

На правах рукописи

Чернышова

ЧЕРНЫШОВА Ольга Валерьевна

**СОВРЕМЕННОЕ СОСТОЯНИЕ ПОПУЛЯЦИЙ
БОЛЬШОГО СУСЛИКА (*Spermophilus major* Pall.)
В СРЕДНЕМ ПОВОЛЖЬЕ: МОРФОЛОГИЧЕСКИЕ,
БИОАКУСТИЧЕСКИЕ, ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ, ГЕНЕТИЧЕСКИЕ
ОСОБЕННОСТИ И МЕТАПОПУЛЯЦИОННАЯ СТРУКТУРА АРЕАЛА**

Специальность 03.02.08 – Экология (биология)

А в т о р е ф е р а т
диссертации на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

ПЕНЗА – 2019

Работа выполнена в Федеральном государственном бюджетном образовательном учреждении высшего образования «Пензенский государственный университет» на кафедре «Зоология и экология».

Научный руководитель – доктор биологических наук, профессор
Титов Сергей Витальевич

Официальные оппоненты: **Холодова Марина Владимировна**,
доктор биологических наук, ФГБУН
«Институт проблем экологии и эволюции
имени А. Н. Северцова Российской академии наук»,
главный научный сотрудник, заведующий кабинетом
методов молекулярной диагностики;

Брандлер Олег Владимирович,
кандидат биологических наук, ФГБУН
«Институт биологии развития им. Н. К. Кольцова
Российской академии наук», ведущий научный
сотрудник лаборатории эволюции генома и механизмов
видообразования

Ведущая организация – Федеральное государственное бюджетное
образовательное учреждение высшего образования
«Ульяновский государственный педагогический
университет имени И. Н. Ульянова», г. Ульяновск

Защита состоится «___» _____ 2019 г. в ___ часов на заседании объединенно-
го диссертационного совета Д 999.222.03 на базе ФГБОУ ВО «Пензенский государ-
ственный университет», ФГБОУ ВО «Национальный исследовательский Мордовский
государственный университет им. Н. П. Огарёва», ФГБОУ ВО «Саратовский националь-
ный исследовательский государственный университет им. Н. Г. Чернышевского» по ад-
ресу: 440026, г. Пенза, ул. Красная, 40.

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке ФГБОУ ВО «Пензенский
государственный университет». Диссертация размещена на сайте [https://dissov.pnzgu.ru/
ecspertiza/biolog/chernyshova](https://dissov.pnzgu.ru/ecspertiza/biolog/chernyshova)

Автореферат разослан «___» _____ 2019 г.

Ученый секретарь
диссертационного совета



Леонова Наталья Алексеевна

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Актуальность исследования. В настоящее время проблема изучения популяционной структуры ареалов различных видов животных, вызывает широкий интерес. Данное направление исследований, основанное на исследованиях генетической структуры популяционных систем, является актуальным как для теоретической науки, так и для региональных прикладных исследований. Изучение генетической структуры популяций животных является важным направлением современных экологических исследований (Алтухов, 2003; Хендрик, 2003; Frankham, 1998, Ohnishi et al., 2007). Оно нацелено на решение как фундаментальных биологических проблем, так и ряда важных прикладных задач. Среди первых из них стоит упомянуть проблемы целостности биологического вида, микроэволюции и внутривидовой дифференциации и динамики популяций. В качестве прикладных задач, чаще всего, называют оценку продуктивности вида в ареале, изучение риска вымирания и перспектив восстановления популяций (Бакаева, 2013). Пространственная подразделенность и временная изоляция популяций, как правило, приводит к ограничению потока генов, снижению уровня гетерозиготности, а также к потере генетического разнообразия. Метапопуляционный подход к изучению ареалов биологических видов является одним из современных направлений экологических исследований. Изучение морфологических, генетических и экологических факторов, объясняющих метапопуляционную структуру ареалов, относится к новому и методически слабо разработанному научному направлению. В последнее время проведены ряд исследований по выявлению особенностей популяционного и генетического полиморфизма в подразделенных популяциях грызунов. Они изучаются современными молекулярными методами с использованием широкого набора генетических маркеров, которые являются для отечественной науки новым методом исследований природных популяций.

Цель работы – изучение современного состояния популяций большого суслика (*Spermophilus major* Pall.) в Среднем Поволжье и на сопредельных территориях, и выявление на основе морфологических, биоакустических и генетических данных метапопуляционной структуры правобережной части его ареала, а также выделение ее формирующих и поддерживающих генетических и экологических факторов.

В соответствии с целью работы были поставлены следующие **задачи**:

1. Исследовать современное распространение большого суслика в Среднем Поволжье и на сопредельных территориях и выявить основные экологические факторы, объясняющие характер распределения популяций вида в районе исследований.
2. Изучить обнаруженные поселения большого суслика, с целью установления характера морфологической и биоакустической изменчивости особей в поволжской части его ареала.
3. Исследовать особенности генетической изменчивости и уровень генетического разнообразия популяций большого суслика в Среднем Поволжье по набору молекулярно-генетических маркеров митохондриальной и микросателлитной ДНК.
4. По результатам анализа современных экологических условий в ареале обитания вида и генетического анализа популяций, разработать метапопуляционную модель правобережной части ареала большого суслика в Среднем Поволжье и выявить поддерживающие ее экологические и генетические факторы.

Основные положения, выносимые на защиту

1. Фрагментация среды обитания, вызванная как естественными причинами (экологические условия лесостепной зоны), так и причинами антропогенной природы (техногенная трансформация ландшафтов) приводит к возникновению устойчивой изоляции

между природными популяциями животных, проявляющейся в их пространственной подразделенности и внутренней генетической гомогенности.

2. Миграционный потенциал популяции зависит от экологических условий области расселения и от ее демографического состояния. Генетическая структура популяций, формирующихся в результате естественного расселения или интродукции, определяется их скоростью и особенностями группировки особей-первооснователей.

3. Возникновение метапопуляционной структуры ареала способствует повышению устойчивости вида в ареале за счет закономерного наращивания численности в оптимальных местообитаниях, активного использования субоптимального местообитания в качестве станций переживания и путей миграции и обмена генетическим материалом между локальными популяциями.

Научная новизна работы. Изучено современное распространение большого суслика, и впервые выявлены экологические закономерности распределения его поселений в Среднем Поволжье. Впервые предпринята попытка описания метапопуляционной структуры ареала вида млекопитающих по комплексу морфологических, биоакустических и генетических маркеров. Впервые показано, что сложившаяся в западной части ареала большого суслика метапопуляционная структура является результатом действия факторов естественной природы (природная фрагментированность среды, естественная динамика численности в ареале), так и факторов антропогенной природы (техногенная трансформация ландшафтов). Впервые приведены данные по формированию генетической структуры популяций, возникших в результате стремительной естественной миграции и непреднамеренной интродукции. Впервые дана оценка генетического полиморфизма популяций столь важного для Поволжского региона в биоценотическом плане вида грызунов, каким является большой суслик (элемент фауны северных степей Европы), по комплексу генетических маркеров.

Научно-практическая значимость. Данные, изложенные в диссертационном исследовании, расширяют представления об экологии и дисперсии большого суслика в Среднем Поволжье и на сопредельных территориях, а также о закономерностях его распространения в правобережных районах региона. Ареалогические данные исследования могут быть использованы при планировании и организации мероприятий по сохранению популяций этого вида и сходных по экологическим требованиям видов грызунов в административных субъектах РФ. На основании анализа данных по уровню генетического полиморфизма особей и генетической структуре локальных популяций большого суслика, возможно проведение оценки антропогенной нарушенности естественных биотопов правобережных районов Среднего Поволжья. Материалы диссертации, результаты исследований, сформулированные научные положения и выводы могут найти применение в работе природоохранных организаций при оценке состояния естественных биогеоценозов, организации многолетнего экологического мониторинга, составления региональных кадастров животного мира, а также в исследованиях других видов редких животных, связанных с большим сусликом постоянными биоценотическими связями (например, орел-могильник, корсак и др.). Данные о выявленных закономерностях популяционного полиморфизма и механизмах существования колониального вида в ареале с сильно фрагментированной средой могут быть использованы при преподавании экологических и зоологических курсов в высших учебных заведениях.

Апробация работы. Материалы работы были представлены на научных конференциях: «Структура вида у млекопитающих» (Москва, 2015 г.); на международном совещании «Териофауна России и сопредельных территорий» (X Съезд Териологического общества при РАН) (Москва, 2016 г.); на II Международной научной конференции «Популяционная

экология животных», посвященная памяти академика И. А. Шилова (Томск, 2016); на Всероссийской научной конференции, посвященной 70-летию кафедры «Зоология и экология» Пензенского государственного университета и памяти профессора В. П. Денисова (г. Пенза, 2016 г.), на V Международном симпозиуме «Invasion of alien species in Holarctic (Borok-5)» (Борок, 2017), на Международном симпозиуме «Экология и эволюция: новые горизонты», посвященном 100-летию академика С. С. Шварца (Екатеринбург, 2019).

Реализация и внедрение результатов работы. Материалы диссертации использованы при выполнении работ по грантам Российского фонда фундаментальных исследований: «Генетическая структура популяций наземных беличьих: метапопуляционный подход, межвидовые отношения, поведенческие и экологические механизмы» (проект № 14-04-00301 А) и «Гибридные зоны млекопитающих: пространственно-временная динамика, популяционно-генетическая структура и механизмы долговременного существования (на примере р. *Spermophilus*)» (проект № 18-04-00687 А). Данные по распространению и генетической структуре популяций большого суслика вошли в монографию «Динамика ареалов и современное состояние поселений наземных беличьих в правобережных районах Поволжья» (Титов и др., 2015). Результаты диссертационного исследования использованы при подготовке региональных фаунистических сводок (Пензенская и Ульяновская обл.). Полученный фактический и теоретический материал широко используется в учебном процессе Пензенского государственного университета при подготовке бакалавров и магистров по направлению 06.00.01 «Биология».

Публикации. По теме диссертации опубликовано 14 работ (3,46 авт.л.), в том числе 5 статей в изданиях, входящих в перечень ведущих научных журналов ВАК (1 статья в издании, входящего в базу цитирования WoS) и 1 монография.

Личный вклад автора. Основные результаты, приведенные в диссертации, получены непосредственно самим автором в течение пятилетних экспедиционных работ на территории Среднего Поволжья, а также камеральной обработки полученных материалов. Автор лично участвовал в сборе, обработке и анализе материала. В совместных публикациях вклад автора составил 70–90 %.

Структура и объем диссертации. Работа изложена на 125 страницах, состоит из введения, 6 глав, выводов и приложения. Список литературы включает 167 источников, в том числе 33 – на иностранных языках. Работа иллюстрирована 19 рисунками и 12 таблицами.

ОСНОВНОЕ СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

ГЛАВА 1. ИСТОРИЯ ИЗУЧЕНИЯ АРЕАЛА И ПОПУЛЯЦИЙ БОЛЬШОГО СУСЛИКА В СРЕДНЕМ ПОВОЛЖЬЕ (ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ)

В первой части главы приводится подробное описание биологических особенностей объекта исследований – большого суслика. Вторая часть главы посвящена описанию истории изучения ареала и популяций большого суслика в Среднем Поволжье. Особое внимание уделяется описанию правобережной части ареала этого вида. В третьей части главы приводится описание экологических особенностей большого суслика.

ГЛАВА 2. МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Методология исследования основана на молекулярно-генетическом и популяционном анализе структуры поселений большого суслика, неинвазивных методах исследования природных популяций и метапопуляционном подходе в интерпретации полученных данных. В рамках исследования под «метапопуляцией» мы понимали не просто «груп-

пировку популяций», а группа *взаимодействующих* пространственно разделенных популяций одного вида (Levins, 1969). Таким образом, важнейшей характеристикой в метапопуляционной концепции является связанность (*connectivity*) локальных популяций. Это предполагает анализ расселения, включая направленность и величину потока мигрантов. Вследствие высокой трудоемкости, значительной продолжительности и низкой результативности в исследовании, оценка связности популяций осуществлялась косвенным путем по данным изменений структуры ареала и по результатам изучения генетической структуры отдельных популяций и группировок популяций.

2.1. Материал и методы полевых исследований

Полевые исследования на территории Поволжья проводили в 2014–2018 гг. в Пензенской, Ульяновской и Саратовской областях, Чувашской Республике и Башкортостане. Полевой материал собирали в весенние и летние периоды. Отлов сусликов осуществлялся с помощью донских ловушек. Взятие биологического материала (одновременно с индивидуальным мечением) производился методом ампутации дистальной фаланги пальца. Всего пройдено свыше 10 000 км экспедиционных маршрутов, в ходе которых был получен материал для исследований (таблица 1).

Таблица 1 – Материал исследования

Исследования	N	Примечание
Популяционные	63 поселения	50 – Ульяновская, Самарская обл., 10 – Башкортостан, 2 – Саратовская обл., 1 – Чувашская Республика
Биотопические	410 биотопов	Ульяновская и Саратовская обл., Чувашская Республика, Башкортостан
Морфологические	412 особей	55 популяций
Биоакустические	269 особей	1230 сигнала, 46 популяций
Молекулярно-генетические	269 особей	Выборка – 602 образца из 70 точек обитания
Секвенирование	232 секвенса	мтДНК (D-loop) – 34, мтДНК (cyt b) – 37, STR1 – 65, Ssu16 – 45, Ssu17 – 51

2.2. Методы изучения морфологической и биоакустической изменчивости подразделенных популяций

Материалом для изучения морфологической изменчивости подразделенных популяций большого суслика послужили коллекционные сборы и данные прижизненной паспортизации особей. Вследствие применения неинвазивных методов исследования природных популяций большого суслика, использование в качестве морфологических показателей краниометрических данных было невозможным. Поэтому мы использовали прижизненно полученные данные внешней морфологии тела (мм) – длина тела (L), плюсны (PL) и хвоста (C). В биоакустическом анализе использовали записи предупреждающих об опасности сигналов сусликов, полученные с использованием портативного цифрового стерео магнитофона «Marantz PMD 670» и микрофона «SONY ECM737» непосредственно из живоловок после отлова зверьков. Частотные (начальная – Fнач, максимальная – Fмакс, минимальная (конечная) частота – Fмин, глубина модуляции – Hмод, кГц) и интервальные (длительность D₁, D₂, D₃, D_{общ}, мс) характеристики сигналов получены при помощи программ *Avisoft-Sonograph*.

2.3. Методы молекулярно-генетических исследований и анализа данных

ДНК выделяли из образцов фаланг пальцев, взятых прижизненно и зафиксированных в 96 % этаноле, и из крови на фильтрах по стандартной методике фенолхлороформ-

ной экстракции (Arrigi et al., 1968; Sambrook et al., 1989). Использованы два маркера мтДНК – контрольный регион (С-регион, D-loop) и ген *cyt b*. Полимеразную цепную реакцию (PCR) проводили в 25 мкл стандартной реакционной смеси, с использованием специфических праймеров (Ермаков и др., 2002). Для изучения уровня полиморфизма, степени подразделенности и силы 3 генетических связей популяций, проводили анализ микросателлитной ДНК по разработанным для сусликов Евразии системам – STR1, Ssu16 и Ssu17 (Титов и др., 2009; Gondek et al., 2006). Специфичность и индивидуальность фрагментов ДНК, полученных в ходе PCR, определяли при электрофоретическом разделении в 6 % полиакриламидном геле (ПААГ). С целью выявления аллельного разнообразия по локусам микросателлитной ДНК, полученные образцы подвергали электрофоретическому разделению в 8 % полиакриламидном геле. Отдельные образцы выявленных в процессе электрофореза размерных классов PCR-фрагментов секвенировали для определения точного количества микросателлитных повторов. Секвенирование проводили на автоматическом секвенаторе ABI 3500 (Applied Biosystems). Выравнивание последовательностей осуществляли в программном пакете BioEdit 7.0 с доводкой вручную. Для реконструкции филогенетических отношений использовали метод максимального правдоподобия (ML) в программе MEGA 7.0.21 (Kumar et al., 2015), а также метод построения медианной сети (Median Joining) в программе Network 5.0.1.0 (Forster et al., 2001). Гаплотипическое и нуклеотидное разнообразие изучали с помощью программы DnaSP 5.10.01 (Librado, Rozas, 2009). Анализ генетической структуры популяций по микросателлитным маркерам проводили при помощи многоуровневой F-статистики (Wright S., 1978; Weir, Hill, 2002) в пакете программ Arlequin ver. 3.5 (Laurent Excoffier, 2006).

Для статистической обработки результатов применяли стандартные статистические параметры. Использовали параметрический t-критерий Стьюдента, при множественном сравнении тесты Бонферрони и Левенса и методы факторного анализа, а при поиске различий между двумя группами по двум и более признакам – непараметрический χ^2 -тест. При поиске дифференцирующих различий между двумя и более группами по комплексу признаков – пошаговый дискриминантный и кластерный анализ. Для всех статистических тестов был установлен уровень значимости $p < 0.05$. Статистическая обработка проведена в пакете STATISTICA 10.0.

ГЛАВА 3. СОВРЕМЕННОЕ СОСТОЯНИЕ ПОПУЛЯЦИЙ БОЛЬШОГО СУСЛИКА В СРЕДНЕМ ПОВОЛЖЬЕ

Исследования распространения большого суслика в Среднем Поволжье показали, что выявленные в конце XX в. четыре очага обитания этого вида в правобережных районах сохранились в своих границах. Однако, если чувашский и саратовский очаги испытали сильные депрессивные процессы, связанные с масштабным исчезновением поселений и сокращением численности особей в них, а пензенский очаг оставался в стабильном состоянии, то на ульяновском участке правобережной части ареала большого суслика наблюдались значительные структурные перестройки, связанные с исчезновением и возникновением локальных поселений грызуна.

3.1. Современное распространение большого суслика в приволжских районах Среднего Поволжья

Всего было выявлено 37 поселений большого суслика в 11 районах Ульяновской области и 13 поселений в четырех районах Самарской области (рисунок 1). Средняя плотность особей в поселениях составила 1.8 ос/га, общая площадь – 1473.8 га (14.74 км²), а численность была оценена в 3000 ос. Максимальная и минимальная плотность больших

сусликов в поселениях была зафиксирована в левобережных районах Ульяновской области – в Чердаклинском и Мелекесском – 3.5 и 1.5 ос/га, соответственно. Максимальное число зверьков было выявлено в Ульяновском районе (760 ос.), минимальное в Сенгилеевском и Чердаклинском – по 29 ос.

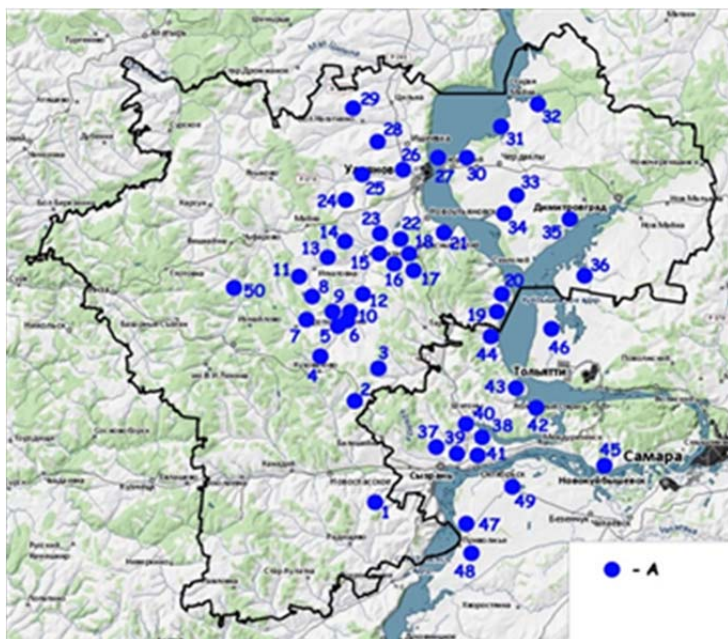


Рисунок 1 – Результаты исследования встречаемости большого суслика на территории Ульяновской и Самарской областей: А – обнаруженные поселения (номера точек соответствуют кадастровым номерам)

пос. Новоспасское. Остальные четыре популяции (Приволжская, Майно-Цильнинская, Шигано-Сызранская и Вольская), вероятно, были стабильными.

При сравнении данных по былому распространению большого суслика в Поволжье с новыми полученными сведениями заметно снижение числа поселений и падение численности. Так, по сравнению с 2001 г., в Ульяновской области число поселений большого суслика снизилось почти в 2 раза. Следует признать, что современные популяции большого суслика находятся в депрессивном состоянии, и этот вид нуждается в охране.

3.2. Экологические особенности распространения большого суслика в Среднем Поволжье

Поселения большого суслика ($n = 52$) приурочены к антропогенным (57 %) и увлажненным (53 %) биотопам. Предпочтений к склонам и плакорным участкам отмечено не было – 4 и 6 %. В 17 % случаев поселения этого вида были обнаружены в сильно фрагментированных биотопах (степные балочные системы и придорожные полосы, обочины дорог). В целом, 64 % населения большого суслика в Ульяновской обл. связано с биотопами антропогенного происхождения или трансформированными естественными биотопами. Сравнение биотопических предпочтений большого суслика с предпочтениями симпатрического ему на территории Ульяновской обл. крапчатого суслика (Бакаева, 2013) выявило значительные их различия (рисунок 2). При этом, кроме различий в частоте использования одних и тех же типов биотопов ($\text{Chi-Square} = 41.96$, $\text{df} = 2$, $p = 0.0000$), для большого суслика специфическими являются биотопы с пойменной луговой (ПЛ), используемой для выпаса скота, а для крапчатого суслика – остепненные плакорные участки (ОПУ).

Анализ поволжской части ареала большого суслика свидетельствует о разнонаправленных его изменениях во времени на различных берегах Волги. Если на левом берегу ареал большого суслика был подвержен пульсирующим изменениям в долготном направлении, то на правобережье Волги, за счет активного расселения, область его распространения изменяется в широтном направлении. В результате такого направленного расселения большие суслики из Кузоватово-Тереньгульской популяции перешли на левый берег р. Свияги и приблизились к лесным массивам Сенгилеевского района. В Новоспасско-Николаевской популяции расселение этого вида шло по пойменным участкам и прилегающим к ним степным залежам по р. Сызранке и ее притокам. В результате этого грызун продвинулся на запад и север до



Рисунок 2 – Биотопические предпочтения большого (А) и крапчатого (Б) сусликов в условиях правобережного Поволжья (Ульяновская обл.). ПЛ – пойменная луговина, ВиП – выгоны и пастбища, ППиО – придорожные полосы и полосы отчуждения, СЗиН – сельскохозяйственные залежи и неудобья, ((М)ОСКЛ – (меловые) остепненные склоны, СХД+СБС – суходолы и степные балочные системы, ОПУ – остепненные плакорные участки

Таким образом, если до середины XX в. большой и крапчатый суслики считались «географическими викариатами» по руслу р. Волги, то в начале XXI в. эти виды в возникшей на правом берегу Волги зоне симпатрии являются также «экологическими викариатами», успешно реализующих разобшение областей своего обитания по биотопическим предпочтениям.

ГЛАВА 4. ЭКОЛОГО-МОРФОЛОГИЧЕСКАЯ И БИОАКУСТИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ПОПУЛЯЦИЙ БОЛЬШОГО СУСЛИКА

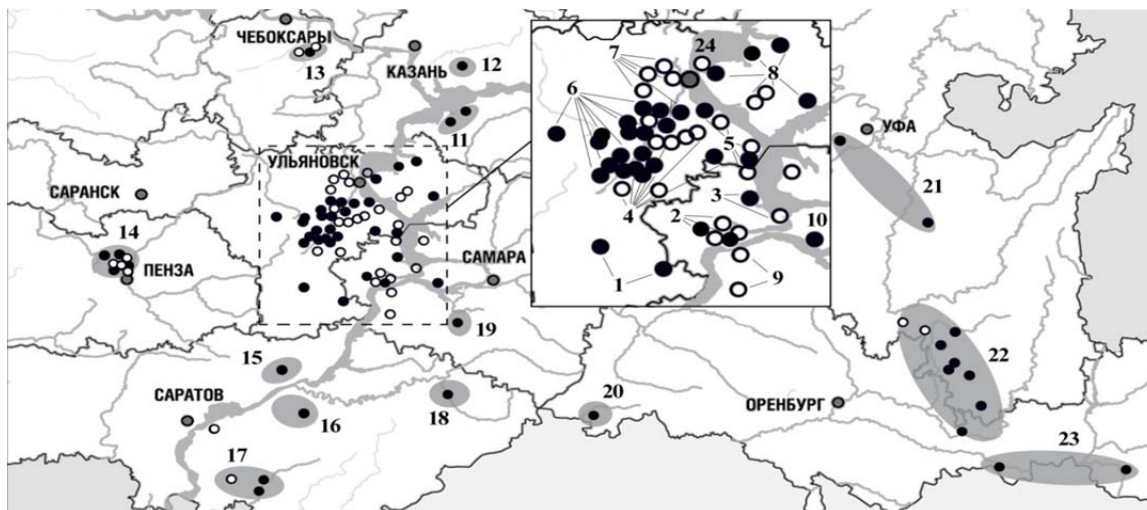
Анализ сформированных выборок промеров тела особей ($n = 412$) (рисунок 3,А) и предупреждающих об опасности сигналов ($n = 1230$) (рисунок 3,Б) большого суслика показал, что по всем используемым в исследовании морфологическим и биоакустическим параметрам (L , Pl , C , $F_{нач}$, $F_{макс}$, $F_{мин}$, $H_{мод}$, D_1 , D_2 , D_3 , $D_{общ}$) распределение значений имеет нормальный характер ($K-S\ d = 0.05250 - 0.11059$, $p < 0.01$; $Lilliefors\ p < 0.01$; $Shapiro-Wilk\ W = 0.86031 - 0.98661$, $p = 0.00000$), и эти выборки могут быть подвергнуты анализу стандартными статистическими процедурами.

Сравнение (Levene test HV) выборок, характеризующих популяции и группировки популяций (метапопуляции) больших сусликов по морфологическим и биоакустическим показателям, выявило отсутствие гомогенности их дисперсий по каждому из них ($F = 1.54 \div 7.52$, $p < 0.0000$). Проведенный дисперсионный анализ (Analysis of Variance) не выявил принадлежность этих выборок одной генеральной совокупности и подтвердил правомерность их выделения по всем 3 морфологическим и 8 биоакустическим показателям ($F = 2.43 \div 16.86$, $p = 0.0000$). Этот же вывод подтвердил и многомерный критерий значимости для планируемых сравнений (критерий Уилкоксона: 0.0062 , $F = 13112.39$, $df = 3$, $p = 0.0000$ и 0.0065 , $F = 22509.94$, $df = 8$, $p = 0.0000$).

4.1. Эколого-морфологическая характеристика подразделенных популяций большого суслика

Анализ популяций большого суслика в Поволжье и на Урале методами описательной статистики и дисперсионного анализа (тест Бонферрони, LSD-тест) выявил разнокачественную изменчивость в них морфологических показателей. Морфологическое разнообразие изученных популяций объясняется выраженным морфологическим половым диморфизмом и значительной географической изменчивостью особей. Однако, даже обнаруженные достоверные различия и выявленная некоторая обособленность правобережных популяций и подразделенных популяций (метапопуляций) большого суслика, не позволяет с высокой степенью уверенности признать существование фрагментированной структуры ареала этого вида в регионе исследований.

А



Б

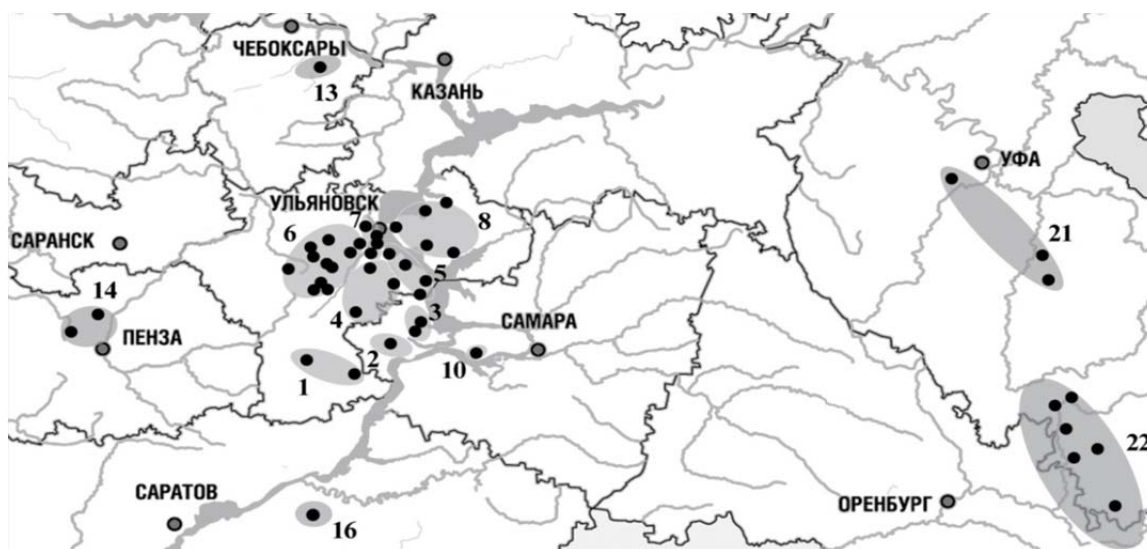


Рисунок 3 – Изученные популяции (пунсоны) и группировки подразделенных популяций (метапопуляции) (эллипсы) большого суслика в Поволжье и на сопредельных территориях. Черными точками обозначены популяции, для которых были сформированы выборки $n \geq 3$, белыми – $n < 3$; А – морфологический анализ, Б – биоакустический анализ. Группировки популяций (метапопуляции, Мр): 1 – новоспасско-николаевская; 2 – сызранская; 3 – шигонская; 4 – кузоватово-тереньгульская; 5 – поволжская; 6 – майнско-вешкаймская; 7 – ульяновская; 8 – завожская; 9 – приволжская; 10 – самаролукская; 11 – камская левобережная; 12 – камская правобережная; 13 – чувашская; 14 – пензенская (интродукция); 15 – вольская; 16 – балаковская; 17 – краснокутская; 18 – иргизская левобережная; 19 – иргизская правобережная; 20 – уральская правобережная; 21 – уральская левобережная; 22 – западноуральская; 23 – южноуральская; 24 – пальцинская (островная, только juv)

По результатам дискриминантного анализа популяционных выборок (рисунок 4,А) первая дискриминантная функция (DF1, соб.ч. – 0.304, $\chi^2 = 105.07$, $df = 48$, $p < 0.0000$) описывает 43 % общей дисперсии. По оси этой функции максимальная факторная нагрузка выявлена для показателя длины хвоста (0.480), поэтому центроиды эллипсов рассеивания располагаются в пространстве этой функции по мере увеличения этого морфологического показателя. При этом зону минимальных и средних значений по этой оси занимают имеющие высокую численность центральные популяции, формирующие майнско-вешкаймскую группировку популяций (метапопуляцию, Мр6), а в зоне максимальных значений располагаются периферийные популяции, образующие новоспасско-николаевскую, поволжскую, ульяновскую и завожскую группировки популяций (метапопуляции). Вторая дискриминантная функция (DF2, соб.ч. – 0.292, $\chi^2 = 60.44$, $df = 30$, $p < 0.0008$) описывает 41.3 % общей дисперсии, а по ее оси максимальная факторная

нагрузка выявлена для показателя длины плюсны (-0.875). Расположение центроидов эллипсов рассеивания анализируемых популяций по этой оси имеет иной характер. В зоне максимальных значений располагается центроид Заволжской, в зоне минимальных – Приволжской, Ульяновской и Новоспасско-Николаевской метапопуляций, тогда как популяции, образующие центральную Майнско-Вешкаймскую метапопуляцию, располагаются по всему пространству дискриминантной функции. Проведенный кластерный анализ (метод Варда) средних канонических переменных для центроидов эллипсов рассеивания, характеризующих популяции, подтвердил полученные при дискриминации результаты (рисунок 4,Б). На кладограмме выделяются три кластера, в формировании которых участвуют популяции Майнско-Вешкаймской их группировки.

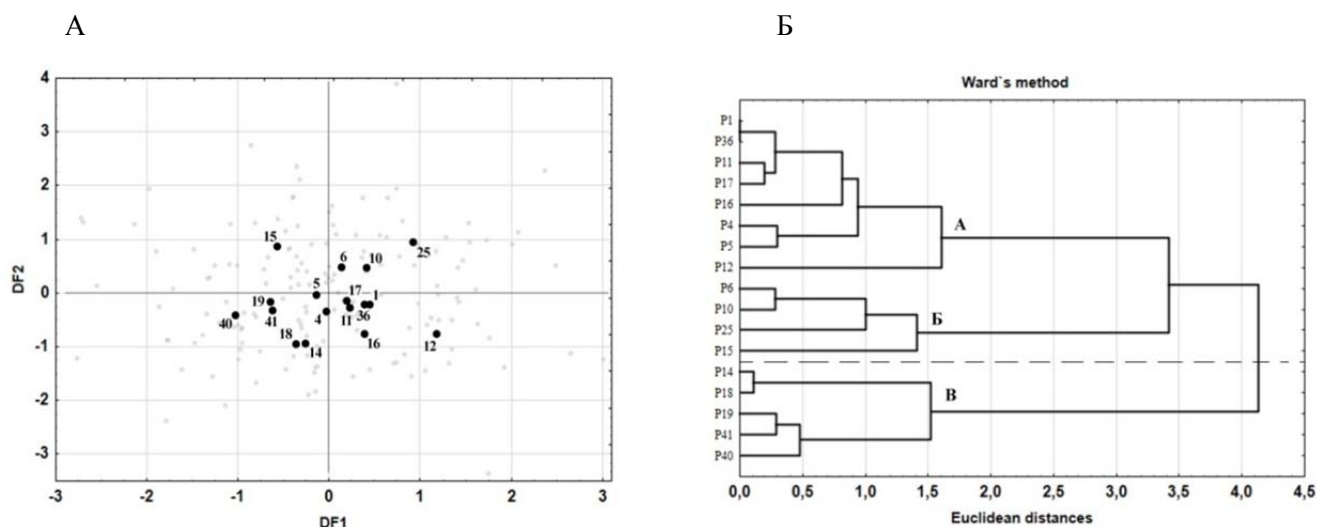


Рисунок 4 – Результаты пошагового дискриминантного (А) и кластерного (Б) анализа выборок морфологических показателей (длина тела, плюсны, хвоста), характеризующих популяции из Ульяновской области

Таким образом, уральские популяции большого суслика, вследствие широкого размаха изменчивости, по сравнению с поволжскими популяциями, занимают крайнее положение в ряду морфологических изменений. При этом правобережные популяции характеризуются более сбалансированным составом и отсутствием резких изменений морфологических показателей. Таким образом, проведенный статистический анализ выборок морфологических показателей особей большого суслика выявил разнокачественный популяционный полиморфизм, связанный с высокой фрагментацией области обитания, и подтвердил существование метапопуляционной структуры его ареала в Поволжье.

4.3. Биоакустическая характеристика подразделенных популяций большого суслика

Проведенный анализ показателей звукового сигнала большого суслика с помощью стандартных процедур множественного сравнения (тест Бонферрони, LSD-тест) выявил довольно разнонаправленную их изменчивость и популяционную специфичность. Поэтому для выявления закономерностей такой изменчивости мы преобразовали популяционные выборки в группировки подразделенных популяций (14 метапопуляций) (рисунок 3,Б).

Максимальные значения частотных показателей звукового сигнала были выявлены для больших сусликов из ульяновской группировки популяций. При этом она достоверно отличается от всех других анализируемых хотя бы по двум биоакустическим показателям. Сравнение обобщенных выборок правобережных (P1–P7, P10; $n_{oc.} = 169$, $n_{зв.} = 782$) и левобережных (P8, P16; $n_{oc.} = 34$, $n_{зв.} = 139$) поволжских популяций большого суслика выявило достоверные их различия по всем частотным показателям, по длительности D_3

и общей длительности (Добщ) звукового сигнала ($t = 1.97 \div 9.67$, $0.048 > p > 0.000$). Правобережные большие суслики обладают более высоким и менее продолжительным звуковым сигналом. При этом для левобережных сусликов характерна большая глубина модуляции крика тревоги.

Сравнение обобщенных выборок правобережных (P1–P7, P10; $n_{oc.} = 169$, $n_{зв.} = 782$) и левобережных (P8, P16; $n_{oc.} = 34$, $n_{зв.} = 139$) поволжских популяций большого суслика с выборкой, включающей крики тревоги больших сусликов из смешанной с крапчатым сусликом чувашской популяции (P13; $n_{oc.} = 17$, $n_{зв.} = 60$) показало, что последняя отличается ($0.0208 > p > 0.0000$) от двух первых почти по всем анализируемым показателям (правый берег – $F_{нач}$, $F_{мин}$, $N_{мод}$, D_1 , D_2 , D_3 , $D_{общ.}$; левый берег – $F_{макс}$, $N_{мод}$, D_1 , D_2 , D_3 , $D_{общ.}$) и является специфической по акустическому сигналу. Тревожные крики больших сусликов из смешанной популяции характеризуются более высокими частотными показателями по сравнению с левобережными и более низкими значениями этих показателей с правобережными популяциями. Вероятно, такая особенность сигнала тревоги чувашских больших сусликов связана с симпатрией с *S.suslicus*, обладающим более высоким (на 44 %) и коротким (на 4 %) криком.

Интересные результаты были получены при сравнении биоакустических показателей пензенской (интродуцированной) популяции (P14; $n_{oc.} = 10$, $n_{зв.} = 50$) и балаковской (донорной) популяции (P16; $n_{oc.} = 7$, $n_{зв.} = 35$; таблица 1) больших сусликов. Эти популяции являются почти идентичными по 5 из 8 анализируемым биоакустическим показателям ($0.8496 > p > 0.0575$), что хорошо согласуется с интродукционной историей формирования пензенской популяции.

Таким образом, проведенный биоакустический анализ группировок популяций (метапопуляций) большого суслика, с помощью методов описательной статистики и дисперсионного анализа, не позволяет признать существование фрагментированной структуры ареала вида в регионе исследований. Сравнение близко расположенных пространственных группировок популяций в Ульяновской обл. (Mr1–Mr7) показало, что новоспаско-николаевскую (Mr1) и сызранскую (Mr2) группировки (метапопуляции) можно объединить в южную (S), шигонскую (Mr3) и поволжскую (Mr5) – в приволжскую (PV), кузовато-теренгульскую (Mr4) и майнско-вешкаймскую (Mr6) – в присвияжскую (SV), а ульяновскую (Mr7) и все остальные значительно удаленные от Ульяновского региона группировки популяций оставить без изменений (таблица 2).

Таблица 2 – Результаты сравнения выборок, характеризующих пространственные группировки популяций (метапопуляций) большого суслика в Ульяновской области

	Mr1	Mr2	Mr3	Mr4	Mr5	Mr6	Mr7	Mr8	Mr10
Mr1		3	13568	123	25678	123	123	–	56
Mr2	–		12678	578	5678	1578	12378	2378	567
Mr3	8	8		2568	1248	2568	2368	13568	14568
Mr4	–	–	8		58	–	12356	123	356
Mr5	–	78	–	5		3568	12345678	1235678	568
Mr6	3	78	568	–	568		12356	1235	356
Mr7	123	13	268	23	12368	1235		12356	12356
Mr8	–	3	18	23	2358	123	123		–
Mr10	–	5	568	6	56	6	135	6	

В левой нижней части таблицы указаны достоверно различающиеся признаки (1 – $F_{нач}$, 2 – $F_{макс}$, 3 – $F_{мин}$, 4 – $N_{мод}$, 5 – D_1 , 6 – D_2 , 7 – D_3 , 8 – $D_{общ.}$) по результатам теста Бонферрони, в верхней правой части – по результатам LSD-теста.

Проведенный пошаговый дискриминантный анализ вновь сформированных выборок биоакустических показателей группировок популяций больших сусликов выявил хорошую их дифференциацию. По результатам дискриминантного анализа (рисунок 5) первая дискриминантная функция (DF1, соб.ч. – 0.306, $\chi^2 = 848.77$, $df = 72$, $p < 0.0000$) описывает 40 % общей дисперсии. По оси этой функции максимальные факторные нагрузки выявлены для интервальных показателей звукового сигнала – длительности первой части сигнала (D_1) – 0.816 и общей длительности крика тревоги ($D_{\text{общ}}$) – 0.269. При этом зону максимальных значений по этой оси занимают заволжская (ZV), уральские (WUr, SUr), самаролукская (SL) и присвияжская (SV) группировки популяций, зону минимальных значений – приволжская (PV), чувашская (Ziv), пензенская (Pnz) и балаковская (Bal) группировки, тогда как центральную часть занимает южная (S) группировка. Вторая дискриминантная функция (DF2, соб.ч. – 0.253, $\chi^2 = 523.81$, $df = 56$, $p < 0.0000$) описывает 33 % общей дисперсии, а по ее оси максимальные факторные нагрузки выявлены для частотных показателей звукового сигнала – минимальной ($F_{\text{мин}}$) – 0.811, начальной ($F_{\text{нач}}$) – 0.742 и максимальной ($F_{\text{макс}}$) – 0.521 частотам. Расположение центроидов эллипсов рассеивания анализируемых группировок популяций по этой оси имеет иной характер. В зоне максимальных значений располагаются центроиды присвияжской и приволжской группировок популяций, тогда как в центре располагается пензенская группировка, а в зоне минимальных значений этой дискриминантной функции находятся центроиды всех других выделенных группировок.

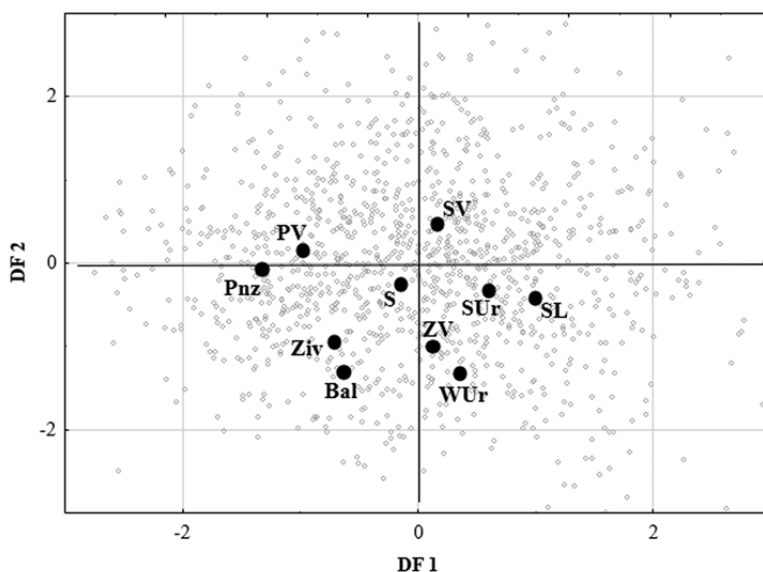


Рисунок 5 – Результаты пошагового дискриминантного анализа выборок биоакустических показателей криков, характеризующих группировки популяции (метапопуляции) больших сусликов из Среднего Поволжья и сопредельных территорий. Центроиды эллипсов рассеивания группировок популяций (метапопуляции): S – южная, PV – приволжская, SV – присвияжская, SL – самаролукская, Pnz – пензенская, Bal – балаковская, WUr – западноуральская, SUr – южноуральская, Ziv – чувашская, ZV – заволжская

Для больших сусликов, обитающих в южных или остепненных районах (Урал, заволжские районы), характерны более низкие и длинные звуковые сигналы, что связано, вероятно, с наличием в биотопах их местообитаний высокостебельной степной растительности. У сусликов, обитающих в правобережных районах Ульяновской обл., отмечаются более высокие и короткие звуковые сигналы, вероятно, более подходящие для звуковой сигнализации в условиях короткостебельной или деградированной лугостепной растительности по припойменным участкам, активно используемым для выпаса

скота. Положение центроидов эллипсов рассеивания пензенской, чувашской и самаро-лукской популяций, по всей видимости, связано с интродукционной или миграционной историей их формирования. Таким образом, проведенный статистический анализ био-акустических показателей больших сусликов выявил разнокачественный популяционный полиморфизм этого признака, связанный с высокой фрагментацией области обитания, и подтверждает существование подразделенной (метапопуляционной) структуры его ареала в Среднем Поволжье и сопредельных территориях.

ГЛАВА 5. ГЕНЕТИЧЕСКАЯ СТРУКТУРА ПОПУЛЯЦИЙ БОЛЬШОГО СУСЛИКА В ПРАВОБЕРЕЖНОМ СРЕДНЕМ ПОВОЛЖЬЕ

Оценка генетического разнообразия современных популяций большого суслика проводили по изменчивости мтДНК, имеющей гаплотипический механизм наследования и по аллельным спектрам микросателлитных локусов ДНК.

5.1. Внутрипопуляционный полиморфизм и генетические различия подразделенных популяций большого суслика по данным анализа мтДНК

Проведен ML-анализ последовательностей фрагментов Д-петли мтДНК большого суслика ($n = 22$) с использованием эволюционной модели НКУ (модель Хасегава-Кишино-Яно; $\ln L = -1871.29$). Выбор эволюционной модели в ML-анализе определяется результатами модель-теста, по которым для модели НКУ были получены минимальные значения Байесового информационного критерия (BIC) – 4192.9.

Уровень изменчивости митохондриальных фрагментов D-loop большого суслика оказался высоким (для внутривидового уровня) и изменяется в пределе от 11.8 до 0.0 % (в среднем около 3.6 %). Построенная кладограмма объединяет отдельные популяции большого суслика в 3 группы (метапопуляции) – Левобережную (G1), Правобережную (G2) (относительно р. Сызранки, разрезающей Ульяновскую область на южную и северную части) и Приволжскую G3 (рисунок 6).

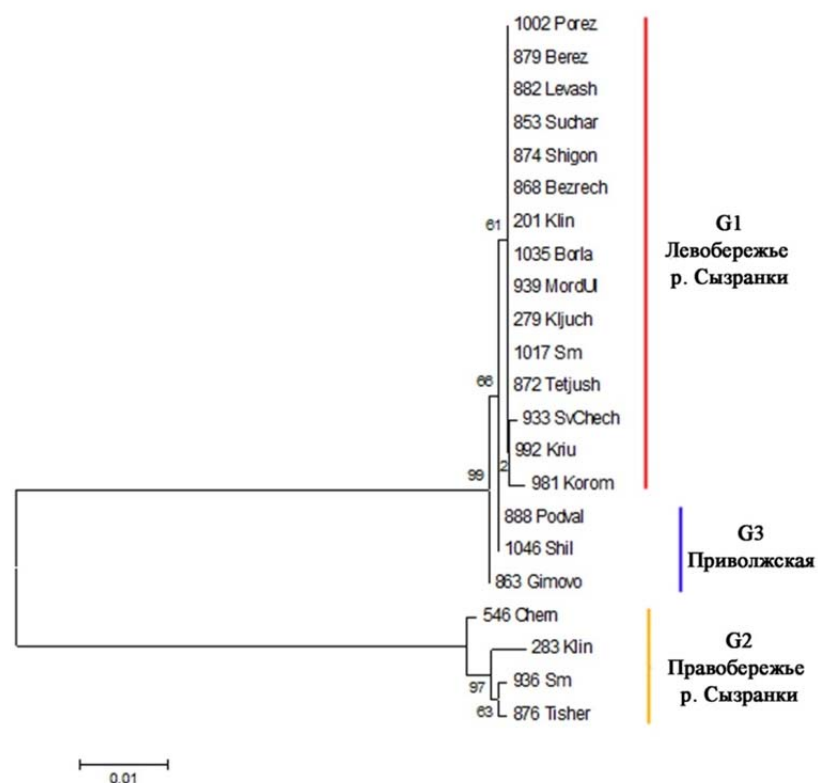


Рисунок 6 – Результаты генетического ML-анализа (модель НКУ) нуклеотидных последовательностей ($n = 22$) участка D-петли (1009 пн), показывающие филогенетических отношений между митотипами, характеризующими современные популяции большого суслика в правобережных районах Поволжья. В узлах – результаты бутстреп-анализа (1000 реплик), шкала – генетические дистанции между митотипами. Популяции: G1 – Левобережье Сызранки (Порецкое, Березовка, Левашовка, Сухаревка, Сызрань, Безречный, Клинь, Борла, Мордово, Ключищи, Смышляевка, Тетюшское, Криуши, Коромысловка), G2 – Правобережье Сызранки (Чернавка, Клинь, Смышляевка, Тишерек), G3 – Приволжская (Подвалье, Шилова, Гимово)

Внутри групп (метапопуляций) изменчивость последовательностей невелика и составляет для G1 – 0.57 %, G2 – 0.04 % и G3 – 0.07 %. Межпопуляционные различия значительно выше и перекрывают внутривидовые – от 11.4 до 0.2 %. При этом дистанция между тремя метапопуляциями составляет 0.002 ± 0.001 , разнообразие всей выборки – 0.036 ± 0.003 , среднее межпопуляционное разнообразие – 0.034 ± 0.003 , а коэффициент эволюционной дифференциации – 0.938 ± 0.017 . Таким образом, полученные результаты свидетельствуют о хорошей дифференциации группировок географически разобщенных популяций большого суслика даже при столь сильной клональности особей в Левобережной популяции G1.

Анализ гаплотипического и нуклеотидного разнообразия популяций большого суслика по фрагменту мтДНК Д-петли показал, что число сегрегирующих сайтов составляет 117, число мутаций – 118. Было выделено только 9 гаплотипов (h) при низком гаплотипическом (Hd) – 0.658 и нуклеотидном разнообразии (Pi) – 0.03357, а также среднем числе нуклеотидных различий (k) – 34.203. При парном сравнении группировок гаплотипов, выполненных по результатам ML-анализа, максимальное значение последнего показателя отмечается при сравнении Правобережья Сызранки (G2) и Приволжской (G3) метапопуляций ($k = 108.42$), минимальное при сравнении Левобережья Сызранки (G2) и Приволжской (G3) метапопуляций ($k = 1.53$). Проведенный D Tajima тест выявил важную особенность популяционной структуры правобережной части ареала большого суслика. Хотя и недостоверное ($p > 0.1$) но близкое к «0» значение показателя D Tajima-теста (0.265) свидетельствует о соответствии ожидаемых и наблюдаемых частот гаплотипов и указывает на возможное генетическое равновесие населения, возникшее, вероятно, в результате быстрого расселения, а также на отсутствие признаков отбора.

С целью проведения кластеризации популяций сусликов была построена медианная сеть гаплотипов мтДНК (рисунок 7). В целом она подтверждает данные, полученные как при анализе выше. Результаты медианного теста указывает на существование двух групп генетически близких популяций (1 – Смышляевка, Порецкое, Криуши, Мордово, Левашовка, Березовка, Сызрань, Тетюшское, Безречный, Сухаревка, Ключищи, Клинь, Борла, Шиловка, Подвальное, Гимово, Коромысловка; 2 – Чернавка, Тишерек, Смышляевка, Клинь), расположенных на разных берегах р. Сызранки.

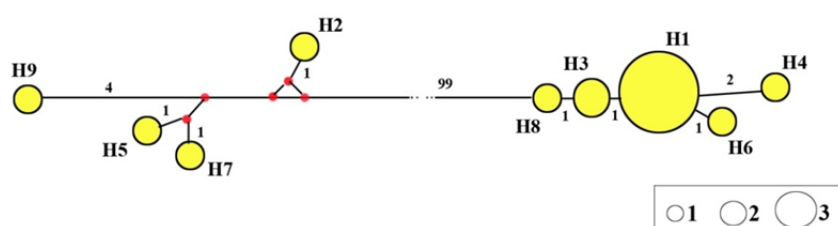


Рисунок 7 – Медианная сеть гаплотипов нуклеотидных последовательностей ($n = 22$) участка мтДНК (D-loop, 1043 пн). Длина ветвей пропорциональна количеству мутационных шагов. Гаплотипы – популяции: H1 – Смышляевка, Порецкое, Криуши, Мордово, Левашовка, Березовка, Сызрань, Тетюшское, Безречный, Сухаревка, Ключищи, Клинь, Борла; H2 – Чернавка; H3 – Шиловка, Подвальное; H4 – Коромысловка; H5 – Смышляевка; H6 – Смышляевка; H7 – Тишерек; H8 – Гимово; H9 – Клинь

Аналогичные результаты были получены при ML-анализе нуклеотидных последовательностей фрагментов гена *cyt b* ($n = 37$). Уровень изменчивости фрагментов гена оказался высоким (для внутривидового уровня) и изменяется в пределе от 11.0 до 0.0 % (в среднем около 5.1 %). Построенная кладограмма объединяет популяции большого суслика в три группы (метапопуляции): G1 Правобережье Волги (левый берег р. Сызранки),

G2 Правобережье Волги (правый берег р. Сызранки) и G3 Левобережье Волги (рисунок 8). Анализ гаплотипического и нуклеотидного разнообразия популяций большого суслика по фрагменту мтДНК *cyt b* выявил 19 гаплотипов (h) при более высоком гаплотипическом (H_d) 0.738 и нуклеотидном разнообразии (P_i) – 0.05515 и высоком среднем числе нуклеотидных различий (k) – 62.099. При парном сравнении группировок гаплотипов максимальное значение показателя k отмечается при сравнении метапопуляций G1 Правобережья Волги (левый берег р. Сызранки) и G2 Правобережья Волги (правый берег р. Сызранки) ($k = 50.00$), минимальное – при сравнении группировок G2 Левобережья Волги и G3 Левобережья Волги ($k = 18.42$). D Tajima-тест выявил совершенно другую (с левобережными популяциями), по сравнению с данными по D-loop, особенность популяционной структуры среднеповолжской части ареала большого суслика. Хотя и недостоверные ($0.1 < p$) высокие положительные значения показателя Tajima D (1.146) свидетельствуют о несбалансированном соотношении частот гаплотипов и указывают на прохождение процесса сокращения числа поселений и численности особей большого суслика в исследованном регионе после массового расселения.

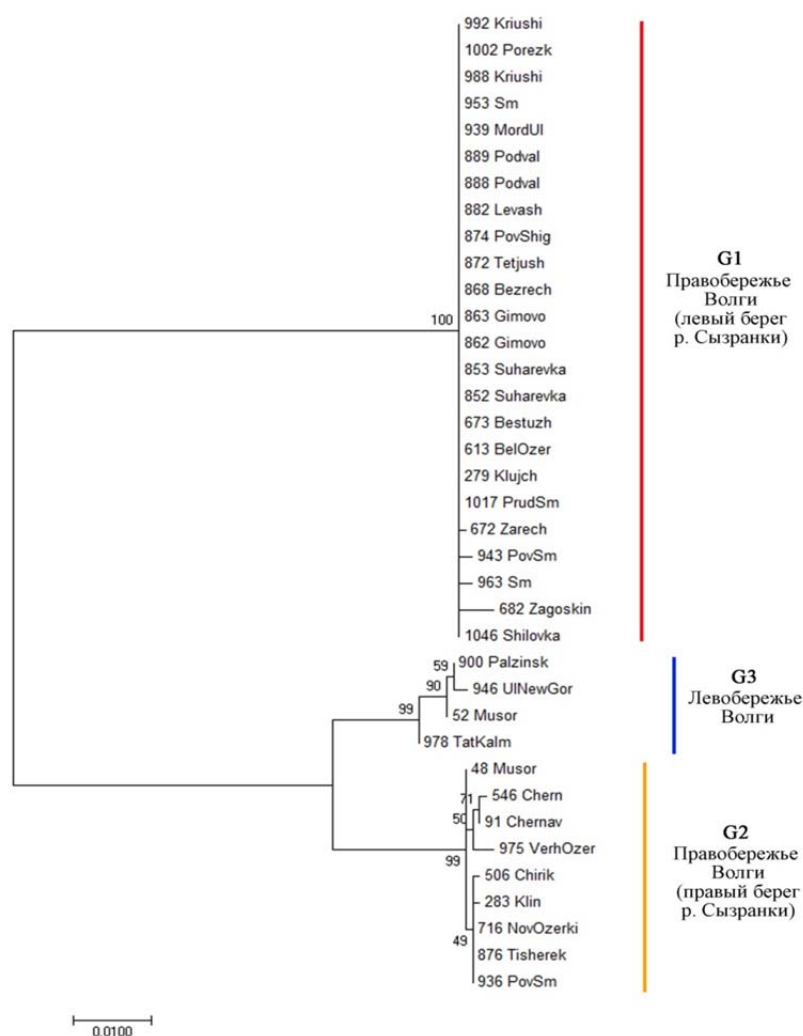


Рисунок 8 – Результаты генетического ML-анализа (модель HKY, InL – 2252.85, BIC – 5303.5) нуклеотидных последовательностей ($n = 37$) участка гена *cyt b* (1125 пн), показывающие филогенетических отношений между митотипами, характеризующими современные популяции большого суслика в приволжских районах Среднего Поволжья. В узлах – результаты бутстреп-анализа (1000 реплик), шкала – генетические дистанции между митотипами. Популяции: G1 – Правобережье Волги (левый берег р. Сызранки) (Порецкое, Левашовка, Сухаревка, Безречный, Мордово, Смышляевка, Тетюшское, Криуши, Подвалье, Гимово, Бестужевка, Белое Озеро, Заречное, Загоскино, Шиловка), G2 – Правобережье Волги (правый берег р. Сызранки) (Чернавка, Клин, Верхние Озерки), G3 – Заволжская (Пальцинский, Ульяновск-новый город, Мусорка, Татарский Калмаюр)

Таким образом, анализ генетической изменчивости митохондриальной ДНК в подразделенных популяций большого суслика не только выявил достоверную их генетическую дифференциацию, но и прояснил возможные пути перестройки популяционной структуры ареала большого суслика в Среднем Поволжье. Более изменчивый митохондриальный маркер, каким является Д-петля, описывает процесс быстро расселения

большого суслика в правобережных районах Ульяновской обл., в то время как более консервативный (сут b) маркер, иллюстрирует широкое исчезновения поселений (особенно это характерно для левобережных районов) и наблюдающуюся в последние десятилетия депрессию численности в популяциях всех видов сусликов Поволжья.

5.2. Внутрипопуляционный полиморфизм и генетические различия подразделенных популяций большого суслика по данным анализа микросателлитной ДНК

Изучение генетической структуры популяций большого суслика по микросателлитным маркерам с использованием индекса фиксации гамет выявило высокий уровень генетической разнородности локальных популяций *S. major*. Индекс F_{ST} по трем локусам равен 0.477. При сравнении с аналогичными данными по североамериканским видам рода *Spermophilus*, становится очевидным, что популяции большого суслика являются изолированными, а поток генов между ними незначителен.

Для большого суслика на расширенных выборках микросателлитных локусов (STR1, IGSbm, Ssu16) были получены следующие результаты: среднее число аллелей на locus (N_a) варьирует от 1.00 до 3.67 (1.788 ± 0.748 , $n = 58$); ожидаемая гетерозиготность (H_{exp}) изменяется от 1.000 до 0.000 (0.504 ± 0.266 , $n = 58$); наблюдаемая гетерозиготность (H_{obs}) варьирует в диапазоне 1.000 до 0.000 (0.572 ± 0.316 , $n = 58$); средний индекс аллельных «потерь» Garza-Williams на locus (G-W) изменяется от 0 до 1 (0.750 ± 0.250 , $n = 58$); модифицированное значение индекса Garza-Williams ($G-W_{mod}$) изменяется от 0.177 до 0.644 (0.322 ± 0.116 , $n = 58$); ожидаемая гомозиготность по локусу (θ_H) варьирует от 3.100 до 1.500 (1.723 ± 0.265 , $n = 45$); среднее генное разнообразие по локусу (GD) изменяется от 1.000 ± 1.155 до 0.076 ± 0.102 . Значения модифицированного индекса Гарза-Вильямсон свидетельствуют о том, что большинство локальных популяций большого суслика прошло через состояние «бутылочного горлышка».

Анализ генетической дистанции ($\delta\mu^2$) на основе модели пошаговой мутации между популяциями в выделенных группировках (метапопуляциях) по микросателлитным данным (STR1) показал менее значительный размах изменчивости (при сравнении средних и максимальных значений) только в метапопуляции G1 Левобережье Сызранки (0.480 и 4.000) по сравнению с G2 Правобережье Сызранки (0.895 и 2.983). Этот факт свидетельствует о том, что дивергенция популяций во второй группе произошла позже, нежели в первой, а распространение большого суслика в левобережье р. Сызранки является совсем недавним событием.

5.3. Молекулярно-генетическая характеристика популяции большого суслика, возникшей в результате интродукции в Пензенской области

Для выяснения темпов, направления расселения особей и характера формирования структуры изолированной от основного ареала популяции большого суслика исследовали генетическую структуру «материнской» популяции *S. major* ($n = 10$; р. Маянга, Балаковский р-н, Саратовской обл.) и 8 популяций интродуцентов ($n = 28$) по контрольному региону (С-регион) мтДНК. Результаты рестрикционного анализа фрагментов мтДНК (С-регион) у особей из 8 проанализированных популяций интродуцентов свидетельствует о их мономорфности. Были выявлены три характерных для больших сусликов в Поволжье митотипа – С1, А, В2. Если в «материнской» популяции соотношение этих митотипов составляет 1:3:1, то в 5 инвазивных популяциях был обнаружен только один из указанных митотипов (1 – только А, 4 – только В2). В двух других популяциях было выявлено по 3 и 2 митотипа, 1:3:1 и 1:0:5. Распространение преимущественно одного из митотипов «материнской» популяции указывает на быстрое расселение большого суслика в регионе за счет ограниченного числа мигрантов, а также на клональный характер формирования новых поселений.

Проведенный анализ секвенированных последовательностей ($n = 12$) дал схожие результаты, уточнив особенности колонизации *S. major* новых мест обитания. ML-анализ (модель HKY+G) надежно (дивергенция внутри группировок – 0.001 ± 0.001 ; между группами – 0.134 ± 0.029) выделил 2 группы популяций сусликов, соответствующих двум векторам расселения – «северо-западному» (пос. Мокшан) и 2) «северо-восточному» (с. Хоненево и с. Ухтинка) (рисунок 9). При этом генетические дистанции популяций, возникшие в результате расселения, закономерно увеличиваются по мере удаления их от точки вселения (с. Мастиновка). Поэтому механизм формирования новых поселений большого суслика характеризуется ограниченной миграцией небольшого числа особей из материнских поселений, а также низким генетическим разнообразием в новых популяциях (эффект «первооснователя»). Такой характер формирования очага обитания *S. major* в Пензенской обл. подтверждают проведенный D Tajima-тест (1.745, при $0.1 > p > 0.05$) и построенная медианная сеть.

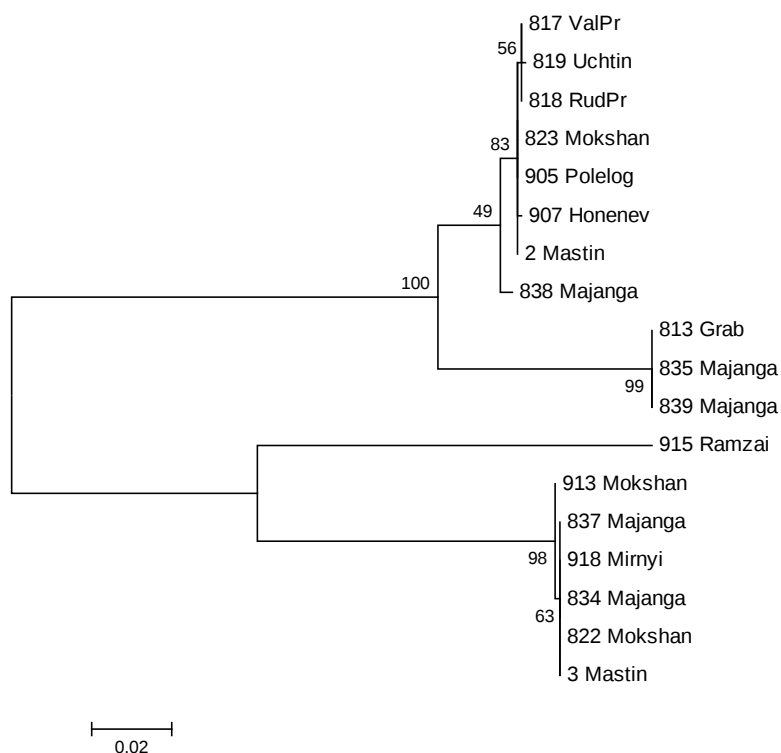


Рисунок 9 – Результаты ML-анализ (модель HKY) нуклеотидных последовательностей ($n = 18$) участка D-петли (1009 пн), показывающие филогенетических отношений между митотипами «материнской» по-пуляции *S. major* ($n = 10$; р. Маянга, Балаковский р-н, Саратовской обл.) и 8 популяций интродуцентов ($n = 28$) из Пензенской области. I – «северо-западная» (пос. Мокшан), II – «северо-восточная», III – «грабовская (центральная)» популяция

Таким образом, на примере формирования изолированной популяции большого суслика, возникшей в результате интродукции ограниченного числа особей, хорошо заметен как выраженный популяционный потенциал *S. major* к быстрому расселению и экспансии новых территорий, так и высокий уровень гомогенности формирующихся дочерних поселений. Эти данные хорошо иллюстрируют возможный сценарий структурной перестройки естественного ареала *S. major* в правобережных районах Среднего Поволжья.

ГЛАВА 6. МЕТАПОПУЛЯЦИОННАЯ СТРУКТУРА АРЕАЛА БОЛЬШОГО СУСЛИКА В ПОВОЛЖЬЕ

6.1. Модели метапопуляционной структуры ареала большого суслика в правобережном Поволжье

С использованием F-статистики были протестированы две метапопуляционные модели ареала большого суслика: первая (ареалогическая): I – Южная, II – Самаралукская,

III – Сызранская, IV – Кузоватовская, V – Центральная, VI – Восточная (Вешкаймская) (Каргино), VII – Северная (Ульяновск, Нов. Урень, Тимерсяны, Тетюшское), VIII – Приволжская, IX – Заволжская и вторая (генетическая): I – Северная; II – Южная (III–VIII из 1 модели); III – Заволжская (рисунок 10, 11). Модели иллюстрируют два сценария формирования правобережного участка ареала большого суслика. По первому большие суслики расселялись в юго-западном направлении из «ульяновского» участка. По второму – дисперсия больших сусликов шла из «сызранского» участка в двух направлениях – в западном, на правом берегу р. Сызранка и в северо-западном, на левом берегу р. Сызранка.

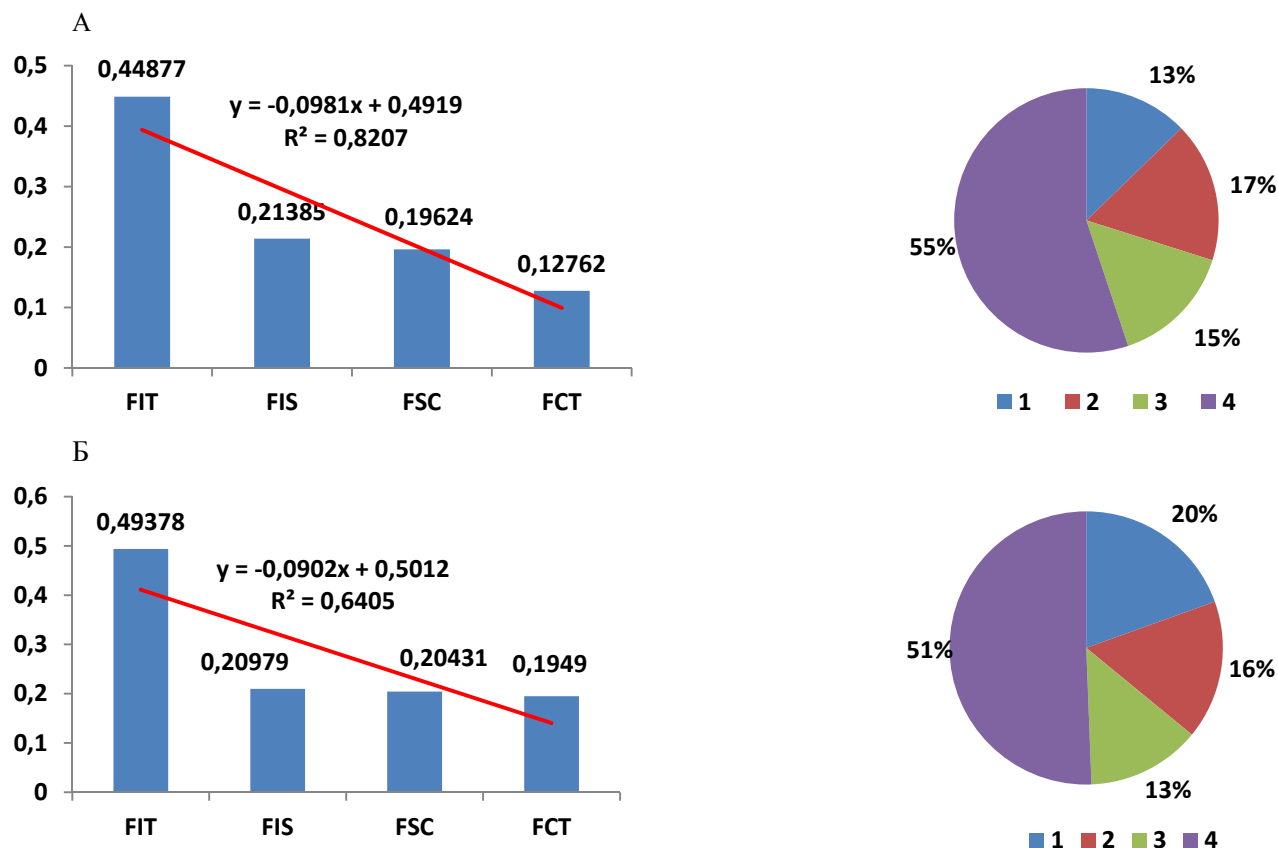


Рисунок 10 – Результаты анализа генетической структуры метапопуляционных моделей большого суслика по индексам фиксации (F-статистика: F_{IT} – индекс фиксации особей между популяциями и группами; F_{IS} – индекс фиксации особей внутри популяций; F_{SC} – индекс фиксации популяций внутри групп; F_{CT} – индекс фиксации популяций между группами) и вклада уровней дифференциации в общую изменчивость (1 – между группами, 2 – между популяциями внутри групп, 3 – между особями внутри популяций, 4 – между особями в целом). Метапопуляционные модели – первая (А): Южная, Самаралукская, Сызранская, Кузоватовская, Центральная, Восточная (Вешкаймская), Северная метапопуляции. Вторая (Б): Южная, Северная, Заволжская метапопуляции

Анализ генетической структуры популяций большого суслика по индексу фиксации гамет по двум предложенным метапопуляционным моделям выявил высокий уровень генетической разнородности популяций *S. major*. При этом индексы фиксации особей между популяциями и группами оказались почти в 2 раза выше, чем другие иерархические индексы. Анализ вклада уровней генетической дифференциации в общую изменчивость показал, что генетическая дифференциация на уровне популяций внутри метапопуляционных групп оказалась выше (17 и 16 % по двум моделям), чем таковая на уровне дифференциации особей внутри популяций (15 и 13 %), образующих метапопуляционные группировки. Полученные данные подтверждают существования метапопуляцион-

ной структуры приволжской части ареала большого суслика в Среднем Поволжье в представленном выше виде, что отражается в высоких значениях коэффициента детерминации (R^2) моделей – 0.82 и 0.64.

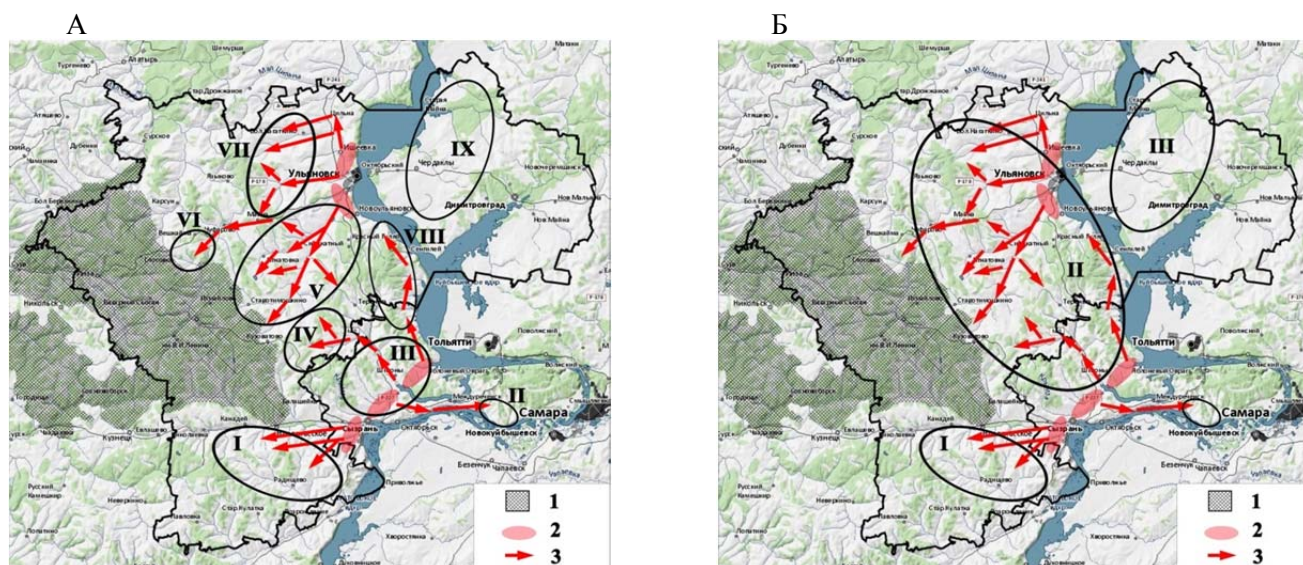


Рисунок 11 – Метапопуляционные модели приволжской части ареала большого суслика в Среднем Поволжье. Физико-географические особенности территории Ульяновской обл., связанные с распространением большого суслика: 1 – лесные массивы; 2 – зоны первичного обитания (50–60 гг. XX в.).

Метапопуляционные модели. Первая (А): I – Южная; II – Самаралукская; III – Сызранская; IV – Кузоватовская; V – Центральная; VI – Восточная (Вешкаймская); VII – Северная метапопуляции. Вторая (Б): I – Южная; II – Северная; III – Заволжская метапопуляции

Сравнение средних, максимальных и минимальных значений индекса $\delta\mu^2$, характеризующего генетические дистанции, по трем микросателлитным локусам между популяциями большого суслика внутри метапопуляций, по предложенным выше метапопуляционным моделям, показало, что они значительно ниже значений этого же показателя по всем правобережным популяциям (0.805, 8.547, 0.000). По первой модели: III – 0.168, 0.370, 0.015; V – 0.420, 1.174, 0.010; VII – 0.226, 0.354, 0.068; VIII – 0.209, 0.393, 0.085. По второй модели: I – 0.384, 1.750, 0.005; II – 0.270, 0.776, 0.000. Полученные данные свидетельствуют о том, что дивергенция популяций в V-ой метапопуляции (1 модель) и I-ой метапопуляции (2 модель) произошла намного раньше, чем в остальных метапопуляциях. Расселение больших сусликов на пространстве локализации последних метапопуляций является более недавним событием. Кроме того, как размах, так и средние значения генетических дистанций $\delta\mu^2$ для отдельных метапопуляций оказались значительно ниже, чем для выборки всех изученных популяций, что также указывает на правдоподобность предложенных метапопуляционных моделей ареала большого суслика на правобережье Волги. В то же время для первой модели коэффициент детерминации оказался чуть большим ($R^2 = 0.82$).

6.2. Экологическая характеристика большого суслика в Среднем Поволжье

Возникновение сильной фрагментации сплошного в прошлом ареала наземных белых на территории правобережного Среднего Поволжья имеет ряд закономерностей и объясняется объективными причинами. В результате активной хозяйственной деятельности в начале XX в., повлекшей сильную трансформацию степных ландшафтов, связанной с полной распашкой целинных земель, большинство реликтовых поселений этих грызунов были уничтожены. Сохранились лишь те из них, которые были приурочены к неудобьям, балочным системам и возвышенностям различного масштаба, неиспользуемые в сельскохозяйственном производстве (Титов и др., 2017; Закс и др., 2017).

Являясь «подвижным» (в отношении способности к расселению) видом, этот грызун проникает на новые местообитания по возможным линейным элементам ландшафтов как естественной, так и антропогенной природы. К таким элементам ландшафтов относятся участки луговых степей по верхним террасам мелких рек и ручьев, обочины дорог, придорожные полосы, скотопрогонные тракты (рисунок 11). В результате такой экологической пластичности большой суслик на Правом берегу Волги за последние 50 лет смог значительно расширить свой ареал обитания. При анализе кружева ареала большого суслика заметны специфические особенности его формирования. Они связаны, прежде всего, с быстрым расселением вида по линейным элементам ландшафта (речная сеть, балочные системы) или техногенным объектам (обочины дорог, межевые полосы, зоны отчуждения).

ВЫВОДЫ

1. Современное состояние популяций большого суслика в Среднем Поволжье характеризуется депрессивным состоянием численности и исчезновением большего числа поселений в конце прошедшего столетия, а также с последующим активным его расселением в регионе. Анализ приволжской части ареала большого суслика свидетельствует о разнонаправленных его изменениях во времени на различных берегах Волги. На левом берегу ареал подвержен пульсирующим изменениям в долготном направлении, правобережная часть ареала формировалась за счет активного расселения большого суслика в широтном направлении.

2. Большая часть поселений большого суслика (64 %) в правобережном Среднем Поволжье (Ульяновской обл.) приурочено к биотопам антропогенного происхождения или трансформированным естественным местообитаниям. Сравнение биотопических предпочтений большого суслика с предпочтениями симпатричного ему на территории Ульяновской области крапчатого суслика выявило значительные их различия. Эти два вида сусликов правобережного Среднего Поволжья могут считаться «биотопическими викариатами», надежно разобщенными по предпочитаемым местообитаниям.

3. Проведенный статистический анализ выборок морфологических и биоакустических показателей, характеризующих популяции большого суслика, выявил разнокачественный популяционный полиморфизм, связанный с высокой фрагментацией области обитания, и подтверждает существование подразделенной (метапопуляционной) структуры его ареала в Среднем Поволжье и на сопредельных территориях.

4. Исследования генетического разнообразия и дифференциации современных популяций большого суслика на Правобережье Волги по митохондриальным маркерам позволили объединить их в три группировки (метапопуляции) – Лево- и Правобережную (относительно р. Сызранки, разделяющую Ульяновскую обл. на южную и северную части) и Приволжскую (Д-петля) или Заволжскую (сут b). Дивергенция популяций в первой группе произошла позже, нежели во второй, а распространение большого суслика в левобережье р. Сызранки является совсем недавним событием.

5. Изучение генетической структуры популяций большого суслика по микросателлитным маркерам с использованием индекса фиксации гамет (F_{ST}) выявило высокий уровень генетической разнородности локальных популяций *S. major*, а также показало, что популяции большого суслика являются изолированными, поток генов между ними незначителен, и большинство локальных популяций прошло через состояние «бутылочного горлышка».

6. Молекулярно-генетический анализ поселений большого суслика, возникших в результате непреднамеренной интродукции, показал, что распространение этого вида в Пензенской области шло в результате быстрого расселения за счет ограниченного числа мигрантов, проявляющегося в клональном характере вновь образующихся поселений. При этом генетические дистанции между популяциями, возникшими в результате расселения, закономерно увеличиваются по мере удаления их от точки вселения.

7. Выявленная в процессе генетического анализа и подтвержденная в двух модельных формах при тестировании с помощью иерархических индексов фиксации, метапопуляционная структура правобережной части ареала большого суслика в Среднем Поволжье связана с высокой подвижностью (в отношении способности к расселению) этого вида. Проникая на новые местообитания (участки луговых степей по верхним террасам мелких рек и ручьев, обочины дорог, придорожные полосы, скотопрогонные тракты) по доступным линейным элементам ландшафтов как естественной, так и антропогенной природы, большой суслик легко формирует быстро увеличивающие свою численность изолированные поселения.

СПИСОК РАБОТ, ОПУБЛИКОВАННЫХ ПО ТЕМЕ ДИССЕРТАЦИИ

Монография

1. Динамика ареалов и современное состояние поселений наземных беличьих в правобережных районах Поволжья : монография / С. В. Титов, А. А. Кузьмин, Р. В. Наумов, О. А. Ермаков, С. С. Закс, **О. В. Чернышова**. – Пенза : Изд-во ПГУ. – 2015. – 124 с.

Статьи в ведущих рецензируемых журналах из перечня ВАК РФ

2. **Chernyshova, O. V.** Genetic polymorphism and differentiation of russet ground squirrel populations in Volga region / **O. V. Chernyshova**, A. A. Kuzmin, R. V. Naumov, S. V. Titov // Principles of the Ecology. Scientific journal. – 2016. – Vol. 5? № 3 (19). – P. 34. – URL: http://ecopri.ru/journal/conf2016/sbornik_en.pdf

3. Закс, С. С. Влияние физических барьеров и экологических факторов на фрагментацию ареала и генетическое разнообразие популяций крапчатого суслика (*Spermophilus suslicus* Güld) в среднем Поволжье / С. С. Закс, **О. В. Чернышова**, А. А. Кузьмин, С. В. Титов // Известия высших учебных заведений. Поволжский регион. Естественные науки. – 2017. – № 4 (20). – С. 20–34.

4. Титов, С. В. Апробация нового маркера ядерной ДНК для исследований гибридизации крапчатого (*Spermophilus suslicus* Güld.) и большого сусликов / С. В. Титов, А. А. Кузьмин, С. С. Закс, **О. В. Чернышова** // Известия высших учебных заведений. Поволжский регион. Естественные науки. – 2018. – № 4 (24). – С. 72–79.

5. **Чернышова, О. В.** Популяционный полиморфизм большого суслика (*Spermophilus major*) в Поволжье: данные морфометрического анализа / **О. В. Чернышова**, А. А. Кузьмин, М. Д. Симаков, С. В. Титов // Russian Journal of Ecosystem Ecology. – 2019. – Vol. 4 (1). DOI 10.21685/2500-0578-2019-1-5.

6. Биоакустическая характеристика популяций большого суслика (*Spermophilus major*) в Поволжье и на сопредельных территориях / **О. В. Чернышова**, А. А. Кузьмин, М. Д. Симаков, Н. А. Картавов, С. В. Титов // Russian Journal of Ecosystem Ecology. – 2019. – Vol. 4 (2). DOI 10.21685/2500-0578-2019-3-3.

Статьи в других журналах

7. Видоспецифичность биотопических предпочтений как фактор межвидовой изоляции у млекопитающих (например р. *Spermophilus*) / С. В. Титов, А. А. Кузьмин, С. С. Закс,

Тезисы конференций и совещаний

8. Кузьмин, А. А. Метапопуляционная структура ареала крапчатого суслика (*Spermophilus suslicus* Güld) в Поволжье / А. А. Кузьмин, Р. В. Наумов, **О. В. Чернышова**, С. В. Титов // Структура вида у млекопитающих : материалы конференции. – Москва : Товарищество научных изданий КМК, 2015. – С. 49.

9. Титов, С. В. Метапопуляционная и генетическая структура ареалов наземных беличьих: адаптация к сильно фрагментированным ландшафтам лесостепного Поволжья / С. В. Титов, А. А. Кузьмин, Р. В. Наумов, **О. В. Чернышова** // Структура вида у млекопитающих: материалы конференции. – Москва : Товарищество научных изданий КМК, 2015. – С. 79.

10. **Чернышова, О. В.** Особенности генетической структуры популяций большого суслика (*Spermophilus major* Pall.) на правобережье Волги / **О. В. Чернышова**, А. А. Кузьмин, Р. В. Наумов, С. В. Титов // Структура вида у млекопитающих: материалы конференции. – Москва : Товарищество научных изданий КМК, 2015. – С. 86.

11. Титов, С. В. Молекулярно-генетическая характеристика популяции большого суслика, возникшей в результате интродукции в Пензенской области / С. В. Титов, **О. В. Чернышова**, Н. С. Савкина, А. А. Кузьмин // Териофауна России и сопредельных территорий : материалы Междунар. совещания (X съезд Териологического общества при РАН). – Москва : Товарищество научных изданий КМК, 2016. – С. 422.

12. **Чернышова, О. В.** Генетическая структура и современное состояние популяции большого суслика *Spermophilus major* на территории Пензенской области / **О. В. Чернышова**, А. А. Кузьмин, С. В. Титов // Актуальные вопросы современной зоологии и экологии животных : материалы Всерос. науч.конф., посвящ. 70-летию кафедры «Зоология и экология» Пензенского государственного университета и памяти проф. В. П. Денисова. – Пенза : Изд-во ПГУ, 2016. – С. 106.

13. Titov, S. V. Features of Russet Squirrel's population in Penza region: genetic structure, colonization history and results of introduction / S. V. Titov, **O. V. Chernyshova**, A. A. Kuzmin // The V International Symposium «Invasion of alien species in Holarctic (Borok-5)» September 25-30, 2017. Programme & Book of Abstracts. – 2017. – P. 129.

14. Титов, С. В. 2019. Многолетняя динамика пространственной и генетической структуры зон гибридизации сусликов в Поволжье / С. В. Титов, А. А. Кузьмин, М. Д. Симаков, **О. В. Чернышова**, Р. В. Наумов // Экология и эволюция: новые горизонты : материалы Междунар. симп., посвящ. 100-летию академика С. С. Шварца (1–5 апреля, 2019, г. Екатеринбург). – Екатеринбург : Гуманитарный университет, 2019. – С. 207–209.

Благодарности. Выражаю благодарность своему научному руководителю и учителю, д.б.н., профессору С. В. Титову, который на всех этапах руководил моей работой и чей энтузиазм вдохновлял на научный поиск. Благодарна всем моим друзьям и единомышленникам – А. А. Кузьмину, М. Д. Симакову, О. Н. Батовой и другим, кто помогал собирать материал и делил со мной радости и трудности полевой работы, спасибо им за помощь и удовольствие делиться опытом. Спасибо всему коллективу кафедры «Зоология и экология» Пензенского государственного университета за поддержку, помощь и терпение. Спасибо Минобрнауки РФ (6.7197.2017/БЧ) и РФФИ (проект 14-04-00301), которые поддерживали мои исследования на протяжении многих лет.

ЧЕРНЫШОВА Ольга Валерьевна

СОВРЕМЕННОЕ СОСТОЯНИЕ ПОПУЛЯЦИЙ
БОЛЬШОГО СУСЛИКА (*SPERMOPHILUS MAJOR* PALL.)
В СРЕДНЕМ ПОВОЛЖЬЕ: МОРФОЛОГИЧЕСКИЕ,
БИОАКУСТИЧЕСКИЕ, ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ, ГЕНЕТИЧЕСКИЕ
ОСОБЕННОСТИ И МЕТАПОПУЛЯЦИОННАЯ СТРУКТУРА АРЕАЛА

Специальность 03.02.08 – Экология (биология)
(биологические науки)

Редактор *Е. В. Шмелева*
Технический редактор *Р. Б. Бердникова*
Компьютерная верстка *Р. Б. Бердниковой*

Распоряжение № 39/176 от 24.10.2019

Подписано в печать 25.10.2019. Формат 60×84¹/₁₆.
Усл. печ. л. 1,4. Заказ № 432. Тираж 100.

Издательство ПГУ.
440026, Пенза, Красная, 40.
Тел./факс: (8412) 56-47-33; e-mail: iic@pnzgu.ru