такая группа представлена гибридами с гетерозиготными генотипами (*F1*) и беккроссами с *S. suslicus* (*Hs*) и также занимает центральное положение в пространстве дискриминантных функций ($DF1 = 90.2\%$, $EV = 11.427$, $\chi^2 = 135.57$ при $p < 0.0001$; $DF2 = 6.0\%$, $EV = 0.7658$, $\chi^2 = 38.56$ при $p = 0.0013$) по градиенту (для $DF1$ увеличения длины плюсны (0.715) и частотной модуляции звуковых сигналов (0.666) и градиенту уменьшения начальной (–0.693) и конечной (–0.629) частот криков. Формирование таких группировок категорий гибридных особей подтверждается результатами кластерного анализа. При этом группа гибридных особей *S. major* $\times$ *S. fulvus* (*F1*, *Hf* и *Hcomb*) характеризуется 74% отличий от максимальной дистанции в анализе, а гибриды *S. major* $\times$ *S. suslicus* (*F1* и *Hs*) – 64% отличий. При этом второй кластер с участием гибридных особей включает особей *S. major* (*Sm*) и беккроссов с этим же видом. Эта особенность кластеризации указывает на интрогрессивный характер гибридизации в изученных контактных поселениях сусликов.

ОБСУЖДЕНИЕ

Результаты анализа размерных, окрасочных и биоакустических признаков гибридных особей с разным генетическим статусом указывают на четкую дифференциацию гибридного населения в векторном пространстве изменчивости этих признаков родительских видов. При этом отмечается как смещение признаков у некоторых категорий гибридов в сторону одного из гибридизирующих видов, так и достоверное отклонение от этих видов.

Возвращаясь к полученным результатам сравнительного исследования размерных, окрасочных

и биоакустических особенностей гибридных особей, рассмотрим эти результаты применительно к концепции барьерных факторов межвидовой гибридизации. Предварительно отметим, что изученное нами долговременное существование гибридного населения в зонах вторичных контактов *S. major*–*S. fulvus* и *S. major*–*S. suslicus* определяется и поддерживается активным расселением больших сусликов, формирующих контактные поселения в области обитания аборигенных видов (*S. fulvus* – левобережное Поволжье и *S. suslicus* – правобережное Поволжье) (Титов, 2009).

По морфологическим признакам евразийские виды сусликов достаточно хорошо различимы. По степени этих различий они являются так называемыми хорошими “линнеевскими” видами. *S. major* и *S. fulvus* сходны по размерам, а *S. major* и *S. suslicus* сильно различаются по всем размерным показателям (Огнев, 1947; Громов и др., 1965; Громов, Ербаева, 1995). Существование естественной гибридизации между столь разными видами, какими являются *S. major* и *S. suslicus*, по нашему мнению, явление уникальное, но вполне объяснимое с позиций поведенческой экологии этой группы грызунов. Являясь зимоспящими грызунами, суслики характеризуются довольно сжатым по времени периодом наземной активности. За 2–3 месяца эти грызуны должны произвести потомство и подготовиться к очередной гibernации. Успешное спаривание, проходящее в очень сжатые сроки, затрудняется различающимися сроками выхода из спячки самцов и самок и, несмотря на довольно структурированный репертуар репродуктивной активности (Титов, 2003, 2004), часто характеризуется промискуитетными сексуальными контактами (Титов и др., 2006).

Промежуточный характер наследования размерных признаков у гибридов, по нашему мнению, способствует повышению частоты взаимодействий гетероспецифических особей, так как размывает hiatus различий родительских видов. Для сходных по размерам видов (*S. major* и *S. fulvus*) эти отношения, скорее всего, не критичны, поскольку значимых различий экстерьерных признаков у них практически нет. Совершенно иная ситуация наблюдается в отношении хорошо дифференцированных видов (*S. major* и *S. suslicus*). Здесь различия в размерах могут стать лимитирующими для инициации и продолжения межвидового контакта. Преодолеть этот размерный барьер возможно только при условии контактирования разновозрастных и по этой причине сходных по размерам особей родительских видов. Как показывают наши наблюдения, молодые самцы *S. major* значительно опаздывают с пробуждением после спячки и по этой причине не могут участвовать в размножении в составе своей видовой популяции. Так как первый выход молодых самцов *S. major* на поверхность совпадает с гоном у *S. suslicus*, а их размеры (*L*) почти не отличаются от размеров эструсных самок *S. suslicus*

(тест Манна – Уитни, $U = 30.0$, $Z = -2.19$, $p = 0.028$), возникают условия для межвидовых сексуальных контактов. На существование такой ситуации указывают отловы (2002–2008) гибридных особей в смешанных поселениях большого и крапчатого сусликов. Все отловленные гибриды ($n = 7$) имели специфический для крапчатого суслика митотип (D1), что указывает на их происхождение в результате спаривания самки *S. suslicus* и самца *S. major* (Титов, 2009).

Анализ размерных показателей гибридных особей позволил установить промежуточный характер наследования признаков родительских видов у гибридов с гетерозиготными генотипами (F1) и беккроссов с особями аборигенных родительских (*S. fulvus*, *S. suslicus*) видов (*Hf* и *Hs*), а также выявить тенденцию смещения признаков в сторону расселяющегося *S. major* у соответствующих беккроссов (*Hm*). Интересное положение в видовых пространствах изменчивости гибридирующих видов занимают гибриды (*Hcomb*) с сочетанием видоспецифических генов в генотипе (рис. 1). Если для пары *S. major* и *S. fulvus* гибриды (*Hcomb*) включены в группы с гибридами *F1* и *Hf* и имеют промежуточное расположение, то в паре *S. major* и *S. suslicus* они значительно уклоняются от общей области изменчивости населения гибридных популяций. От групп гибридов *F1* и *Hs* гибриды (*Hcomb*) смещаются в сторону уменьшения длины тела, а от гибридов *Hm* и особей *S. major* – в сторону увеличения длины плюсны и хвоста. Таким образом, гибриды с сочетанием генов *S. major* и *S. suslicus* в генотипе (*Hcomb*) относительно гибридов *F1* имеют более длинные плюсну и хвост и менее длинное тело. Такие гибриды способны уклониться в процессе отбора от родительских форм и гибридов между ними. Заметим, что в аспекте вопроса барьерных факторов решающее значение среди выявленных размерных признаков имеет длина тела. Другие размерные показатели особей хорошо работают в качестве дифференцирующих гибридное население признаков.

У сусликов – дневных грызунов открытых пространств – развито дихроматическое цветовое зрение (Орлов, 1972). Цветовое видение дихроматов может быть представлено в двухмерной плоскости, где одна координата представляет яркость, а другая – оттенок (Jacobs, 2009). При этом пигменты колбочек у сусликов представлены SWS1 и LWS типами фотопигмента опсина. Спектральная пиковая чувствительность колбочек находится в диапазоне коротких (S, 440 нм, синяя зона спектра, 73%) и средних (M, 520 нм, зеленая зона спектра, 27%) волн соответственно с одновременной длинноволновой адаптацией (625–740 нм, красная зона спектра) (Jacobs et al., 1985). По этой причине в нашем исследовании мы использовали только два окрасочных показателя – оттенок и белизна, рассчитанных по показателям поглощения в этих трех диапазонах светового спектра.

По окрасочным показателям родительские формы хорошо различимы. Если в паре *S. major* и *S. fulvus*

различия выявлены по оттеночным показателям, а именно по выраженности серого и рыжего оттенков у первого и желто-чепрачного оттенков у второго вида, то для *S. major* и *S. suslicus* выявленные различия связаны с показателями белизны окраски. Большой суслик имеет более светлую окраску с выраженными серым тоном и светлой рябью, тогда как крапчатый суслик окрашен намного темнее и имеет выраженный крап в виде крупных белых пятен.

Анализ окрасочных показателей изученных генетических групп гибридов сусликов выявил разный характер их отличий от признаков родительских видов. Гибриды *S. major* × *S. fulvus* окрашены в более рыжие тона (различия по оттенку к красному спектру, O), а гибриды *S. major* × *S. suslicus* имеют более светлую окраску (рис. 2, 3). При этом у последних сохраняется характерный для *S. suslicus* выраженный крап.

Таким образом, особенность наследования окрасочных показателей у гибридов свидетельствует о размытых границах изменчивости этого фенотипического признака при сравнении генетических групп гибридных особей. Эта особенность не позволяет четко выявить дифференциацию гибридного населения в соответствии с генетическим статусом конкретной гибридной особи. При этом различия гибридных особей и родительских форм остаются достоверно значимыми и с учетом диагностических признаков надежными.

У наземных беличьих, поселения которых приурочены к открытым ландшафтам, звуковая сигнализация выполняет две основные популяционные функции. Издаваемый особью крик является опознавательным знаком ее пространственной локализации, а крик в момент опасности предупреждает конспецификов о возникновении этой опасности (Панов, 1983; Никольский, 1984, 1992; Crook, 1970; Alexander, 1974). Особенности предупреждающего об опасности звукового сигнала у сусликов являются достаточно надежным диагностическим признаком при определении их видовой принадлежности (Никольский, 1979). В контактных поселениях особенности звуковой сигнализации зверьков родительских видов и зверьков, имеющих гибридное происхождение, хорошо различимы, а сами сигналы являются надежными маркерами для диагностики видовой принадлежности особи (Титов и др., 2005). При этом гибридные особи, как правило, характеризуются промежуточным типом наследования этого признака. Однако были выявлены факты, что предупреждающий об опасности звуковой сигнал гибридов по своим характеристикам оказывается ближе к крикам одного из родительских типов, а также возможно формирование сигналов новых типов, не свойственных родителям (Никольский и др., 1984). Объяснением этого явления может служить широкая ситуативная изменчивость сигнала, отмеченная для сусликов (Формозов, Никольский, 1986).

Проведенный биоакустический анализ предупреждающего об опасности сигнала гибридов, обнаруженных в двух контактных поселениях, позволил выявить общий механизм наследования акустических признаков родительских видов у гибридных особей, а также выяснить роль акустической активности для изоляции и интеграции видов в условиях симбиотопии. В целом у гибридов гибридизирующих пар видов сусликов (*S. major* и *S. fulvus*, а также *S. major* и *S. suslicus*) отмечается промежуточный характер наследования акустических показателей одиночных криков родительских видов. Для гибридов *S. major* × *S. fulvus* был обнаружен также особый механизм наследования серийного (до 6–8 криков) характера звуковых сигналов *S. fulvus* (Титов, 2009). Так, гибриды *S. major* × *S. fulvus* могут ситуативно издавать как одиночные крики (предупреждающий об опасности звуковой сигнал на поверхности), так и, что случается значительно реже, короткие (2–3 сигнала) серии криков (предупреждающий об опасности звуковой сигнал при уходе в нору). При этом серийные сигналы гибридов по своим характеристикам ближе к сигналам *S. fulvus*, тогда как одиночные — ближе к крикам *S. major* (рис. 4). Именно по этой причине гетерозиготные гибриды (*FI*) и беккроссы с *S. major* группируются по биоакустическим показателям с *S. major*, в то время как группы гибридных особей с сочетанием генов родительских видов в генотипе (*Hcomb*) и беккроссы с *S. fulvus* занимают промежуточное положение (рис. 5а).

Совершенно иная ситуация наблюдается при анализе гибридов большого и крапчатого сусликов. Все категории гибридных особей смещаются в сторону *S. major* вследствие понижения почти всех частотных показателей их криков (*Hin*, *Hend*, *Hmod*) относительно высокочастотного сигнала *S. suslicus* (рис. 5б). При этом по показателям длительности (*D*) и частотной модуляции (*Hmod*) звуковых сигналов гибриды с сочетанием генов *S. major* и *S. suslicus* в генотипе (*Hcomb*) значительно уклоняются как от общей группы гибридных особей, так и от особей *S. major*.

Относительно выше сказанного показательные результаты, полученные Никольским с соавторами (1983) в исследовании изменчивости звукового сигнала степного (*Marmota bobak* Müller 1776) и серого (*Marmota baibacina* Kastchenko 1899) сурков в зоне вторичного контакта. Было установлено, что по характеристикам частотной модуляции видовые сигналы видоспецифичны. В то же время авторы указывают, что “в зоне контакта сигнал отличается очень широкой изменчивостью, включая как все известные варианты обоих видов, так и промежуточные типы, не известные ни у одного из них” (Никольский и др., 1983). На этом основании исследователи приходят к выводу, что такое размытие видовых границ изменчивости сигнала, предупреждающего об опасности, подтверждают гипотезу Капитанова (1966) о гибридном происхождении сурков из зоны вторичного

контакта. Описанные выше результаты в целом схожи с полученными нами по гибридам сусликов, но выявленная широкая изменчивость звуковых сигналов гибридов степного и серого сурка является результатом былой и продолжительной интрогрессии. В нашем исследовании мы приводим описание последствий более коротких по времени (20–30 лет) событий гибридации видовых форм, которые свидетельствуют о сравнительно быстром накоплении новых признаков в гибридных популяциях как материала для дальнейших микроэволюционных процессов.

Таким образом, в целом у гибридов сусликов выявлен промежуточный характер наследования биоакустических признаков родительских видов. Но механизм наследования, вероятно, сложный и дискретный и затрагивает как структурные, так и частотные характеристики звуковых сигналов.

Полученные результаты по особенностям наследования биоакустических показателей у гибридных особей сусликов позволяют прояснить возможную роль акустической активности для контактирующих видов в условиях симбиотопического обитания. В результате гибридации в популяции появляются гибридные особи, несущие промежуточные акустические признаки. Дивергентный разрыв между акустическими системами гибридизирующих видов становится градиентным, его заполняют промежуточные акустические элементы гибридных особей, а в случаях возвратных скрещиваний — целая серия звуковых сигналов, уклоняющихся в сторону одного или другого из контактирующих видов. В результате этого в гибридной популяции наблюдается совершенно новое акустическое сигнальное поле, в котором объединяются все категории особей.

Результаты анализа гибридов по комплексу размерных, окрасочных и биоакустических признаков выявил устойчивую дифференцированную структуру гибридного населения (рис. 7). При этом характер кластеризации выявленных групп гибридов и родительских видов четко указывает на интрогрессивный характер гибридации в сторону *S. major*, расселяющегося и формирующего зоны гибридации за счет экспансии новых территорий. Аборигенные виды (*S. fulvus* и *S. suslicus*) оказываются вне области изменчивости признаков гибридных особей, в то время как беккроссы с особями этих видов (*Hf* и *Hs*) и гибриды с гетерозиготными генотипами (*FI*) формируют отдельный, как от беккроссов с *S. major*, так и особей *S. major*, кластер. Последняя особенность, как и неоднозначное расположение групп гибридов с сочетанием видоспецифических генов в генотипе (*Hcomb*), указывает на возможность закрепления новых признаков у гибридных форм.

Таким образом, полученные результаты указывают на повышение уровня изменчивости размерных, окрасочных и биоакустических признаков в гибридных популяциях. Усиление

изменчивости связано с размытием дивергентного хиатуса специфических признаков родительских форм за счет формирования дифференцированного гибридного населения. По мере того, как в популяции накапливаются гибридные особи с различным сочетанием родительских признаков, возникает ситуация, когда в гибридогенной популяции появляется достаточное количество гибридов с комбинированным сочетанием родительских признаков (*Hcomb*). В гибридном поселении большого и желтого сусликов доля таких гибридов, по нашим данным, составляет 22.5% ($n = 40$), а в гибридном поселении большого и крапчатого сусликов — 12.5% ($n = 24$). Эта категория гибридных особей может рассматриваться как материал для возможных дальнейших микроэволюционных процессов и процесса видообразования в целом.

БЛАГОДАРНОСТИ

Исследование выполнено за счет гранта Российского научного фонда № 22-24-00108, <https://rscf.ru/project/22-24-00108/>

СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

Сбор биоматериала проводился неинвазивными методами с учетом Директивы 2010/63/ЕС Европейского парламента и Совета Европейского союза о защите животных, используемых в научных целях (статьи 9 и 42). Используемые методы соответствовали рекомендациям ASAB/ABS, указанным в “Руководстве по обращению с животными в поведенческих исследованиях и обучении” (Buchanan et al., 2012). Исследования были одобрены Локальным комитетом по этике при Федеральном государственном бюджетном образовательном учреждении высшего образования “Пензенский государственный университет” (последний протокол № 7 от 23.03.2023).

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Авторы заявляют, что исследование проводилось в отсутствие каких-либо коммерческих или финансовых отношений, которые могли бы быть истолкованы как потенциальный конфликт интересов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Гашев С.Н., 1999. Фотокolorиметрирование шкур млекопитающих с помощью цветного сканера к IBM PC // Материалы междунар. совещ. “Териофауна России и сопредельных территорий” (VI съезд Териол. об-ва). М.: Наука. С. 57.
- Громов И.М., Бибиков Д.И., Калабухов Н.И., Мейер М.Н., 1965. Наземные беличьи (Marmotinae). Фауны СССР. Млекопитающие. М.—Л.: Наука. Т. 3. Вып. 2. 467 с.
- Громов И.М., Ербаева М.А., 1995. Млекопитающие фауны России и сопредельных территорий (зайцеобразные, грызуны). СПб.: Наука. 641 с.
- Денисов В.П., 1961. Отношения малого и крапчатого сусликов на стыке их ареалов // Зоологический журнал. Т. 40. Вып. 7. С. 1079–1085.
- Денисов В.П., 1963. Распространение малого суслика в Саратовской области и взаимоотношения этого вида с крапчатым и рыжеватым сусликами в местах смыкания их ареалов. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Саратов: Саратовский государственный университет. 23 с.
- Ермаков О.А., 1996. Большой и малый суслики в Поволжье: их распространение и взаимоотношения. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М.: Московский государственный университет. 24 с.
- 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.
- 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.
- Ермаков О.А., Титов С.В., Сурин В.Л., Формозов Н.А., 2007. Новые сведения о гибридизации сусликов (*Spermophilus*): находки в Казахстане // VIII съезд Териологического общества. М.: ТНИ КМК. С. 146.
- Капитонов В.И., 1966. Распространение сурков в Центральном Казахстане и перспективы их промысла // Труды Ин-та зоол. АН КазССР. Вып. 26. С. 94–134.
- Кузьмин А.А., 2009. Зона гибридизации большого (*Spermophilus major* Pall., 1778) и крапчатого (*S. suslicus* Güld., 1770) сусликов: экологические, поведенческие и генетические особенности. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Москва: Московский государственный университет. 24 с.
- Никольский А.А., 1979. Видовая специфика предупреждающего об опасности сигнала сусликов (*Citellus*, Sciuridae) Евразии // Зоологический журнал. Т. 58. Вып. 8. С. 1183–1193.
- Никольский А.А., 1984. Звуковые сигналы млекопитающих в эволюционном процессе. М.: Наука. 199 с.
- Никольский А.А., 1992. Экологическая биоакустика млекопитающих. М.: Наука. 120 с.
- Никольский А.А., Янина И.Ю., Рutowская М.В., Формозов Н.А., 1983. Изменчивость звукового сигнала степного и серого сурков в зоне вторичного контакта // Зоологический журнал. Т. 62. Вып. 8. С. 1258–1266.
- Никольский А.А., Денисов В.П., Стойко Т.Г., Формозов Н.А., 1984. Звуковой сигнал гибридов первого поколения между малым и крапчатым сусликами (*Citellus suslicus* × *Citellus pygmaeus*, Sciuridae, Rodentia) // Зоологический журнал. Т. 63. № 5. С. 1216–1225.
- Овсяников Н.Г., 1986. Биографический метод в изучении популяции млекопитающих // Методы исследования в экологии и этологии. Пушино: НЦ биол. иссл. АН СССР. С. 157–168.

- Огнев С.И., 1947. Звери СССР и прилежащих стран. Грызуны. М.—Л.: АН СССР. Т. 5. 809 с.
- Орлов О.Ю., 1972. Об эволюции цветового зрения у позвоночных // Проблемы эволюции. Т. 2. Новосибирск. С. 145—178.
- Панов Е.Н., 1983. Поведение животных и этологическая структура популяции. М.: Наука. 423 с.
- Панов Е.Н., 1986. Перспективы изучения гибридных популяций у птиц // Методы исследования в экологии и этологии. Пушино: НЦ биол. иссл. АН СССР. С. 224—242.
- Панов Е.Н., 1989. Гибридизация и этологическая изоляция у птиц. М.: Наука. С. 38—59.
- Стойко Т.Г., 1985. Экспериментальная гибридизация малого и крапчатого сусликов в природных условиях. Автор. дис. ...канд. биол. наук. М.: ИПЭЭ РАН им. А.Н. Северцова. 17 с.
- Титов С.В., 1999. Взаимоотношения крапчатого и большого сусликов в недавно возникшей зоне симпатрии. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М.: Московский государственный университет. 24 с.
- Титов С.В., 2003. Особенности репродуктивного поведения крапчатого суслика (*Spermophilus suslicus*, Rodentia, Sciuridae) в Поволжье // Зоологический журнал. Т. 82. № 11. С. 1381—1392.
- Титов С.В., 2004. Репродуктивное поведение большого суслика, *Spermophilus major* (Rodentia, Sciuridae) // Зоологический журнал. Т. 83. № 9. С. 1148—1159.
- Титов С.В., 2009. Популяционные и генетические механизмы межвидовой гибридизации млекопитающих (на примере рода *Spermophilus*). Автореф. дис. ... докт. биол. наук. М.: Московский государственный университет. 48 с.
- Титов С.В., Ермаков О.А., Сурин В.Л., Формозов Н.А., Касаткин М.В. и др., 2005. Молекулярно-генетическая и биоакустическая диагностика больших (*Spermophilus major* Pallas, 1778) и желтых (*S. fulvus* Lichtenstein, 1823) сусликов из совместного поселения // Бюллетень Московского общества испытателей природы. Отд. Биол. Т. 110. Вып. 4. С. 72—77.
- 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) // Бюллетень Московского общества испытателей природы. Отдел биол. Т. 111. Вып. 5. С. 36—41.
- Титов С.В., Кузьмин А.А., Наумов Р.В., Ермаков О.А., Закс С.С., Чернышова О.В., 2015. Динамика ареалов и современное состояние поселений наземных беличьих в правобережных районах Поволжья (монография). Пенза: ПГУ. 124 с.
- Титов С.В., Кузьмин А.А., Закс С.С., Чернышова О.В., 2018. Апробация нового маркера ядерной ДНК для исследований гибридизации крапчатого (*Spermophilus suslicus* Güld.) и большого (*S. major* Pall.) сусликов // Известия высших учебных заведений. Поволжский регион. Естественные науки. № 4 (24). С. 72—79. <https://doi.org/10.21685/2307-9150-2018-4-8>
- Титов С.В., Кузьмин А.А., Симаков М.Д., Картавов Н.А., 2020. Новые данные о гибридизации крапчатого (*Spermophilus suslicus* Güld.) и большого (*Spermophilus major* Pall.) сусликов в широкой зоне симпатрии // Известия высших учебных заведений. Поволжский регион. Естественные науки. № 1 (29). С. 23—35.
- Титов С.В., Чернышова О.В., Симаков М.Д., Кузьмин А.А., 2022. Методика уточненной типизации мтДНК для исследований гибридизации большого (*Spermophilus major* Pall.) и желтого (*S. fulvus* Licht.) сусликов // Известия высших учебных заведений. Поволжский регион. Естественные науки. № 3. С. 65—73. [doi:10.21685/2307-9150-2022-3-6](https://doi.org/10.21685/2307-9150-2022-3-6)
- Формозов Н.А., Никольский А.А., 1986. Звуковой сигнал гибрида большого и малого сусликов (*Citellus major* × *C. pygmaeus*) // Вестник Моск. ун-та. Сер. 16. Биология. № 4. С. 3—8.
- Шилова С.А., Савинецкая Л.Е., Касаткин М.В., 2002. Смешанные поселения рыжеватого и желтого сусликов в зоне совместного обитания // Поволжский экологический журнал. № 1. С. 82—84.
- Шмыров А.А., Кузьмин А.А., Кузьмин А.А., Титов С.В., 2011. Успех размножения и направление скрещивания особей в гибридной популяции большого (*Spermophilus major*) и желтого (*S. fulvus*) сусликов // Известия РАН. Серия биологическая. № 5. С. 518—523.
- Alexander R.D., 1974. Evolution and social behavior // Ann. Rev. Ecol. Syst. № 5. P. 325—383.
- Brown W.L., Wilson E.O., 1956. Character displacement // Systematic Zoology. V. 5. P. 49—65.
- Buchanan K., Burt de Perera T., Carere C., Carter T., Hailey A. et al., 2012. Guidelines for the treatment of animals in behavioural research and teaching // Anim. Behav. V. 83. P. 301—309.
- Chantrey D.F., Workman L., 1984. Song and plumage effects on aggressive display by the European robin *Erithacus rubecula* // IBIS. V. 126. P. 366—371.
- Crook J.H., 1970. Social organization and environment: aspects of cotemporary social ethology // Anim. Behav. V. 18. P. 197—209.
- Dayan T., Simberloff D., 2005. Ecological and community-wide character displacement: the next generation // Ecology Letters. V. 8. P. 875—894.
- Gerhardt H.C., 1994. Reproductive character displacement of female mate choice in the grey tree frog, *Hyla chrysoscelis* // Anim. Behav. V. 47. P. 959—969.
- Germain R.M., Williams J.L., Schluter D., Angert A.L., 2018. Moving character displacement beyond characters using contemporary coexistence theory // Trends in Ecology & Evolution. V. 33. № 2. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2017.11.002>
- Grant P.R., 1972. Convergent and divergent character displacement // Biological Journal of the Linnean Society. V. 4. P. 39—68.

- Harrison R. G., 1990. Hybrid zones: windows on the evolutionary process // *Ox. surv. Ev. Biol.* № 7. P. 69–128.
- Hewitt G.M., 1988. Hybrid zones – natural laboratories for evolutionary studies // *Trends Ecol. Ev.* № 3. P. 158–167.
- Hewitt G.M., 2001. Speciation, hybrid zones and phylogeography – or seeing genes in space and time // *Mol. Ecol.* № 10. P. 537–549.
- Jacobs G.H., 2009. Evolution of colour vision in mammals // *Philos. Trans. R. Soc. Lond. B. Biol. Sci.* V. 364(1531). P. 2957–2967.
<https://doi.org/10.1098/rstb.2009.0039>
- Jacobs G. H., Neitz J., Crognale M., 1985. Spectral sensitivity of ground squirrel cones measured with ERG flicker photometry // *J. Comp. Physiol. A.* 156, 503–509. <https://doi.org/10.1007/BF00613974>
- Jørgensen S.E., Bastianoni S., Müller F., Patten B.C., Fath B.D. et al., 2007. Ecosystem principles have broad explanatory power in ecology // *A New Ecology. Systems Perspective.* P. 167–198.
- Lack D., 1940. Evolution of the Galapagos finches // *Nature.* V. 146. № 3697. P. 324–327.
- Meyer A., 1993. Phylogenetic relationships and the evolutionary processes in East African cichlid fishes // *Trends in Ecology and Evolution.* V. 8. P. 279–284.
- Nielsen S.N., Fath B.D., Bastianoni S., Marques J.C., Müller F. et al., 2020. Ecosystem Principles Have Broad Explanatory Power in Ecology // *A New Ecology (Second Edition). Systems Perspective.* P. 159–181.
- Pfennig K.S., Pfennig D.W., 2009. Character displacement: ecological and reproductive responses to a common evolutionary problem // *The quarterly review of biology.* V. 84. № 3. P. 253–276.
- Sambrook J., Fritsch E.F., Maniatis T., 1989. *Molecular cloning: A laboratory Manual.* N.Y.: Cold Spring Harbor Laboratory Press, Cold Spring Harbor. P. 58–64.
- Titov S.V., Kuzmin A.A., Chernyshova O.V., Kartavov N.A., Simakov M.D., 2023. Spatio-Temporal and Genetic Features for a Hybrid Zone Structure Arisen over a Broad Sympatric Zone of Russet (*Spermophilus major* Pallas, 1778) and Speckled (*Spermophilus suslicus* G黵denstaedt, 1770) Ground Squirrels // *Biology Bulletin.* V. 50. № 3. P. 400–415.
<https://doi.org/10.1134/S106235902260324X>
- Titov S.V., Kuzmin A.A., Chernyshova O.V., Kartavov N.A., Simakov M.D., 2023a. Long-Term Dynamics of Spatial and Genetic Structure of a Narrow Hybrid Zone between Russet (*Spermophilus major* Pallas, 1778) and Yellow (*Spermophilus fulvus* Lichtenstein, 1823) Ground Squirrels // *Biology Bulletin.* V. 50. № 16. P. 184–201.
<https://doi.org/10.1134/S1062359023606353>

INHERITANCE OF SIGNS OF PARENT SPECIES BY HYBRIDS OF RUSSET, YELLOW AND SPECKLED GROUND SQUIRRELS (*SPERMOPHILUS*, *SCIURIDAE*, *RODENTIA*)

S. V. Titov^{1,*}, O. V. Chernyshova¹, M. D. Simakov¹, N. A. Kartavov¹, A. A. Kuzmin²

¹*Penza State University, Penza, 440026 Russia*

²*Penza State Technological University, Penza, 440039 Russia*

*e-mail: svtitov@yandex.ru

The inheritance of size, color and bioacoustic characteristics of Russet (*Spermophilus major*), Yellow (*S. fulvus*) and Speckled (*S. suslicus*) ground squirrels in hybrids differing in their genetic status were studied. In a hybrid population of Russet and Yellow ground squirrels, 10 individuals of *S. major*, 10 individuals of *S. fulvus* and 40 hybrids of *S. major* × *S. fulvus* were analyzed; in a hybrid population of Russet and Speckled ground squirrels, 11 individuals of *S. major*, 11 individuals of *S. suslicus* and 24 hybrids of *S. major* × *S. suslicus* were analyzed. Hybrid individuals different in genetic status have been shown to demonstrate differentiation in the vector space of the variability range of the parental species. At the same time, both a shift in some categories of hybrids towards one of the hybridizing species and a significant deviation are noted. The results obtained indicate an increase in the level of variability in size, color and bioacoustic characters in hybrid populations, associated with the erosion of the divergent hiatus of specific features of the parental forms due to the formation of a differentiated hybrid population. As hybrid individuals with different combinations of parental traits accumulate in the population, the situation arises when a sufficient number of hybrids with an overall combination of parental traits (*Hcomb*) appear in the hybridogenic population. In the hybrid population of the Russet and Yellow ground squirrels, the proportion of such hybrids, according to our data, is 22.5% ($n = 40$), and in the hybrid population of the Russet and Speckled ground squirrels it is 12.5% ($n = 24$). This category of hybrid individuals can be considered as possible material for further microevolutionary events and the process of speciation.

Keywords: rodents, interspecific hybrids, size, fur coloration, bioacoustics