

На правах рукописи



БАКАЕВА Светлана Сергеевна

**СОВРЕМЕННОЕ СОСТОЯНИЕ ПОПУЛЯЦИЙ
КРАПЧАТОГО СУСЛИКА (*Spermophilus suslicus* Güld.)
В ВОСТОЧНОЙ ЧАСТИ АРЕАЛА:
МЕТАПОПУЛЯЦИОННАЯ СТРУКТУРА, БИОТОПИЧЕСКАЯ
ПРИУРОЧЕННОСТЬ, ГЕНЕТИЧЕСКОЕ РАЗНООБРАЗИЕ**

Специальность 03.02.08 – экология (биология)

Автореферат
диссертации на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

Пенза – 2013

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

Научный руководитель –	доктор биологических наук, профессор Титов Сергей Витальевич.
Официальные оппоненты:	Чабовский Андрей Всеволодович, доктор биологических наук, ФГБУН «Институт проблем экологии и эволюции имени А.Н. Северцова Российской академии наук», заведующий лабораторией популяционной экологии; Ильина Галина Викторовна, доктор биологических наук, доцент, ФГБОУ ВПО «Пензенская государственная сельскохозяйственная академия», профессор кафедры «Биология животных и ветеринария».
Ведущая организация –	Федеральное государственное бюджетное образовательное учреждение высшего профессионального образования «Ульяновский государственный педагогический университет имени И.Н. Ульянова», г. Ульяновск.

Защита состоится 24 декабря 2013 г. в 15 часов на заседании диссертационного совета ДМ 212.337.02 на базе ФГБОУ ВПО «Пензенский государственный технологический университет» по адресу: 440039, г. Пенза, пр. Байдукова / ул. Гагарина, д. 1а/11, корпус 1, конференц-зал.

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке ФГБОУ ВПО «Пензенский государственный технологический университет».

Автореферат разослан 22 ноября 2013 г.

Ученый секретарь
диссертационного совета



Яхкинд Михаил Ильич

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Актуальность исследования. Изучение генетической структуры популяций животных является актуальным направлением современных экологических исследований (Алтухов, 2003; Хендрик, 2003; Frankham, 1998, Ohnishi et al., 2007). Возникшее на стыке популяционной генетики и популяционной экологии, оно нацелено на решение как фундаментальных биологических проблем (целостность биологического вида, микроэволюция и внутривидовая дифференциация, динамика популяций), так и важных прикладных задач сохранения видов и биологического разнообразия (оценка продуктивности вида в ареале и риска вымирания популяций). Развитие этого научного направления связано, прежде всего, с внедрением в практику экологических исследований метапопуляционного подхода к анализу популяционной структуры и с широким применением молекулярно-генетических методов исследования природных популяций (Rousset, 2004; Goodnight, 2006). В сравнении с традиционным популяционным подходом, рассматривающим исключительно «панмиксичные популяции» (Гиляров, 1990), преимущество метапопуляционного подхода заключается в учете динамики неоднородного пространственно-временного распределения населения животных в условиях сильно фрагментированной среды.

Для анализа факторов, определяющих внутривидовую дифференциацию, генетическое разнообразие, генетическую структуру, а также устойчивость природных популяций к антропогенному воздействию, удобной моделью являются наземные беличьи, например крапчатый суслик (*Spermophilus suslicus* Güld). По причине дискретности пространственной структуры его популяций и жестких сезонных ограничений на реализацию жизненного цикла этот вид чутко реагирует на изменения условий обитания и приспосабливается к усиливающейся фрагментации местообитаний, которая часто приводит к риску вымирания отдельных поселений и локальных популяций. Крапчатый суслик является исчезающим видом и включен в Красную книгу большинства административных субъектов Поволжского региона и в Красную книгу МСОП («IUCN Red List of Threatened Animals» – VU A1c ver.3.2; 1994), что еще более усиливает актуальность диссертационной работы.

Цель работы – изучение современного состояния популяций крапчатого суслика в восточной части ареала, выявление метапопуляционной структуры ареала, биотопической приуроченности поселений и генетического разнообразия популяций.

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

1. Изучить современное распространение крапчатого суслика в Поволжье, выявить основные экологические факторы, обеспечивающие характер распределения популяций вида в границах региона исследований.
2. Исследовать эколого-морфологические и эколого-биоакустические особенности обнаруженных поселений крапчатого суслика с целью установления характера морфологической изменчивости особей в восточной части ареала.
3. Изучить особенности генетической изменчивости и уровень генетического разнообразия популяций крапчатого суслика в восточной части ареала по

набору молекулярно-генетических маркеров митохондриальной, ядерной и микросателлитной ДНК.

4. По результатам генетического анализа популяций и анализа современных экологических условий области обитания вида разработать метапопуляционную модель восточной части ареала крапчатого суслика.

Основные положения, выносимые на защиту.

1. Фрагментация среды обитания, вызванная как естественными причинами (экологические и биотопические условия лесостепной зоны), так и причинами антропогенной природы (техногенная трансформация ландшафтов), приводит к возникновению устойчивой изоляции между природными популяциями животных, проявляющейся в сильной их пространственной подразделенности и высокой гомогенности.

2. Обнаружение широкого размаха эколого-морфологической изменчивости свидетельствует об оптимальных условиях обитания и высокой гетерогенности популяций, которые в этом случае могут быть признаны центром эколого-морфологического разнообразия вида.

3. Возникновение метапопуляционной структуры ареала способствует повышению устойчивости вида в первую очередь за счет пластичной перестройки в меняющихся условиях кружева ареала и обмена генетическим материалом между локальными популяциями.

Научная новизна работы. Впервые изучено современное распространение крапчатого суслика и закономерности распределения его поселений в восточной части ареала. Впервые в России предпринята попытка комплексного описания метапопуляционной структуры ареала вида млекопитающих по комплексу морфологических, акустических и генетических маркеров. Впервые показано, что сложившаяся в восточной части ареала крапчатого суслика метапопуляционная структура является результатом как причин естественной природы (природная фрагментированность среды, естественная динамика численности в ареале), так и причин антропогенной природы (техногенная трансформация ландшафтов). Впервые для Поволжского региона дана оценка генетического полиморфизма популяций столь важного в биоценотическом плане вида грызуна, каким является крапчатый суслик (эдификатор северных степных ландшафтов Европы), по комплексу генетических маркеров.

Научно-практическая значимость. Данные, изложенные в диссертации, расширяют представления об экологии и распространении крапчатого суслика на территории Поволжья, и поэтому могут быть использованы при планировании и организации мероприятий по сохранению этого вида в территориальных субъектах региона. На основании анализа данных по генетической структуре локальных популяций крапчатого суслика и уровню генетического полиморфизма возможно проведение обобщенной оценки степени антропогенной нарушенности естественных биотопов Поволжского региона. Материалы диссертации, сформулированные в ней научные положения, выводы и результаты могут найти применение в работе природоохранных организаций при оценке состояния естественных биогеоценозов, организации многолетнего биомониторинга, составления региональных кадастров животного мира. Данные о выяв-

ленных закономерностях популяционного полиморфизма и механизмах существования вида в ареале с сильно фрагментированной средой могут быть использованы при преподавании экологических и зоологических курсов в вузах.

Апробация работы. Материалы работы были представлены на научных конференциях: «Управление численностью грызунов-вредителей (pest management) и проблемы сохранения биологического разнообразия» (Москва 2009 г.), «Современные проблемы зоо- и филогеографии млекопитающих» (Пенза, 2009 г.), «Целостность вида у млекопитающих (изолирующие барьеры и гибридизация)» (Петергоф, 2010 г.), «Молекулярно-генетические подходы в таксономии и экологии» (Ростов-на-Дону, 2013 г.); на международном совещании «Териофауна России и сопредельных территорий» (IX Съезд Териологического общества при РАН) (Москва, 2011 г.); на всероссийской научной конференции «Актуальные проблемы современной териологии» (Новосибирск, 2012 г.); на международной научной конференции «Лесостепь Восточной Европы: структура, динамика и охрана», посвященной 140-летию со дня рождения И.И. Спрыгина (Пенза, 2013 г.).

Реализация и внедрение результатов работы. Материалы диссертации использованы при выполнении работ по грантам Российского фонда фундаментальных исследований «Структура и популяционно-генетические механизмы возникновения и долговременного существования гибридных зон у млекопитающих (на примере р. *Spermophilus*)» (проект № 11-04-00228 а) и «Неинвазивные методы пространственно-генетического мониторинга метапопуляций и сообществ млекопитающих в условиях лесостепи Пензенской области: на примере фауны грызунов и рукокрылых» (проект № 12-04-97062 р_поволжье_а), а также в ходе реализации проекта ФЦП «Научные и научно-педагогические кадры инновационной России» на 2009–2013 гг. «Проблема целостности биологического вида: метапопуляционная структура, генетические механизмы устойчивости и эволюционная роль гибридных зон млекопитающих (на примере рода *Spermophilus*)» (соглашение № 14.В37.21.0189). Данные диссертационного исследования использованы при подготовке изданий Красных книг Пензенской и Ульяновской областей. Результаты, полученные в ходе исследования, используются в учебном процессе Пензенского государственного университета при подготовке бакалавров и магистров по направлению 020400 – «Биология».

Публикации. По теме диссертации опубликовано 12 работ, в том числе 3 статьи в изданиях, входящих в перечень ведущих научных журналов ВАК.

Личный вклад автора. Основные результаты, приведенные в диссертации, получены непосредственно самим автором в течение пятилетних экспедиционных работ на территории 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 127 страницах, состоит из введения, 5 глав, заключения, выводов и приложения. Список литературы включает 131 источник, в том числе 52 – на иностранных языках. Работа иллюстрирована 26 рисунками и 10 таблицами.

ОСНОВНОЕ СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

ГЛАВА 1. ЭКОЛОГИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА КРАПЧАТОГО СУСЛИКА И ИСТОРИЯ ЕГО ИЗУЧЕНИЯ В ПОВОЛЖЬЕ (литературный обзор)

В первой части главы приведена эколого-морфологическая характеристика объекта исследований как типичного представителя фауны сухих европейских степей и типичного примера жизненной формы животных открытых пространств – грызуна-норника. Вторая часть главы содержит сведения об историческом распространении крапчатого суслика в Поволжье. Представлен анализ литературных сведений о динамике ареала и экологических причинах изменения его кружева. Приводятся сведения о продуктивности вида в ареале и возможном потенциале для расселения и освоения нового пространства в природно-зональной области обитания. Показаны низкая степень изученности рассматриваемых вопросов на современном этапе и необходимость проведения современных исследований крапчатого суслика в Поволжье.

ГЛАВА 2. МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Методология исследования основана на метапопуляционном подходе, неинвазивных, без изъятия особей, методах исследования природных популяций, молекулярно-генетическом и популяционном анализе структуры поселений крапчатого суслика.

Полевые исследования проводились в период 2009–2013 гг. на территории Среднего Поволжья в Ульяновской, Саратовской областях, Чувашской республике и республике Мордовия. Всего пройдено свыше 10000 км экспедиционных маршрутов, обследовано свыше 400 биотопов, учтено 29 поселений крапчатого суслика, отловлено 202 особи. Камеральная обработка материала, полученного в ходе экспедиционной работы, осуществлялась в молекулярно-генетической лаборатории кафедры «Зоология и экология» Пензенского государственного университета.

2.1. Морфологический анализ. Материалом для этой части работы послужили черепа крапчатых сусликов из коллекции кафедры «Зоология и экология» Пензенского государственного университета. Всего было измерено 103 черепа из 7 географических точек северо-восточной части ареала вида. Для характеристики морфологической изменчивости использовали 20 краниометрических показателей: общая длина черепа (ОД), кондилобазальная длина черепа (КБД), высота черепа (ВЧ), ширина носовых костей (ШНК), длина носовых костей (ДлНК), диастемы верхней челюсти (ДДВ), верхнего зубного ряда (ДВЗР), твердого неба (ДТН); ширина foramen infraorbitale (ШФО), межглазничная (ШМ), заглазничная (ШЗ), височная (ШВ), скуловая (ШС), мастоидная (ШМ), длина диастемы нижней челюсти (ДДН), нижнего зубного ряда (ДНЗР), нижней челюсти (ДНЧ), высота нижней челюсти (ВНЧ), сочленованного отростка (ВСО), длина углового отростка (ДУГ). Размах морфологической изменчивости крапчатого суслика оценивали также и по общим морфологическим показателям тела: длина тела, длина плюсны, длина хвоста.

2.2. Биоакустический анализ. Использовали записи предупреждающих об опасности сигналов сусликов, произведенные с помощью цифрового магнитофона «Marantz PMD 670» и микрофона «SONY ECM737». Частотные (начальная, максимальная, конечная частота, глубина модуляции, кГц) и временные (длительность, мс) характеристики сигналов получены при помощи программ *Avisoft-Sonograph* и *Adobe® Audition ver. 1.0*. Всего проанализировано 424 сигнала 50 зверьков из 7 географически изолированных популяций крапчатого суслика.

2.3. Молекулярно-генетический анализ. ДНК выделяли из образцов фаланг пальцев, взятых прижизненно и зафиксированных в 96 % этаноле, и из крови на фильтрах по стандартной методике фенолхлороформной экстракции после обработки образца ткани протеиназой K и SDS (Arrigi et al., 1968; Sambrook et al., 1989).

Были использованы 6 молекулярно-генетических маркеров: контрольный регион мтДНК (С-регион, D-loop) и ген *cyt b*, 2 маркера ядерной ДНК – интрон 6 протоонкогена *p53* (апоптоз) и ген *HOX b5* (*homeobox-containing*). Полимеразную цепную реакцию (PCR) проводили в стандартной реакционной смеси с использованием разработанных специфических праймеров (Ермаков и др., 2002; 2006). Специфичность и индивидуальность фрагментов ДНК, полученных в ходе PCR, определяли по различиям масс этих фрагментов при электрофоретическом разделении. Для изучения уровня полиморфизма, степени подразделенности и силы генетических связей популяций проводили анализ микросателлитной ДНК по трем разработанным для сусликов Евразии системам – STR1, Ssu16 и Ssu17 (Титов и др., 2009; Gondek et al., 2006).

Секвенирование фрагментов контрольного региона мтДНК (34 экз.), гена *cyt b* (17 экз.), гена *HOX b5* (17 экз.); маркерных аллельных проб STR1 (65 экз.), Ssu16 (45 экз.) Ssu17 (51 экз.) проводили на автоматическом секвенаторе ABI 3500 (Applied Biosystems). Выравнивание последовательностей осуществляли при помощи модуля ClustalW в программном пакете BioEdit 7.0 с обязательной доводкой вручную. Для реконструкции филогенетических отношений использовали метод максимального правдоподобия (ML) в программе MEGA 5.05 (Tamura et al., 2011), а также метод построения медианной сети (Median Joining) в программе NetWork 4611.

Для статистической обработки результатов применяли стандартные статистические параметры (*min-max*; среднее арифметическое, *M*; ошибка среднего, *m*; стандартное квадратичное отклонение, *SD*). При парном сравнении средних показателей использовали параметрический *t*-критерий Стьюдента, при поиске различий между двумя группами по двум и более признакам – непараметрический χ^2 -тест, а при поиске дифференцирующих различий между двумя и более группами по комплексу признаков – дискриминантный анализ. Для всех статистических тестов был установлен уровень значимости $p < 0,05$. Статистическая обработка данных проведена в пакетах Microsoft Office Excel 2010 и STATISTICA 6.0. Анализ генетической структуры популяций проводили при помощи многоуровневой *F*-статистики (Wright S., 1978; Weir, Hill, 2002) в пакете программ *Arlequin ver. 3.1* (Laurent Excoffier, 2006).

ГЛАВА 3. СОВРЕМЕННОЕ СОСТОЯНИЕ ПОПУЛЯЦИЙ КРАПЧАТОГО СУСЛИКА В ВОСТОЧНОЙ ЧАСТИ АРЕАЛА

Исследования современного распространения крапчатого суслика в восточной части ареала выявили высокую фрагментацию ареала и депрессивное состояние популяций грызуна. Особенно ярко это проявляется в Ульяновской области, зоне бывшего широкого распространения вида (рис. 1).

3.1. Современное распространение крапчатого суслика в восточной части ареала. Всего было выявлено 24 поселения крапчатого суслика в 9 районах области. В трех районах (Николаевском, Сурском, Цильнинском) было обнаружено только по одному поселению. В остальных 6 районах количество обнаруженных поселений варьировало от 2 до 5. Средняя плотность особей в учтенных колониях составила 4,4 ос/га, общая площадь поселений составила 1141,7 га (11,42 км²), а численность была оценена в 4850 особей.

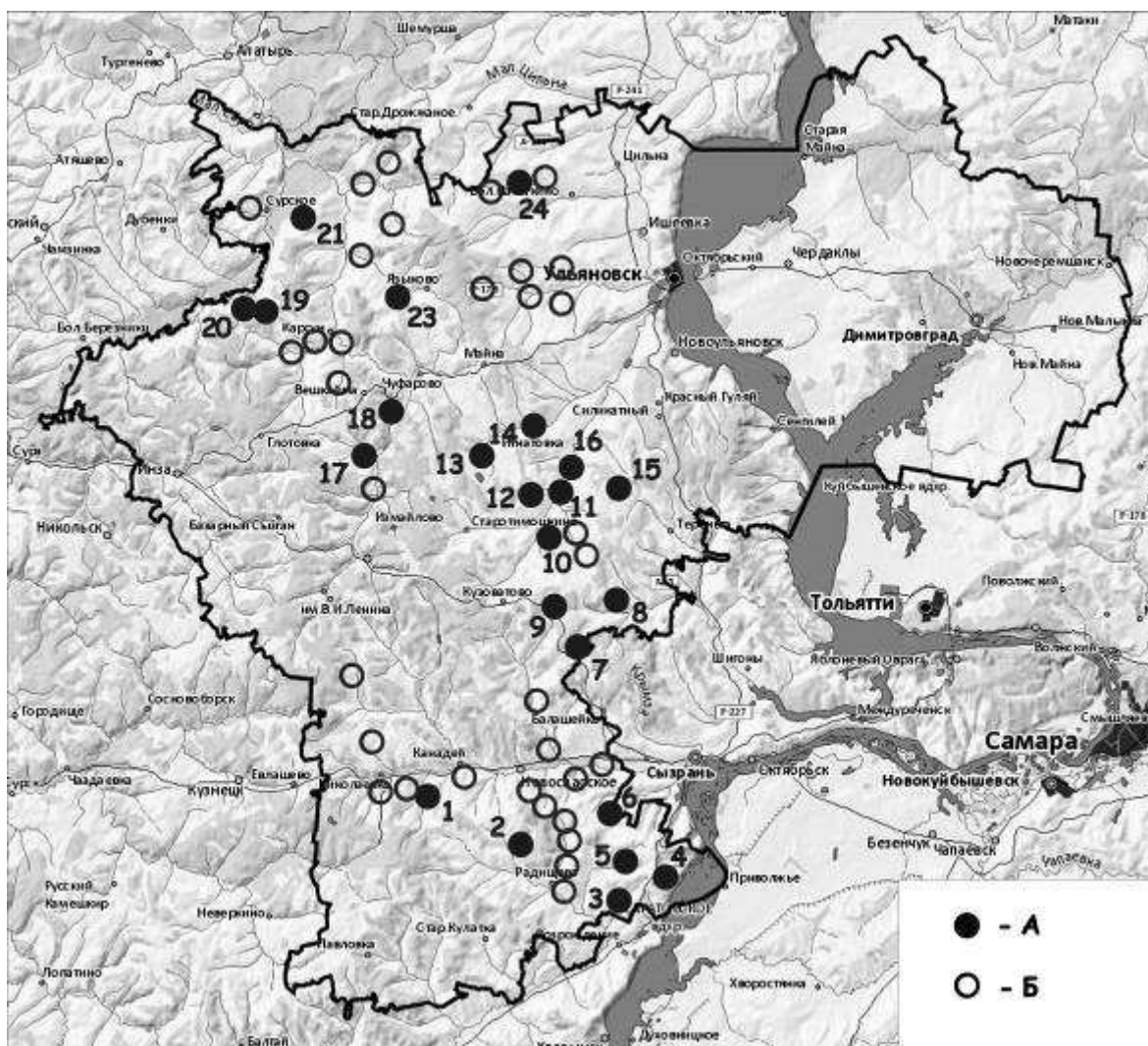


Рис. 1. Результаты исследования встречаемости крапчатого суслика на территории Ульяновской области: А – обнаруженные поселения, Б – исчезнувшие поселения (по состоянию на 2001 г.; Титов, 2001). Номера точек соответствуют кадастровым номерам поселений.

3.2. Экологические особенности распространения крапчатого суслика. Максимальное и минимальное значения плотности крапчатых сусликов в посе-

лениях были зафиксированы в Теренгульском и Майнском районах – 7,5 и 1 ос/га, соответственно. Наибольшая площадь поселений была выявлена в Радищевском районе – 362,7 га, наименьшая в Теренгульском – 89 га. Максимальное число зверьков было выявлено в Радищевском районе (1745 особей), минимальное – в Вешкаймском и Майнском: по 205 особей.

По биотопическим предпочтениям поселения крапчатого суслика в большей степени приурочены к естественным (67 %) и сухим (57 %) биотопам. Особых предпочтений к склонам и плакорным участкам отмечено не было – 24 и 31 %, соответственно. Только в 5 % случаев поселения этого вида были обнаружены в сильно фрагментированных или антропогенно трансформированных биотопах (степные балочные системы и придорожные полосы, обочины дорог). В целом, 70 % населения популяций крапчатого суслика в Ульяновской области связано с естественными биотопами.

При сравнении данных по былому распространению крапчатого суслика в регионе с вновь полученными сведениями заметны значительные снижение числа поселений и падение численности. Так, по сравнению с 2001 г., в Ульяновской области число поселений крапчатого суслика снизилось почти в 2,5 раза. Учитывая не столь высокие показатели обилия крапчатого суслика в регионе уже в 2001 г., следует признать, что современная ситуация близка к критической, а популяции крапчатого суслика находятся в депрессивном состоянии и нуждаются в охране.

ГЛАВА 4. СТРУКТУРА, ЭКОЛОГО-МОРФОЛОГИЧЕСКАЯ И ГЕНЕТИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ПОПУЛЯЦИЙ КРАПЧАТОГО СУСЛИКА

В последнее десятилетие к анализу генетической структуры и генетического разнообразия широко применяется метапопуляционный подход. Он позволяет наиболее точно оценить риск вымирания популяций и видов и потери генетического разнообразия (Driscoll, 1998; Ernest et al., 2003; Hulova, Sedlacek, 2008). Прежде всего, такие исследования направлены на оценку своеобразия обособленных популяций, уровня генного потока между ними и степени дифференциации, на анализ причин генетической неоднородности и подразделенности, а также на реконструкцию эволюционных событий, в частности, прохождения через «бутылочное горлышко», времени и причин изоляции и т.д. Нарушения метапопуляционной структуры (например, за счет ограниченного расселения в результате нарастающей фрагментации среды обитания) увеличивает риск вымирания популяций. Вскрытие таких фактов и изучение происходящих популяционных процессов позволяет планировать задачи по устойчивому управлению и сохранению популяций (Driscoll, 1998; Antolin et al., 2001; Hulova, Sedlacek, 2008). С другой стороны, если по тем или иным причинам обособленные друг от друга популяции подвержены разному давлению отбора или действию элиминирующих факторов, то они могут служить в некотором роде рефугиумами для сохранения генетического материала и нуждаться в особом природоохранном статусе (Vega R. et al., 2007; Титов и др., 2009).

4.1. Эколого-морфологическая характеристика популяций. Проведенные исследования изменчивости крапчатого суслика выявили ряд особенностей морфологического разнообразия этого вида в восточной части ареала. Главной из них в отношении географической изменчивости морфологии черепа и тела крапчатого суслика в Поволжье, кроме ее клинального характера, является наличие двух векторов уменьшения показателей в размерном ряду (рис. 2). Примечательно, что начальными точками отмеченных изменений являются не краевые участки области распространения этого вида в Поволжье, а напротив – ее центральная часть. Кроме этого, на краевых участках ареала отмечаются наименьшие значения размерных показателей, а не наибольшее проявление морфологического признака. По всей видимости, выявленный характер изменчивости связан с особенностями условий обитания зверьков.

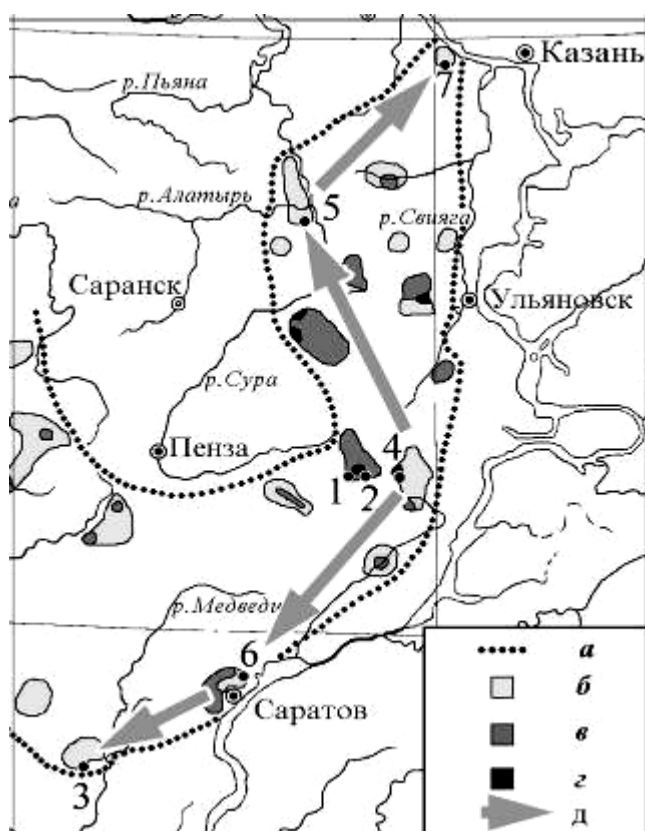


Рис. 2. Направление географической изменчивости общих и краниологических показателей крапчатых сусликов в Поволжье: 1 – пос. Николаевка (Ульяновская обл., Николаевский р-н), 2 – пос. Куроедовские Выселки (Ульяновская обл., Николаевский р-н), 3 – пос. Соцземледельческий (Саратовская область, Балашовский р-н), 4 – пос. Клин (Ульяновская обл., Николаевский р-н), 5 – пос. Элита (Ульяновская обл., Сурский р-н), 6 – пос. Клещевка (Саратовская обл., Саратовский р-н), 7 – г. Козловка (Чувашская республика, Козловский р-н); а – граница ареала, б – низкая численность, в – средняя численность, г – высокая численность. д – уменьшение размерности признака. Популяции показаны по Титову, 2001.

Распространение крапчатого суслика в Поволжье имеет явно выраженный мозаичный характер. Популяции, кроме того, что являются малочисленными, подвержены почти полной изоляции. В таких условиях следует ожидать не постепенных морфологических изменений, а проявлений дискретного характера изменчивости с почти непредсказуемыми направлениями. В результате складывается ситуация, в которой почти любая точка ареала может быть максимально депрессивной. По нашему мнению, именно такой точкой в ареале крапчатого суслика может являться серия близко расположенных друг к другу популяций (Николаевка – Куроедовские Выселки – Клин), тянущихся с запада на восток. Учитывая узость (60 км) этого участка ареала крапчатого суслика в Поволжье, а также тот факт, что именно в этом месте и только здесь ареал разделяется текущими в широтном направлении реками Канадейка и Сызранка, можно предположить, что именно на этом участке возможно формирование разрыва облас-

ти обитания и образования границы между метапопуляциями. Как показывают наши исследования, именно в этой части ареала и произошло масштабное исчезновение поселений – ни одной из перечисленных выше колоний крапчатого суслика на современном этапе не существует.

4.2. Эколого-биоакустическая характеристика популяций. При изучении географических особенностей индивидуальной изменчивости предупреждающего об опасности крика крапчатого суслика были выявлены следующие особенности: в долготном направлении наблюдается уменьшение коэффициента вариации от 22 % до 18 % (линия с. Алашеевка – с. Тимерсяны) с запада на восток. В широтном направлении уменьшение уровня индивидуальной изменчивости происходит из точки центральных районов Ульяновской области (с. Смышлявка) как на север (до пос. Батырево), так и на юг (до пос. Николаевка).

Для выяснения особенностей географической изменчивости предупреждающих об опасности криков крапчатого суслика были использованы многомерные виды анализа. Результаты дискриминантного анализа свидетельствуют о слабой дифференциации поволжских популяций крапчатого суслика по акустическому признаку (рис. 3).

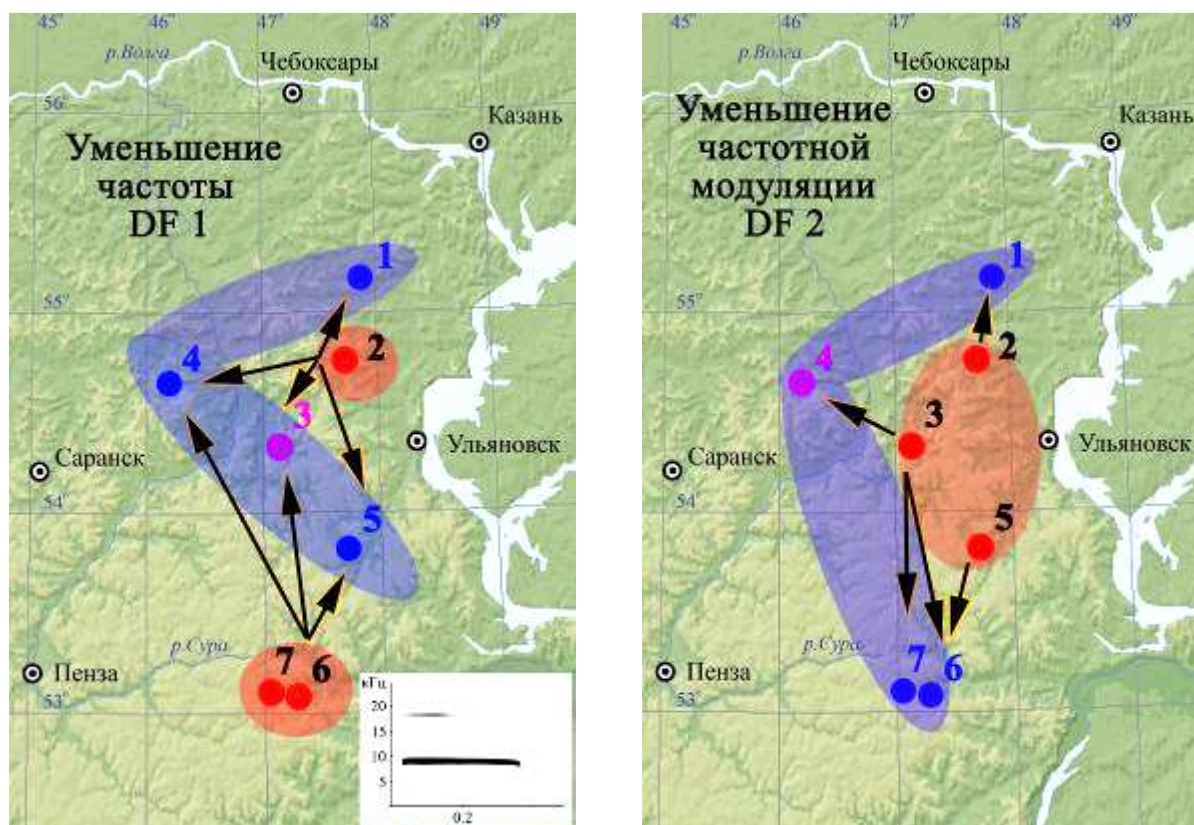


Рис. 3. Изменчивость звукового сигнала крапчатого суслика по результатам дискриминантного анализа. Стрелками показано уменьшение показателей, эллипсами объединены популяции, группирующиеся при дискриминантном анализе. Поселения: 1 – «Батырево», 2 – «Тимерсяны», 3 – «Урено-Карлинское», 4 – «Алашеевка», 5 – «Смышляевка», 6 – «Куроедово», 7 – «Николаевка».

По первой дискриминантной функции ($DF1$, 55 %) отмечается объединение популяций в две группы: южные поселения – «Николаевка» и «Клин», а также наиболее северное ульяновское поселение – «Тимерсяны». Во вторую

вошли поселения «Смышляевка», «Алашеевка» и «Батырево». При этом поселение «Урено-Карлинское» занимает промежуточное положение между группами. Вторая дискриминантная функция ($DF2$, 27 %) также надёжно ($p < 0,001$) разделяет популяции крапчатого суслика на две группы: в первую группу попали крайние (северные и южные) по расположению в районе исследования поселения «Батырево», «Николаевка» и «Клин», во вторую объединились поселения центральной части района исследований – «Тимерсяны», «Урено-Карлинское» и «Смышляевка». При этом наиболее западное по местонахождению поселение «Алашеевка» занимает промежуточное положение между этими выделенными группами.

Полученные результаты дискриминантного анализа неоднозначны. Как по первой, так и по второй дискриминантной функциям видно, что центральные популяции крапчатого суслика характеризуются большей изменчивостью, а сама область их местоположения может быть признана центром эколого-морфологического разнообразия этого вида. Остальные проанализированные поселения крапчатого суслика располагаются по двум, как мы предполагаем, векторам расселения: северо-восточному – Алатырско-Була-Карлинскому и юго-восточному – Алатырско-Барышскому.

4.3. Характеристика генетического разнообразия в современных популяциях крапчатого суслика. Оценка генетического разнообразия популяций крапчатого суслика проводилась по трем различным направлениям: по изменчивости мтДНК, имеющей гаплотипический механизм наследования, по изменчивости ядерных генов, наследующихся по зиготипическому механизму и по аллельным спектрам микросателлитных локусов ДНК.

4.3.1. Разнообразие популяций по маркерам митохондриальной ДНК. Были исследованы два маркера мтДНК: контрольный регион (Д-петля) (1004 пн, 17 нуклеотидных последовательностей) и ген *cyt b* (1081 пн, 15 нуклеотидных последовательностей). Каждая последовательность выборки характеризовала отдельную популяцию крапчатого суслика.

4.3.1.1. Анализ контрольного региона мтДНК. Уровень изменчивости митохондриальных фрагментов (число нуклеотидных замен) оказался довольно высоким – от 12,2 до 0,0 % (в среднем около 0,9 %). При этом соотношение транзиций и трансверсий (Ts/Tv) составило 1,95. В широком пределе варьируют генетические дистанции между популяциями – от 0,150 до 0 (в среднем 0,033). Генетические дистанции (ГенД) связаны с географическими дистанциями (ГеоД) коэффициентом корреляции (r) 0,10376 ($n=153$) и уравнением регрессии $ГенД = 0,0133 + 0,0161 \times ГеоД$. Проведенный анализ нуклеотидных последовательностей позволил построить кладограмму и провести кластеризацию популяций крапчатого суслика медианным методом (рис. 4).

Из дендрограммы (рис. 4, I) видно, что можно выделить три кластера, характеризующих метапопуляционную структуру восточной части ареала крапчатого суслика. Кластер А образован центральными, северо-западными и при-волжскими популяциями, располагающимися по водоразделу рек Терешки, Канадейки, Свяяги. Кластер Б представлен южными популяциями, располагаю-

щимися на водоразделе рек Терешки и Сызранки. Наконец, кластер В образован крайними северными и приволжской популяциями крапчатого суслика, характеризующимися максимальными генетическими дистанциями по отношению к другим проанализированным популяциям (0,012–0,138). Построенная медианная сеть (рис. 4, II) описывает 230 мутаций, 17 узловых позиций, 9 линий генетически связанных популяций. В целом она подтверждает данные, полученные выше, и указывает на существование пула генетически близких популяций, расположенных в центральной части региона исследований. Кроме того, полученная сеть позволяет провести более детальную кластеризацию с выделением модельных метапопуляций, обсуждаемых в главе 5.

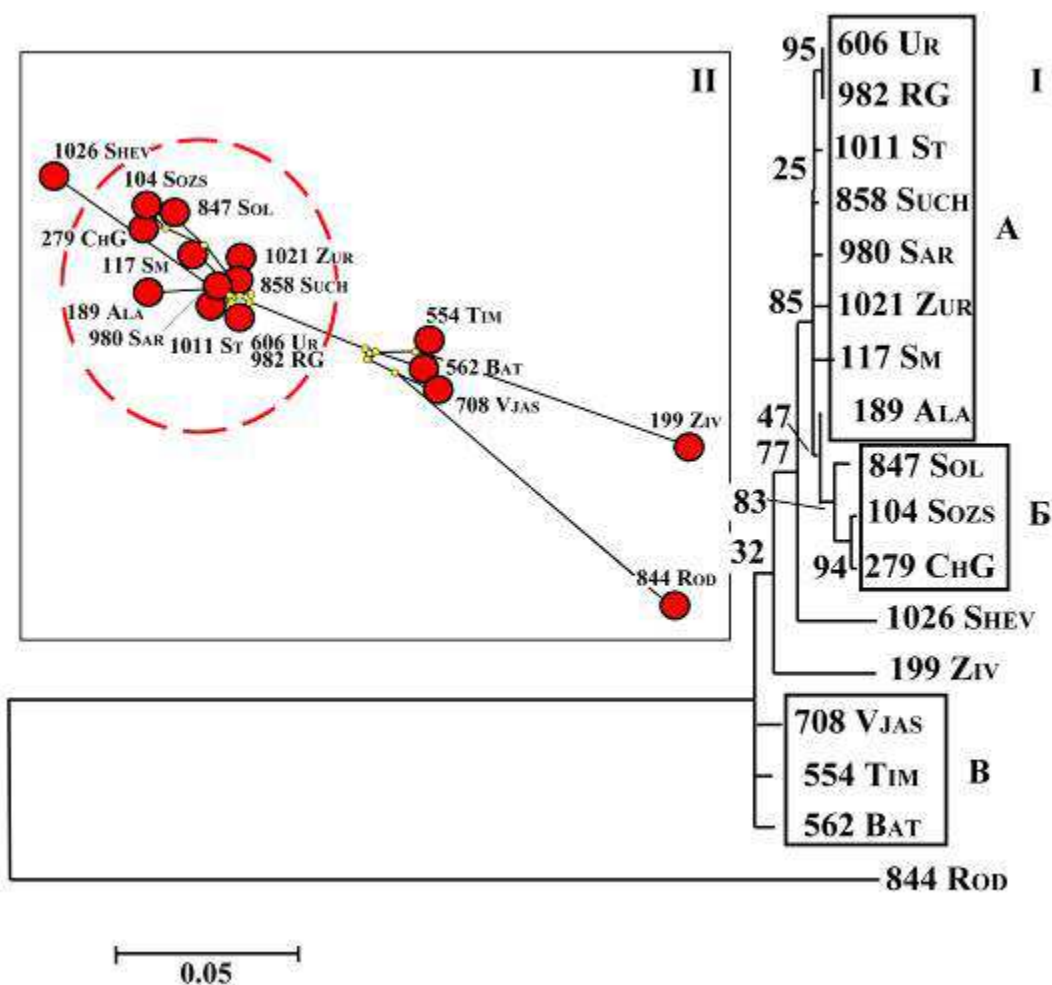


Рис. 4. Результаты генетического анализа нуклеотидных последовательностей ($n=17$) участка мтДНК (D-петля, 1004 пн): I – дендрограмма филогенетических отношений между митотипами, характеризующими современные популяции крапчатого суслика в восточной части ареала. Дендрограмма построена методом максимального правдоподобия (ML) с использованием модели Тамуры-Нея (Tamura-Nei). В узлах – результаты бутстреп-анализа (1000 реплик), шкала – генетические дистанции между митотипами. II – медианная сеть митотипов. Длина ветвей, соединяющих отдельные митотипы, пропорциональна количеству мутационных шагов. Популяции: Ur – Урено-Карлинское, RG – Русские Горенки, St – Студенец, Such – Сухаревка, Sar – Сарым, Zur – Журавлевка, Sm – Смышляевка, Ala – Алашеевка, Sol – Соловчиха, Sozs – Соцземледельческий, ChG – Шихан-Гора, Shev – Шевченко, Ziv – Цивильск, Vjas – Вязовка, Tim – Тимерсяны, Bat – Батырево.

4.3.1.2. Анализ гена *сyt b*.

Уровень изменчивости фрагмента гена *сyt b* (число замен нуклеотидов) в проанализированных популяциях оказался довольно высоким – от 9,8 до 0,0 % (в среднем около 1,0 %). При этом соотношение транзиций и трансверсий (Ts/Tv) составило 4,09. Генетические дистанции между популяциями также варьируют в широком пределе – от 0,141 до 0,001 (в среднем 0,026). Проведенный анализ нуклеотидных последовательностей позволил построить кладограмму и провести более дробную кластеризацию популяций крапчатого суслика медианным методом (рис. 5).

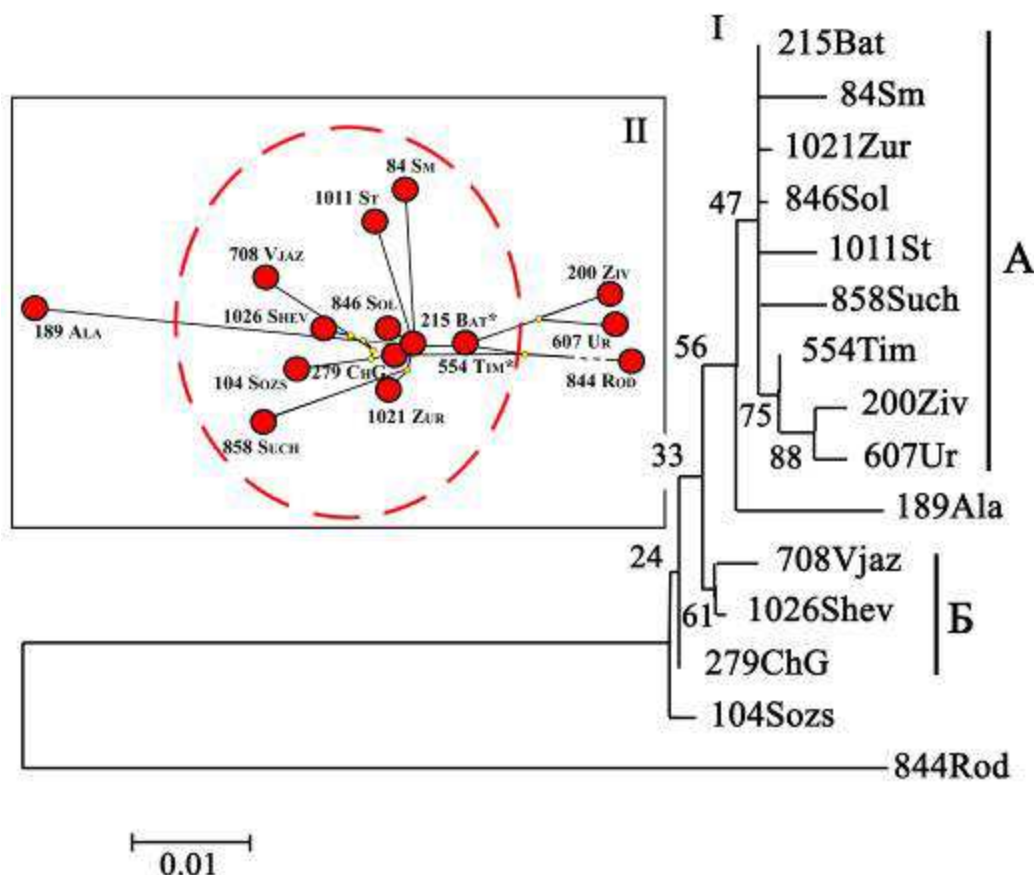


Рис. 5. Результаты генетического анализа нуклеотидных последовательностей ($n=15$) участка мтДНК (ген *сyt b*, 1081 пн): I – дендрограмма филогенетических отношений между митотипами, характеризующими современные популяции крапчатого суслика в восточной части ареала, построенная методом максимального правдоподобия (ML) с использованием модели GTR+G. В узлах – результаты бутстреп-анализа (1000 реплик), шкала – генетическая дистанция между митотипами. II – медианная сеть митотипов. Длина ветвей, соединяющих отдельные митотипы, пропорциональна количеству мутационных шагов, звездочкой отмечены анцестральные митотипы. Обозначения популяций те же, что и на рис. 4.

Из дендрограммы (рис. 5, I) видно, что достаточно надежно выделяются два кластера. Кластер А образован центральными, северо-западными и северными популяциями крапчатого суслика, кластер Б включает поволжские и южные популяции этого вида. Границей между этими группами популяций служит русло и припойменные территории р. Сызранка. Построенная медианная сеть (рис. 5, II) описывает 162 мутации, 7 узловых позиций, 4 линии генетически связанных популяций, а также два анцестральных митотипа (215 Bat* и 554 Tim*) из популя-

ции крапчатого суслика – Батырево и Тимерсяны. В целом она подтверждает данные, полученные выше, и указывает на существование пула генетически близких популяций, расположенных в центральной части региона исследований. Кроме того, полученная сеть позволяет провести более дробную кластеризацию с выделением модельных метапопуляций, обсуждаемых в главе 5.

Таким образом, проведенный генетический анализ популяций показал хорошую разрешающую способность митохондриальных маркеров при выделении метапопуляционной структуры ареала крапчатого суслика.

4.3.2. Разнообразие популяций по маркерам ядерной ДНК. Были исследованы два маркера яДНК: интрон 6 гена p53 (до 200 пн, электрофоретический анализ) и ген HOX b5 (700 пн, 14 нуклеотидных последовательностей).

4.3.2.1. Анализ 6 интрона гена p53.

При анализе 6 интрона гена p53 были обнаружены две различные по массе аллели этого гена (рис. 6, А). Разница в весах аллельных фрагментов обуславливается различной длиной ID-повтора (Т-хвост) (рис. 6, Б).

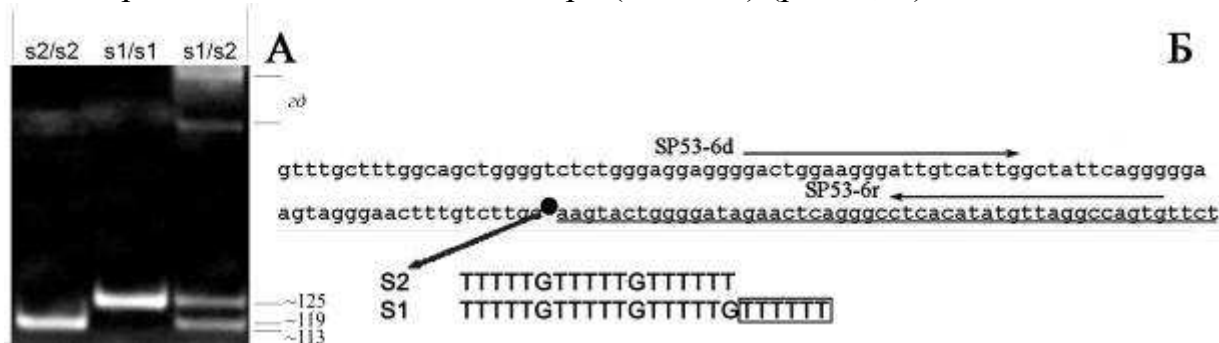


Рис. 6. Выявленные у крапчатого суслика аллели гена p53 – s1 и s2 (А) и аллели гена p53 с демонстрацией ID-повтора в аллели s2 (Б).

Анализ частот генотипов по двум аллелям гена p53 показал, что в четырех из семи проанализированных популяций, представляющих регион исследований, отсутствуют гомозиготы по аллели s2 (табл. 1). При этом только в одной из них (Русские Горенки) наблюдается нарушение соответствующего закону Харди-Вайнберга действия автономных генетических процессов, что проявляется в достоверных различиях ожидаемых и наблюдаемых частот изученных генотипов.

Таблица 1. Анализ частот генотипов крапчатых сусликов по гену p53 в популяциях в зависимости от их географического положения (ГП) в Поволжье (С – северные популяции, Ц – расположенные в центральной части, Ю – южные популяции). Звездочкой обозначены достоверные различия.

№	ГП	Популяция	N	Генотипы p53			Сравнение наблюдаемых и ожидаемых частот
				S1/S1	S1/S2	S2/S2	
1.	С	Тимерсяны	11	7	4	0	$\chi^2=0,543, p=0,762$
2.	С	Урено-Карлинское	6	3	2	1	$\chi^2=0,375, p=0,829$
3.	С	Русские Горенки	6	4	0	2	$\chi^2=6,010, p=0,049^*$
4.	Ц	Смышляевка	79	20	44	15	$\chi^2=1,070, p=0,574$
5.	Ю	Куроедовские Выселки	38	25	13	0	$\chi^2=1,512, p=0,469$
6.	Ю	Шевченко	5	3	2	0	$\chi^2=0,312, p=0,959$
7.	Ю	Вязовка	4	3	1	0	$\chi^2=0,082, p=0,762$
		Всего:	149	65	66	18	

Анализ частот генотипов крапчатых сусликов показал, что только в центральных по географическому положению популяциях отмечается сбалансированная генетическая структура. По сравнению с этим в южных и северных популяциях отмечаются сильная генетическая однородность населения и дефектность генетической структуры. Эти данные хорошо соотносятся с результатами, полученными по митохондриальным маркерам.

4.3.2.2. Анализ фрагмента гена HOX b5. Анализ нуклеотидных последовательностей ($n=14$) фрагмента гена HOX b5 (700 пн) показал низкую их генетическую изменчивость. Были обнаружены только две переменные позиции в последовательностях: позиция 26 с заменой T(A) и позиция 189 с заменой G(A). Такая особенность генетической изменчивости этого молекулярно-генетического маркера не позволяет использовать его в качестве классифицирующего в метапопуляционных исследованиях. Однако такая точечная генетическая изменчивость указывает на существование по этому молекулярно-генетическому маркеру гаплотипического разнообразия особей крапчатого суслика в популяциях. В первом случае в 8 (57 %) популяциях обнаружен гаплотип T, а в 6 (43 %) – гаплотип A. Во втором случае популяции по гаплотипам G и A поделились поровну (по 50 %).

4.3.3. Разнообразие популяций по маркерам микросателлитной ДНК. Исследования генетической структуры популяций крапчатого суслика проводили при помощи трех микросателлитных систем: STR1 по фрагменту микросателлитного повтора (GGAA)_n (Титов и др., 2009); Ssu16 и Ssu17 по фрагментам микросателлитных повторов (CAT)_n, расположенных в разных локусах (Gondek et al., 2006). Анализ частот аллелей изученных микросателлитных маркеров позволил получить характеристику внутривидовой генетической структуры. При рассмотрении аллельного разнообразия в отдельных популяциях было выявлено закономерное его снижение с юга на север по средним показателям числа аллелей с 5,6 до 3,3 (рис. 7).

Для популяций, размер выборок из которых превышает три особи, были получены индексы внутривидовой стандартной и молекулярной изменчивости (табл. 2).

Анализ полученных характеристик генетической структуры популяций показал, что в популяциях крапчатого суслика, в которых численность еще превышает эффективную (0,15 ос/га) (Титов, Бакаева, 2009), также наблюдается проявление деструктивных популяционных процессов. Прежде всего, это выражается в нарушении действия автономных генетических процессов (несоответствие ожидаемой и наблюдаемой гетерозиготности – популяции «Элита», «Смышляевка», «Вязовка») и потере аллелей на локус (прохождение стадии «бутылочного горлышка» – популяции «Смышляевка», «Вязовка», «Русские Горенки»). Основными причинами возникновения такой популяционной ситуации являются усиливающаяся фрагментация среды на фоне естественного снижения численности, а также снижение интенсивности обмена генетическим материалом между локальными популяциями вследствие снижения миграционной активности вида в изучаемом регионе.

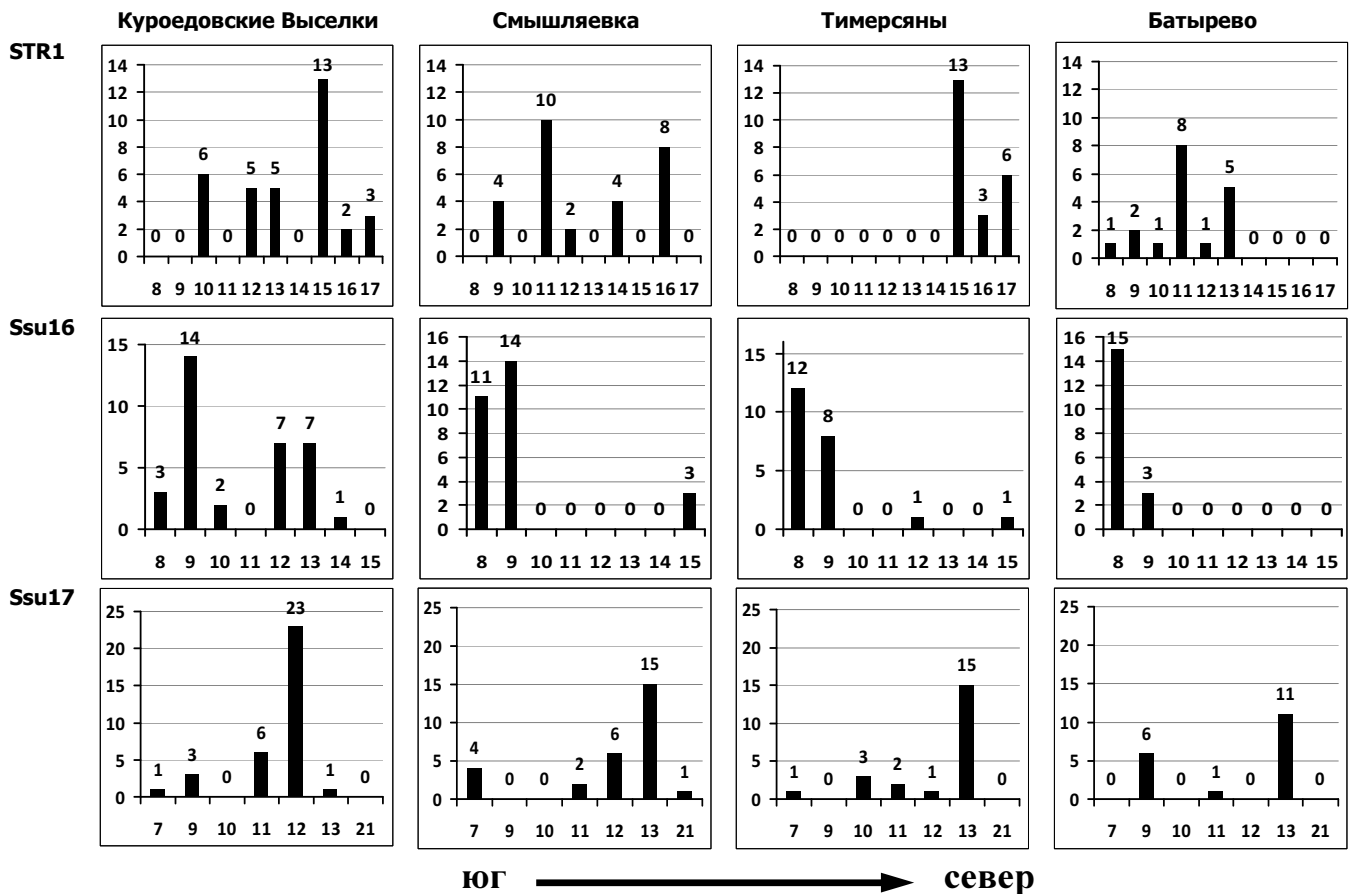


Рис. 7. Аллельные спектры микросателлитных локусов (STR1, Ssu16, Ssu17) в различных географических популяциях крапчатого суслика в Поволжье.

Таблица 2. Внутрипопуляционные характеристики показателей генетической структуры популяций крапчатого суслика в восточной части ареала, полученные в ходе анализа трех микросателлитных локусов STR1, Ssu16, Ssu17.

Популяция	Индексы стандартной изменчивости						Индексы молекулярной изменчивости	
	N	N_a	H_{obs}	H_{exp}	R	$G-W$	θ_H	GD
Клин	17	5,667	0,549	0,688	6,333	0,774	1,830	0,688 +/- 0,439
Элита	6	2,667	0,333	0,626	3,333	0,700	1,636	0,626 +/- 0,433
Урено-Карлинское	6	3,667	0,722	0,717	4,667	0,722	1,965	0,717 +/- 0,482
Батырево	9	3,667	0,556	0,571	3,333	0,867	1,541	0,571 +/- 0,391
Тимерсяны	11	4,000	0,485	0,569	5,000	0,738	1,538	0,569 +/- 0,385
Смышляевка	14	4,333	0,476	0,681	9,333	0,444	1,801	0,681 +/- 0,438
Вязовка	4	4,000	0,500	0,798	5,667	0,597	2,597	0,798 +/- 0,551
Русские Горенки	6	3,667	0,500	0,672	6,000	0,558	1,767	0,672 +/- 0,457

N – размер выборки; N_a – среднее число аллелей на локус; $G-W$ индекс – средний индекс аллельных «потерь» Garza-Williams на локус (в таблице выделены данные по популяциям, прошедшим через «бутылочное горлышко»); H_{exp} – ожидаемая гетерозиготность; H_{obs} – наблюдаемая гетерозиготность (в таблице выделены данные по популяциям, в которых наблюдаются достоверные отличия ожидаемой и наблюдаемой гетерозиготности), R (allelic range) – диапазон (разброс) аллелей, θ_H – ожидаемая гомозиготность; GD (average gene diversity over loci) – среднее генное разнообразие по локусу.

ГЛАВА 5. МЕТАПОПУЛЯЦИОННАЯ СТРУКТУРА ВОСТОЧНОЙ ЧАСТИ АРЕАЛА КРАПЧАТОГО СУСЛИКА

Высокую степень фрагментации ареала вида, возникшую в силу естественных и внешних причин, можно объяснить с позиций метапопуляционной концепции, базирующейся на признании успешного существования пространственно подразделенных популяций.

5.1. Модели метапопуляционной структуры восточной части ареала крапчатого суслика. Для моделирования метапопуляционной структуры ареала крапчатого суслика в Поволжье мы использовали данные ареалогических исследований и анализа биотопических условий, а также результаты кластеризации популяций при использовании медианного теста в анализе маркеров митохондриальной ДНК. Таким образом, были получены три метапопуляционные модели восточной части ареала крапчатого суслика.

Модель 1. Получена при анализе характера распространения крапчатого суслика в регионе и особенностей биотопических условий известных его местообитаний. Основанием для объединения локальных популяций послужило наличие или отсутствие тех или иных географических объектов или преград. Выделено 6 метапопуляций, включающих изученные популяции крапчатого суслика: 1 – Русские Горенки, Урено-Карлинское, Элита, Тиммерсяны; 2 – Смышляевка, Бестужевка, Загоскино; 3 – Студенец, Сарым; 4 – Куроедовские Выселки, Соловчиха; 5 – Шевченко, Вязовка, Журавлевка; 6 – Батырево, Цивильск.

Модель 2. Получена по результатам медианного теста генетической изменчивости фрагмента мтДНК – D-петли. В качестве метапопуляционных групп принимались линии популяций, соединенных последовательно идущими мутациями (заменами), или группы популяций, выходящих из одного узла или происходящих от одного анцестрального митотипа. Выделено 6 метапопуляций: 1 – Студенец, Сарым, Шевченко; 2 – Русские Горенки, Урено-Карлинское, Элита; 3 – Сухаревка, Соловчиха, Куроедовские Выселки, Журавлевка; 4 – Тиммерсяны, Батырево, Цивильск; 5 – Родник, Вязовка; 6 – Смышляевка, Бестужевка, Загоскино.

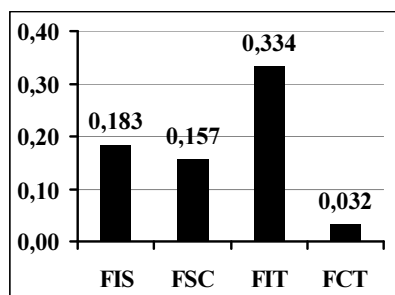
Модель 3. Получена по аналогии со второй моделью, но уже по результатам медианного теста генетической изменчивости фрагмента мтДНК – гена *сyt b*. Выделено 5 метапопуляций: 1 – Батырево, Тиммерсяны, Куроедовские Выселки; 2 – Сухаревка, Журавлевка; 3 – Шевченко, Вязовка; 4 – Соловчиха, Студенец, Смышляевка, Бестужевка, Загоскино; 5 – Русские Горенки, Урено-Карлинское, Элита.

Анализ генетической структуры метапопуляций по индексам фиксации (многоуровневая *F*-статистика) выявил высокую вероятность существования каждой из трех моделей (рис. 8). Этот факт подтверждается полученными увеличивающимися в своих значениях иерархическими рядами индексов фиксации, за исключением индекса фиксации популяций между метапопуляциями *F_{ST}*. Последняя особенность несколько не подвергает сомнению достоверность построенных моделей метапопуляционной структуры. Сам факт одновременного существования нескольких достоверных мо-

делей метапопуляционной структурированности ареала крапчатого суслика указывает на прохождение процесса активного становления метапопуляционной структуры на фоне увеличивающейся степени фрагментации среды обитания и усиливающейся депрессии численности.

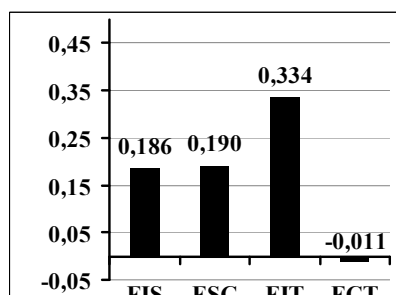
5.2. Экологическая характеристика ареала крапчатого суслика в Поволжье. На основе полученных данных по метапопуляционной структуре ареала крапчатого суслика приводится экологическая характеристика восточной части ареала крапчатого суслика. Основными особенностями ареала крапчатого суслика являются сильная естественная (лесостепная зона) и антропогенная фрагментация ландшафтов и местообитаний; депрессивная численность особей в популяциях, сильная изоляция существующих поселений, отсутствие постоянных генетических связей между популяциями, обедненность аллельных спектров и дефектность генетической структуры локальных популяций, низкая миграционная активность особей.

Модель 1. Ареал



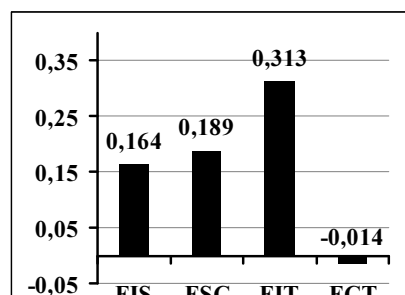
$F_{IS} : 0,18323$
 $F_{SC} : 0,15703$
 $F_{IT} : 0,33378$
 $F_{CT} : 0,0323$

Модель 2. D-петля



$F_{IS} : 0,18606$
 $F_{SC} : 0,19031$
 $F_{IT} : 0,33372$
 $F_{CT} : -0,01099$

Модель 2. Сут b



$F_{IS} : 0,16448$
 $F_{SC} : 0,18912$
 $F_{IT} : 0,31325$
 $F_{CT} : -0,01364$

Рис. 8. Результаты анализа генетической структуры выделенных метапопуляций в трех моделях по индексам фиксации (многоуровневая F -статистика): F_{IS} – индекс фиксации гаплотипов (гамет) между особями в локальных популяциях; F_{SC} – индекс фиксации генотипов между локальными популяциями внутри метапопуляций; F_{IT} – индекс фиксации гаплотипов (гамет) между локальными популяциями из разных метапопуляций; F_{CT} – индекс фиксации популяций между метапопуляциями.

ВЫВОДЫ

1. Исследования современного распространения крапчатого суслика в восточной части ареала выявили высокую фрагментацию ареала и депрессивное состояние его популяций, что ярко проявляется в Ульяновской области, зоне бывшего широкого распространения вида, где из 105 известных в прошлом поселений сохранились только 24. Средняя плотность особей в учтенных колониях низкая и составляет 4,4 ос/га, а общая численность была оценена в 4850 особей. Основным экологическим фактором, обеспечивающим такой характер распределения популяций, является сильная фрагментация среды обитания, вызванная причинами естественной и антропогенной природы.

2. Главной особенностью морфологической и биоакустической изменчивости крапчатого суслика в восточной части ареала является ее сложный клинальный характер. Он проявляется в более широком размахе изменчивости в центральных популяциях вида, связанных с наиболее биотопически оптимальными местообитаниями. Сама область местоположения таких гетерогенных популяций может быть признана центром эколого-морфологического разнообразия вида.

3. Анализ полученных характеристик генетической структуры популяций показал, что в популяциях крапчатого суслика восточной части ареала, несмотря даже на то, что численность особей в них превышает эффективную, наблюдается проявление деструктивных популяционных процессов. Это выражается в нарушении действия автономных генетических механизмов поддержания устойчивой генетической структуры (несоответствие ожидаемой и наблюдаемой гетерозиготности) и потере аллелей на локус (прохождение стадии «бутылочного горлышка»). Основными причинами возникновения такой популяционной ситуации являются усиливающаяся фрагментация среды на фоне естественного снижения численности, а также снижение интенсивности обмена генетическим материалом между локальными популяциями вследствие снижения миграционной активности вида в регионе.

4. Существование на фоне увеличения степени фрагментации среды обитания и усиливающейся депрессии численности нескольких достоверных моделей метапопуляционной структуры ареала крапчатого суслика указывает на активный процесс ее формирования, в первую очередь за счет пластичной перестройки кружева ареала и интенсификации обмена генетическим материалом между локальными популяциями.

СПИСОК РАБОТ, ОПУБЛИКОВАННЫХ ПО ТЕМЕ ДИССЕРТАЦИИ

Статьи в ведущих рецензируемых журналах из перечня ВАК

1. **Бакаева С.С.**, Титов С.В. Полиморфизм популяций крапчатого суслика (*Spermophilus suslicus* Güld.) в восточной части ареала: предварительные молекулярно-генетические данные // Известия Пензенского государственного педагогического университета имени В.Г. Белинского. 2012. № 29. С. 185–189.

2. **Бакаева С.С.**, Титов С.В., Современное распространение крапчатого суслика (*S. suslicus* Güld.) в Поволжье: депрессия численности и экологические причины динамики ареала // Известия Пензенского государственного педагогического университета имени В.Г. Белинского. 2012. № 29. С. 181–184.

3. **Бакаева С.С.**, Титов С.В. Крапчатый суслик (*Spermophilus suslicus* Güld.) в Поволжье: современное состояние популяций, генетический полиморфизм и вторичная колонизация // XXI век: итоги прошлого и проблемы настоящего плюс: Научно-методический журнал. 2013. № 09 (13). Т. 2. С. 42–48.

Статьи в сборниках

4. Титов С.В., Шмыров А.А., Кузьмин Ан.А., Кузьмин Ал.А., **Бакаева С.С.** Современное состояние популяций сусликов в Поволжье // Управление численностью грызунов-вредителей (pest management) и проблемы сохранения биологического разнообразия: Матер. конф. (17–18 ноября 2009 г., Москва). М.: ТНИ КМК, 2009. С. 98–100.

5. Титов С.В., Кузьмин А.А., Шмыров А.А., **Бакаева С.С.** Структурные особенности гибридных поселений и гибридных зон млекопитающих (на примере р. *Spermophilus*) // Лесостепь Восточной Европы: структура, динамика и охрана: Сб. ст. Междунар. науч. конф., посвящ. 140-летию со дня рождения И.И. Спрыгина (10–13 июня 2013 г., г. Пенза). Пенза: Изд-во ПГУ, 2013. С. 344–345.

Тезисы конференций и совещаний

6. Титов С.В., **Бакаева С.С.** Современное состояние популяций крапчатого суслика (*Spermophilus suslicus* Güld., 1770) в восточной части ареала: популяционные и молекулярно-генетические данные // Современные проблемы зоо- и филогеографии млекопитающих: Матер. конф. (15–20 мая 2009 г., г. Пенза). М.: ТНИ КМК, 2009. С. 99.

7. Титов С.В., Шмыров А.А., Кузьмин Ан.А., Кузьмин Ал.А., **Бакаева С.С.** Экологические и популяционно-генетические механизмы межвидовой гибридизации млекопитающих // Целостность вида у млекопитающих (изолирующие барьеры и гибридизация): Матер. конф. (12–17 мая 2010 г., Петергоф). М.: ТНИ КМК, 2010. С. 88.

8. Титов С.В., Шмыров А.А., Кузьмин Ан.А., Кузьмин Ал.А., **Бакаева С.С.** Методология изучения гибридных популяций млекопитающих // Целостность вида у млекопитающих (изолирующие барьеры и гибридизация): Матер. конф. (12–17 мая 2010 г., Петергоф). М.: ТНИ КМК, 2010. С. 89.

9. Титов С. В., Шмыров А. А., Кузьмин Ан. А., Кузьмин Ал. А., **Бакаева С.С.** Гибридные популяции у млекопитающих: Генезис и роль в эволюционном процессе (на примере р. *Spermophilus*) // Териофауна России и сопредельных территорий: Матер. Междунар. совещания (IX Съезд Териологического общества при РАН) (1–5 февраля 2011 г., Москва). М.: Товарищество научных изданий КМК, 2011. С. 480.

10. Ермаков О.А., Быстракова Н.В., **Бакаева С.С.**, Титов С.В. Молекулярно-генетические исследования поглотительной гибридизации малого и крапчатого сусликов // Актуальные проблемы современной териологии: Тез. докл. Всеросс. науч. конф. Новосибирск: ООО «Сибрегион Инфо», 2012. С. 48.

11. Титов С.В., Шмыров А.А., Кузьмин А.А., **Бакаева С.С.** Структура и популяционно-генетические механизмы возникновения и долговременного существования гибридных зон млекопитающих (на примере *Spermophilus*) // Ак-

туальные проблемы современной териологии: Тез. докл. Всеросс. науч. конф. Новосибирск: ООО «Сибрегион Инфо», 2012. С. 81.

12. Титов С.В., **Бакаева С.С.**, Кузьмин А.А., Шмыров А.А. Современное состояние и генетический полиморфизм популяций крапчатого суслика в восточной части ареала: история исчезновения и вторичной колонизации // Молекулярно-генетические подходы в таксономии и экологии: Тез. докл. науч. конф. / отв. ред. чл.-корр. РАН Д.Г. Матишов (25–29 марта 2013 г., г. Ростов-на-Дону). – Ростов н/Д: Изд-во ЮНЦ РАН, 2013. С. 99.

БАКАЕВА Светлана Сергеевна

**СОВРЕМЕННОЕ СОСТОЯНИЕ ПОПУЛЯЦИЙ
КРАПЧАТОГО СУСЛИКА (*Spermophilus suslicus* Güld.)
В ВОСТОЧНОЙ ЧАСТИ АРЕАЛА:
МЕТАПОПУЛЯЦИОННАЯ СТРУКТУРА, БИОТОПИЧЕСКАЯ
ПРИУРОЧЕННОСТЬ, ГЕНЕТИЧЕСКОЕ РАЗНООБРАЗИЕ**

Специальность 03.02.08 – экология (биология)

**Автореферат
диссертации на соискание ученой степени
кандидата биологических наук**

Компьютерная верстка Т.А. Антиповой

Сдано в производство 13.11.13. Формат 60x84 ¹/₁₆
Бумага типогр. № 1. Печать трафаретная. Шрифт Times New Roman Cyr.
Усл. печ. л. 1,39. Уч.-изд л. 1,29. Заказ № 2385. Тираж 100.

Пензенский государственный технологический университет.
440039, Россия, г. Пенза, пр. Байдукова/ул. Гагарина, 1^а/11

