

УДК 559:591.5+591.37

БИОТОПИЧЕСКИЕ ОСНОВЫ СИМПАТРИИ И МЕЖВИДОВОЙ ГИБРИДИЗАЦИИ МЛЕКОПИТАЮЩИХ (НА ПРИМЕРЕ РОДА *Spermophilus*)

© 2012 г. С. В. Титов*, А. А. Шмыров**, А. А. Кузьмин***

* Пензенский государственный педагогический университет
им. В.Г. Белинского, 440026 Пенза, ул. Лермонтова, 37

** Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН,
119071 Москва, Ленинский просп., 33

*** Пензенская государственная технологическая академия,
440605 Пенза, пр. Байдукова/Гагарина, 1а/11
e-mail: svtitov@yandex.ru

Поступила в редакцию 02.03.2011 г.

На примере двух гибридных зон (большого *Spermophilus major* и крапчатого *S. suslicus*, большого и желтого *S. fulvus* сусликов) показано, что свойства биотопа определяют степень сегрегации симпатрических видов в контактных поселениях. При этом гетерогенность его условий относительно биотопических требований симпатрических видов способствует долговременному и устойчивому их разобшению и редким случаям спорадической гибридизации. Гомогенный по условиям биотоп определяет масштабную межвидовую гибридизацию и быстрое увеличение в поселении доли гибридов.

При перечислении факторов репродуктивной изоляции близкородственных видов животных первыми обычно упоминают географические и биотопические барьеры (Серебровский, 1935; Майр, 1968; Панов, 1989). Если географический барьерный фактор очевиден и понятен, то биотопический фактор изоляции нельзя рассматривать однозначно, поскольку биотопические предпочтения видов достаточно изменчивы, а степень этой изменчивости определяется, в первую очередь, экологической пластичностью вида.

Считается, что устойчивая биотопическая сегрегация симпатрических видов возможна при наличии двух основных условий: среда должна быть гетерогенной по отношению биотопических требований контактирующих видов и особи этих видов должны быть способными отличать одно “местообитание” от другого (Панов, 1989). Логично предположить, что противоположные условия — гомогенность биотопа, а также отсутствие “разборчивости” в местообитаниях у особей хотя бы одного из контактирующих видов, должны способствовать их межвидовому скрещиванию в контактных поселениях. Поэтому при исследовании биотопических предпочтений симпатрических видов в первую очередь важно установить — как структура местообитания обеспечивает сегрегацию или агрегацию особей симпатрических видов в пространстве. Кроме этого с

позиций динамического аспекта биотопической приуроченности вида необходимо учитывать, что характер связей особей с теми или иными местообитаниями часто зависит от демографических параметров популяции — численности и плотности (Brown, 1969; Wiens, 1973). Речь идет об “оптимальных” и “субоптимальных” для вида местообитаниях. Последние осваиваются видами лишь в периоды пиков численности (Панов, 1986) и (или) в результате активного расселения.

Биотопические предпочтения симпатрических видов могут выступать в роли как изолирующего, так и способствующего гибридизации фактора. Его модальность (та или иная роль) определяется, прежде всего, экологическими условиями в зоне контакта. При этом биотопические предпочтения контактирующих видов являются первым уровнем факторов гибридизации. Они определяют характер “первичного контакта” особей симпатрических видов. От характера “перемешивания” гетероспецификов зависит, будет ли контакт кратковременным и случайным или сформируется смешанное поселение с особой структурой и случаями межвидовой гибридизации.

У млекопитающих случаи естественной гибридизации, протекающей в настоящее время (ныне существующие гибридные зоны), ограничены небольшим числом примеров. Значительно больше информации можно найти о случаях былой ги-

бридизации млекопитающих в работах, посвященных интрогрессии мтДНК и ядерных генов (Funk, Omland, 2003). Среди сусликов (*Spermophilus*), являющихся хорошо дифференцированными видами (Громов и др., 1965; Воронцов, Ляпунова, 1970; Ляпунова, 2002), естественная гибридизация довольно широко распространена, поселения имеют достаточно четкие границы, что делает эту группу грызунов удобной моделью для исследования механизмов и факторов гибридизации млекопитающих (Титов, 1999, 2009; Кузьмин, 2009; Шмыров, 2009).

Цель исследования – изучение биотопических условий, способствующих устойчивой симбиотопии и гибридизации или пространственной сегрегации близких видов млекопитающих, на примере трех гибридизирующих видов сусликов (большого *S. major*, крапчатого *S. suslicus* и желтого *S. fulvus*), а также оценка пространственно-временной роли биотопа в процессе межвидовой гибридизации.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Одним из удачных способов выявления характера биотопических предпочтений видов млекопитающих является изучение биотопической и ландшафтной приуроченности их постоянных и временных убежищ. Для сусликов нора имеет особое значение. Являясь частью индивидуализированного пространства, она служит эффективным средством персонализации участка обитания и как элемент трансформированного ландшафта максимально приспособлена к жизни особи. При изучении окружающих норы биотопических условий можно достаточно точно оценить предпочтения грызунов тех или иных микростаций местообитаний для жизни и кормовой деятельности (Murray, Vestal, 1979; Elliot, 1983; Weddell, 1989).

К факторам, влияющим на численность сусликов и количество их нор, относят обеспеченность кормами, а именно злаками, и свойства грунта – рыхлость и толщина плодородного слоя почвы (Крылова, Дейстфельдт, 1987; Ткаченко, 1987). Даже в случаях относительной однородности среды в пределах одного поселения, используя формальные статистические процедуры, можно выделить переменные, определяющие характер размещения нор (Owings, Borchert, 1975; Betts, 1990).

Структура гибридной зоны большого и желтого сусликов была изучена нами в ходе прошлых хронологических исследований (около 10 тыс. км маршрута), проведенных в Саратовской и Актыбинской областях Казахстана (Титов, 2009; Шмы-

ров, 2009). Было обследовано 32 поселения сусликов. Зона гибридизации *S. major* и *S. fulvus*, по всей видимости, существует уже давно, о чем свидетельствуют единичные факты обнаружения гибридов (Бажанов, 1944; Беляев, 1955). На сегодняшний день она представлена казахским и российским (Саратовское Заволжье) участками. Последний образовался относительно недавно (Ерусланские пески) в результате расселения большого суслика (Ермаков, Титов, 2000) и частичного восстановления численности *S. fulvus* (Кучерук, 1998). В 2001 г. *S. major* был зарегистрирован в окрестностях с. Усатово (Краснокутский р-н), где было обнаружено смешанное поселение (Шилова и др., 2002), которое впоследствии стало гибридным (Титов и др., 2005).

Зона симпатрии большого и крапчатого сусликов образовалась в конце прошлого века в результате расселения большого суслика на правобережье Волги (Титов, 1999, 2001; Ермаков, Титов, 2000). В результате обследования зоны контакта (около 8 тыс. км маршрута) были обнаружены 105 поселений *S. suslicus*, 74 – *S. major* и 3 контактных поселения симпатрических видов (Титов, 1999). Последние поселения в обширной зоне симпатрии образуют узкую зону гибридизации этих видов.

Изучение биотопических предпочтений сусликов проводилось в 12 модельных поселениях: гибридная зона *S. major*–*S. suslicus*: с. Заречное (53°44' с.ш., 47°36' в.д.), пос. Клино (53°07' с.ш., 47°29' в.д.), пос. Большие Ключиши (54°07' с.ш., 48°13' в.д.), с. Куроедовские Выселки, пос. Николаевка, с. Смышляевка (53°45' с.ш., 47°44' в.д.), с. Тимерсяны (54°33' с.ш., 47°48' в.д.), с. Урено-Карлинское (53°07' с.ш., 47°19' в.д.), с. Чириково (53°45' с.ш., 47°49' в.д.), Ульяновская обл. и г. Цивильск (55°51' с.ш., 47°24' в.д.), Чувашия; гибридная зона *S. major*–*S. fulvus*: с. Усатово (50°46' с.ш., 46°54' в.д.) и с. Дьяковка (50°44' с.ш., 46°49' в.д.), Саратовская обл. Для характеристики биотопической приуроченности норových убежищ были использованы описания окружающих их станций (геоботанических выделов) по упрощенной схеме – три пробы в радиусе 10 м от норы.

Число нор учитывали по числу отверстий. Всего учтено 774 отверстия, из них 536 крапчатого суслика, 129 большого, 40 желтого, 33 из гибридного поселения большого и крапчатого сусликов и 36 из гибридного поселения большого и желтого сусликов.

Биотопические предпочтения симпатрических и гибридизирующих видов мы оценивали по факту наличия нор и их обилию в выявленных по флористическим и эдафическим показателям

микростациях по методике, разработанной нами ранее (Титов, 2000). В описаниях станций учитывали следующие параметры: проективное покрытие растительности, % (PC); толщина дерна почвы, см (TT); обилие (экз./м²): мезофитных злаков (GRM), ксерофитных злаков – типчака *Festuca valesiaca* (FV), полыни *Artemisia campestris*, *A. dracuncululus* (ART), тысячелистника *Achillea nobilis* (ACH), бобовых Papilionaceae (PAP) и других видов разнотравья (HGR).

Целью дальнейшего анализа было выявление особенностей распределения нор сусликов в границах поселений в зависимости от различных факторов среды и особенностей местообитания. Для выяснения степени влияния этих факторов на предпочтение сусликами отдельных участков биотопа, выделения видовых биотопических ниш и биотопических ниш контактных поселений были проведены факторный и пошаговый дискриминантный анализы (Statistica 6.0 for Windows).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Биотопические предпочтения видов сусликов, изучаемых в работе, вследствие широты их ареалов довольно разнообразны.

Одновидовые поселения. Крапчатый суслик *S. suslicus* является исконным обитателем целинной степи, встречается в разнотравных степях южной части лесостепной зоны и северной части подзоны ковыльных степей. Селится этот суслик в сухих балках, на выгонах, пастбищах, покосах, залежах, по склонам оврагов и верхним террасам рек с сохранившейся степной растительностью. В биотопах часто выбирает возвышенные участки с богатым злаковым разнотравьем. Низины используются редко и только в качестве кормовых станций. Биотопическими факторами, лимитирующими распространение крапчатого суслика, являются обеспеченность кормовыми ресурсами и эдафические условия местообитания (Титов, 2000, 2001). Высота травостоя, в отличие от других видов сусликов, решающего значения не имеет.

Описание растительности на геоботанических площадках в четырех поселениях крапчатого суслика (“Выселки”, “Николаевка”, “Тимерсяны” и “Урено-Карлинское”) показало, что эти поселения приурочены к участкам со средней мозаичностью растительности. Большинство нор грызуна (64% из 536 обследованных) были обнаружены на злаковниках, представленных злаково-тысячелистниково-разнотравными (53%) и злаково-разнотравно-тысячелистниковыми (11%) растительными ассоциациями. Типчаково-разнотравно-полынные (3%) и полынные ассоциации, бедные

привычными для крапчатого суслика кормами, используются им мало (7% от общего числа нор).

Большой суслик *S. major* заселяет северные разнотравные, злаково-разнотравные, ковыльные и полынно-типчаковые степи. Встречается по долинам рек – на лугах, не заливаемых талыми водами; на многолетних залежах; опушках лесных колков. Селится на выгонах, на территориях нежилых поселков, обочинах и насыпях дорог, суходолах и по краям оврагов, на различных приусадебных землях и посевах. Характерно тяготение к мезофильным несильно задерненным, увлажненным и песчаным биотопам со злаково-разнотравной растительностью, поэтому во многих местностях его называют “луговым” сусликом.

Описание растительности на геоботанических площадках в трех поселениях большого суслика (“Чириково”, “Ключищи”, “Заречное” – зона симпатрии *S. major* с крапчатым сусликом) показало, что поселения большого суслика приурочены к участкам с высокой степенью мозаичности растительности. Подавляющее число нор большого суслика приходилось на злаковники – 71%, остальная часть (29%) – на участки с полынными растительными комплексами. Из злаковых ассоциаций им наиболее предпочитаемы типчаково-разнотравные (57%) и типчаково-разнотравно-тысячелистниковые (4%). Участки с полынью использовались большим сусликом только при значениях ее обилия не ниже 50% (полынно-злаково-типчаковые комплексы).

В гибридной зоне *S. major*–*S. fulvus* поселения большого суслика встречаются на опустыненных степных участках с однородной типчаково-ковылкой растительностью (*Stipa lessingiana*, *Festuca valesiaca*) с участием прутняка (*Kochia prostrata*), мятлика луковичного (*Poa bulbosa*) и разнотравья (*Galatella villosa*, *Medicago falcate*, *Potentilla bifurca*, *Ferula tatarica*), характеризующихся тяжелыми суффинистыми почвами, 50%-ным проективным покрытием и травостоем, не превышающим по высоте 25 см (Шилова и др., 2002).

Основными местообитаниями желтого суслика *S. fulvus* являются глинистые и лессовые пустыни и полупустыни, а также закрепленные растительностью пески. На севере ареала желтый суслик встречается в сухой степи и полупустыне. Здесь *S. fulvus* заселяет преимущественно участки с плотной суглинистой и супесчаной почвой. Исследования биотопической приуроченности желтого суслика в Поволжье (Саратовская обл.) выявили, что этот вид тяготеет к полынно-злаковым растительным ассоциациям с высокой долей рудеральных видов растений. При этом поселения этого вида встречаются как на равнинных биото-

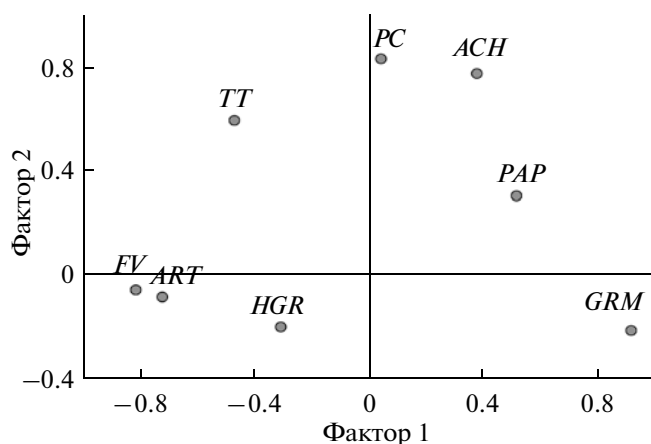


Рис. 1. Биотопические показатели местообитаний большого, крапчатого и желтого суслика в ортогональном векторном пространстве (F1, F2) по результатам факторного анализа (метод главных компонент). *PC* – проективное покрытие, *TT* – толщина дерна; *GRM* – обилие злаков, *FV* – типчака, *ART* – полыни, *ACH* – тысячелистника, *PAP* – бобовых, *HGR* – разнотравья.

пах, так и по склонам балок и овражных систем, покрытых высокостебельными рыхлокустными злаками – ковылем и тонконогом (например, окрестности с. Воскресенка Энгельского р-на Саратовской обл.). Еще одной характерной чертой биотопических предпочтений *S. fulvus* является высокая степень тяготения этого вида к антропогенным трансформированным степным и полупустынным ландшафтам (свалки, заброшенные фермы, поселковые неорганизованные пастбища для скота и т.д.), например, к пастбищным вариантам гемипсаммофитной степи (Неронов, Попов, 2005).

Подробное изучение биотопических предпочтений желтого суслика в одновидовом поселении (окрестности с. Дьяковка Краснокутского р-на Саратовской обл.) показало, что норы ($n = 40$) грызуна приурочены к злаково-полынным растительным ассоциациям, которые характеризуются следующими показателями: проективное покрытие – $55.3 \pm 2\%$, толщина дерна – 8.3 ± 0.1 см, обилие злаков – $63.3 \pm 2.9\%$, обилие полыни – $17.8 \pm 2.2\%$, обилие типчака – $17.8 \pm 2.2\%$, обилие тысячелистника – $3.9 \pm 1.7\%$, обилие бобовых – $0.2 \pm 0.1\%$, обилие разнотравья – $9.3 \pm 1.1\%$.

Для уточнения приведенных характеристик биотопических предпочтений трех видов сусликов, а также для сравнения их биотопической “требовательности” были проведены факторный (выявление определяющих факторов среды и определение характера и степени включенности в них изученных биотопических параметров) и дискриминантный (выяснение степени расхож-

дения биотопических ниш изученных видов сусликов) анализы.

Факторный анализ (метод главных компонент) биотопических показателей по одновидовым поселениям большого, крапчатого и желтого сусликов проводили при условии формирования двух факторов, описывающих, на наш взгляд, две наиболее важные особенности биотопа – обеспеченность кормовыми ресурсами, а также эдафические условия и качество обзора (проективное покрытие).

Проанализированные биотопические показатели объединяются в два кластера, соответствующих основным свойствам биотопа – “кормность” и эдафические свойства (качество субстрата). По первому фактору (F1) максимальная нагрузка (коэффициент корреляции) выявлена для обилия злаков (0.91) и ксерофитных элементов – типчака (–0.82) и полыни (–0.73). Этот фактор, по-видимому, соответствует градиентным изменениям степени мезофитности биотопа. По второму фактору (F2) максимальная нагрузка отмечается для проективного покрытия (0.83), толщины дерна (0.6) и обилия тысячелистника (0.77). Этот фактор, вероятно, соответствует градиентным изменениям эдафических свойств и качества обзора биотопа.

Анализ положения переменных в ортогональном многофакторном пространстве позволяет уточнить качественные результаты группировки биотопических показателей (рис. 1). По первой оси ортогонального пространства (фактор F1), описывающей 35% общей дисперсии и характеризующей степень ксерофитизации биотопа, в положительную зону значений векторного пространства попадают три биотопических параметра: обилие злаков, бобовых и тысячелистника. В отрицательную зону векторного пространства по этому фактору попали показатели степени ксерофитизации растительных сообществ: обилие типчака, полыни и степного разнообразия. По второму фактору (F2), описывающему 23% общей дисперсии и характеризующему ландшафтные свойства биотопа, в положительной зоне значений векторного пространства оказались два важных биотопических показателя: проективное покрытие, связанное с одной стороны с “кормностью” растительных ассоциаций, а с другой – с качеством обзора, и толщина дерна – немаловажный фактор для норовой деятельности сусликов.

Таким образом, по результатам факторного анализа принятые нами для описания биотопов показатели достаточно хорошо описывают наиболее важные свойства местообитаний для грызунов-норников открытых пространств и вполне

пригодны для характеристики биотопической приуроченности изучаемых видов сусликов в контактных поселениях.

Для выяснения степени расхождения биотопических ниш изученных видов сусликов был использован пошаговый дискриминантный анализ (рис. 2).

По первой дискриминантной функции (DF1, 87%) расхождение эллипсов биотопических параметров видовых местообитаний отмечается только для большого и крапчатого сусликов. Максимальные факторные нагрузки по оси этой функции приходятся на обилие мезофитных злаков (0.66), типчака (−0.77) и полыни (−0.35). При этом узкая ниша *S. suslicus* указывает на предпочтение им мезофитной злаковой растительности, тогда как большой и желтый суслики способны использовать и ксерофитные ее виды. Вторая дискриминантная функция (DF2, 13%) не позволяет надежно разделить эллипсы биотопических ниш. Однако по этой дискриминантной оси заметна большая ширина ниш *S. major* и *S. suslicus* при относительно узкой нише *S. fulvus*. При этом максимальная факторная нагрузка по оси этой функции отмечается для показателей обилия степного разнотравья (0.26), тысячелистника (0.64), бобовых (0.56), а также толщине дерна (0.5).

Таким образом, ниши изученных видов сусликов хорошо дифференцированы по биотопическим факторам, определяющим обилие кормовых ресурсов и безопасность (качество обзора). Ресурсная составляющая местообитаний, прежде всего, связана с обилием злаков и разнотравья. При этом качественную ее сторону отражает градиентный вектор ксерофитизации растительных сообществ. Безопасность биотопа связана с качеством обзора, который определяется показателями проективного покрытия растительности и обилием высокостебельных ее элементов (тысячелистник, степное разнотравье). Не случайно, на наш взгляд, что именно по этому параметру местообитаний расходятся биотопические ниши желтого и крапчатого сусликов. Так как желтый суслик является более крупным видом (в 1.5 раза) и часто использует естественные и искусственные возвышения для строительства норových убежищ, этот вид имеет очевидные преимущества в использовании растительных стадий с высоким проективным покрытием, состоящих из высокостебельных растений. Здесь необходимо заметить, что в действительности эти два вида никогда не контактируют друг с другом, так как являются географическими викариатами и обитают на разных берегах Волги. Однако выявление таких различий в местообитаниях по примененным нами

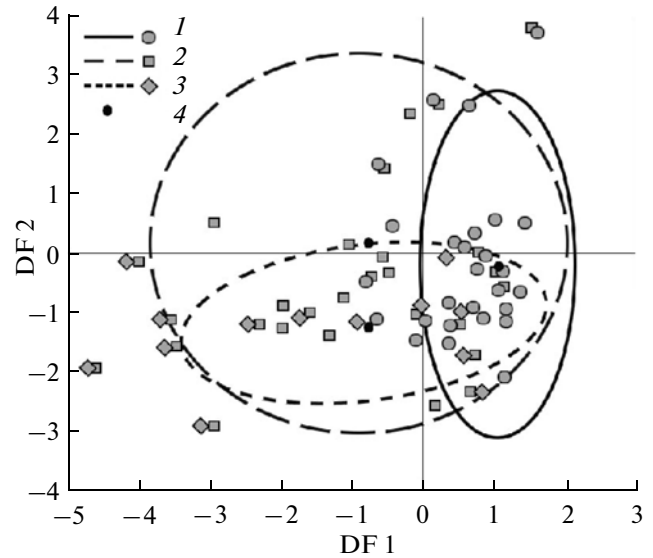


Рис. 2. Эллипсы биотопических ниш крапчатого (1), большого (2) и желтого (3) сусликов в пространстве дискриминантных функций (DF 1, DF 2). 4 – центры эллипсов рассеивания.

биотопическим показателям даже у априори не подлежащих сравнению видов указывает на правильность выбора их в качестве диагностирующих биотопические предпочтения сусликов показателей.

Приведенные выше характеристики биотопических предпочтений трех гибридизирующих видов сусликов позволяют сделать общий вывод о видоспецифических особенностях ландшафтной приуроченности их поселений. Крапчатый суслик тяготеет к естественным или пастбищным ландшафтам, характеризующимся низким травостоем. Вероятно, обилие высокостебельных растений для этого мелкого вида сусликов является критическим, вследствие ухудшения обзора и снижения безопасности биотопа. Этот вид предпочитает селиться в биотопах, растительные ассоциации которых образованы преимущественно однолетними и многолетними низкостебельными злаками (мятлики, типчак, овсецы) и богатым степным разнотравьем. Именно поэтому, например, по данным дискриминантного анализа для крапчатого суслика характерна узкая по разнообразию злаков, но широкая по разнообразию разнотравья биотопическая ниша. Для желтого суслика, напротив, характерна широкая по злакам, но узкая по степному разнотравью биотопическая ниша. При этом этот вид тяготеет к растительным стадиям, богатым рудеральной и высокостебельной растительностью, составляющей основу кормового рациона в летний период активности. И, наконец, у большого суслика выявлена широкая

биотопическая ниша, характеризующаяся практически всем спектром изменений изученных биотопических показателей. Этот вид, также как и желтый суслик, может заселять биотопы, богатые рудеральной и высокостебельной растительностью, однако излюбленными его местообитаниями являются луговые, богатые мезофитными злаками растительные ассоциации. Поэтому при сильной гетерономности биотопа *S. major* часто заселяет именно такие участки биотопа.

Контактные (смешанные и гибридные) поселения. Образование смешанных и в особенности гибридных поселений различных по экологическим требованиям видов свидетельствует об особых условиях местообитания, в котором они формируются. По теоретическим представлениям гомогенность биотопа и отсутствие “разборчивости” в местообитаниях у особей хотя бы одного из контактирующих видов должны способствовать гибридизации (Панов, 1989). Кроме этого, особое место в биотопической изоляции или интеграции симпатрических видов занимают антропогенные трансформированные ландшафты. Являясь в большей степени субоптимальными местообитаниями или стациями расселения, они могут стать единственным в границах зоны симпатрии местом формирования контактных поселений и возникновения межвидовой гибридизации.

Поэтому при анализе биотопических предпочтений контактирующих видов в условиях симбиотопии в первую очередь мы должны обращать внимание на общие особенности биотопа (гетерогенность, интразональность, ландшафтные ограничения, антропогенную трансформацию), а также на возможность реализации в его границах сходных для симпатрических видов биотопических предпочтений. В описании биотопических предпочтений контактирующих видов в смешанных и гибридных поселениях мы специально отошли от видового плана их описания и приводим эти данные для изученных гибридных зон.

В модельной гибридной зоне *S. major*—*S. suslicus* мы обнаружили все три варианта поселений по степени биотопической сегрегации симпатрических видов.

Совместное поселение “Смышляевка” (Ульяновская обл., Кузоватовский р-н) характеризуется стациальным разобщением большого и крапчатого суслика. Биотоп, в котором расположено это поселение, представляет собой степную балку овражного типа, зажатую с плакорных участков сельскохозяйственными угодьями. На склонах и возвышенных участках расположены участки типичной разнотравно-злаковой степи. Именно на этих участках встречается крапчатый суслик, что

соответствует биотопическим предпочтениям этого вида в изученных одновидовых поселениях. В понижениях биотопа, где протекает р. Чечера, растительность представлена в основном мезофитными злаками и рудеральной растительностью с незначительными включениями степного разнотравья. На этих участках биотопа большую часть периода активности проводит большой суслик. В результате такого стациального разобщения контакт видов практически отсутствует, а выявленные случаи межвидовой гибридизации приурочены к точкам соприкосновения областей обитания симпатрических видов.

Смешанное поселение “Клин” (Ульяновская обл., Николаевский р-н) характеризуется микростациональным разобщением видов и более “контактным” обитанием крапчатого и большого суслика. Биотоп, в котором расположено это поселение, представляет собой степную балку с примыкающими к ней овражными системами. Существовавшие в этом поселении отношения двух симпатрических видов являются уникальными и могут служить моделью для описания взаимоотношений гибридирующих видов на биотопическом уровне, поэтому остановимся на них подробнее.

Смешанное поселение крапчатого и большого сусликов “Клин” приурочено к участкам со средней мозаичностью растительности. В отличие от чистых поселений крапчатого суслика для него характерна большая мозаичность распределения растительности (*Fragaria viridis*, *Stipa capitata*, *Euphorbia esula*, *Thymus serpyllum*, *Helichrysum arenaarium* и др.). Растительные комплексы представлены разнотравно-полынно-тысячелистниковыми ассоциациями.

В поселении практически отсутствуют наклонные норы крапчатого суслика. Причина этого, на наш взгляд, заключается в насыщенности территории норами других видов грызунов (степного сурка *Marmota bobak*, большого суслика). Вероятно, крапчатый суслик использует для укрытия от опасности норы других видов (Титов, 1997). Основная часть нор крапчатого суслика была отмечена на злаковых ассоциациях (81% от 75 учтенных). По сравнению с одновидовыми поселениями этого вида на полынных стациях заметно увеличилась доля наклонных нор с 6 до 33%.

Особенностью биотопических предпочтений большого суслика в поселении “Клин” является переориентация в отношении злаковых ассоциаций. Если в чистых поселениях большинство нор регистрировалось на типчаковых участках, то здесь им явно предпочитают злаково-разнотравные (34 к 14%). Общее количество нор сни-

жается также на участках с полынью (с 29.3 до 9.1%), однако заселяются территории с разнотравными ассоциациями (20%), которые в чистых поселениях большим сусликом практически не использовались.

В целом, отмеченные выше особенности размещения нор грызунов по “Клин”, сильно отличается от таковых в одновидовых поселениях. Наблюдаемая здесь биотопическая переориентация большого и крапчатого сусликов является, вероятно, результатом проявления конкурентных взаимоотношений. Сложившаяся в итоге пространственно-микростациональная структура смешанного поселения снижает долю межвидовых контактов.

Гибридное поселение “Цивильск” (Чувашия) является хорошим примером контактного поселения, расположенного в гомогенном по отношению к биотопическим требованиям видов биотопе. Располагаясь на участке разнотравной степи, используемом для выпаса крупного рогатого скота, гибридное поселение характеризуется однородностью биотопической среды, которая проявлялась в отсутствии разнообразия растительных стадий и микрорельефа. Исследования особенностей расположения нор больших и крапчатых сусликов, а также их гибридов ($n = 33$) показали, что биотоп, в котором располагается гибридное поселение, характеризуется высоким проективным покрытием ($61.9 \pm 1.9\%$), средней толщиной дерна (7.6 ± 0.1 см). Растительные стадии образованы в основном мезофитными (мятлики, тимфеевка степная, овсецы) злаками (73%), а также степным разнотравьем (12%), бобовыми (7%), тысячелистником (8%).

Гибридная зона *S. major*–*S. fulvus* характеризуется низким числом контактных поселений. Обнаруженные смешанные поселения, как правило, приурочены к биотопам либо граничащим с основными путями расселения большого суслика (полосы отвода автомобильных дорог), либо имеющих антропогенное происхождение (свалки бытового мусора) или испытавшим антропогенную трансформацию (заброшенные с.-х. угодья – бахчи). По данным Шиловой с соавт. (2002) два смешанных поселения этих видов были обнаружены на полосе отвода автомобильной дороги Красный Кут–Дьяковка и прилежащих к ней участках свалки близ с. Усатово, а также на заброшенных земляных валах вблизи полевозащитной полосы (окрестности с. Усатово). В первом случае растительные ассоциации образованы видами рудеральной растительности – лебедой татарской (*Atriplex tatarica*), мортуком пшеничным (*Eremopyrum triticeum*), дескуренией (*Descurainia sophia*), амброзией полыннолистной (*Ambrosia ar-*

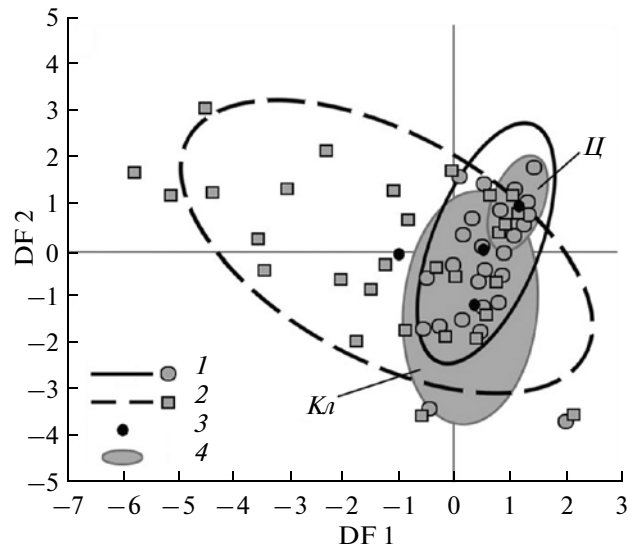


Рис. 3. Расположение эллипсов биотопических показателей контактных поселений большого и крапчатого сусликов относительно эллипсов биотопических ниш видов: 1 – *S. suslicus*, 2 – *S. major*; 3 – центры эллипсов рассеивания, 4 – эллипсы биотопических условий контактных поселений. *Kl* – смешанное поселение *S. major* и *S. suslicus* с микростациональным разобщением, *Ц* – гибридное поселение *S. major* и *S. suslicus* (результаты дискриминантного анализа).

temisiifolia), и характеризуются высоким проективным покрытием (60%) и средней высотой травостоя (20 см). Биотоп второго смешанного поселения образован пологими участками с лерхопопынно-эфемеровыми (*Poa bulbosa*, *Bromus squarrosus*, *Eremopyrum triticeum*, *Artemisia lerschiana*) сообществами с участием сорных видов (*Lepidium ruderae*, *Descurainia sophia*, *Lactuca tatarica*, *Polygonum aviculare*) с проективным покрытием 40% и высотой травостоя 20 см, а также понижениями между песчаными буграми, занятыми высокими зарослями полыни лечебной (*Artemisia abrotanum*) и татарника (*Onopordum acanthium*).

Обнаруженное нами гибридное поселение большого и желтого сусликов “Усатово” расположено на заброшенной и заросшей степной растительностью бахче и прилегающих к ней полосах отвода автомобильной дороги (окрестности с. Усатово). Биотоп (проанализировано расположение 36 нор) характеризуется высоким проективным покрытием ($62 \pm 1.3\%$), средней толщиной дерна (7.8 ± 0.1 см) и высоким обилием типчака в растительных ассоциациях (50%). Среди других элементов растительности в биотопах представлены однолетние и мезофитные злаки (36%), полынью (6%), степное разнотравье (8%).

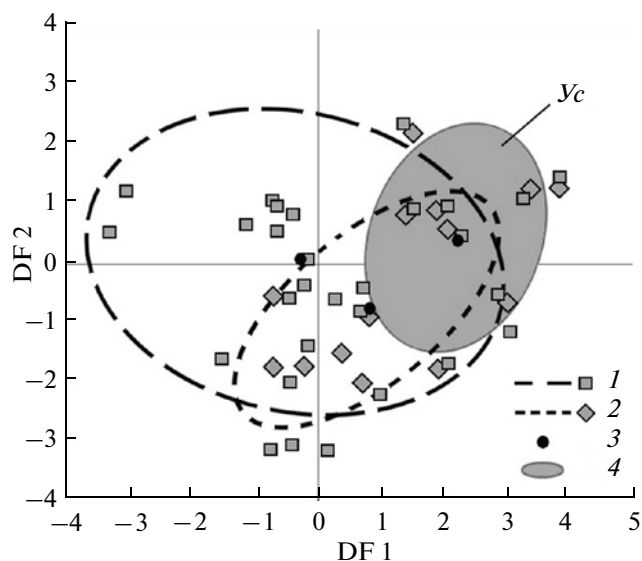


Рис. 4. Расположение эллипсов биотопических показателей гибридного поселения большого и желтого сусликов относительно эллипсов биотопических ниш видов: 1 – *S. major*, 2 – *S. fulvus*, 3 – центры эллипсов рассеивания, 4 – эллипсы биотопических условий гибридного поселения (*Ус*) *S. major* и *S. fulvus* (результаты дискриминантного анализа).

Проведенный анализ средовых показателей и биотопических предпочтений гибридирующих видов в условиях симбиотопии выявил широкий спектр вариантов биотопической структурированности контактных поселений. Для уточнения полученных данных был проведен дискриминантный анализ средовых показателей биотопических ниш и биотопических показателей контактных поселений сусликов.

Дискриминантный анализ показателей видовых биотопических ниш и смешанных и гибридных поселений большого и крапчатого сусликов (рис. 3) подтвердил достоверность их биотопических различий.

По первой дискриминантной функции (DF1, объясненная дисперсия – 73%) наблюдается расхождение только эллипсов рассеивания параметров видовых биотопических ниш по градиентам увеличения обилия мезофитных злаков (0.66) и уменьшения ксерофитных элементов растительности (типчак, 0.8). Вторая дискриминантная функция (объясненная дисперсия 25%) разделяет эллипсы биотопических показателей смешанного (без гибридации) и гибридного поселения. При этом максимальная факторная нагрузка по оси этой функции отмечается для показателей обилия тысячелистника (0.4), проективного покрытия (0.36) и толщины дерна (–0.5), а сами эллипсы располагаются друг против друга относительно нулевой линии этой функции. Отметим,

что по размерам эллипсов биотопических показателей контактных поселений видно, что в гибридном поселении симпатрические виды занимают достаточно узкую биотопическую нишу. Для смешанного поселения, где отмечалось устойчивое микростабиальное разобщение видов, биотопическая ниша, используемая сусликами, значительно шире.

Дискриминантный анализ показателей биотопических ниш и гибридного поселения большого и желтого сусликов выявил его уникальность по сравнению с видоспецифическими особенностями биотопических предпочтений этих видов (рис. 4).

По первой дискриминантной функции (DF1, объясненная дисперсия 87%), описывающей рудеральность и ксерофитность растительности, а именно уменьшение обилия степного разнотравья (–0.49), тысячелистника (–0.5), толщины дерна (–0.56), увеличение обилия типчака (0.35), наблюдается расхождение эллипса биотопических показателей гибридного поселения и эллипсов видовых ниш. В целом условия гибридного поселения являются предельными, т.е. располагаются на краю биотопических ниш *S. major* и *S. fulvus*. В результате биотоп гибридного поселения выступает для гибридирующих видов в роли однородной (гомогенной), в одинаковой степени пригодной (точнее, одинаково малоприспособленной) для контактирующих видов среды. В нем наблюдалось равномерное относительно друг друга биотопическое распределение гетероспецификов.

Пространственно-временная роль биотопа в процессе межвидовой гибридации. Полученные результаты исследований биотопических особенностей одновидовых и контактных поселений сусликов, а также специфических для видов биотопических предпочтений позволяют выявить пространственно-временную роль биотопа в процессе межвидовой гибридации.

Образование смешанных и в особенности гибридных поселений различных по экологическим требованиям видов свидетельствует об особых условиях местообитания, в котором они формируются. По теоретическим представлениям гомогенность биотопа и отсутствие “разборчивости” в местообитаниях у особей хотя бы одного из контактирующих видов должны способствовать гибридации (Панов, 1989). При этом условия образования контактных поселений симпатрических видов нам следует ожидать двух предельных ситуаций:

– биотоп, в котором формируется контактное поселение, в отношении биотопических предпочтений симпатрических видов является гомоген-

ным, что, несомненно, приведет к равномерному пространственному распределению гетероспецификов,

– биотоп гетерогенен до такой степени, что это приведет к формированию смешанного поселения с устойчивой, а самое главное надежной, пространственной изоляцией симпатрических видов.

Если первая ситуация формирования симбиотопии должна приводить к гибридизации видов, то вторая имеет два различных варианта своего развития. Первый связан со сходством некоторых черт биотопических предпочтений симпатрических видов, которые могут найти реализацию в широком спектре микростаций биотопа. В результате этого следует ожидать случаи спорадической однократной гибридизации симпатрических видов. Второй вариант развития событий, наоборот, основан на значимых различиях, которые неизбежно приведут виды к конкурентным отношениям за пространство и тем самым еще более усилят надежность репродуктивной изоляции.

В целом, основываясь на изложенных выше фактах, мы можем ожидать в зонах симпатрии и гибридных зонах три типа контактных поселений:

– совместные поселения, характеризующиеся полной пространственной изоляцией симпатрических видов вследствие выраженной стациальной гетерогенности биотопа,

– смешанные поселения, характеризующиеся микростациональным разобщением симпатрических видов и спорадической случайной гибридизацией,

– гибридные поселения, расположенные в гомогенных или антропогенных трансформированных биотопах и характеризующиеся масштабной гибридизацией.

Все три типа контактных поселений, существующие в двух основных формах биотопов (гомо- и гетерогенных), были обнаружены нами в модельных гибридных зонах изученных видов сусликов. При этом столь широкое разнообразие способов симбиотопического обитания видов определяется, прежде всего, разнокачественным характером их биотопических предпочтений.

В гибридной зоне крапчатого и большого сусликов мы обнаружили все три варианта поселений по степени биотопической агрегированности видов. Это связано в первую очередь со значительным разнообразием биотопов, в которых могут формироваться контактные поселения, а также с незначительными различиями биотопических предпочтений видов. В сравнении с этим, биотопические предпочтения большого и желтого сусликов различаются так сильно, что в грани-

цах зоны симпатрии трудно даже найти подходящие для формирования контактных поселений биотопы. Эта особенность пространственных отношений этих видов сусликов еще более усугубляется сильной мозаичностью распространения специфических для видов биотопов в пределах гибридной зоны. Поэтому все обнаруженные смешанные и гибридные поселения большого и желтого сусликов приурочены, в основном, к антропогенным трансформированным ландшафтам, богатым рудеральной и интразональной растительностью.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Пространственная роль биотопа в формировании контактных поселений очевидна. Являясь местом контакта симпатрических видов и обладая определенными свойствами, биотоп может выступать как в роли препятствующего, так и в роли способствующего гибридизации фактора. Симпатрические виды при условии достаточного разнообразия биотопов могут быть надежно пространственно изолированными. В то же время биотоп при некоторой универсальности своих свойств может выступать в роли интегрирующего основания межвидовых взаимоотношений и способствовать образованию смешанных или совместных поселений.

Временная роль биотопа в процессе межвидовой организации не столь очевидна, но достаточно важна в отношении стабилизации контактных поселений. Гетерогенный биотоп, обеспечивающий изолированное обитание видов в условиях симбиотопии, определяет достаточно долговременное существование совместных и смешанных поселений. В таких условиях значительно возрастает возможность случайного скрещивания видов. Гомогенность биотопа контактного поселения определяет кратковременность существования контактного поселения на стадии совместного или смешанного обитания видов и способствует широкой межвидовой гибридизации. Следует отметить еще одну ситуацию межвидовых отношений, в которой временная роль биотопа заметна и важна. Речь идет об “оптимальных” и “субоптимальных” для вида местобитаниях. Очень часто статус биотопа для каждого из симпатрических видов неоднозначен, и если один из них находится в оптимальных условиях (аборигенное состояние), то другой – в значительно худших условиях (расселяющийся вид). В такой ситуации контакт двух видов непостоянен по длительности, и если он существует короткий период времени, то приводит, как правило, к случайной гибридизации. В противном случае в

контактном поселении мы отмечаем интрогрессивную гибридизацию в сторону периодически вселяющегося вида.

Таким образом, биотопические условия контактных поселений, равно как и биотопические предпочтения симпатрических и гибридизирующих видов, являются первичными из факторов межвидовой гибридизации. Они лишь способствуют возникновению контакта между видами в пространстве зоны симпатрии или гибридной зоны, но напрямую не ведут к гибридизации. За качественную сторону развивающихся межвидовых отношений отвечают факторы пространственной и популяционной интеграции симпатрических видов.

Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ (грант № 11-04-00228).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Бажанов В.С. Гибриды сусликов (к вопросу о межвидовой гибридизации в природе) // ДАН СССР. 1944. Т. XII. № 7. С. 324–327.
- Беляев А.М. Суслики Казахстана // Тр. республ. стан. защиты растений. Алма-Ата: Казгосиздат, 1955. Т. 2. 102 с.
- Воронцов Н.Н., Ляпунова Е.А. Хромосомные числа и видообразование у наземных беличьих (Sciuridae, Xerinae, Marmotinae) Голарктики // Бюл. МОИП. Отд. биологии. 1970. Т. 75. Вып. 3. С. 112–126.
- Громов И.М., Бибииков Д.И., Калабухов Н.И., Мейер М.Н. Наземные беличьи (Marmotinae). Фауна СССР. Млекопитающие. М.; Л.: Наука, 1965. Т. 3. Вып. 2. 467 с.
- Ермаков О.А., Титов С.В. Динамика границы ареала большого суслика *Spermophilus major* (Rodentia, Sciuridae) в Поволжье // Зоол. журн. 2000. Т. 79. № 4. С. 503–509.
- Крылова Т.В., Действельдт Л.А. Закономерности стационального распределения поселений малого горного суслика // Экология. 1987. № 1. С. 59–66.
- Кузьмин А.А. Зона гибридизации большого (*Spermophilus major* Pall., 1778) и крапчатого (*S. suslicus* Güld., 1770) сусликов: экологические, поведенческие и генетические особенности: Автореф. дис. канд. биол. наук. М.: МГУ, 2009. 24 с.
- Кучерук В.В. Современные представления об ареале желтого суслика (*Citellus fulvus*) // Зоол. журн. 1998. Т. 77. № 10. С. 1205–1207.
- Ляпунова Е.А. Видообразование и филогения некоторых видов млекопитающих. Молекулярно-генетические подходы: Автореф. дис. докт. биол. наук. М.: ИБР РАН, 2002. 48 с.
- Майр Э. Зоологический вид и эволюция. М.: Мир, 1968. 597 с.
- Неронов В.В., Попов В.С. Характеристики выводков желтого суслика (*Spermophilus fulvus* Licht.) в зависимости от состояния растительного покрова вблизи выводковых нор // Матер. Рос. научн. конф. “Суслики Евразии (роды *Spermophilus* и *Spermophilopsis*): происхождение, систематика, экология, поведение, сохранение видовой разнообразия” М.: Т-во науч. изд-й КМК, 2005. С. 66–68.
- Панов Е.Н. Перспективы изучения гибридных популяций у птиц // Сб. тр. “Методы исследования в экологии и этологии”. Пушкино: НЦ биол. исследований АН СССР, 1986. С. 224–242.
- Панов Е.Н. Гибридизация и этологическая изоляция у птиц. М.: Наука, 1989. С. 38–59.
- Серебровский А.С. Гибридизация животных. М.; Л.: Биомедиздат, 1935. 290 с.
- Титов С.В. Взаимоотношения крапчатого и большого сусликов в недавно возникшей зоне симпатрии: Автореф. дис. канд. биол. наук. М.: МГУ, 1999. 24 с.
- Титов С.В. Биотопические предпочтения большого (*Spermophilus major* Pall.) и крапчатого (*S. suslicus* Güld.) сусликов в недавно возникшей зоне симпатрии // Зоол. журн. 2000. Т. 79. № 1. С. 64–72.
- Титов С.В. Современное распространение и изменение численности крапчатого суслика в восточной части ареала // Зоол. журн. 2001. Т. 80. № 2. С. 230–235.
- Титов С.В. Популяционные и генетические механизмы межвидовой гибридизации млекопитающих (на примере *Spermophilus*): Автореф. дис. докт. биол. наук. М.: МГУ, 2009. 48 с.
- Титов С.В., Ермаков О.А., Сурин В.Л. и др. Молекулярно-генетическая и биоакустическая диагностика больших (*Spermophilus major* Pallas, 1778) и желтых (*S. fulvus* Lichtenstein, 1823) сусликов из совместного поселения // Бюл. МОИП. Отд. Биол. 2005. Т. 110. Вып. 4. С. 72–77.
- Ткаченко В.С. Размещение нор горных сусликов внутри изолированных поселений // Матер. III Всесоюзн. шк. “Экология и охрана горных видов млекопитающих”. М.: ИПЭЭ РАН, 1987. С. 183–185.
- Шилова С.А., Савинецкая Л.Е., Касаткин М.В. Смешанные поселения рыжеватого и желтого сусликов в зоне совместного обитания // Поволжский экол. журн. 2002. № 1. С. 82–84.
- Шмыров А.А. Гибридизация большого и желтого сусликов (экологические и генетические аспекты): Автореф. дис. канд. биол. наук. М.: ИПЭЭ РАН, 2009. 24 с.
- Betts B.I. Geographic distribution and habitat preferences of Washington ground squirrels (*Spermophilus washingtoni*) // Northwest Natur. 1990. V. 71. № 2. P. 27–37.
- Brown J.L. The buffer effect and productivity in tit populations // Amer. Natur. 1969. V. 103. P. 347–354.
- Elliot C.L. The influence of soil moisture on burrow placement by Columbian ground squirrels in Central Idaho // Murrelet. 1983. V. 64. № 2. P. 62–63.
- Funk D.J., Omland K.E. Species-level paraphyly and polyphyly: Frequency, causes, and consequences, with in-

- sights from animal mitochondrial DNA // An. Rev. Ecol. Ev. Syst. 2003. V. 34. P. 397–423.
- Murray G.B., Vestal B.M. Effects of environmental structure on the burrow distribution of thirteen-lined ground squirrels, *Spermophilus tridecemlineatus* (Sciuridea) // Southwest Natur. 1979. V. 24. № 1. P. 79–85.
- Owings D.H., Borcheart M.K. Correlates of burrow location in Bechey ground squirrels // Great Basin Natur. 1975. V. 35. № 4. P. 402–404.
- Titov S.V. The role of marmot in maintenance spatial-ethological structure of mixed settlement three species ground squirrel // Holarctic marmot as factor of biodiversity: Abstr. 3^d Inter. conf. Cheboksary, 1997. M.: ABF, 1997. P. 140.
- Weddell B.I. Dispersion of Columbian ground squirrels (*Spermophilus columbianus*) in meadow steppe and coniferous forest // J. Mammal. 1989. V. 70. № 4. P. 842–845.
- Wiens J.A. Pattern and process in grassland bird communities // Ecol. Monographs. 1973. V. 43. P. 237–270.

Biotope Principles of Sympatry and Interspecies Hybridization in Mammals (by the Example of the Genus *Spermophilus*)

S. V. Titov^a, A. A. Shmyrov^b, and A. A. Kuzmin^c

^a Belinskii Penza State Pedagogical University, ul. Lermontova 37, Penza, 440026

^b Severtsov Institute of Ecology and Evolution, Leninskii pr. 33, Moscow, 119071

^c Penza State Technological Academy, prospect Baidukova/Gagarina, 1a/11, Penza, 440605

e-mail: svtitov@yandex.ru

Received March 2, 2011

Two hybridization zones were taken as an example (the russet ground squirrel (*Spermophilus major*) and the speckled ground squirrel (*Spermophilus suslicus*), the russet ground squirrel and the yellow ground squirrel (*S. fulvus*) to show that biotope characteristics determine segregation of sympatric species in contact populations. The heterogeneity of biotopes with regard to the requirements of sympatric species promotes their long-term and steady dispersal and, in rare cases, sporadic hybridization. A biotope with a homogenous environment enables wide interspecies hybridization and a rapid increase in the ratio of hybrids in the population.