

ПОПУЛЯЦИОННЫЙ ПОЛИМОРФИЗМ БОЛЬШОГО СУСЛИКА (*Spermophilus major*) В ПОВОЛЖЬЕ: ДАННЫЕ МОРФОМЕТРИЧЕСКОГО АНАЛИЗА

О. В. Чернышова

Пензенский государственный университет, Россия, 440026, Пенза, ул. Красная, 40
E-mail: svtitov@yandex.ru

А. А. Кузьмин

Пензенский государственный университет, Россия, 440026, Пенза, ул. Красная, 40
E-mail: svtitov@yandex.ru

М. Д. Симаков

Пензенский государственный университет, Россия, 440026, Пенза, ул. Красная, 40
E-mail: svtitov@yandex.ru

С. В. Титов

Пензенский государственный университет, Россия, 440026, Пенза, ул. Красная, 40
E-mail: svtitov@yandex.ru

POPULATION POLYMORPHISM OF RUSSET GROUND SQUIRREL (*Spermophilus major*) IN THE VOLGA REGION: DATA OF MORPHOMETRIC ANALYSIS

O. V. Chernyshova

Penza State University, 40 Krasnaya street, Penza, 440026, Russia
E-mail: svtitov@yandex.ru

A. A. Kuzmin

Penza State University, 40 Krasnaya street, Penza, 440026, Russia
E-mail: svtitov@yandex.ru

M. D. Simakov

Penza State University, 40 Krasnaya street, Penza, 440026, Russia
E-mail: svtitov@yandex.ru

S. V. Titov

Penza State University, 40 Krasnaya street, Penza, 440026, Russia
E-mail: svtitov@yandex.ru

Аннотация. Актуальность и цели. Изучение популяционного полиморфизма является важной задачей современной биологической науки как с позиций теоретических представлений об изменчивости биологических объектов и биологическом разнообразии, так и с практической стороны изучения закономерностей существования вида в пределах исторического ареала. Большой суслик (*Spermophilus major* Pall.) является «хорошим» модельным видом для изучения индивидуальной и популяционной изменчивости в связи с изменениями структуры ареала. Целью исследования было изучение индивидуальной и популяционной изменчивости морфологических показателей больших сусликов в Поволжье и на сопредельных территориях с учетом фрагментированности их ареала. *Материалы и методы.* Материалом для работы послужили коллекционные сборы и данные прижизненной паспортизации особей ($n = 412$), полученные в ходе исследований (2011–2018 гг.) 55 популяций большого суслика на территории Поволжья и сопредельных территориях. Для изучения особенностей внешней морфологии тела были использованы длина тела (L), плюсны (PL) и хвоста (C) (в мм). Для статистической обработки результатов применяли стандартные статистические параметры, а также пошаговый дискриминантный и кластерный анализы. Статистическая обработка данных проведена в пакетах Microsoft Office Excel 2010 и STATISTICA 10.0. *Результаты.* Проведенный морфологический анализ популяций и метапопуляций большого суслика с помощью методов описательной статистики и дисперсионного анализа не позволяет с высокой степенью уверенности признать существование фрагментированной структуры ареала этого вида в регионе исследований. Пошаговый дискриминантный анализ выборок морфологических по-

казателей, характеризующих популяции больших сусликов в регионе исследований, выявил хорошую их дифференциацию в пространстве дискриминантных функций и позволил выяснить некоторые особенности морфологической изменчивости больших сусликов в регионе исследований. Уральские популяции большого суслика вследствие широкого размаха изменчивости по сравнению с поволжскими популяциями занимают крайнее положение в ряду морфологических изменений. При этом правобережные популяции характеризуются более сбалансированным составом и отсутствием резких изменений морфологических показателей. Выводы. Проведенный статистический анализ выборок морфологических показателей особей большого суслика выявил разнокачественный популяционный полиморфизм, связанный с сильной фрагментацией области обитания, и подтвердил существование метапопуляционной структуры его ареала.

Ключевые слова: большой суслик, морфологическая изменчивость, популяции, метапопуляции, Поволжье, Южный Урал.

Abstract. Relevance and goals. The study of population polymorphism is an important task of modern biology both from the perspective of theoretical ideas about the variability of biological items and biological diversity, and from the practical side of studying the laws of species existence within the historical area. Russet ground squirrel (*Spermophilus major* Pall.) is a proper model species for exploring individual and population variability due to changes in the structure of the range. The study was aimed at examining the individual and population variability of the morphological indicators of russet ground squirrel in the Volga Region and in adjacent territories, taking into account the fragmentation of their range. **Materials and methods.** The material for the study comprises the collections and data on the lifetime certification of individuals ($n = 412$) obtained in the course of research (2011–2018) of 55 populations of russet ground squirrel in the Volga Region and adjacent territories. The study of features of the body external morphology covered body length (L), metatarsus (PL) and tail (C) (in mm). Statistical processing of the results was based on standard statistical parameters, as well as cycle-by-cycle discriminant and cluster analyses. Statistical data processing was conducted in Microsoft Office Excel 2010 and STATISTICA 10.0. **Results.** The morphological analysis of populations and metapopulations of russet ground squirrel using the methods of descriptive statistics and variance analysis prevents reliable recognition of the existence of the fragmented structure of the range for this species in the study region. The cycle-by-cycle discriminant analysis of morphological indicators samples characterizing populations of russet ground squirrel in the study region revealed their good differentiation in the space of discriminant functions and enabled determining some features of the morphological variability of russet ground squirrel in the study region. Due to the wide range of variability compared with the Volga populations, the Ural populations of russet ground squirrel occupy an extreme position in a series of morphological changes. At that, right-bank populations are characterized by a more balanced composition and absence of sharp changes in morphological indicators. **Findings.** The statistical analysis of samples of russet ground squirrel morphological indicators revealed a heterogeneous population polymorphism associated with a strong fragmentation of the habitat, and confirmed the existence of the metapopulation structure of its range.

Keywords: russet ground squirrel, morphological variability, populations, metapopulations, Volga Region, Southern Urals.

Изучение популяционного полиморфизма является важной задачей современной биологической науки как с позиций теоретических представлений об изменчивости биологических объектов и биологическом разнообразии [1–3], так и с практической стороны изучения закономерностей существования вида в пределах исторического ареала [4, 5]. Кроме того, исследование внутривидовой изменчивости на уровне популяционной структурированности области обитания того или иного биологического вида позволяет по-новому посмотреть на механизмы его приспособления к быстро меняющимся современным условиям обитания [6, 7].

Большой суслик (*Spermophilus major* Pall.) является «хорошим» модельным видом для изучения индивидуальной и популяционной изменчивости в связи с изменениями структуры ареала. Он является средним по размерам видом грызунов, у которого морфологические показатели не характеризуются широким размахом изменчивости и умеренно подвержены

половому диморфизму, образует компактные плотные поселения, обладает способностью к быстрому и активному расселению и может обитать в различных по качеству биотопах [8, 9].

Исследования распространения большого суслика в Поволжье и на сопредельных территориях, проведенные в 1996–2018 гг., свидетельствуют о значительных перестройках структуры его ареала в этот период [5, 10–14]. Отмечается устойчивое обитание большого суслика на правом берегу Волги, наблюдаемое с 50-х годов прошлого века, и продолжающееся его расселение на запад. Регистрируется увеличение области обитания и численности особей в границах интродуцированной на территории Пензенской области в конце XX в. популяции большого суслика. Подтверждается успешное существование глубоко изолированных популяций *S. major* на острове Пальцинский (Ульяновская обл.) и в правобережных районах Чувашской республики (Цивильский р-н). Выявлена метапопуляционная структура ареала

большого суслика на территории Ульяновской области, где отмечается подавляющее большинство поселений и высокая численность этого грызуна в Поволжье. Установлена случайная гибридизация *S. major* с крапчатым сусликом в границах обширной зоны симпатрии. Все перечисленные выше сведения о характере обитания большого суслика в Поволжье свидетельствуют о его высокой экологической пластичности и позволяют рассматривать этот вид в качестве модельного при изучении индивидуальной и популяционной изменчивости.

Целью исследования было изучение индивидуальной и популяционной изменчивости морфологических показателей больших сусликов в Поволжье и на сопредельных территориях с учетом фрагментированности его ареала и характера межвидовых отношений с симпатрическим крапчатым сусликом.

Материал и методы

Материалом для работы послужили коллекционные сборы и данные прижизненной пас-

портизации особей ($n = 412$), полученные в ходе исследований (2011–2018 гг.) 55 популяций большого суслика на территории Поволжья и сопредельных территориях (табл. 1, 2; рис. 1). При этом 48 популяций представлены выборками, сформированными морфологическими показателями взрослых особей, из которых 31 выборка была смешанной по половому составу ($m + f$), 15 выборок представлены только самками (f) и 2 – только самцами. Остальные 7 популяций были представлены выборками, сформированными морфологическими показателями только молодых особей (s/ad). Из 14 выборок, характеризующих морфологическую изменчивость молодых особей (s/ad), 13 были смешанными по половому составу, 1 выборка включала только самок. Сравнение выборок морфологических показателей проводили согласно описанной выше классификации выборочных данных. Кроме этого, для анализа морфологической изменчивости были использованы данные по метапопуляционной группировке выявленных современных популяций большого суслика [5].

Таблица 1

Морфологические показатели взрослых (*ad*) больших сусликов в Поволжье и на сопредельных территориях

Table 1

Morphological parameters of adult (*ad*) russet ground squirrels in the Volga Region and adjacent territories

№ популяции, P	№ метапопуляции, Mр	Регион*	Адрес	Координаты		N	Пол	Длина тела (L), мм		Длина плечевы (Pl), мм		Длина хвоста (C), мм	
				Широта	Долгота			M	SD	M	SD	M	SD
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14
1	6	УО	с. Бестужевка	53,7167	47,7500	11	<i>m+f</i>	271,55	14,53	47,89	2,19	71,00	4,54
2	15	СО	с. Верхняя Чернавка	52,1833	47,2667	5	<i>m+f</i>	271,00	18,16	45,78	1,12	71,00	8,36
3	6	УО	с. Елшанка	54,0915	48,1164	3	<i>m</i>	288,33	16,07	48,66	2,86	79,00	2,65
4	6	УО	с. Загоскино	53,8500	47,6000	4	<i>m+f</i>	283,00	8,90	47,04	3,04	74,50	12,44
5	6	УО	с. Каргино	53,9000	47,1333	8	<i>m+f</i>	273,75	13,01	46,26	1,56	71,50	6,08
6	6	УО	с. Карлинское	54,0053	47,7577	46	<i>m+f</i>	268,91	15,80	45,31	2,51	69,59	7,19
7	5	УО	пос. Криуши	54,1000	48,5000	1	<i>f</i>	270,00	—	47,47	—	82,00	—
8	4	УО	с. Кротково	53,7897	48,5385	4	<i>f</i>	251,25	13,77	45,80	1,03	68,50	5,51
9	6	УО	с. Пасека	53,7422	47,8029	6	<i>f</i>	262,50	15,08	47,74	5,27	71,83	7,78
10	6	УО	с. Полбино	54,1484	47,8804	7	<i>m+f</i>	257,86	25,95	45,11	2,78	69,14	7,43
11	6	УО	с. Порецкое	53,8167	47,9000	3	<i>m+f</i>	273,33	15,28	46,80	2,37	74,33	5,51
12	5	УО	с. Русская Бектышка	54,7667	48,8167	7	<i>m+f</i>	264,29	17,65	46,67	1,22	79,29	6,27
13	6	УО	р. Чечора	53,7500	47,7000	3	<i>m</i>	281,67	7,64	48,09	2,14	70,67	7,51
14	6	УО	с. Смышляевка	53,7667	47,7500	8	<i>m+f</i>	273,13	15,81	48,69	2,43	75,38	4,61
15	6	УО	с. Смышляевка (пруд)	53,7561	47,7533	12	<i>m+f</i>	261,17	22,76	45,21	1,87	63,00	8,41
16	7	УО	с. Солдатская Ташла	54,1667	48,2000	3	<i>m+f</i>	253,33	11,55	47,88	2,09	75,33	10,04
17	6	УО	с. Стоговка	53,9500	48,0000	4	<i>m+f</i>	276,25	11,09	46,38	2,84	73,50	7,72
18	6	УО	с. Сухаревка	53,9695	47,7754	4	<i>m+f</i>	287,50	6,46	48,69	1,36	76,50	5,06
19	6	УО	с. Чириково	53,7500	47,8500	23	<i>m+f</i>	275,22	10,60	47,56	2,20	69,78	6,54

Окончание табл. 1

End of table 1

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14
20	10	СМ	с. Мордово	53,1500	49,4667	2	<i>f</i>	275,00	0,71	46,80	0,45	73,50	2,12
21	3	УО	с. Левашовка	53,4500	48,9116	3	<i>f</i>	278,33	10,41	44,48	2,03	76,67	3,21
22	8	УО	с. Ерыклинск	54,1391	49,3007	3	<i>f</i>	256,67	16,07	45,95	0,53	76,00	2,65
23	8	УО	с. Красная Река	54,6044	49,1304	3	<i>f</i>	265,00	5,00	44,85	2,42	71,00	6,08
24	16	СО	с. Маянга	51,8820	47,6292	7	<i>m+f</i>	275,00	19,15	46,92	0,95	80,29	5,22
25	8	УО	г. Ульяновск	54,3833	48,5000	4	<i>m+f</i>	261,25	10,31	43,42	4,09	68,75	12,31
26	22	РБ	с. Арметрахимово	53,6357	56,4423	3	<i>f</i>	263,33	5,77	45,02	0,28	69,67	4,73
27	23	РБ	с. Идельбаково	51,7582	57,1242	3	<i>m+f</i>	276,67	11,55	46,47	2,21	61,00	9,54
28	23	РБ	с. Карадыган	52,1939	56,7096	7	<i>f</i>	267,14	5,67	43,99	1,00	73,57	7,61
29	23	РБ	с. Кугарчи	52,4301	56,5574	11	<i>m+f</i>	266,82	11,24	43,86	2,09	69,55	3,39
30	23	РБ	с. Новохвалынский	52,4301	56,55736	5	<i>m+f</i>	255,00	16,58	43,70	3,53	76,00	8,66
31	22	РБ	с. Салихово	54,6918	55,5648	6	<i>m+f</i>	266,67	14,02	44,46	2,30	67,00	3,46
32	23	РБ	с. Трушино	52,2366	56,7397	4	<i>m+f</i>	265,00	5,77	42,68	1,63	72,25	5,19
33	23	РБ	с. Худабандино	52,1598	56,9568	4	<i>m+f</i>	266,25	9,46	43,50	2,20	60,25	1,70
34	14	ПО	с. Грабово	53,3785	45,0152	3	<i>f</i>	255,00	13,23	45,17	0,29	81,00	2,65
35	14	ПО	с. Хоненево	53,5120	44,8366	3	<i>f</i>	276,67	7,64	47,96	1,45	74,67	9,45
36	1	УО	с. Клин	53,1167	47,4833	18	<i>m+f</i>	270,44	18,99	46,49	1,97	74,21	6,93
37	12	РТ	с. Шали	55,6668	49,6548	3	<i>f</i>	280,67	4,16	44,00	1,00	84,33	1,53
38	11	РТ	с. Базяково	55,1365	49,7332	3	<i>f</i>	280,67	16,01	43,83	2,75	78,00	7,21
39	11	РТ	с. Ярдам	55,0268	49,5380	3	<i>f</i>	272,67	11,02	42,67	1,53	78,00	4,36
40	6	УО	с. Заречное	53,7310	47,6277	8	<i>m+f</i>	270,63	21,12	48,35	2,86	69,13	9,83
41	7	УО	с. Бол. Ключищи	53,7167	47,6167	3	<i>m+f</i>	285,00	13,45	64,33	29,16	72,33	0,58
42	20	ОО	с. Шапошниково	51,6994	51,2653	6	<i>m+f</i>	299,00	5,40	46,17	1,72	77,33	5,47
43	18	СО	с. Рахмановка	51,9579	49,4631	4	<i>m+f</i>	293,75	17,02	46,75	1,71	79,50	8,50
44	19	СМ	с. Андросовка	52,6998	49,5709	3	<i>m+f</i>	293,00	18,08	46,33	2,31	78,33	10,41
45	23	ОО	гора Верблюжка	51,3876	56,8030	2	<i>f</i>	290,50	0,71	46,00	1,41	74,00	4,24
46	17	СО	г. Красный Кут	50,9316	46,9768	6	<i>m+f</i>	269,17	28,18	46,52	4,06	71,67	9,65
47	17	СО	с. Усатово	50,7779	46,9058	10	<i>m+f</i>	284,70	11,59	47,10	1,41	74,70	9,19
48	13	ЧР	пос. Молодежный	55,8470	47,4032	9	<i>m+f</i>	263,89	14,90	45,22	2,01	73,17	4,99

Примечания. * Метапопуляции: 1 – Новоспасско-Николаевская; 2 – Сызранская; 3 – Шигонская; 4 – Кузоватово-Теренгульская; 5 – Поволжская; 6 – Майнско-Вешкаймская; 7 – Ульяновская; 8 – Заволжская; 9 – Приволжская; 10 – Самаролукская; 11 – Камская левобережная; 12 – Камская правобережная; 13 – Чувашская; 14 – Пензенская (интродукция); 15 – Вольская; 16 – Балаковская; 17 – Краснокутская; 18 – Иргизская левобережная; 19 – Иргизская правобережная; 20 – Уральская правобережная; 21 – Уральская левобережная; 22 – Запдноуральская; 23 – Южноуральская; 24 – Пальцинская (островная, только *juv*).

** Регионы: УО – Ульяновская область, РБ – Республика Башкортостан, ПО – Пензенская область, СО – Саратовская область, СМ – Самарская область, РТ – Республика Татарстан, ОО – Оренбургская область, ЧР – Чувашская Республика.

Таблица 2

Морфологические показатели молодых (*s/ad*) больших сусликов
в Поволжье и на сопредельных территориях

Table 2

Morphological indicators of young (*s/ad*) russet ground squirrels
in the Volga Region and adjacent territories

№ популяции, Р	№ метапопуляции, Мр*	Регион*	Адрес	Координаты		N	Пол	Длина тела (L), мм		Длина плюсны (Pl), мм		Длина хвоста (C), мм	
				широта	долгота			M	SD	M	SD	M	SD
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14
2	15	СО	с. Верхняя Чернавка	52,1833	47,2667	5	<i>m+f</i>	225,00	10,61	44,47	1,66	64,60	6,15
7	5	УО	пос. Криуши	54,1000	48,5000	4	<i>m+f</i>	207,50	15,00	44,69	2,79	63,50	10,34
19	6	УО	с. Чириково	53,7500	47,8500	20	<i>m+f</i>	250,00	16,46	45,95	2,37	66,00	5,64

Окончание табл. 2

End of table 2

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14
23	8	УО	с. Красная река	54,6044	49,1304	5	<i>m+f</i>	176,00	12,45	39,96	1,41	55,60	5,59
35	14	ПО	с. Хоненево	53,5120	44,8366	4	<i>f</i>	247,50	15,55	47,98	1,59	81,75	2,63
36	1	УО	с. Клин	53,1167	47,4833	6	<i>m+f</i>	215,83	3,76	44,22	1,85	54,17	3,37
41	7	УО	с. Бол. Ключищи	53,7167	47,6167	17	<i>m+f</i>	246,53	12,52	48,29	1,05	71,59	4,82
49	14	ПО	с. Мокшан	53,4441	44,6337	4	<i>m+f</i>	235,00	10,00	46,65	3,36	78,50	6,86
50	21	ОО	с. Ровный	51,1007	57,2918	4	<i>m+f</i>	239,50	18,16	44,25	1,50	74,00	1,83
51	21	ОО	с. Ащебутак	51,0315	59,1296	5	<i>m+f</i>	252,40	14,96	46,20	1,48	81,60	8,44
52	6	УО	с. Белое озеро	53,8500	47,6000	9	<i>m+f</i>	228,33	17,50	45,05	2,49	65,56	8,29
53	8	УО	с. Кременки	54,4833	48,8333	9	<i>m+f</i>	193,33	15,21	41,67	2,43	56,11	6,68
54	2	СМ	пос. Ивашевка	53,2667	48,6000	5	<i>m+f</i>	194,00	9,62	41,41	1,90	57,40	3,51
55	2	СМ	с. Новые озерки	53,2000	48,6500	4	<i>m+f</i>	184,50	9,54	41,56	0,93	61,75	4,03

Примечание. * Обозначения те же, что и в табл. 1.

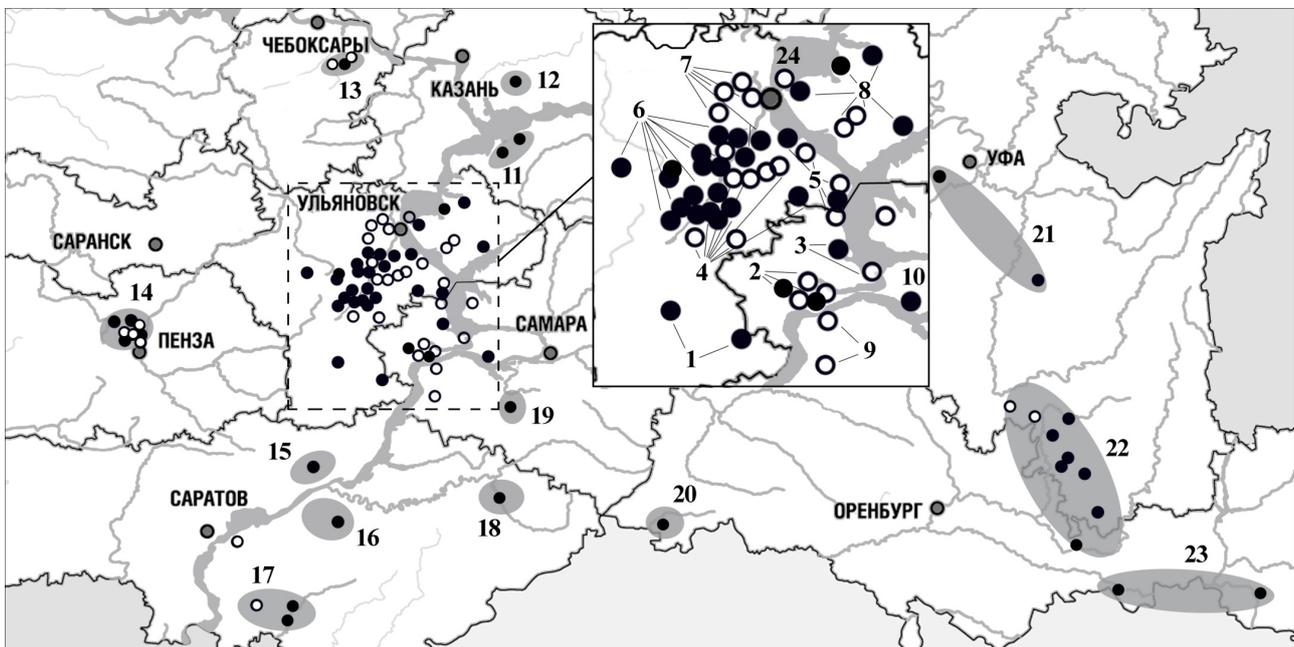


Рис. 1. Изученные популяции (пунсоны) и метапопуляции (эллипсы) большого суслика в Поволжье и на сопредельных территориях. Черными точками обозначены популяции, для которых были сформированы выборки $n \geq 3$, белыми – $n < 3$; нумерация метапопуляций такая же, как и в табл. 1 и 2

Fig. 1. Studied populations (punches) and metapopulations (ellipses) of russet ground squirrel in the Volga Region and adjacent territories. Black dots denote populations for which $n \geq 3$ samples were formed, white ones – $n < 3$; numbering of the metapopulations is the same as in the tables 1 and 2

При работе в поселениях преимущественно использовали неинвазивные методы исследований, включающие отлов, мечение, прижизненную паспортизацию и забор биоматериала для молекулярно-генетического анализа. Паспортизация сусликов включала в себя фото- и видеосъемку особи (4 экспозиции: общий вид, верх головы – «шапочка», спина, вид головы сбоку), измерения морфологических показателей, а также запись криков тревоги. Для изучения особенностей внешней морфологии тела были использованы длина тела (L), плюсны (PL) и

хвоста (C) (в мм). Номера метапопуляций (M_p), а также номера (P) и адреса локальных популяций большого суслика, изученные в работе, приведены в табл. 1 и 2.

Для статистической обработки результатов применяли стандартные статистические параметры (среднее арифметическое, M ; ошибка среднего, m ; стандартное квадратичное отклонение, SD). При парном сравнении средних показателей использовали параметрический t -критерий Стьюдента, а при поиске дифференцирующих различий между двумя и более

группами по комплексу признаков – пошаговый дискриминантный и кластерный анализ. Для всех статистических тестов был установлен уровень значимости $p < 0.05$. Статистическая обработка данных проведена в пакетах Microsoft Office Excel 2010 и STATISTICA 10.0.

Результаты и обсуждение

Анализ морфологических показателей взрослых самцов ($n = 105$) и самок ($n = 211$) из всех изученных популяций выявил наличие полового диморфизма ($L - 279.82 \pm 1.59$, $Pl - 47.71 \pm 0.21$, $C - 74.85 \pm 0.72$; $L - 266.63 \pm 1.10$, $Pl - 45.45 \pm 0.30$, $C - 70.84 \pm 0.52$; $t = 6.88$, $p = 0.0000$; $t = 5.05$, $p = 0.0000$ и $t = 4.49$, $p = 0.000010$ соответственно). Поэтому все последующие аналитические процедуры проводились только на уровне смешанных и выровненных по половому составу выборок.

Сравнение (Levene test HV) выборок, характеризующих популяции больших сусликов по морфологическим показателям, выявило отсутствие гомогенности их дисперсий (выборки не принадлежат одной генеральной совокупности) по длине тела ($F = 1.548$, $p = 0.040$) и хвоста ($F = 1.728$, $p = 0.014$) и наличие гомогенности по показателю размера плюсны ($F = 1.453$, $p = 0.067$). Проведенный дисперсионный анализ (Analysis of Variance) не выявил принадлежности выборок одной генеральной совокупности и подтвердил правомерность их выделения по всем трем морфологическим признакам (длина тела – $F = 2.438$, $p = 0.0001$, плюсны – $F = 3.055$, $p = 0.0000$ и хвоста – $F = 3.236$, $p = 0.0000$).

Парные сравнения выборок (популяций) морфологических показателей больших сусликов выявили довольно разнонаправленную их изменчивость в регионах исследований. По длине тела максимальное число ($p < 0.05$) достоверно отличающихся от них популяций показали левобережные (P42 – 27 отличающихся популяций, P43 – 15, P44 – 12, P47 – 16) и правобережные (P18 – 12, P19 – 14) популяции. По длине плюсны максимально отличными от всех остальных оказались правобережные (P14 – 12, P18 – 15, P19 – 12) и уральские (P29 – 16, P32 – 19, P33 – 11) популяции. Наибольшая морфологическая изменчивость была выявлена по показателю длины хвоста. Максимально отличными здесь оказались право- (P6 – 12, P12 – 12, P15 – 17) и левобережные (P24 – 17), а также уральские (P27 – 13, P31 – 14, P33 – 18) популяции. При этом, так как проведенное сравнение популяций является не совсем корректным и предварительным, для получения более объективной инфор-

мации были проведены вероятностные апостериорные тесты множественных сравнений.

Проведенный тест Бонферрони (Bonferroni test) полностью подтвердил выявленный в парных сравнениях характер морфологической изменчивости в популяциях большого суслика. По длине тела достоверные различия были получены при сравнении левобережной популяции P42 с правобережными популяциями P6 ($p = 0.010$), P10 ($p = 0.005$), P15 ($p = 0.003$), P48 ($p = 0.031$), а также с уральской популяцией P30 ($p = 0.007$). По длине плюсны достоверно отличаются уральские популяции P29 и P32 от правобережных популяций P14 ($p = 0.004$), P19 ($p = 0.007$), P40 ($p = 0.015$) и P14 ($p = 0.012$), P19 ($p = 0.049$), P40 ($p = 0.031$) соответственно. По показателю длины хвоста было выявлено наибольшее количество достоверных различий. Так, правобережные популяции P6 и P15 отличаются от левобережных P24 ($p = 0.043$) и P24 ($p = 0.000$), P42 ($p = 0.025$), P43 ($p = 0.027$) соответственно. Правобережная популяция P15 отличается от правобережных популяций P1 ($p = 0.011$), P12 ($p = 0.000$), P36 ($p = 0.011$), а правобережные популяции P12 и P24 отличаются от уральских P33 ($p = 0.009$), P27 ($p = 0.038$), P33 ($p = 0.003$) соответственно.

Аналогичные данные были получены при анализе выборок с использованием более «мягкого» LCD-теста, являющегося методом группирования выборок с наименее значимой разницей. По длине тела максимальное число ($p < 0.05$) достоверно отличающихся популяций было выявлено для тех же левобережных популяций, что и в случае парных сравнений (P42 – 24, P43 – 18, P44 – 16, P47 – 13). Кроме этого, для почти всех правобережных и уральских (кроме P27) популяций были выявлены достоверные различия с 10 и менее популяциями. По длине плюсны максимально отличными от всех остальных оказались правобережные (P18 и P19 – 10, P40 – 11) и уральские (P29 – 17, P32 – 22, P30 и P33 – 15) популяции. Наибольшая морфологическая изменчивость, как и в случае парных сравнений, была выявлена по показателю длины хвоста. Максимально отличными здесь оказались правобережные (P6 – 13, P15 – 23) и уральские (P27 – 21, P33 – 26), а также левобережные (P24 – 14) популяции.

Сравнение обобщенных смешанных по полу выборок правобережных (P1–P19, P20–P23, P25, P36, P40–P41; $n = 184$, $L - 270.04 \pm 1.27$, $Pl - 46.43 \pm 0.18$, $C - 71.18 \pm 0.56$) и левобережных (P22–P25, P37–P39, P43, P44, P46, P47; $n = 34$, $L - 279.00 \pm 3.40$, $Pl - 46.42 \pm 0.44$, $C - 75.50 \pm 1.58$) поволжских популяций большого суслика выявило достоверные их разли-

чия только по длине тела и хвоста ($t = 2.72$, $p = 0.007$; $t = 0.02$, $p = 0.987$; $t = 2.94$, $p = 0.004$ соответственно). По этим морфологическим показателям левобережные большие суслики оказались несколько крупнее правобережных. При этом по длине тела достоверно отличаются выборки самцов ($t = 3.32$, $p = 0.001$) из правобережных ($L - 277.27 \pm 1.63$, $n = 14$) и левобережных популяций ($L - 291.79 \pm 4.40$, $n = 84$), а по длине хвоста – выборки самок (69.18 ± 0.58 , $n = 35$; 76.14 ± 1.36 , $n = 136$; $t = 5.22$, $p = 0.000001$ соответственно).

Сравнение право- и левобережных больших сусликов с сусликами из популяций Южного Урала (P26–P33, P42, P45) показало, что правобережная выборка отличается от уральской только по длине плюсны (46.43 ± 0.18 , $n = 184$; 44.33 ± 0.38 , $n = 39$; $t = 4.81$, $p = 0.0000$ соответственно). При этом выборки самцов из правобережных районов Поволжья и с Урала отличаются также и по длине хвоста (75.26 ± 0.73 , $n = 84$; 69.67 ± 2.67 , $n = 9$; $t = 2.33$, $p = 0.0222$ соответственно). Левобережные суслики оказались крупнее уральских по длине плюсны и хвоста (46.42 ± 0.44 , $n = 34$; 44.33 ± 0.38 , $n = 34$; $t = 3.59$, $p = 0.0006$ и 75.50 ± 1.58 , $n = 34$; 69.85 ± 1.19 , $n = 39$; $t = 2.90$, $p = 0.0050$ соответственно). Различия этих смешанных по полу выборок подтверждаются различиями только выборок самок (45.13 ± 0.42 , $n = 35$; 44.08 ± 0.31 , $n = 42$; $t = 2.02$, $p = 0.0466$ и 76.14 ± 1.36 , $n = 35$; 70.69 ± 1.10 , $n = 42$; $t = 3.14$, $p = 0.0024$ соответственно).

Таким образом, проведенный анализ популяций большого суслика в Поволжье и на Урале методами описательной статистики и дисперсионного анализа выявил разнокачественную изменчивость в них морфологических показателей. Выявленное морфологическое разнообразие изученных популяций объясняется выраженным морфологическим половым диморфизмом и значительной географической изменчивостью особей.

Вследствие сильной фрагментации ареала большого суслика за счет естественной ландшафтной мозаичности зоны обитания и антропогенной трансформации ландшафтов, а также как результат стремительного (до 7 км в год) расселения *S. major* на правом берегу Волги изученные локальные популяции грызуна образуют 23 географически изолированных скопления популяций – метапопуляции (см. табл. 1, 2; рис. 1). Сравнение (Levene test HV) выборок, характеризующих метапопуляции больших сусликов по всем трем морфологическим показателям, выявило гомогенность их дисперсий относитель-

но дисперсии одной генеральной совокупности ($L - F = 0.850$, $p = 0.645$; $Pl - F = 1.429$, $p = 0.153$; $C - F = 0.781$, $p = 0.670$). В то же время проведенный дисперсионный анализ (Analysis of Variance) не выявил принадлежности выборок, характеризующих анализируемые метапопуляции, к одной генеральной совокупности и подтвердил правомерность их выделения по всем трем морфологическим признакам ($L - F = 2.505$, $p = 0.004$; $Pl - F = 3.340$, $p = 0.0001$ и $C - F = 3.537$, $p = 0.0001$). Последнее послужило обстоятельством к тому, чтобы подвергнуть выделенные метапопуляционные выборки процедуре оценки их различий с помощью вероятностных апостериорных тестов множественных сравнений.

Проведенный тест Бонферрони (Bonferroni test) дал следующие результаты. Длина тела не отличается при сравнении любых метапопуляций. По показателю длины плюсны было выявлено наибольшее количество достоверных различий. Так, уральская метапопуляция Mr23 отличается от правобережных метапопуляций Mr1 ($p = 0.036$), Mr6 ($p = 0.000$), Mr7 ($p = 0.022$) и левобережной метапопуляции Mr17 ($p = 0.008$). По показателю длины хвоста были выявлены достоверные различия только между уральской Mr23 и левобережной Mr16 метапопуляциями ($p = 0.024$).

Значительно большее количество достоверных различий метапопуляционных выборок было получено при их анализе с использованием более «мягкого» LCD-теста, являющегося методом группирования выборок с наименее значимой разницей.

Максимальное число ($p < 0.05$) достоверных различий метапопуляций было получено по показателю длины тела. Среди правобережных метапопуляций наибольшее число различий было получено для Mr7 и Mr13 (с правобережными Mr1, Mr5, Mr6, Mr13, левобережной Mr8, уральскими Mr22, Mr23 и с правобережной Mr7, левобережными Mr17, Mr18, Mr19 соответственно). Среди левобережных метапопуляций максимальное число различий было выявлено для Mr18 и Mr19 (с правобережными Mr1, Mr5, Mr6, Mr13, Mr15, левобережной Mr8, уральскими Mr22, Mr23 и с правобережными Mr1, Mr5, Mr6, Mr13, левобережной Mr8, уральскими Mr22, Mr23 соответственно). Из уральских метапопуляций наибольшее количество различий было получено по Mr23 (с правобережной Mr7 и левобережными Mr17, Mr18, Mr19). При этом в целом только для левобережной метапопуляции Mr16 не было выявлено ни одной достоверно отличающейся метапопуляции по данному морфологическому признаку.

Меньшее число достоверных различий метапопуляций было получено по показателю длины хвоста. Среди правобережных метапопуляций наибольшее число различий было получено для Мр5 и Мр6 (с правобережными Мр6, Мр15, левобережной Мр8, уральскими Мр22, Мр23 и с правобережными Мр1, Мр5, Мр7, левобережными Мр16, Мр18 соответственно). Среди левобережных метапопуляций максимальное число различий было выявлено для Мр16 и Мр18 (с правобережными Мр6, Мр15, левобережными Мр8, Мр17, уральскими Мр22, Мр23 и с правобережной Мр6, левобережной Мр8, уральскими Мр22, Мр23 соответственно). Для обеих уральских метапопуляций (Мр22, Мр23) было получено высокое (6 и 7) число различий (с правобережными Мр1, Мр5, Мр7, левобережными Мр16, Мр18, Мр19 и с правобережными Мр1, Мр5, Мр7, левобережными Мр16, Мр17, Мр18, Мр19 соответственно). При этом в целом только для правобережной метапопуляции Мр13 не было выявлено ни одной достоверно отличающейся метапопуляции по данному морфологическому признаку.

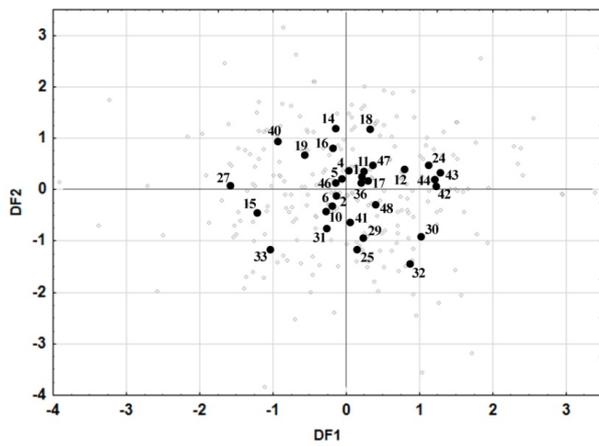
Наименьшее число достоверных различий метапопуляций было получено по показателю длины плюсны. При этом для двух правобережных метапопуляций (Мр13, Мр15) и одной левобережной (Мр19) не было выявлено ни одной достоверно отличающейся метапопуляции по данному морфологическому признаку. Среди правобережных метапопуляций наибольшее число различий было получено для Мр6 и Мр7 (с левобережной Мр8 и уральскими Мр22 и Мр23 для обеих метапопуляций). Среди левобережных метапопуляций максимальное число различий было выявлено для Мр8 (с правобережными Мр1, Мр5, Мр6, Мр7 и левобережными Мр16 и Мр17), а среди уральских для метапопуляции Мр23 (с правобережными Мр1, Мр5, Мр6, Мр7 и левобережными Мр16, Мр17, Мр18).

В целом сравнение средних морфологических показателей по трем группам метапопуляций (левобережным, $n = 34$, $L = 279.00 \pm 3.40$, $P1 = 46.42 \pm 0.44$, $C = 75.50 \pm 1.58$; правобережным, $n = 195$, $L = 270.04 \pm 1.27$, $P1 = 46.43 \pm 0.18$, $C = 71.18 \pm 0.56$ и уральским, $n = 33$, $L = 270.04 \pm 1.27$, $P1 = 46.43 \pm 0.18$, $C = 71.18 \pm 0.56$) выявило в этом ряду уменьшение длины тела и длины хвоста и увеличение длины плюсны. При этом различия достоверны при сравнении трех групп только для показателя длины хвоста, тогда как по длине стопы не различаются

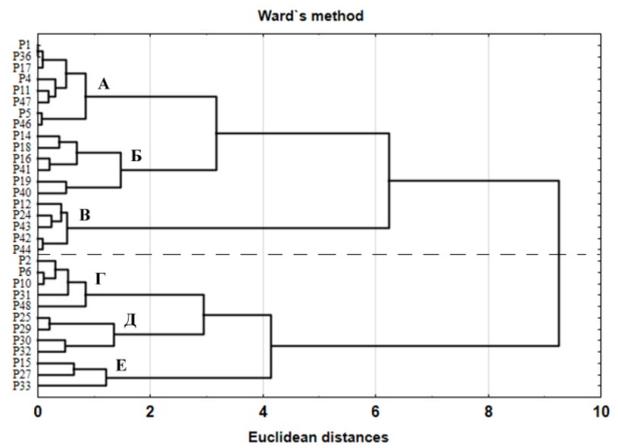
группы право- и левобережных метапопуляций, а по длине тела – группы правобережных и уральских метапопуляций.

Таким образом, проведенный морфологический анализ популяций и метапопуляций большого суслика с помощью методов описательной статистики и дисперсионного анализа не позволяет с высокой степенью уверенности признать существование фрагментированной структуры ареала этого вида в регионе исследований. Поэтому для уточнения этого предположения были использованы методы многомерной статистики – пошаговый дискриминантный и кластерный анализы.

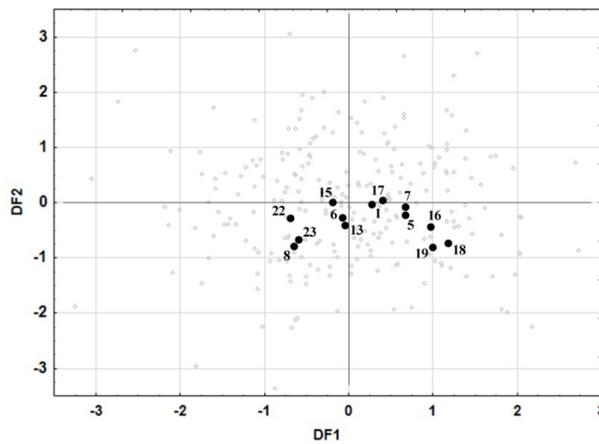
Проведенный пошаговый дискриминантный анализ выборок морфологических показателей, характеризующих популяции больших сусликов в регионе исследований, выявил хорошую их дифференциацию в пространстве дискриминантных функций. По результатам дискриминантного анализа популяционных выборок (рис. 2,а) первая дискриминантная функция (DF1, соб.ч. – 0.435, $\chi^2 = 229.43$, $df = 90$, $p < 0.0000$) описывает 39.2 % общей дисперсии. По оси этой функции максимальная факторная нагрузка выявлена для показателя длины хвоста (0.850), поэтому центры эллипсов рассеивания располагаются в пространстве этой функции по мере увеличения этого морфологического показателя. При этом зоны максимальных и минимальных значений по этой оси занимают уральские популяции, тогда как центральную часть занимают левобережные и правобережные поволжские популяции. Вторая дискриминантная функция (DF2, соб.ч. – 0.397, $\chi^2 = 141.36$, $df = 58$, $p < 0.0004$) описывает 35.7 % общей дисперсии, а по ее оси максимальная факторная нагрузка выявлена для показателя длины плюсны (0.990). Расположение центров эллипсов рассеивания анализируемых популяций по этой оси имеет иной характер. В зоне минимальных значений располагаются центры уральских популяций, тогда как в зоне максимальных значений этого показателя группируются центры правобережных популяций. Проведенный кластерный анализ (метод Варда) средних канонических переменных для центров эллипсов рассеивания, характеризующих популяции, подтвердил выявленные особенности дифференциации (рис. 2,б). На кладограмме выделяются шесть кластеров, три из которых (г, д, е) являются обособленными и сформированы в основном уральскими популяциями большого суслика.



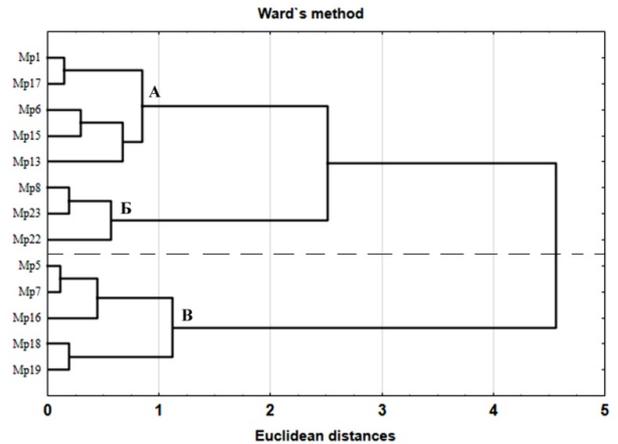
а)



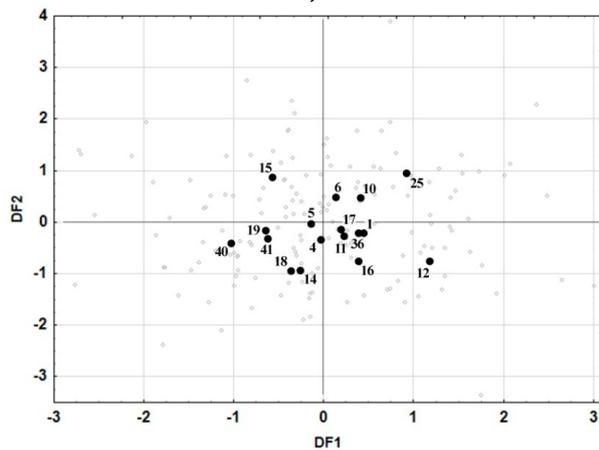
з)



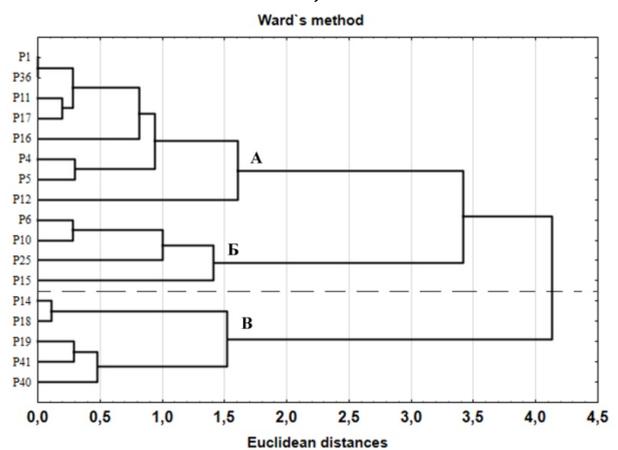
б)



д)



в)



е)

Рис. 2. Результаты пошагового дискриминантного (а, б, в) и кластерного (з, д, е) анализов выборок морфологических показателей (длина тела, плюсны, хвоста), характеризующих популяции, P (а, в, з, е) и метапопуляции, Mp (б, д) больших сусликов из Поволжья и Урала (а, б, з, д) и отдельно из Ульяновской области (в, е). Номера популяций и метапопуляций такие же, как и в табл. 1 и 2

Fig. 2. Results of cycle-by-cycle discriminant (a, б, в) and cluster (з, д, е) analyses of samples of morphological parameters (length of body, tarsus, tail) characterizing populations P (a, в, з, е) and metapopulations Mp (б, д) of russet ground squirrel from the Volga Region and the Urals (a, б, з, д) and separately from the Ulyanovsk Region (в, е). Numbering of the metapopulations is the same as in the tables 1 and 2

Пошаговый дискриминантный анализ выборок морфологических показателей, характеризующих метапопуляции больших сусликов в

регионе исследований, также выявил хорошую их дифференциацию в пространстве дискриминантных функций. По результатам дискрими-

нантного анализа метапопуляционных выборок (рис. 2,б) первая дискриминантная функция (DF1, соб.ч. – 0.182, $\chi^2 = 96.90$, $df = 36$, $p < 0.0000$) описывает 44.5 % общей дисперсии. По оси этой функции максимальная факторная нагрузка так же, как и в первом анализе выявлена для показателя длины хвоста (0.913), поэтому центроиды эллипсов рассеивания располагаются в пространстве этой функции по мере увеличения этого морфологического показателя. При этом зону максимальных значений по этой оси занимают левобережные поволжские метапопуляции, зону минимальных значений – уральские, тогда как центральную часть занимают правобережные поволжские метапопуляции. Вторая дискриминантная функция (DF2, соб.ч. – 0.144, $\chi^2 = 54.39$, $df = 22$, $p < 0.0001$) описывает 35.1 % общей дисперсии, а по ее оси максимальная факторная нагрузка определена для показателя длины плюсны (0.746). Расположение центроидов эллипсов рассеивания анализируемых метапопуляций по этой оси имеет иной характер. В зоне минимальных значений располагаются центроиды уральских и левобережных поволжских метапопуляций, тогда как в зоне максимальных значений этого показателя группируются центроиды правобережных метапопуляций. Проведенный кластерный анализ (метод Варда) средних канонических переменных для центроидов эллипсов рассеивания, характеризующих метапопуляции, подтвердил выявленную группировку метапопуляций (рис. 2,д). На кладограмме выделяются три кластера. При этом кластер *a* формируется правобережными, кластер *b* – уральскими, а кластер *в* – левобережными поволжскими метапопуляциями.

Выявленная выше некоторая обособленность правобережных популяций и метапопуляций большого суслика, располагающихся в основном на территории Ульяновской области, была проверена нами отдельно. Проведенный пошаговый дискриминантный анализ выборок морфологических показателей, характеризующих популяции больших сусликов в Ульяновской области, подтвердил их метапопуляционную группировку в пространстве дискриминантных функций. По результатам дискриминантного анализа популяционных выборок (рис. 2,в) первая дискриминантная функция (DF1, соб.ч. – 0.304, $\chi^2 = 105.07$, $df = 48$, $p < 0.0000$) описывает 43.1 % общей дисперсии. По оси этой функции максимальная факторная нагрузка выявлена для показателя длины хвоста (0.480), поэтому центроиды эллипсов рассеивания располагаются в пространстве этой функции по мере увеличения этого морфологического показателя. При этом зону минимальных и средних значений по этой оси занимают имеющие высокую числен-

ность центральные популяции, формирующие Майнско-Вешкаймскую метапопуляцию (Mrб), а в зоне максимальных значений располагаются периферийные популяции, образующие Новоспасско-Николаевскую, Поволжскую, Ульяновскую и Заволжскую метапопуляции. Вторая дискриминантная функция (DF2, соб.ч. – 0.292, $\chi^2 = 60.44$, $df = 30$, $p < 0.0008$) описывает 41.3 % общей дисперсии, а по ее оси максимальная факторная нагрузка выявлена для показателя длины плюсны (–0.875). Расположение центроидов эллипсов рассеивания анализируемых популяций по этой оси имеет иной характер. В зоне максимальных значений располагается центроид Заволжской, в зоне минимальных – Приволжской, Ульяновской и Новоспасско-Николаевской метапопуляций, тогда как популяции, образующие центральную Майнско-Вешкаймскую метапопуляцию, располагаются по всему пространству дискриминантной функции. Проведенный кластерный анализ (метод Варда) средних канонических переменных для центроидов эллипсов рассеивания, характеризующих популяции, подтвердил полученные при дискриминации результаты (рис. 2,е). На кладограмме выделяются три кластера, в формировании которых участвуют популяции Майнско-Вешкаймской метапопуляции.

Проведенный многофакторный анализ позволяет выяснить некоторые особенности морфологической изменчивости больших сусликов в регионе исследований. Уральские популяции большого суслика вследствие широкого размаха изменчивости по сравнению с поволжскими популяциями занимают крайнее положение в ряду морфологических изменений. При этом правобережные популяции характеризуются более сбалансированным составом и отсутствием резких изменений морфологических показателей.

Таким образом, проведенный статистический анализ выборок морфологических показателей особой большого суслика выявил разнокачественный популяционный полиморфизм, связанный с высокой фрагментацией области обитания, и подтвердил существование метапопуляционной структуры его ареала в Поволжье.

Благодарности

Исследование выполнено при финансовой поддержке РФФИ в рамках проекта № 18-04-00687а и базовой части государственного задания ФГБОУ ВО «Пензенский государственный университет» в сфере научной деятельности на 2017–2019 гг. – проект 6.7197.2017/БЧ (2017 г. исследований).

Библиографический список

1. Effective population size and genetic structure of a Piute ground squirrel (*Spermophilus mollis*) population / M. F. Antolin, B. H. Van Horne, M. D. Berger, A. K. Holloway, J. R. Roach, R. D. Weeks // *Canadian journal of zoology*. – 2001. – Vol. 79, № 1. – P. 26–34.
2. Driscoll, D. A. Genetic structure, metapopulation processes and evolution influence the conservation strategies for two endangered frog species / D. A. Driscoll // *Biological Conservation*. – 1998. – Vol. 83. – P. 43–54.
3. Hulová, Š. Population genetic structure of the European ground squirrel in the Czech Republic / Š. Hulová, F. Sedláček // *Conservation Genetics*. – 2008. – Vol. 9, № 3. – P. 615–625.
4. Vega, R. Unexpected high levels of genetic variability and the population structure of an island endemic rodent (*Oryzomys couesi cozumelae*) / R. Vega, E. Va'zquez-Domínguez, A. Meji'a-Puente, A. D. Cuaro'n // *Biol. Conserv.* – 2007. – Vol. 137, № 2. – P. 210–222.
5. Динамика ареалов и современное состояние поселений наземных беличьих в правобережных районах Поволжья / С. В. Титов, А. А. Кузьмин, Р. В. Наумов, О. А. Ермаков, С. С. Закс, О. В. Чернышова. – Пенза : ПГУ, 2015. – 124 с.
6. Шварц, С. С. Эволюционная экология животных / С. С. Шварц. – Свердловск, 1969. – 200 с.
7. Шварц, С. С. Метод морфофизиологических индикаторов в экологии наземных позвоночных / С. С. Шварц, В. С. Смирнов, Л. Н. Добринский. – Свердловск, 1968. – 387 с. – (Труды Института экологии растений и животных. Вып. 58).
8. Огнев, С. И. Звери СССР и прилежащих стран / С. И. Огнев. – Москва ; Ленинград : АН СССР, 1947. – С. 116–118.
9. Громов, И. М. Млекопитающие фауны России и сопредельных территорий. Зайцеобразные и грызуны / И. М. Громов, М. А. Ембаева. – Санкт-Петербург : ЗИН РАН, 1995. – С. 113–115, 129–131.
10. Попов, В. А. Млекопитающие Волжско-Камского края (насекомоядные, рукокрылые, грызуны) / В. А. Попов. – Казань, 1960. – 468 с.
11. Ермаков, О. А. Динамика границы ареала большого суслика *Spermophilus major* (Rodentia, Sciuridea) в Поволжье / О. А. Ермаков, С. В. Титов // *Зоологический журнал*. – 2000. – Т. 79, № 4. – С. 503–509.
12. Титов, С. В. Популяционные и генетические механизмы межвидовой гибридизации млекопитающих (на примере рода *Spermophilus*) : автореф. дис. ... докт. биол. наук / Титов С. В. – Москва, 2009. – 48 с.
13. Кузьмин, Ал. А. Большой суслик (*Spermophilus major*, Pall) на Правобережье Волги: современное состояние и распространение / Ал. А. Кузьмин, А. А. Шмыров, С. В. Титов // *Известия ПГПУ. Естественные науки*. – 2011. – № 25. – С. 210–215.
14. Titov, S. V. Features of Russet Squirrel's population in Penza region: genetic structure, colonization history and results of introduction / S. V. Titov, O. V. Chernyshova, A. A. Kuzmin // *Invasion of alien species in Holarctic (Borok-5) : Book of Abstracts of the V International Symposium (September 25–30, 2017)*. – 2017. – P. 129.

References

1. Antolin M. F., Van Horne B. H., Berger M. D., Holloway A. K., Roach J. R., Weeks R. D. *Canadian journal of zoology*. 2001, vol. 79, no. 1, pp. 26–34.
2. Driscoll D. A. *Biological Conservation*. 1998, vol. 83, pp. 43–54.
3. Hulová Š., Sedláček F. *Conservation Genetics*. 2008, vol. 9, no. 3, pp. 615–625.
4. Vega R., Va'zquez-Domínguez E., Meji'a-Puente A., Cuaro'n A. D. *Biol. Conserv.* 2007, vol. 137, no. 2, pp. 210–222.
5. Titov S. V., Kuz'min A. A., Naumov R. V., Ermakov O. A., Zaks S. S., Chernyshova O. V. *Dinamika arealov i sovremennoe sostoyanie poselenij nazemnyh belich'ih v pravoberezhnyh rajonah Povolzh'ya* [Dynamics of ranges and current state of squirrel ground settlements in the right-bank areas of the Volga Region]. Penza: PGU, 2015, 124 p.
6. Shvarc S. S. *Evolucionnaya ekologiya zhivotnyh* [Evolutionary ecology of animals]. Sverdlovsk, 1969, 200 p.
7. Shvarc S. S., Smirnov V. S., Dobrinskij L. N. *Metod morfofiziologicheskikh indikatorov v ekologii nazemnyh pozvonochnyh* [Method of morphological and physiological indicators in ecology of terrestrial vertebrates]. Sverdlovsk, 1968, 387 p. (Proceedings of the Institute of Plant and Animal Ecology. Issue 58).
8. Ognev S. I. *Zveri SSSR i prilizhashchih stran* [Animals of the USSR and adjacent countries]. Moscow; Leningrad: AN SSSR, 1947, pp. 116–118.
9. Gromov I. M., Erbaeva M. A. *Mlekovitayushchie fauny Rossii i sopredel'nyh territorij. Zajceobraznye i gryzuny* [Mammals of fauna in Russia and adjacent territories. Lagomorphs and rodents]. Saint-Petersburg: ZIN RAN, 1995, pp. 113–115, 129–131.
10. Popov V. A. *Mlekovitayushchie Volzhsko-Kamskogo kraja (nasekomoyadnye, rukokrylye, gryzuny)* [Mammals of the Volga-Kama Territory (insectivores, chiropterans, rodents)]. Kazan, 1960, 468 p.
11. Ermakov O. A., Titov S. V. *Zoologicheskij zhurnal* [Zoological journal]. 2000, vol. 79, no. 4, pp. 503–509.
12. Titov S. V. *Populyacionnye i geneticheskie mekhanizmy mezhvidovoj gibridizacii mlekovitayushchih (na primere roda Spermophilus): avtoref. dis. dokt. biol. nauk* [Population and genetic mechanisms of interspecific hybridiza-

tion of mammals (case study of *Spermophilus* genus): abstract of thesis of the Doctor of Biological Sciences]. Moscow, 2009, 48 p.

13. Kuz'min A. A., Shmyrov A. A., Titov S. V. *Izvestiya PGPU. Estestvennye nauki* [Natural sciences]. 2011, no. 25, pp. 210–215.
14. Titov S. V., Chernyshova O. V., Kuzmin A. A. *Invasion of alien species in Holarctic (Borok-5): Book of Abstracts of the V International Symposium (September 25–30, 2017)*. 2017, p. 129.

Чернышова, О. В.

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