

УДК 591.557:599.322.2

ХАРАКТЕРИСТИКА ГИБРИДОВ БОЛЬШОГО (*SPERMOPHILUS MAJOR*) И ЖЕЛТОГО (*SPERMOPHILUS FULVUS*) СУСЛИКОВ ПО МОРФОЛОГИЧЕСКИМ И АКУСТИЧЕСКИМ ПРИЗНАКАМ

© 2012 г. А. А. Шмыров¹, Ан. А. Кузьмин², Ал. А. Кузьмин³, С. В. Титов³

¹ Институт проблем экологии и эволюции РАН, Москва 119071, Россия

² Пензенская государственная технологическая академия, Пенза 440605, Россия

³ Пензенский государственный педагогический университет им. В.Г. Белинского, Пенза 440026, Россия

e-mail: shm-andrey2005@yandex.ru

Поступила в редакцию 04.10.2010 г.

Впервые описаны межвидовые гибриды большого (*Spermophilus major*) и желтого (*Spermophilus fulvus*) сусликов по морфологическим (длина тела, длина хвоста и длина плюсны, окраска верха головы и поясничного отдела спины) и акустическим признакам. Результаты сравнительного анализа свидетельствуют о сложном характере наследования гибридами признаков родительских видов.

Ключевые слова: большой суслик, желтый суслик, межвидовые гибриды, стандартные промеры, окраска, акустические признаки, механизм наследования, дискриминантный анализ.

Случаи естественной гибридизации большого и желтого сусликов описаны в литературе (Огнёв, 1947; Бажанов, 1944; Беляев, 1955; Громов, Ербаева, 1995). Несмотря на более чем полувековую историю изучения естественной гибридизации большого и желтого сусликов, до последнего времени основные направления исследований этого явления отражали лишь его фактологическую сторону и были связаны с описанием небольшого числа гибридных особей (Бажанов, 1944; Денисов, 1963; Ермаков и др., 2003; Титов и др., 2005).

В настоящее время в Саратовском Заволжье сформировалась узкая зона гибридизации большого и желтого сусликов в результате расселения *Spermophilus major* в южном направлении (Ермаков, Титов, 2000; Опарин и др., 2000) и частичного восстановления численности *Spermophilus fulvus* в северной части ареала (Ермаков, 1997). Расселение большого суслика к югу, в частности вдоль трассы Красный Кут – Дьяковка, продолжается и в настоящее время. В 2001–2002 гг. этот вид впервые зарегистрирован в окрестностях с. Усатово Краснокутского р-на, где на ограниченном участке протяженностью 2–3 км сформировалось совместное поселение *S. major* и *S. fulvus* (Шилова и др., 2002). Молекулярно-генетические исследования сусликов из обнаруженного смешанного поселения показали, что большая часть особей имеет гибридное происхождение, а само поселение может быть признано “гибридным” (Титов и др., 2005).

Вопреки мнению Громова и Ербаевой (1995), что гибриды *S. major* и *S. fulvus*, вероятно, бес-

плодны, полученные нами данные свидетельствуют, что гибридные самки плодовиты как самки родительских видов (Слудский и др., 1969; Титов и др., 2005; Шмыров, 2006; Шмыров, 2009).

Анализ данных по гибридизации большого и желтого сусликов показывает, что это явление заслуживает более подробного диагностического описания, так как не является случайным событием.

Целью данной работы является сравнительное описание гибридов большого и желтого сусликов по экстерьерным признакам и акустическим показателям звуковых сигналов и выявление характера наследования гибридами признаков родительских видов.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Материал собран в результате исследований, проведенных в период с 2002 по 2009 гг. в зоне гибридизации *S. major* и *S. fulvus* (Краснокутский р-н, Саратовская обл.). Стационарные исследования проводили в поселении большого и желтого сусликов (с. Усатово – 50°46' с.ш., 46°54' в.д.) и двух близлежащих видовых поселениях: *S. fulvus* (окрестности с. Дьяковка – 50°43' с.ш., 46°46' в.д.) и *S. major* (разъезд Усатовский – 50°48' с.ш., 46°55' в.д.).

Всего в “гибридном” поселении было отловлено 47 гибридов, 27 больших и 7 желтых сусликов. В качестве эталона “чистых” видов были взяты 5 взрослых особей *S. major*, отловленных в одновидовом поселении (окрестности разъезда Усатовский) и 5 особей *S. fulvus* из одновидового по-

селения желтого суслика (окрестности с. Дьяков-ка). Сусликов отлавливали живоловками ранней весной, сразу после выхода взрослых зверьков из спячки. Долговременные пожизненные индивидуальные метки наносили по стандартной схеме ампутацией пальцев (Кучерук, 1952; Карасёва, Телицына, 1996). Ампутированные фаланги пальцев фиксировали в 96% этаноле и использовали их в молекулярно-генетическом анализе для уточнения гибридного происхождения или видовой принадлежности особей. Выделение ДНК проводили стандартным методом фенолхлороформной экстракции (Arrigi et al., 1968).

Предварительная видовая принадлежность особей определялась по внешним признакам. В качестве морфологических видоспецифических маркеров были использованы стандартные промеры тела и окраска шерсти верха головы (“шапочки”) и спины (поясничный отдел). В дальнейшем первичный диагноз уточнялся на основе данных биоакустического и молекулярно-генетического анализов.

Для определения видовой принадлежности отловленных особей и выявления гибридов в анализе были использованы 5 молекулярно-генетических маркеров, специфических для сусликов Евразии: контрольный регион мтДНК (С-регион), наследующийся только по материнской линии; 4 маркера ядерной ДНК – интрон 6 протоонкогена p53, псевдоген (Ψ) p53, интрон 5 гена ZfX (zinc-finger gene), локализованного на X-хромосоме, интрон 8 гена SmcY (male-specific histocompatibility antigen), локализованного на Y-хромосоме и поэтому позволяющего отслеживать отцовские линии. Для амплификации и рестрикции, указанных выше маркеров, были использованы специфические для сусликов праймеры, разработанные для исследования гибридизации сусликов в Поволжье (Ермаков и др., 2002; 2006).

Выбор таких показателей был продиктован методологией наших многолетних исследований гибридного поселения большого и желтого сусликов, предполагающей прижизненную диагностику и неинвазивные методы мониторинга гибридных популяций, что исключало, в частности, использование промеров черепа и других признаков, связанных с умерщвлением животных.

В дальнейшем анализе из первичной выборки были использованы только те особи, которые имели полный набор анализируемых параметров.

Для изучения особенностей внешней морфологии тела были использованы (мм) длина тела, (*L*), стопы, (*Pl*) и хвоста, (*C*). Было проанализировано: *S. major* – 9 экз., *S. fulvus* – 11 экз., *S. major* × *S. fulvus* – 47 экз.

Окраску родительских особей и гибридов изучали колориметрическим методом по электронным фотоснимкам при помощи программы Ado-

be® Photoshop® ver. 8.0 CS. В анализе были использованы цифровые фотоснимки двух экспозиций зверька: вид головы сверху и общий вид спины. Съемка проводилась в полевых условиях при затененном освещении. Образцы для оценки окраски представляли собой участки фотоснимка размером 100 × 100 пикселей, представленные в формате *.bmp (Гашеев, 1999). В качестве показателей использовали цветонасыщенность (коэффициент отражения) в красной, синей и зеленой части спектра (% от полного отражения), белизна (средняя величина первых трех показателей) и оттенок (отношение интенсивности красной части спектра к белизне). Всего проанализировано: *S. major* 32 экз., *S. fulvus* 12 экз., *S. major* × *S. fulvus* 34 экз.

Для сравнительного биоакустического анализа родительских видов и их гибридов использовали записи сигналов сусликов предупреждающих об опасности. Сигналы, издаваемые сусликами непосредственно из живоловок после их отлова, записывали на портативный цифровой стерео магнитофон “Marantz PMD 670” с микрофоном “SONY ECM737”. Оцифровка всех звуков и последующий спектрографический анализ проведен с помощью программы Avisoft SASLab Pro v. 4.2.

По спектрограммам звуков описывали их частотные (начальная, максимальная, конечная частота, глубина частотной модуляции, кГц) и временные (длительность сигнала, мс) видоспецифические параметры (Никольский, 1979). Всего проанализировано 415 сигналов фенотипических *S. major* (*n* = 11), 193 сигналов *S. fulvus* (*n* = 10) и 965 сигналов межвидовых гибридов (*n* = 43).

Обработку материала проводили в пакете программ Statistica for Windows (StatSoft.® Inc. 1984–2001) с помощью параметрических критериев сравнения, а также дискриминантного анализа.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Морфологические признаки

Морфологически большой и желтый суслики достаточно хорошо различимы (Огнёв, 1947; Громов, 1965), а по характеру этих различий являются так называемыми “хорошими линеевскими” видами. Желтый и большой крупные представители рода *Spermophilus* и сходны по своим размерным характеристикам (табл. 1).

Анализ морфологических признаков трех выборок: *S. major* (*n* = 9), *S. fulvus* (*n* = 11) и *S. major* × *S. fulvus* (*n* = 47) выявил достоверные различия по длине хвоста между большими и желтыми сусликами ($t_d = -3.92$, $p < 0.001$) и между желтыми сусликами и гибридами ($t_d = 4.40$, $p < 0.001$). Значимых различий по длине тела и длине стопы между вышеуказанными выборками не обнару-

Таблица 1. Морфологические показатели больших и желтых сусликов и их гибридов

Виды	Длина, мм		
	тело	хвост	стопа
<i>S. major</i> ($n = 9$)	$\frac{287.20 \pm 7.22}{270-340}$	$\frac{75.00 \pm 3.05}{63-92}$	$\frac{48.20 \pm 0.95}{45-54}$
Гибриды ($n = 47$)	$\frac{285.10 \pm 2.63}{240-325}$	$\frac{77.90 \pm 1.36}{47-94}$	$\frac{49.20 \pm 0.36}{43-56}$
<i>S. fulvus</i> ($n = 11$)	$\frac{286.90 \pm 4.05}{265-310}$	$\frac{82.60 \pm 2.95}{65-102}$	$\frac{52.90 \pm 0.75}{50-58}$

Примечание. В числителе $M \pm t$, в знаменателе min–max.

жено ($0.757 < p < 0.969$). Между большими сусликами и гибридами по всем морфологическим маркерам достоверных различий не было выявлено ($0.269 < p < 0.899$).

Дополнительно был проведен многофакторный дискриминантный анализ промеров тела, который выявил достоверное расхождение центров эллипсов рассеивания выборок гибридов и особей родительских видов ($p < 0.001$). При этом первая дискриминантная функция (DF1) описывает 81% общей дисперсии (табл. 2). По оси этой функции максимальная факторная нагрузка (-0.924) отмечена для показателей длины хвоста и расположение эллипсов рассеивания в пространстве этой дискриминантной функции характеризует уменьшение этого морфологического признака в ряду от желтого суслика к большому. Центр эллипсов рассеивания показателей гибридных особей располагается между центрами эллипсов большого и желтого сусликов, а область морфологических показателей гибридов захватывает области дисперсии показателей родительских форм (рис. 1а), что указывает на широкий размах и разнонаправленность возвратных скрещиваний гибридов.

Окраска

По окраске большие и желтые суслики хорошо различимы между собой. У большого суслика окраска спины темная, охристо-коричневая, с неясной белесо-ржавой пятнистостью. Верх головы серый, отличный от окраски передней части спины. У желтого суслика окраска верха тела однотонная, песчано-желтая, иногда с красноватым оттенком, испещренная черными окончаниями волос, без крапчатости или пестрин. Окраска верхней части головы сходна с окраской спины (Огнёв, 1947; Громов, Ербаева, 1995).

По показателям окраски верхней части головы и спины, полученным фотоколориметрическим методом, большие ($n = 32$) и желтые ($n = 12$) су-

слики, а также их гибриды ($n = 34$) достоверно различаются между собой ($p < 0.001$) (табл. 3).

Проведенный пошаговый дискриминантный анализ показателей окраски головы и спины (цветонасыщенность в красной, зеленой, синей частях спектра и оттенков красного цвета) позволил уточнить различия между гибридами и особями родительских видов по показателям окраски и выявить вероятные механизмы их наследования гибридными особями.

Как по окраске головы, так и по окраске спины гибриды большого и желтого сусликов значительно отличаются от особей родительских видов и не занимают, как ожидалось, промежуточное положение. В первом случае дискриминантная функция (DF1) описывает 93% общей дисперсии и связана в основном с усилением оттенка красного цвета (-0.518), проявляющемся в повышении интенсивности рыжей окраски меха (рис. 1б) и уменьшении насыщенности темных – синих (0.511) и зеленых (0.414) тонов (табл. 2).

Проведенный пошаговый дискриминантный анализ показателей окраски спины выявил аналогичные результаты (рис. 1г). Первая дискриминантная функция описывает 98% общей дисперсии, которая в большей степени связана с изменениями интенсивности общей окраски меха (увеличение интенсивности синих (0.483), зеленых (0.410) и красных (0.370) тонов) (табл. 2).

Результаты дискриминантного анализа показателей окраски гибридов и особей родительских видов свидетельствуют о том, что гибриды занимают не промежуточное положение по морфологическим признакам, а отличаются от родительских форм, занимая крайнее положение по оси первой дискриминантной функции. В целом, гибридные особи большого и желтого сусликов заметно “ярче” по окраске: значения всех показателей окраски у них выше, чем у родительских видов.

Таблица 2. Результаты пошагового дискриминантного анализа выборок морфо-фенотипических и акустических показателей сусликов из гибридного поселения большого и желтого сусликов (с. Усатово, Краснокутский р-н, Саратовская обл.)

Параметры анализа	Дискриминантные функции	
	DF1	DF2
Внешняя морфология тела		
Длина тела	-0.223	-0.974
Длина хвоста	-0.924	-0.046
Длина стопы	-0.298	-0.290
Собственные числа	0.588	0.140
χ^2 – тест ($p > 0.0001$)	33.51	7.39
Степени свободы	9	4
Объясненная дисперсия, %	81	19
Окраска верхней части головы		
Оттенок красного	0.754	-0.393
Голубая часть спектра	-0.415	0.249
Зеленая часть спектра	-0.324	0.330
Собственные числа	2.543	0.368
χ^2 – тест ($p > 0.0001$)	113.62	22.55
Степени свободы	6	2
Объясненная дисперсия, %	87	13
Окраска спины (поясничный отдел)		
Красная часть спектра	0.354	0.704
Голубая часть спектра	0.461	0.364
Зеленая часть спектра	0.387	0.509
Собственные числа	1.103	0.043
χ^2 – тест ($p > 0.0001$)	52.61	2.79
Степени свободы	6	2
Объясненная дисперсия, %	96	14
Акустика		
Длительность сигнала	-0.657	0.412
Начальная частота	-0.724	0.209
Максимальная частота	-0.721	-0.402
Конечная частота	-0.167	0.309
Собственные числа	1.073	0.101
χ^2 – тест ($p > 0.0001$)	489.56	57
Степени свободы	8	3
Объясненная дисперсия, %	91	9

Акустические признаки

Особенности звукового сигнала предупреждающего об опасности – достаточно надежный диагностический признак при определении видовой принадлежности сусликов как в одновидовых колониях (Никольский, 1979), так и контактных

поселениях в зонах гибридизации (Титов и др., 2005).

Сигнал большого суслика всегда представлен длинными (500 мс) одиночными криками. Особенность сигнала – наличие четырех фаз частотной модуляции (Никольский, 1984). Сигнал желтого суслика, напротив, организован в серии (до 16) коротких (до 100 мс) криков с нарастанием частоты в начале сигнала и резким ее падением в конце (Никольский, 1979; Титов и др., 2005; Матророва, 2009). Крики *S. major* и *S. fulvix* хорошо распознаются на слух в полевых условиях.

По ритмической организации крики значительной части гибридных особей (16 из 43, или 37%) были представлены только одиночными сигналами, которые достоверно отличаются по 4 из 5 частотно-временным показателям (кроме конечной частоты, $p = 0.124$) от сигналов большого суслика и по всем пяти показателям – от сигналов желтого суслика ($p < 0.001$). Сигналы остальной части гибридных зверьков ($n = 27$, или 63%) были представлены как одиночными ($n = 13$, или 30%), так и сериями из двух ($n = 8$, или 19%), трех ($n = 4$, или 9%) или четырех и более криков, сходных с криками желтого суслика ($n = 2$, или 5%). Как и в первом случае, достоверные различия были получены только для первых сигналов таких серийных криков, тогда как последующие крики в сериях не отличались ни по одному из частотно-временных показателей от криков желтого суслика и по всем – от криков большого суслика.

По своей структуре звуковые сигналы гибридов являются промежуточными по сравнению с криками родительских видов, однако средние значения их длительности и начальной частоты заметно отклоняются в сторону большого суслика, а средние значения конечной частоты – в сторону желтого суслика (рис. 2, табл. 4). Показатели максимальной частоты и размаха частотной модуляции звукового сигнала гибридов достоверно ($p < 0.0001$) выше таковых родительских видов, т.е. они занимают не промежуточное положение, а отклоняются от области изменчивости акустических признаков родительских видов, что указывает на определенную специфику звукового сигнала гибридов.

Как показывают наши наблюдения, гибриды одинаково успешно владеют сигнальными системами обоих родительских видов, подтверждая промежуточность характера наследования криков гибридами. Неоднократно отмечались случаи, когда гибриды ($n = 10$) легко переходили от вокализации, похожей на сигналы *S. major*, к вокализации схожей с криками желтого суслика (рис. 2а, 2б).

Для получения более подробной акустической характеристики сигналов гибридов проведен многофакторный дискриминантный анализ по частотно-временным параметрам (длительность;

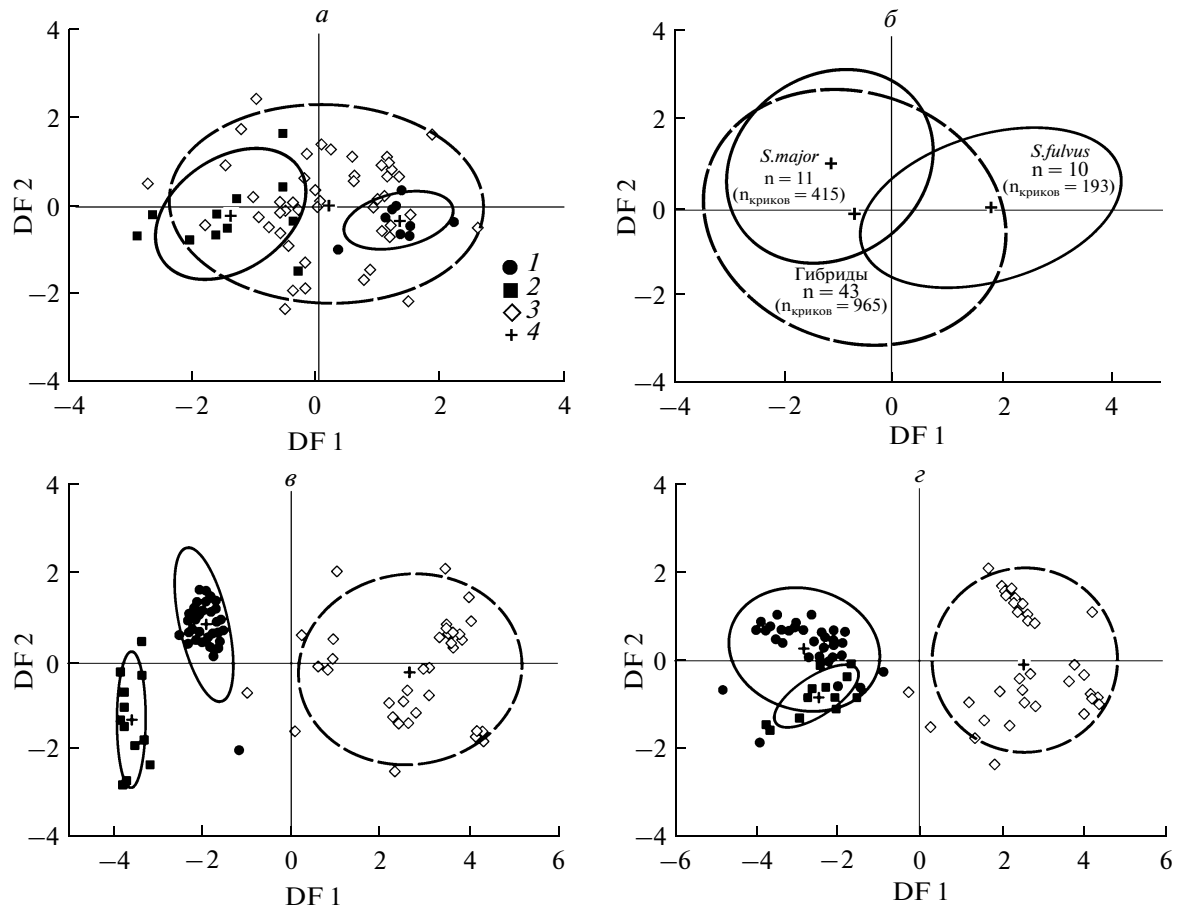


Рис. 1. Результаты пошагового дискриминантного анализа выборок сусликов из гибридного поселения большого и желтого сусликов по морфо-фенотипическим и акустическим показателям (с. Усатово, Краснокутский р-н, Саратовская обл.): *а* – морфологические показатели, *б* – акустические признаки, *в* – окраска головы, *г* – окраска спины; 1 – большой суслик, 2 – желтый суслик, 3 – межвидовые гибриды, 4 – центры эллипсов рассеивания показателей.

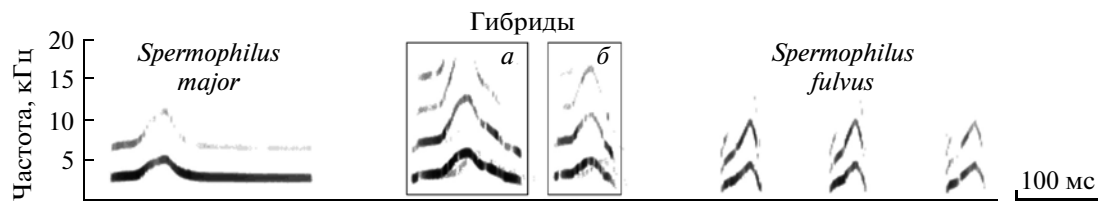


Рис. 2. Сонограммы предупреждающих об опасности звуковых сигналов большого, желтого сусликов и их гибридов (с. Усатово, Краснокутский р-н, Саратовская обл.): *а* – крик в серии звуков гибридов, сходный с криком *S. major*; *б* – то же самое, с криком *S. fulvus*.

начальная, максимальная и конечная частота; частотная модуляция) одиночных сигналов и первых сигналов серийных криков гибридов и родительских видов (рис. 1б, табл. 3).

Первая дискриминантная функция (DF1) описывает 91% общей дисперсии, а ее ось – уменьшение максимальной (–0.721) и начальной частот (–0.724) и длительности (–0.657) звуковых сигналов. Вторая дискриминантная функция (DF2) описывает 9% общей дисперсии и связана с

увеличением длительности (0.412) и конечной частоты (0.309) криков.

Результаты анализа показывают, что область рассеивания звуковых сигналов гибридов значительно перекрывает области рассеивания изменчивости показателей криков больших и желтых сусликов, что с одной стороны, подтверждает промежуточный характер наследования гибридами признаков родительских видов, а с другой –

Таблица 3. Показатели интенсивности (%) окраски больших и желтых сусликов и их гибридов

Виды	Интенсивность части спектра			Оттенок красного цвета
	красная	зеленая	синяя	
Верхняя часть головы (“шапочка”)				
<i>S. major</i> (n = 32)	$\frac{57.1 \pm 2.7}{25-108}$	$\frac{50.90 \pm 3.05}{20-108}$	$\frac{45.20 \pm 3.74}{9-108}$	$\frac{92.50 \pm 5.85}{42-149}$
Гибриды (n = 34)	$\frac{62.90 \pm 3.01}{39-108}$	$\frac{58.20 \pm 3.24}{39-108}$	$\frac{55.90 \pm 3.49}{34-108}$	$\frac{74.40 \pm 5.03}{42-122}$
<i>S. fulvus</i> (n = 12)	$\frac{40.90 \pm 2.23}{25-50}$	$\frac{29.90 \pm 1.65}{20-38}$	$\frac{14.70 \pm 1.06}{9-21}$	$\frac{143.60 \pm 1.05}{137-149}$
Спина (поясничный отдел)				
<i>S. major</i> (n = 32)	$\frac{44.90 \pm 4.84}{25-113}$	$\frac{36.20 \pm 5.22}{19-113}$	$\frac{24.60 \pm 6.03}{6-113}$	$\frac{36.80 \pm 5.76}{17-113}$
Гибриды (n = 34)	$\frac{64.60 \pm 2.97}{37-114}$	$\frac{58.00 \pm 3.19}{36-114}$	$\frac{52.90 \pm 3.63}{24-116}$	$\frac{92.40 \pm 5.15}{38-132}$
<i>S. fulvus</i> (n = 12)	$\frac{56.60 \pm 8.11}{36-116}$	$\frac{46.06 \pm 9.44}{25-116}$	$\frac{32.90 \pm 11.29}{10-116}$	$\frac{45.20 \pm 9.55}{24-116}$

Примечание. В числителе $M \pm m$, в знаменателе min–max.

Таблица 4. Частотные и временные показатели звуковых сигналов, предупреждающих об опасности, больших (n = 11) и желтых (n = 10) сусликов и их гибридов (n = 43)

Виды	Длительность, мс	Частота, кГц			Глубина модуляции, кГц
		начальная	максимальная	конечная	
<i>S. major</i> (n = 35)	$\frac{214.20 \pm 1.49}{120-458}$	$\frac{4.03 \pm 0.03}{3.38-5.25}$	$\frac{5.86 \pm 0.04}{4.91-7.24}$	$\frac{3.67 \pm 0.03}{2.41-4.99}$	$\frac{2.22 \pm 0.04}{1.88-3.45}$
Гибриды (n = 372)	$\frac{181.20 \pm 0.47}{72-524}$	$\frac{3.86 \pm 0.01}{2.25-5.51}$	$\frac{6.05 \pm 0.01}{4.64-7.84}$	$\frac{3.33 \pm 0.01}{2.06-6.0}$	$\frac{2.59 \pm 0.01}{0.75-4.05}$
<i>S. fulvus</i> (n = 171)	$\frac{80.30 \pm 0.23}{61-107}$	$\frac{3.01 \pm 0.02}{1.89-3.66}$	$\frac{4.95 \pm 0.02}{3.27-5.91}$	$\frac{3.34 \pm 0.02}{1.89-4.50}$	$\frac{1.96 \pm 0.02}{0.80-3.38}$

Примечание. В числителе $M \pm m$, в знаменателе min–max. $p < 0.005$.

свидетельствует о широких масштабах возвратных скрещиваний гибридных особей.

ОБСУЖДЕНИЕ

По морфологическим показателям большой и желтый суслики не имеют значимых различий в экстерьерных признаках, что, по нашему мнению, не препятствует взаимодействию особей.

Результаты сравнения показателей окраски больших и желтых сусликов и их гибридов свидетельствуют о том, что гибриды наследуют признаки родительских видов по суммирующему механизму (усиление признака), т.е. представляет собой результат сложения показателей окраски гибридизирующих видов. В целом, окраска ги-

бридов большого и желтого сусликов выглядят заметно “ярче”, чем окраска особей родительских видов.

Проведенный сравнительный анализ предупреждающих об опасности звуковых сигналов гибридов, обнаруженных в зоне гибридизации *S. major* и *S. fulvus*, позволил выявить особенности наследования ими акустических признаков родительских видов. Как и следовало ожидать, гибриды большого и желтого сусликов наследуют признаки родительских видов по промежуточному принципу. В то же время промежуточный характер наследования признаков родительских видов не обнаружен при изучении наследования характеристик ритмической организации звуковых сигналов сусликов. Гибриды большого и желтого

сусликов могут издавать одиночные или короткими серийные крики. Серийные крики заметно ближе по своим характеристикам к крикам желтого суслика, тогда как одиночные — к крикам большого суслика. В полевых условиях обнаружено, что гибриды *S. major* и *S. fulvus* используют сигналы как большого, так и желтого суслика. По нашему мнению, наследование биоакустических признаков родительских видов, хотя и имеет промежуточный характер, его механизм более сложный и требует специального исследования.

Таким образом, для гибридов первого поколения большого и желтого сусликов характерны усиление показателей окраски и промежуточный характер наследования морфологических и акустических признаков.

БЛАГОДАРНОСТИ

Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ (11-04-00228).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Бажанов В.С., 1944. Гибриды сусликов (к вопросу о межвидовой гибридизации в природе) // ДАН СССР. Т. XII. № 7.
- Беляев А.М., 1955. Суслики Казахстана. Труды республ. станции защиты растений. Т. 2. Алма-Ата. С. 3–102.
- Гашев С.Н., 1999. Фотоколориметрирование шкур млекопитающих с помощью цветного сканера к IBM PC // Материалы междунар. совещ. “Териофауна России и сопредельных территорий” (VI съезд Териол. об-ва). М.: Наука. С. 57.
- Громов И.М., 1965. Фауна СССР. Млекопитающие. Т. III. Вып. 2. Наземные белычьи (Marmotinae). М.-Л.: Наука. 468 с.
- Громов И.М., Ербаева М.А., 1995. Млекопитающие фауны России и сопредельных территорий. Зайцеобразные и грызуны. СПб.: ЗИН РАН. С. 113–115, 129–131.
- Денисов В.П., 1963. Распространение малого суслика в Саратовской области и взаимоотношения этого вида с крапчатым и рыжеватым сусликами в местах смыкания их ареалов. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Саратов. 23 с.
- Ермаков О.А., 1997. Современное распространение желтого суслика (*Spermophilus fulvus* Licht.) в Заволжье // Фауна и экология животных. Пенза: Пенз. гос. пед. ун-т. С. 121.
- Ермаков О.А., Титов С.В., 2000. Динамика границы ареала большого суслика *Spermophilus major* (Rodentia, Sciuridae) в Поволжье // Зоол. журн. Т. 79. № 4. С. 503–509.
- Ермаков О.А., Сурин В.Л., Титов С.В., Тагиев А.Ф., Лукьяненко А.В., Формозов Н.А., 2002. Изучение гибридизации четырех видов сусликов (*Spermophilus*: Rodentia, Sciuridae) молекулярно-генетическими методами // Генетика. Т. 38. № 7. С. 950–964.
- Ермаков О.А., Титов С.В., Сурин В.Л., Формозов Н.А., 2003. К вопросу о гибридах большого и желтого сусликов // Материалы междунар. конф., посвящ. 90-летию проф. И.М. Громова “Систематика, филогения и палеонтология мелких млекопитающих”. СПб.: ЗИН РАН. С. 82–85.
- Ермаков О.А., Сурин В.Л., Титов С.В., Зборовский С.С., Формозов Н.А., 2006. Поиск видоспецифических маркеров в Y-хромосоме и их использование при изучении гибридизации сусликов (Rodentia, Sciuridae) // Генетика. Т. 42. № 4. С. 538–548.
- Карасева Е.В., Телицына А.Ю., 1996. Методы исследования грызунов в полевых условиях. М.: Наука. 227 с.
- Кучерук В.В., 1952. Количественный учет важнейших видов грызунов и землероек // Методы учета численности и географического распределения наземных позвоночных. М.: АН СССР. С. 9–45.
- Майр Э., 1968. Зоологический вид и эволюция. М.: Мир. 597 с.
- Матросова В.А., 2009. Внутривидовая изменчивость акустического поведения крапчатого (*Spermophilus suslicus*) и желтого (*S. fulvus*) сусликов. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М. 24 с.
- Никольский А.А., 1979. Видовая специфика предупреждающего об опасности сигнала сусликов (*Citellus*, Sciuridae) Евразии // Зоол. журн. Т. 58. Вып. 8. С. 1183–1193. — 1984. Звуковые сигналы млекопитающих в эволюционном процессе. М.: Наука. 199 с.
- Огнёв С.И., 1947. Звери СССР и прилежащих стран. М.-Л.: АН СССР. С. 116–118.
- Опарин М.Л., Опарина О.С., Кондратьев Г.П., 2000. Динамика природных комплексов подзоны сухих степей Заволжья в XX столетии на примере Приуральской степи // Проблемы природопользования и сохранения биоразнообразия в условиях опустынивания. Материалы межрегион. науч.-практ. конф. Волгоград: ВНИАЛМИ. С. 26–30.
- Слудский А.А., Варшавский С.Н., Исмаилов М.И., Капитонов В.И., Шубин И.Г., 1969. Млекопитающие Казахстана. Грызуны (сурки и суслики). М.: Наука (Каз. ССР). Т. 1. Ч. 1. С. 456.
- Титов С.В., Ермаков О.А., Сурин В.Л., 2005. Молекулярно-генетическая и биоакустическая диагностика больших (*Spermophilus major* Pallas, 1778) и желтых (*S. fulvus* Lichtenstein, 1823) сусликов из совместного поселения // Бюл. Моск. об-ва испыт. природы. Отд. биол. Т. 110. Вып. 4. С. 72–77.
- Шилова С.А., Савинецкая Л.Е., Касаткин М.В., 2002. Смешанные поселения рыжеватого и желтого сусликов в зоне совместного обитания // Поволжский экол. журн. № 1. С. 82–84.
- Шмыров А.А., 2006. Репродуктивные отношения большого (*Spermophilus major*) и желтого (*S. fulvus*) сусликов в гибридном поселении // Бюл. Моск. об-ва испыт. природы. Отд. биол. Т. 111. Вып. 5. С. 45–46. — 2009. Гибридизация большого и желтого сусликов (экологические и генетические аспекты). Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М. 24 с.
- Arrigi F.E., Bergendahl G., Mandel M., 1968. Isolation and characterization of DNA from fixed cells and tissues // Exp. Cell. Res. № 50. P. 47–53.

**CHARACTERIZATION OF HYBRIDS BETWEEN THE RUSSET
(*Spermophilus major*) AND THE YELLOW (*Spermophilus fulvus*)
GROUND SQUIRRELS ACCORDING TO MORPHOLOGICAL AND ACOUSTIC
ATTRIBUTES**

A. A. Shmyrov¹, An. A. Kuzmin², Al. A. Kuzmin³, S. V. Titov³

¹ *Severtsov Institute of Ecology and Evolution, Russian Academy of Sciences, Moscow 119071, Russia*

² *Penza State Technological Academy, Penza 440605, Russia*

³ *Belinskii Penza State Pedagogical University, Penza 440026, Russia*

e-mail: shm-andrey2005@yandex.ru

The interspecific hybrids of the russet (*Spermophilus major* Pall. 1778) and the yellow (*Spermophilus fulvus* Licht. 1823) ground squirrels are described for the first time by a complex of morphological characteristics (lengths of body, tail and metatarsus; coloration of head top and lumbar part of back) and parameters of the acoustic activity. The data obtained testify to a complicated character of inheriting the parental features by these hybrids.