БИОАКУСТИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ПОПУЛЯЦИЙ БОЛЬШОГО СУСЛИКА (*SPERMOPHILUS MAJOR*) В ПОВОЛЖЬЕ И НА СОПРЕДЕЛЬНЫХ ТЕРРИТОРИЯХ

О. В. Чернышова

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

А. А. Кузьмин

Пензенский государственный технологический университет, Россия, 440039, Пенза, проезд Байдукова/ул. Гагарина, 1а/11
E-mail: kuzmin-puh@yandex.com

М. Д. Симаков

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

Н. А. Картавов

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

BIOACOUSTIC CHARACTERISTICS OF THE POPULATIONS OF RUSSET GROUND SQUIRRELS (*SPERMOPHILUS MAJOR*) IN THE VOLGA REGION AND ANY BORDERING TERRITORIES

O. V. Chernyshova

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

A. A. Kuzmin

Penza State Technological University, 1a / 11 pr. Baidukova / ul. Gagarina, Penza, 440039, Russia
E-mail: kuzmin-puh@yandex.com

M. D. Simakov

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

N. A. Kartavov

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. Существование популяции немислимо в отсутствие информационных связей между особями. Для наземных беличьих, поселения которых приурочены к открытым ландшафтам, звуковая сигнализация выполняет две важные популяционные функции: издаваемый особью крик выполняет функцию опознавательного знака ее пространственного присутствия и предупреждает популяционный социум о надвигающейся опасности. Исследования внутривидовой изменчивости этого важного популяционного признака на уровне структурированности области обитания позволяет по-новому посмотреть на механизмы приспособления вида к быстро меняющимся современным условиям обитания. Начиная с 50-х годов прошлого века большой суслик, считавшимся до этого времени викариатом крапчатого суслика по руслу р. Волга, устойчиво обитает на правом берегу Волги, продолжая свое расселение на запад. В результате этой экспансии новых местообитаний сформировалась обширная зона симпатрии большого

суслика с аборигенным крапчатым сусликом, где были выявлены как их контактные поселения, так и случаи межвидовой гибридизации. Целью исследования было изучение индивидуальной и популяционной изменчивости звуковых сигналов больших сусликов в правобережных районах Поволжье и сопредельных территориях с учетом фрагментированности его ареала и характера межвидовых отношений с симпатрическим крапчатым сусликом. **Материалы и методы.** Проанализировано 1230 предупреждающих об опасности сигналов больших сусликов ($n = 269$) из 46 популяций, которые образуют 14 географические группировки (метапопуляции), записанных с использованием магнитофона «Marantz PMD 670» и микрофона «SONY ECM737» непосредственно из живоловок. Частотные (начальная – $F_{нач}$, максимальная – $F_{макс}$, минимальная (конечная) частота – $F_{мин}$, глубина модуляции – $H_{мод}$, кГц) и временные (длительность D_1 , D_2 , D_3 , $D_{общ}$, мс) характеристики сигналов получены при помощи программ Avisoft-Sonograph и Adobe® Audition ver. 1.0. Статистическая обработка данных проведена в пакетах Microsoft Office Excel 2010 и STATISTICA 10.0. **Результаты.** Анализ показателей звукового сигнала большого суслика с помощью стандартных процедур множественного сравнения выявил довольно разнонаправленную их изменчивость и популяционную специфичность. Проведенный многофакторный анализ позволяет выявить некоторые особенности популяционной и экологической изменчивости биоакустических показателей больших сусликов в районе исследований. Для больших сусликов, обитающих в южных или остепненных районах (Урал, заволжские районы), характерны более низкие и длинные звуковые сигналы. У сусликов, обитающих в правобережных районах Ульяновской области, отмечаются более высокие и короткие звуковые сигналы. Достаточно неоднозначное положение центроидов эллипсов рассеивания пензенской, чувашской и самаролукской популяций, по всей видимости, связано с интродукционной или миграционной историей их формирования. **Выводы.** Проведенный статистический анализ выборок биоакустических показателей особей большого суслика выявил разнокачественный популяционный полиморфизм этого признака, связанный с высокой фрагментацией области обитания, и подтверждает существование подразделенной (метапопуляционной) структуры его ареала в Среднем Поволжье и сопредельных территориях.

Ключевые слова: большой суслик, биоакустическая характеристика, изменчивость, популяции, правобережное Поволжье.

Для цитирования: Чернышова, О. В. Биоакустическая характеристика популяций большого суслика (SPERMOPHILUS MAJOR) в Поволжье и на сопредельных территориях / О. В. Чернышова, А. А. Кузьмин, М. Д. Симаков, Н. А. Картавов, С. В. Титов // Russian Journal of Ecosystem Ecology. – 2019. – Vol. 4 (3). – <https://doi.org/10.21685/2500-0578-2019-3-3>

Abstract. Relevance and goals. The existence of a population is unthinkable if there is absence of informational links between individuals. For ground squirrels whose settlements are confined to open landscapes, sound signaling performs two important population functions: the scream by an individual is an identification mark of its spatial presence and it warns the population of the imminent danger. Studies of the intraspecies variability of this important population feature at the level of the structured habitat area allows us to take a fresh look at the mechanisms of adaptation of the species to rapidly changing modern living conditions. Since the 50s of the last century, the russet ground squirrel, which until then was considered the vicariate of the speckled ground squirrel (*Citellus suslicus*) along the Volga river bed, has been stably living on the right bank of the Volga, continuing its re-settlement to the west. As a result of this expansion of new habitats, an extensive sympatry zone of the russet ground squirrel with the indigenous speckled ground squirrel was formed, where both their contact settlements and cases of interspecies hybridization were revealed. The aim of the study was to study the individual and population variability of sound signals of russet ground squirrels in the Volga right-bank regions and adjacent territories, taking into account the fragmentation of its range and the nature of intraspecies relations with speckled ground squirrels. **Materials and methods.** We analyzed 1230 signals warning of danger and made by russet ground squirrels ($n = 269$) from 46 populations, which form 14 geographical groups (metapopulations). The signals were recorded using a Marantz PMD 670 tape recorder and a SONY ECM737 microphone directly from live traps. Frequency (initial - F_{start} , maximum - F_{max} , minimum (final) frequency - F_{min} , modulation depth - H_{mod} , kHz) and time (duration D_1 , D_2 , D_3 , D_{total} , ms) signal characteristics were obtained using programs Avisoft-Sonograph and Adobe® Audition ver. 1.0. Statistical data processing was made with the help of Microsoft Office Excel 2010 and STATISTICA 10.0. packages. **Results.** Analysis of the sound signal indicators made by russet ground squirrels with the help of standard procedures of multiple comparison revealed their rather varied directions of variability and population specifics. The performed multivariate analysis allows us to identify some features of the population and environmental variability of bioacoustic indicators of russet ground squirrels in the study area. Russet ground squirrels that live in southern or steppe areas (Urals, left-bank Volga regions) are characterized by lower and longer sound signals. Ground squirrels living in the right-bank areas of the Ulyanovsk region have higher and shorter sound signals. A rather ambiguous position of the centroids of the distribution ellipses of the Penza, Chuvash and Samara Bend populations is most likely related to the introduction or migration history of their formation. **Conclusions.** A statistical analysis of bioacoustic indicators samples of russet ground squirrel individuals revealed a diverse population polymorphism of this feature, associated with high fragmentation of the habitat, and confirms the existence of a subdivided (metapopulation) structure of its range in the Middle Volga and adjacent territories.

Key words: russet ground squirrel, bioacoustic characteristic, variability, population, right-bank Volga region

For citation: Chernyshova O.V., Kuzmin A.A., Simakov M.D., Kartavov N.A., Titov S.V. Bioacoustic characteristics of the populations of russet ground squirrels (*SPERMOPHILUS MAJOR*) in THE Volga region and any bordering territories. Russian Journal of Ecosystem Ecology. 2019;4(3). (In Russ.). Available from: <https://doi.org/10.21685/2500-0578-2019-3-3>

Существование популяции немислимо в отсутствие информационных связей между особями [1–3]. Для наземных белчих, поселения которых приурочены к открытым ландшафтам, звуковая сигнализация выполняет две важные популяционные функции. Во-первых, издаваемый особью крик является опознавательным знаком ее пространственного присутствия, а, во-вторых, крик предупреждает популяционный социум о надвигающейся опасности [4, 5]. В этой связи исследование внутривидовой изменчивости этого важного популяционного признака на уровне структурированности области обитания позволяет по-новому посмотреть на механизмы приспособления вида к быстро меняющимся современным условиям обитания [6].

Кроме этого экологического значения предупреждающий об опасности звуковой сигнал сусликов имеет ряд специфических особенностей, которые делают его надежным диагностическим признаком при определении видовой принадлежности [7, 8]. В смешанных поселениях, в зонах симпатрии и гибридизации звуковые сигналы зверьков родительских видов и особей гибридного происхождения хорошо различимы, и они являются надежными маркерами для диагностики видовой принадлежности особи [9, 10]. При этом гибридные особи в общем характеризуются промежуточным типом наследования этого признака. Однако не редки случаи, когда тревожные крики по своим показателям оказываются ближе к одному из родительских типов или являются результатом формирования нового типа сигнала, несвойственного родительским видам [11]. Возможным объяснением этого явления может служить возрастная и широкая ситуативная изменчивость сигнала, отмеченная для сусликов [12, 13], которая, вероятно, наследуется и гибридами. Кроме этого, описаны случаи изменения типа звуковой активности гибридов в процессе онтогенеза [14]: до определенного возраста они издают звуки, более свойственные одному из родительских видов, а становясь старше – другому. Наконец, мы не можем исключать возможного влияния имитации или звукоподражания. По мнению Никольского [11], среди млекопитающих это явление может быть распространено шире, чем об этом известно в настоящее время. В этой связи чрезвычайно интересен вопрос об акустической активности симпатрических видов в условиях совместного обитания. Изменяются ли эволюционно сложившиеся биоакустические системы видов,

происходит ли между ними интеграция или полное разобщение?

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 и способен к быстрому и активному расселению и к обитанию в различных по качеству биотопах [15, 16]. Начиная с 50-х годов прошлого века, большой суслик, считавшийся до этого времени викариатом крапчатого суслика по руслу р. Волга, устойчиво обитает на правом берегу Волги, продолжая свое расселение на запад. В результате этой экспансии новых местообитаний сформировалась обширная зона симпатрии большого суслика с аборигенным крапчатым сусликом. Несмотря на то, что возникшая зона симпатрии характеризуется выраженной мозаичностью распространения этих двух видов сусликов, в ходе исследований были выявлены как их контактные поселения, так и случаи межвидовой гибридизации [17, 18].

Целью исследования было изучение индивидуальной и популяционной изменчивости звуковых сигналов больших сусликов в правобережных районах Поволжья и на сопредельных территориях с учетом фрагментированности его ареала и характера межвидовых отношений с симпатрическим крапчатым сусликом.

Материал и методы

В биоакустическом анализе использовали записи предупреждающих об опасности сигналов сусликов, полученные в ходе исследований (2011–2018) области обитания большого суслика в Поволжье и на сопредельных территориях с использованием портативного цифрового стереомагнитофона «Marantz PMD 670» и микрофона «SONY ECM737» непосредственно из живоловок после отлова зверьков. Частотные (начальная – $F_{нач}$, максимальная – $F_{макс}$, минимальная (конечная) частота – $F_{мин}$, глубина модуляции – $H_{мод}$, кГц) и интервальные (длительность D_1 , D_2 , D_3 , $D_{общ}$, мс) характеристики сигналов получены при помощи программ *Avi-soft-Sonograph* и *Adobe® Audition* ver. 1.0 (рис. 1).

Всего проанализировано 1230 предупреждающих об опасности сигналов взрослых больших сусликов обоих полов ($n = 269$) из 46 популяций (изолированных поселений), которые образуют 14 географических группировок (метапопуляций) (рис. 2, табл. 1).

Рис. 1. Сонограмма предупреждающего об опасности сигнала большого суслика и частотные (начальная – $F_{нач}$, максимальная – $F_{макс}$, минимальная (конечная) частота – $F_{мин}$, глубина модуляции – $H_{мод}$, кГц) и интервальные (длительность D_1 , D_2 , D_3 , $D_{общ}$, мс) его характеристики.

Fig. 1. Sonogram of a signal by a russet ground squirrel warning of danger and its frequency (initial – $F_{нач}$, maximum – $F_{макс}$, minimal (final) – $F_{мин}$, modulation depth – $H_{мод}$, kHz) and interval (duration D_1 , D_2 , D_3 , $D_{общ}$, ms) characteristics

Рис. 2. Изученные популяции (пунксы) и группировки популяций (метапопуляции, эллипсы) большого суслика в правобережном Поволжье и на сопредельных территориях. Черными точками обозначены популяции, для которых были сформированы выборки; нумерация группировок популяций (метапопуляций) такая же, как и в табл. 1

Fig.2. Studied populations (markers) and population groups (metapopulations, ellipses) of russet ground squirrels in the right-bank Volga region and adjacent territories. Black points indicate the populations for which samples were formed; numbers of population groups (metapopulations) are the same as in Table 1

Для статистической обработки результатов, имеющих нормальное распределение, 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 множественном сравнении выборок – методы факторного анализа. 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 сформированной выборки предупреждающих об опасности сигналов большого суслика ($n = 1230$) показал, что по всем используемым в исследовании биоакустическим параметрам ($F_{нач}$, $F_{макс}$, $F_{мин}$, $H_{мод}$, D_1 , D_2 , D_3 , $D_{общ}$) распределение значений имеет нормальный характер (K-S $d = 0.05250 - 0.11059$, $p < 0.01$; Lilliefors $p < 0.01$; Shapiro-Wilk $W = 0.86031 - 0.98661$, $p = 0.00000$).

Таблица 1

Биакустические показатели популяций больших сусликов в правобережном Поволжье и на сопредельных территориях*

Рор	Мрор	Регион	Адрес	Координаты		N, ос.	N, зв.	Частотные характеристики, кГц								Интервальные характеристики, мс							
				Широта	Долгота			Fнач		Fмакс		Fмин		Hмод		D1		D2		D3		Dобщ	
								M	SD	M	SD	M	SD	M	SD	M	SD	M	SD	M	SD	M	SD
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24
1	1	УО	пос. Клин	53.1167	47.4833	9	12	4.14	0.48	6.44	0.44	3.87	0.36	2.57	0.49	65.9	16.4	88.0	15.4	197.5	140.7	315.4	147.9
2	1	УО	пос. Журавлиха	53.0016	48.1687	2	10	3.98	0.66	5.95	0.18	3.27	0.39	2.68	0.21	68.8	8.1	98.1	17.1	95.7	26.6	262.6	36.2
3	2	СМ	пос. Ивашевка	53.2667	48.6000	6	28	4.16	0.14	6.59	0.29	3.91	0.21	6.38	0.08	58.1	10.9	98.7	7.2	116.7	68.9	265.0	70.9
4	3	УО	с. Левашовка	53.4500	48.9116	3	15	4.61	0.41	6.15	0.28	4.13	0.69	2.25	0.52	53.2	4.9	72.8	24.3	127.4	45.3	199.4	121.7
5	3	СМ	р. Тишере	53.2734	48.6206	2	10	4.16	0.15	6.26	0.16	3.95	0.38	2.31	0.42	77.9	17.6	71.9	42.8	395.2	118.6	575.2	135.5
6	4	УО	с. Кротково	53.7897	48.5385	8	40	4.24	0.44	6.44	0.42	3.92	0.38	2.52	0.04	66.8	8.8	87.1	23.5	123.8	49.3	275.1	61.3
7	4	СМ	с. Большая Борла	53.5306	48.0645	1	5	4.64	0.09	7.18	0.11	3.70	0.24	3.48	0.13	52.0	3.1	114.4	7.9	185.2	21.2	351.6	26.2
8	4	УО	р. Кривой Ключ	53.9525	48.1870	2	10	4.60	0.31	6.38	0.16	4.32	0.17	2.06	0.01	90.9	13.1	83.3	7.1	134.6	36.2	306.1	40.6
9	5	УО	пос. Криуши	54.1000	48.5000	5	23	3.53	0.35	5.71	0.33	3.03	0.26	2.68	0.07	55.7	9.3	76.9	8.9	103.5	43.4	236.1	45.2
10	5	УО	с. Русская Бектышка	54.7667	48.8167	7	35	4.59	0.39	7.13	0.35	4.14	0.48	2.99	0.13	64.1	13.7	94.0	10.0	86.8	42.5	246.2	35.1
11	5	СМ	с. Подвалье	53.6934	48.8251	6	30	4.28	0.30	6.41	0.55	3.91	0.47	2.50	0.08	44.7	8.1	71.9	9.8	154.4	51.9	272.1	49.5
12	5	УО	с. Шиловка	54.0432	48.6320	1	5	4.72	0.11	6.56	0.42	4.56	0.05	2.00	0.37	46.0	17.9	87.8	5.9	72.0	20.3	205.8	25.3
13	6	УО	с. Бестужевка	53.7167	47.7500	14	70	4.50	0.36	6.85	0.46	4.33	0.33	2.52	0.13	73.7	14.9	96.1	14.7	165.3	60.3	332.6	68.2
14	6	УО	с. Загоскино	53.8500	47.6000	3	15	4.55	0.18	6.53	0.21	4.39	0.14	2.14	0.07	63.8	9.2	77.7	5.9	138.3	52.4	285.1	48.8
15	6	УО	с. Каргино	53.9000	47.1333	9	45	4.22	0.43	6.72	0.73	3.85	0.53	2.87	0.20	87.0	10.7	96.8	17.4	81.2	38.5	264.9	49.2
16	6	УО	с. Карлинское	54.0053	47.7577	19	84	4.30	0.49	6.25	0.56	3.96	0.56	2.29	0.51	74.6	13.9	78.3	12.3	122.7	62.6	275.7	72.8
17	6	УО	с. Полбино	54.1484	47.8804	7	32	4.12	0.40	6.58	0.43	3.78	0.33	2.80	0.10	83.3	15.9	104.0	15.3	131.2	74.1	318.4	77.6
18	6	УО	с. Поречное	53.8167	47.9000	3	15	4.63	0.38	7.00	0.72	3.93	0.56	3.07	0.16	67.3	18.5	102.3	15.6	103.8	33.3	273.3	41.1
19	6	УО	с. Смышляевка	53.7667	47.7500	21	105	4.40	0.48	6.66	0.52	4.05	0.55	2.61	0.03	70.1	14.1	91.7	22.0	144.6	66.3	307.5	74.4
20	6	УО	с. Стоговка	53.9500	48.0000	2	10	4.92	0.50	6.90	0.44	3.97	0.78	2.93	0.34	63.8	7.1	87.7	6.4	165.4	75.1	316.9	71.5
21	6	УО	с. Сухаревка	53.9695	47.7754	6	28	4.03	0.39	5.91	0.60	3.73	0.41	2.18	0.19	56.2	9.6	85.2	18.6	147.0	77.7	288.9	72.4
22	6	УО	с. Заречное	53.7310	47.6277	6	30	4.46	0.67	6.84	0.54	3.90	0.79	2.94	0.25	70.5	12.0	103.6	22.5	79.7	40.2	253.8	42.5
23	6	УО	с. Анненково-Лесное	54.1081	47.4242	8	39	4.06	0.51	6.31	0.47	3.65	0.53	2.66	0.06	62.9	11.6	89.2	14.6	109.1	41.1	261.3	40.2
24	7	УО	с. Солдатская Ташла	54.1667	48.2000	3	15	5.16	0.28	7.39	0.34	4.95	0.16	2.44	0.18	73.6	12.2	93.4	20.8	128.4	52.0	282.6	103.5
25	7	УО	с. Большие Ключищи	53.7167	47.6167	9	36	4.61	0.26	6.83	0.25	4.43	0.22	2.40	0.03	53.4	16.7	108.7	14.1	180.5	67.1	342.6	66.3
26	7	УО	г. Ульяновск (аэропорт)	54.2920	48.2458	1	5	4.22	0.18	6.26	0.09	4.02	0.11	2.24	0.02	79.6	10.5	89.8	10.6	194.8	59.3	364.2	59.6
27	7	УО	с. Тетюшское	54.3008	47.9770	3	15	4.17	0.28	6.55	0.55	3.75	0.29	2.8	0.26	63.3	8.0	88.7	13.0	68.8	25.1	220.8	34.4
28	8	УО	с. Красная Река	54.6044	49.1304	6	24	4.13	0.38	6.14	0.38	3.68	0.41	2.46	0.03	83.9	14.8	78.3	16.5	84.5	45.8	249.3	57.7
29	8	УО	г. Ульяновск (нов. гор.)	54.3833	48.5000	4	16	4.41	0.19	6.59	0.60	3.84	0.26	2.75	0.34	83.6	15.0	94.6	23.6	131.6	32.5	309.8	38.2
30	8	УО	с. Кременки	54.4833	48.8333	11	39	4.10	0.30	6.09	0.68	3.56	0.39	2.53	0.29	50.0	9.9	81.0	14.0	155.7	84.1	276.8	92.9
31	8	УО	пос. Ерыклинск	54.1336	49.3034	3	15	3.99	0.38	6.22	0.25	3.37	0.41	2.85	0.16	84.5	7.2	125.7	26.0	245.5	99.1	455.7	119.8

Окончание табл. 1

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24
32	8	УО	с. Уразильдино	54.1458	48.8655	2	10	3.84	0.30	5.66	0.16	3.27	0.36	2.39	0.20	58.9	18.6	86.7	17.0	123.8	34.6	269.4	26.9
33	10	СМ	с. Мордово	53.1500	49.4667	3	15	4.15	0.17	6.43	0.49	3.68	0.30	2.75	0.19	81.3	12.5	110.7	20.4	133.5	80.7	325.8	82.7
34	13	ЧР	г. Цивильск	55.8470	47.4032	17	60	4.06	0.43	6.46	0.41	3.59	0.60	2.87	0.19	54.1	11.8	102.6	22.7	104.3	30.9	260.9	41.6
35	14	ПО	с. Хоненево	53.5120	44.8366	6	30	4.28	0.54	6.53	0.53	3.79	0.57	2.74	0.04	58.9	8.4	65.8	9.6	140.3	51.1	265.0	46.0
36	14	ПО	с. Мокшан	53.4441	44.6337	4	20	4.13	0.22	6.71	0.40	3.69	0.24	3.02	0.16	46.1	5.9	88.2	19.3	153.7	64.5	287.9	69.2
37	16	СО	с. Маянга	51.8820	47.6292	7	35	3.75	0.32	6.27	0.53	3.32	0.34	2.95	0.19	61.1	16.0	86.7	20.3	192.0	188.5	337.4	191.3
38	21	РБ	с. Арметрахимово	53.6357	56.4423	3	15	3.45	0.30	5.71	0.15	3.28	0.19	2.43	0.04	79.7	6.3	117.1	9.1	253.1	80.5	449.9	83.1
39	21	РБ	с. Салихово	54.6918	55.5648	6	30	4.00	0.39	6.49	0.44	3.56	0.54	2.93	0.10	68.7	14.9	109.1	21.4	168.0	89.9	345.8	90.3
40	21	РБ	с. Кугарчи (Мраково)	52.4469	56.5439	1	5	3.82	0.30	6.50	0.20	2.96	0.15	3.54	0.05	63.6	3.3	91.0	8.5	136.8	21.8	291.4	24.1
41	22	РБ	с. Идельбаково	51.7582	57.1242	2	10	4.09	0.31	5.87	0.15	3.88	0.16	1.99	0.01	71.3	6.6	76.8	10.4	217.6	83.3	365.7	71.2
42	22	РБ	с. Каралыган	52.1939	56.7096	6	30	3.71	0.51	5.59	0.48	3.49	0.42	2.1	0.06	85.1	11.3	73.1	20.8	118.5	54.4	276.7	58.0
43	22	РБ	с. Кугарчи	52.4301	56.5574	10	50	4.13	0.34	6.01	0.41	3.69	0.34	2.32	0.07	73.6	10.3	85.7	9.9	103.1	49.0	262.4	48.5
44	22	РБ	с. Новохвалынский	52.4301	56.5574	5	25	4.44	0.50	6.56	0.71	3.96	0.45	2.60	0.26	79.6	26.6	91.5	14.2	138.0	99.3	309.1	97.8
45	22	РБ	с. Трушино	52.2366	56.7397	3	15	3.88	0.51	5.84	0.21	3.49	0.45	2.35	0.24	80.5	10.3	105.7	20.7	208.9	124.1	395.1	130.0
46	22	РБ	с. Худабандино	52.1598	56.9568	3	15	3.75	0.29	5.69	0.25	3.42	0.16	2.27	0.09	69.3	8.9	90.8	10.4	66.7	21.9	226.8	26.3

* Группировки популяций (метапопуляции): 1 – новостасско-николаевская; 2 – сызранская; 3 – шигонская; 4 – кузоватово-терентульская; 5 – поволжская; 6 – майнско-вешаймская; 7 – ульяновская; 8 – заводская; 9 – самаролукская; 10 – самаролукская; 13 – чувашская; 14 – пензенская (интродукция); 16 – балаковская; 21 – западноуральская; 22 – южноуральская. 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. Биологические показатели – частотные: начальная – Гнач, максимальная – Гмакс, минимальная (конечная) частота – Гмин, глубина модуляции – Нмод (кГц) и интервалы: длительность D₁, D₂, D₃, D_{общ} (мс).

Сравнение (Levene test HV) выборок, характеризующих популяции больших сусликов по биоакустическим показателям, выявило отсутствие гомогенности их дисперсий (выборки не принадлежат к одной генеральной совокупности) по каждому из них. Как по частотным, так и по временным параметрам звукового сигнала показатели значений F-критерия ($F_{\text{нач}} - 4.46$, $F_{\text{макс}} - 5.85$, $F_{\text{мин}} - 5.01$, $H_{\text{мод}} - 4.60$; $D_1 - 4.39$, $D_2 - 5.57$, $D_3 - 7.81$, $D_{\text{общ}} - 7.52$) оказались достоверными ($p < 0.0000$).

Проведенный дисперсионный анализ (Analysis of Variance) не выявил принадлежности выборок к одной генеральной совокупности и подтвердил правомерность их выделения ($p < 0.0000$) по всем 8 биоакустическим показателям ($F_{\text{нач}} - 13.66$, $F_{\text{макс}} - 16.86$, $F_{\text{мин}} - 14.58$, $H_{\text{мод}} - 8.37$; $D_1 - 20.57$, $D_2 - 11.95$, $D_3 - 10.96$, $D_{\text{общ}} - 12.35$, $p = 0.0000$). Этот же вывод подтвердил и многомерный критерий значимости для планируемых сравнений (критерий Уилкоксона: 0.0065 , $F = 22509.94$, $df = 8$, $p < 0.0000$).

Проведенный тест Бонферрони (Bonferroni test) при парных сравнениях выборок (популяций) биоакустических показателей больших сусликов выявил довольно разнонаправленную их изменчивость в изученных популяциях. Эта особенность хорошо заметна при анализе полученных результатов 45 парных сравнений для каждой из исследуемых популяций.

Наибольшее число достоверно отличающихся пар сравнения популяций было получено по частотным показателям. По показателю начальной частоты ($F_{\text{нач}}$) звукового сигнала максимальное число различий, более 65 % достоверных парных сравнений, было выявлено для поволжской популяции P9 (35 из 45 – при $p = 0.0340 \div 0.0000$) и ульяновской популяции P24 (31 из 45 – при $p = 0.0340 \div 0.0000$). Минимальное число различий, менее 5 % достоверных парных сравнений, было получено для уральских популяций P40 (2 из 45 – при сравнении с майнско-вешкаймской популяцией P20, $p = 0.0011$, и с ульяновской популяцией P24, $p = 0.0090$) и P41 (2 из 45 – при сравнении с этими же популяциями, $p = 0.0066$ и $p = 0.0090$), а также для ульяновской популяции P26 (1 из 45 – при сравнении с ульяновской популяцией P24, $p = 0.0090$).

По показателю максимальной частоты ($F_{\text{макс}}$) звукового сигнала максимальное число различий было выявлено для ульяновской популяции P24 (36 из 45 – при $p = 0.0363 \div 0.0000$), южноуральской популяции P42 (33 из 45 – при $p = 0.0302 \div 0.0000$) и поволжской популяции P10 (30 из 45 – при $p = 0.0202 \div 0.0000$). Минимальное число различий было получено для шигонской популяции P5 (2 из 45 – при сравнении с поволжской популяцией P10,

$p = 0.0004$, и с ульяновской популяцией P24, $p < 0.0000$), поволжской популяции P12 (1 из 45 – при сравнении с южноуральской популяцией P42, $p = 0.0303$) и ульяновской популяции P26 (1 из 45 – при сравнении с ульяновской популяцией P24, $p = 0.0055$). Для западноуральской популяции P40 достоверных различий с другими популяциями по этому частотному показателю выявлено не было.

По показателю минимальной частоты ($F_{\text{мин}}$) звукового сигнала минимальное число различий было выявлено для ульяновских популяций P24 (40 из 45 – при $p = 0.0017 \div 0.0000$) и P25 (30 из 45 – при $p = 0.0337 \div 0.0000$), а также для поволжской популяции P9 (35 из 45 – при $p = 0.0263 \div 0.0000$). Минимальное число различий было получено для майнско-вешкаймской популяции P20 (2 из 45 – при сравнении с поволжской популяцией P9, $p = 0.0001$, и с ульяновской популяцией P24, $p = 0.0002$), южноуральской популяции P41 (2 из 45 – при сравнении с поволжской популяцией P9, $p = 0.0008$, и с ульяновской популяцией P24, $p < 0.0000$) и ульяновской популяции P26 (1 из 45 – при сравнении с поволжской популяцией P9, $p = 0.0098$).

По показателю глубины модуляции ($H_{\text{мод}}$) звукового сигнала максимальное число различий в той степени, которая была принята в нашем описании (более 65 % достоверных парных сравнений), не было выявлено ни для одной из анализируемых популяций. Наибольшее число различий было установлено для западноуральской популяции P40 (23 из 45 – при $p = 0.0430 \div 0.0000$). Минимальное число различий было получено для широкого числа анализируемых популяций. Достоверные различия в двух парах сравнения из 45 были получены для шигонской популяции P5 (при сравнении с западноуральской популяцией P40, $p = 0.0061$, и с кузоватово-теренгульской популяцией P7, $p = 0.0169$), ульяновской популяции P24, заволжской популяции P28 и западноуральской популяции P38 (при сравнении с теми же популяциями – $p = 0.0179$ и $p = 0.0497$, $p = 0.0094$ и $p = 0.0284$, $p = 0.0159$ и $p = 0.0497$ соответственно). Достоверные различия только в одной паре сравнения из 45 возможных были выявлены для ульяновской P26 и двух заволжских (P30, P32) популяций при сравнении их с западноуральской P40 ($p = 0.0347$, $p = 0.0217$, $p = 0.0235$ соответственно), а также для сызранской P3, поволжской P9, майнско-теренгульской P23, ульяновской P27, заволжской P29 и самаролукской P33 при сравнении их с южноуральской популяцией P42 ($p = 0.0082$, $p = 0.0230$, $p = 0.0044$, $p = 0.0100$, $p = 0.0235$, $p = 0.0380$ соответственно). Наконец, для двух новоспаско-николаевских P1 и P2 и южноуральской P44 популяций достоверных различий с другими популяциями по этому частотному показателю выявлено не было.

Интервальные показатели звукового сигнала оказались более однородными, и количество выявленных достоверно отличающихся пар популяций в той степени, которая была принята в нашем описании (более 65 % достоверных парных сравнений), оказалось значительно меньшим по сравнению с частотными показателями. По показателю длительности D_1 звукового сигнала максимальное число различий было выявлено только для поволжской популяции P11 (32 из 45 – при $p = 0.0426 \div 0.0000$). При этом и минимальное число различий (менее 5 % достоверных парных сравнений) не было выявлено ни для одной популяции, а для западноуральской популяции P40 достоверных различий с другими популяциями по этому интервальному показателю не было обнаружено.

По показателю длительности D_2 звукового сигнала максимальное число различий было выявлено только для заволжской популяции P31 (32 из 45 – при $p = 0.0458 \div 0.0000$). Минимальное число различий было получено для широкого числа анализируемых популяций. Достоверные различия в двух парах сравнения из 45 были получены для новоспасско-николаевской P1, кузоватово-теренгульской P8, ульяновской P27 и заволжской P32 популяций (при сравнении их с заволжской популяцией P31 – $p = 0.0000$, $p = 0.0000$, $p = 0.0000$, $p = 0.0001$ и с западноуральской популяцией P38 – $p = 0.0302$, $p = 0.0043$, $p = 0.0162$, $p = 0.0355$ соответственно) и для южноуральской популяции P46 (при сравнении с заволжской популяцией P31, $p = 0.0001$, и пензенской популяцией P35, $p = 0.0112$). Достоверные различия только в одной паре сравнения из 45 возможных были выявлены для новоспасско-николаевской популяции P1 при сравнении ее с пензенской популяцией P35 ($p = 0.0009$) и для поволжской P12 и майнско-вешкаймской P20 при их сравнении с заволжской популяцией P31 ($p = 0.0458$, $p = 0.0002$ соответственно). Наконец, для ульяновской P26 и западноуральской P40 популяций достоверных различий с другими популяциями по этому интервальному показателю не было обнаружено.

По показателю длительности D_3 звукового сигнала максимальное число различий было выявлено для шигонской P5 (45 из 45 – при $p = 0.0006 \div 0.0000$), западноуральской P38 (34 из 45 – при $p = 0.0338 \div 0.0000$) и заволжской P31 (30 из 45 – при $p = 0.0273 \div 0.0000$) популяций. Достоверные различия в двух парах сравнения из 45 были получены для кузоватово-теренгульской P8 и пензенской P36 популяций при сравнении их с шигонской P5 и западноуральской P38 популяциями ($p = 0.0000$, $p = 0.0338$ и $p = 0.0000$, $p = 0.0319$ соответственно). Достоверные различия только в одной паре сравнения из 45 возможных были вы-

явлены для кузоватово-теренгульской P7, майнско-вешкаймской P20, ульяновской P26 и западноуральской P40 популяций при сравнении их с шигонской популяцией P5 ($p = 0.0000$, $p = 0.0000$, $p = 0.0002$, $p = 0.0000$).

По интервальному показателю общей длительности $D_{\text{общ}}$ звукового сигнала максимальное число различий было выявлено для шигонской P5 (43 из 45 – при $p = 0.0006 \div 0.0000$), заволжской P31 (38 из 45 – при $p = 0.0275 \div 0.0000$) и западноуральской P38 (37 из 45 – при $p = 0.0176 \div 0.0000$) популяций. При этом минимальное число различий (менее 5 % достоверных парных сравнений) было выявлено только для кузоватово-теренгульской популяции P7 при сравнении с шигонской популяцией P5 ($p = 0.0001$).

Аналогичные данные были получены при анализе выборок с использованием более «мягкого» LSD-теста, являющегося методом группирования выборок с наименее значимой разницей. Однако доля достоверно различающихся пар популяций значительно возросла по сравнению с результатами проведенного теста Бонферрони. Так, по показателю начальной частоты ($F_{\text{нач}}$) звукового сигнала количество популяций, у которых максимальное число достоверных различий с другими популяциями составляло более 65 %, возросло с 2 до 12, по показателю максимальной частоты ($F_{\text{макс}}$) – с 3 до 19, по показателю минимальной частоты ($F_{\text{мин}}$) – с 3 до 13, а по показателю глубины модуляции ($H_{\text{мод}}$) – с 0 до 5. Такая же тенденция была обнаружена в ходе проведения LSD-теста и при сравнении интервальных показателей звукового сигнала в анализируемых популяциях больших сусликов. Так, по показателю длительности D_1 количество популяций, у которых уровень достоверных различий превышал 65 %, увеличилось с 1 до 25, по показателю длительности D_2 – с 1 до 12, по показателю длительности D_3 – с 3 до 12, а по показателю общей длительности $D_{\text{общ}}$ – с 3 до 14.

Таким образом, проведенный анализ показателей звукового сигнала большого суслика с помощью стандартных процедур множественного сравнения выявил довольно разнонаправленную их изменчивость и популяционную специфичность. Поэтому для выявления закономерностей такой изменчивости мы произвели преобразование выборок сравнения, характеризующих более обширные географические группировки популяций.

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 14 пространственно изолированных группировок популяций – метапопуляций (табл. 2, рис. 1).

Таблица 2

Биоакустические показатели группировок популяций (метапопуляций) больших сусликов в правобережном Поволжье и на сопредельных территориях. Темно-серым выделены максимальные значения показателей, светло-серым – минимальные. Обозначения такие же, как в табл. 1

Мрор	Регион	Название	N, ос.	N, зв.	Частотные характеристики, кГц						Интервальные характеристики, мс											
					Fнач		Fмакс		Fмин		Hмод		D1		D2		D3		Dобщ		M	SD
					M	SD	M	SD	M	SD	M	SD	M	SD	M	SD	M	SD	M	SD		
1	УО	Новоспасско-Николаевская	11	22	4.07	0.56	6.22	0.42	3.60	0.48	2.62	0.48	67.2	13.1	92.6	16.6	151.2	115.6	311.0	118.6		
2	СМ	Сызранская	6	28	4.16	0.14	6.51	0.30	3.92	0.26	2.58	0.36	63.3	15.5	91.6	25.0	187.9	151.4	346.7	165.2		
3	СМ	Шигонская	5	25	4.60	0.41	6.07	0.26	3.99	0.71	2.32	0.56	54.0	5.3	70.7	24.3	124.8	46.7	181.9	127.4		
4	УО	Кузоватово-Теренгульская	11	55	4.34	0.43	6.49	0.42	3.97	0.38	2.52	0.45	69.9	14.3	88.9	21.9	131.4	48.2	287.7	60.0		
5	УО	Поволжская	19	93	4.25	0.56	6.52	0.70	3.83	0.65	2.70	0.47	55.0	13.9	82.4	13.6	111.8	54.5	250.1	46.1		
6	УО	Майнско-Вешкаймская	98	473	4.34	0.49	6.56	0.60	3.98	0.55	2.58	0.61	72.1	15.3	91.0	19.2	128.8	65.0	292.2	69.9		
7	УО	Ульяновская	16	71	4.61	0.43	6.85	0.47	4.37	0.46	2.48	0.36	61.6	16.7	97.4	25.1	146.9	72.4	305.7	85.9		
8	УО	Заволжская	26	104	4.11	0.35	6.16	0.57	3.57	0.41	2.58	0.53	68.8	20.5	89.4	24.3	145.4	84.3	300.6	102.9		
10	СМ	Самаролукская	3	15	4.15	0.17	6.43	0.49	3.68	0.30	2.75	0.40	81.3	12.5	110.7	20.4	133.5	80.7	325.8	82.7		
13	ЧР	Чувашская	17	60	4.06	0.43	6.46	0.41	3.59	0.60	2.87	0.56	54.1	11.8	102.6	22.7	104.3	30.9	260.9	41.6		
14	ПО	Пензенская (интродукция)	10	50	4.22	0.44	6.60	0.49	3.75	0.46	2.85	0.50	53.8	9.7	74.7	17.9	145.7	56.6	274.2	56.9		
16	СО	Балаковская	7	35	3.75	0.32	6.27	0.53	3.32	0.34	2.95	0.40	61.1	16.0	86.7	20.3	192.0	188.5	337.4	191.3		
21	РБ	Западноуральская	10	50	3.82	0.43	6.26	0.51	3.41	0.48	2.85	0.58	71.5	13.2	109.7	18.8	190.4	92.1	371.6	98.9		
22	РБ	Южноуральская	29	145	4.03	0.49	5.96	0.55	3.66	0.41	2.30	0.49	77.1	15.2	86.1	17.4	127.4	83.2	290.6	86.2		

Сравнение (Levene test HV) выборок, характеризующих группировки популяции (метапопуляции) больших сусликов (см. табл. 2) по биоакустическим показателям, выявило отсутствие гомогенности их дисперсий (выборки не принадлежат к одной генеральной совокупности) по каждому из них. Как по частотным, так и по временным параметрам звукового сигнала показатели значений F-критерия ($F_{\text{нач}} = 5.93$, $F_{\text{макс}} = 5.42$, $F_{\text{мин}} = 6.08$, $H_{\text{мод}} = 3.64$; $D_1 = 6.29$, $D_2 = 2.33$, $D_3 = 16.76$, $D_{\text{общ}} = 16.30$) оказались достоверными ($0.0045 > p > 0.0000$).

Проведенный дисперсионный анализ (Analysis of Variance) не выявил принадлежности выборок, характеризующих группировки популяций (метапопуляции), к одной генеральной совокупности и подтвердил правомерность их выделения (F , $p = 0.0000$) по всем 8 биоакустическим показателям ($F_{\text{нач}} = 16.26$, $F_{\text{макс}} = 17.11$, $F_{\text{мин}} = 20.49$, $H_{\text{мод}} = 8.59$; $D_1 = 22.82$, $D_2 = 12.25$, $D_3 = 6.64$, $D_{\text{общ}} = 9.66$). Этот же вывод подтвердил и многомерный критерий значимости для планируемых сравнений (критерий Уилкоксона: 0.0135 , $F = 11033.52$, $df = 8$, $p < 0.0000$).

Проведенный тест Бонферрони (Bonferroni test) и LSD-тест при парных сравнениях выборок, характеризующих географические группировки популяций (метапопуляции) биоакустических показателей больших сусликов, так же, как и в случае сравнения популяций, выявил довольно разнонаправленную их изменчивость (табл. 3).

Максимальные значения частотных показателей звукового сигнала были выявлены для больших сусликов из ульяновской группировки популяций. При этом данная группировка достоверно отличается от всех других анализируемых хотя бы по двум биоакустическим показателям.

Сравнение обобщенных выборок правобережных (P1–P7, P10; $n_{\text{ос.}} = 169$, $n_{\text{зв.}} = 782$; $F_{\text{нач}} = 4.33 \pm 0.49$, $F_{\text{макс}} = 6.56 \pm 0.58$, $F_{\text{мин}} = 3.98 \pm 0.55$, $H_{\text{мод}} = 2.58 \pm 0.55$; $D_1 = 68.27 \pm 16.29$, $D_2 = 90.50 \pm 20.38$, $D_3 = 132.19 \pm 73.23$, $D_{\text{общ}} = 290.18 \pm 82.02$) и левобережных (P8, P16; $n_{\text{ос.}} = 34$, $n_{\text{зв.}} = 139$; $F_{\text{нач}} = 4.02 \pm 0.37$, $F_{\text{макс}} = 6.19 \pm 0.56$, $F_{\text{мин}} = 3.51 \pm 0.41$, $H_{\text{мод}} = 2.67 \pm 0.53$; $D_1 = 66.88 \pm 19.71$, $D_2 = 88.75 \pm 23.31$, $D_3 = 157.17 \pm 120.32$, $D_{\text{общ}} = 309.86 \pm 131.09$) поволжских популяций большого суслика выявило достоверные их различия по всем частотным показателям ($F_{\text{нач}}$, $F_{\text{макс}}$, $F_{\text{мин}}$, $H_{\text{мод}}$), по длительности D_3 и общей длительности ($D_{\text{общ}}$) звукового сигнала ($t = 7.27$, $p = 0.0000$; $t = 6.95$, $p = 0.0000$; $t = 9.67$, $p = 0.0000$; $t = 1.97$, $p = 0.0483$; $t = 3.31$, $p = 0.0010$; $t = 2.35$, $p = 0.0190$ соответственно). По этим биоаку-

стическим показателям правобережные большие суслики обладают более высоким и менее продолжительным звуковым сигналом. При этом для левобережных сусликов характерна большая глубина модуляции крика тревоги.

Биоакустический анализ обобщенных выборок правобережных (P1–P7, P10; $n_{\text{ос.}} = 169$, $n_{\text{зв.}} = 782$) и левобережных (P8, P16; $n_{\text{ос.}} = 34$, $n_{\text{зв.}} = 139$) поволжских популяций с уральскими популяциями (P21, P22; $n_{\text{ос.}} = 39$, $n_{\text{зв.}} = 195$; $F_{\text{нач}} = 3.97 \pm 0.48$, $F_{\text{макс}} = 6.04 \pm 0.55$, $F_{\text{мин}} = 3.60 \pm 0.44$, $H_{\text{мод}} = 2.43 \pm 0.56$; $D_1 = 75.68 \pm 14.85$, $D_2 = 92.12 \pm 20.50$, $D_3 = 143.55 \pm 89.64$, $D_{\text{общ}} = 311.36 \pm 96.12$) большого суслика выявил, что правобережные популяции достоверно ($0.0190 > p > 0.0000$) отличаются от уральских по большинству биоакустических показателей (по 6 из 8 – $F_{\text{нач}}$, $F_{\text{макс}}$, $F_{\text{мин}}$, $H_{\text{мод}}$, D_3 , $D_{\text{общ}}$), тогда как левобережные различаются ($0.0151 > p > 0.0000$) только по трем ($F_{\text{макс}}$, $H_{\text{мод}}$, D_1). При этом тревожные крики правобережных поволжских сусликов короче и выше по частоте по сравнению со звуковыми сигналами уральских сусликов, и для их крика тревоги характерна большая глубина модуляции.

Сравнение обобщенных выборок правобережных (P1–P7, P10; $n_{\text{ос.}} = 169$, $n_{\text{зв.}} = 782$) и левобережных (P8, P16; $n_{\text{ос.}} = 34$, $n_{\text{зв.}} = 139$) поволжских популяций большого суслика с выборкой, включающей крики тревоги генетически типированных больших сусликов из симпатрической с крапчатым сусликом чувашской популяции (P13; $n_{\text{ос.}} = 17$, $n_{\text{зв.}} = 60$; см. табл. 1), в которой отмечалась широкомасштабная межвидовая гибридизация этих видов, показало, что эта популяция отличается ($0.0208 > p > 0.0000$) от поволжских популяций большого суслика с обоих берегов Волги почти по всем анализируемым показателям (правый берег – $F_{\text{нач}}$, $F_{\text{мин}}$, $H_{\text{мод}}$, D_1 , D_2 , D_3 , $D_{\text{общ}}$; левый берег – $F_{\text{макс}}$, $H_{\text{мод}}$, D_1 , D_2 , D_3 , $D_{\text{общ}}$) и является специфической по акустическому сигналу. Тревожные крики больших сусликов из симпатрической чувашской популяции характеризуются более высокими частотными показателями по сравнению с левобережными и более низкими значениями этих показателей с правобережными популяциями. При этом глубина модуляции звукового сигнала чувашских сусликов выше по сравнению с криками левобережных сусликов на 7 %, а правобережных – на 11 %, а его общая длительность значительно меньше этого показателя для сравниваемых групп – 19 % и 11 % соответственно. Вероятно, такая особенность сигнала тревоги чувашских больших сусликов связана с симпатрическим обитанием с крапчатым, обладающим более высоким (на 44 %) и коротким (на 4 %) звуковым сигналом [18].

Таблица 3

Результаты сравнения выборок, характеризующих пространственные группировки популяций (метапопуляций) большого суслика в правобережном Поволжье и на сопредельных территориях. В левой нижней части таблицы указаны достоверно различающиеся признаки (1 – Fнач, 2 – Fмакс, 3 – Fмин, 4 – Hмод, 5 – D₁, 6 – D₂, 7 – D₃, 8 – D_{общ}) по результатам теста Бонферрони, в верхней правой части – по результатам LSD-теста. Обозначение пространственных группировок популяций и биоакустических показателей такое же, как и в табл. 1

	Mp1	Mp2	Mp3	Mp4	Mp5	Mp6	Mp7	Mp8	Mp10	Mp13	Mp14	Mp16	Mp21	Mp22
Mp1	–	3	13568	123	25678	123	123	–	56	5678	256	134	168	245
Mp2	–	–	12678	578	5678	1578	12378	2378	567	345678	45678	134	123456	234578
Mp3	8	8	–	2568	1248	2568	2368	13568	14568	123468	1248	134678	1345678	13568
Mp4	–	–	8	–	58	–	12356	123	356	13456	3456	134578	1234678	12345
Mp5	–	78	–	5	–	3568	12345678	1235678	568	1346	567	1234578	1235678	123458
Mp6	3	78	568	–	568	–	12356	1235	356	1345678	3456	1234578	1234678	123456
Mp7	123	13	268	23	12368	1235	–	12356	12356	1234578	1234568	123457	12345678	123456
Mp8	–	3	18	23	2358	123	123	–	–	245678	23456	134578	14678	245
Mp10	–	5	568	6	56	6	135	6	–	58	568	13567	157	246
Mp13	–	78	16	3456	6	13456	1234	56	5	–	67	135678	1578	24568
Mp14	6	68	–	56	–	56	1346	256	56	6	–	1235678	1235678	12456
Mp16	–	13	1348	1347	1378	123457	1234	14	567	68	13	–	56	1234578
Mp21	–	136	13568	13678	135678	123678	123458	168	7	58	1568	6	–	12345678
Mp22	–	2578	158	123	12458	1234	12356	45	6	2456	245	3457	4678	–

Не меньший интерес вызывают результаты, полученные при сравнении биоакустических показателей пензенской (интродуцированной) популяции (P14; $n_{\text{ос.}} = 10$, $n_{\text{зв.}} = 50$; см. табл. 1) и балаковской популяции (P16; $n_{\text{ос.}} = 7$, $n_{\text{зв.}} = 35$; см. табл. 1) больших сусликов, являющейся материнской для первой. Эти популяции являются почти идентичными по 5 из 8 анализируемым биоакустическим показателям ($0.8496 > p > 0.0575$). Достоверные различия были получены только по показателю минимальной частоты ($F_{\text{мин}}$) сигнала ($p = 0.0043$) и длительности первой части (D_1) сигнала ($p = 0.0048$). Эти данные хорошо согласуются с интродукционной историей формирования пензенской популяции.

Таким образом, проведенный биоакустический анализ группировок популяций (метапопуляций) большого суслика с помощью методов описательной статистики и дисперсионного анализа не позволяет с высокой степенью уверенности признать существование фрагментированной структуры ареала этого вида в регионе исследований. Сравнение наиболее близко расположенных пространственных группировок популяций в Ульяновской области (Mr1–Mr7) показало, что новоспасско-николаевскую (Mr1) и сызранскую (Mr2) группировки (метапопуляции) можно объединить в южную (S), шигонскую (Mr3) и поволжскую (Mr5) – в приволжскую (PV), кузоватово-теренгульскую (Mr4) и майнско-вешкаймскую (Mr6) – в присвияжскую (SV), а ульяновскую (Mr7) и все остальные значительно удаленные от Ульяновского региона группировки популяций оставить без изменений. Поэтому для уточнения данного предположения используем новую, сформированную по результатам статистического анализа группировку популяций большого суслика, для чего были проведены пошаговый дискриминантный и кластерный анализы.

Проведенный пошаговый дискриминантный анализ выборок биоакустических показателей, характеризующих популяции больших сусликов в регионе исследований, выявил хорошую их дифференциацию в пространстве дискриминантных функций. По результатам дискриминантного анализа популяционных выборок (рис. 3) первая дискриминантная функция ($DF1$, соб.ч. – 0.306, $\chi^2 = 848.77$, $df = 72$, $p < 0.0000$) описывает 39.6 % общей дисперсии. По оси этой функции максимальные факторные нагрузки выявлены для интервальных показателей звукового сигнала – длительности первой части сигнала (D_1) – 0.816 и общей длительности крика тревоги ($D_{\text{общ}}$) – 0.269, поэтому центроиды эллипсов рассеивания располагаются в пространстве этой функции по мере увеличения

этих биоакустических показателей. При этом зону максимальных значений по этой оси занимают заволжская (ZV), уральские (WUr, SUr), самаролукская (SL) и присвияжская (SV) группировки популяций, зону минимальных значений – приволжская (PV), чувашская (Ziv), пензенская (Pnz) и балаковская (Bal) группировки, тогда как центральную часть занимает южная (S) группировка. Вторая дискриминантная функция ($DF2$, соб.ч. – 0.253, $\chi^2 = 523.81$, $df = 56$, $p < 0.0000$) описывает 32.8 % общей дисперсии, а по ее оси максимальные факторные нагрузки выявлены для частотных показателей звукового сигнала – минимальной ($F_{\text{мин}}$) – 0.811, начальной ($F_{\text{нач}}$) – 0.742 и максимальной ($F_{\text{макс}}$) – 0.521 частотам. Расположение центроидов эллипсов рассеивания анализируемых группировок популяций по этой оси имеет иной характер. В зоне максимальных значений располагаются центроиды присвияжской и приволжской группировок популяций, тогда как в центре располагается пензенская группировка, а в зоне минимальных значений этой дискриминантной функции находятся центроиды всех других выделенных группировок.

Проведенный многофакторный анализ благодаря выявленной выше некоторой обособленности центроидов эллипсов рассеивания группировок популяций (метапопуляций) большого суслика с территории Ульяновской области (S, SV, PV; см. рис. 3) позволяет выяснить некоторые особенности популяционной и экологической изменчивости биоакустических показателей больших сусликов в районе исследований.

Для больших сусликов, обитающих в южных или остепненных районах (Урал, заволжские районы), характерны более низкие и длинные звуковые сигналы, что связано, вероятно, с наличием в биотопах их местообитаний высокостебельной степной растительности. У сусликов, обитающих в правобережных районах Ульяновской области, отмечаются более высокие и короткие звуковые сигналы, вероятно, более подходящие для звуковой сигнализации в условиях короткостебельной или деградированной лугово-степной растительности по припойменным участкам, активно используемым для выпаса скота. Кроме того, в данном случае мы не можем исключить существование определенного влияния на формирование звуковой сигнализации большого суслика со стороны симпатрического крапчатого суслика. Достаточно неоднозначное положение центроидов эллипсов рассеивания пензенской, чувашской и самаролукской популяций, по всей видимости, связано с интродукционной или миграционной историей их формирования.

Рис. 3. Результаты пошагового дискриминантного анализа выборок биоакустических показателей предупреждающих об опасности криков, характеризующих группировки популяции (метапопуляции) больших сусликов из Среднего Поволжья и сопредельных территорий. Центроиды эллипсов рассеивания группировок популяций (метапопуляций):

S – южная, PV – приволжская, SV – присвияжская, SL – самаролукская, Pnz – пензенская, Bal – балаковская, WUr – западноуральская, SUr – южноуральская, Ziv – чувашская, ZV – заволжская

Fig. 3. Results of step-by-step discrimination analysis of bioacoustics indicators samples of screams warning of dangers which characterize population groups (metapopulations) of russet ground squirrels of the Middle Volga region and adjacent territories. Distribution ellipse centroids of population groups (metapopulations): S – southern; PV – Volga Region, SV – Sviyazhsk Region, SL – Samara Bend, Pnz – Penza, Bal – Balakovo, WUr – Western Urals, Sur – South Urals, Ziv – Chuvash, ZV – left-bank Volga Region

Таким образом, проведенный статистический анализ выборок биоакустических показателей особей большого суслика выявил разнокачественный популяционный полиморфизм этого признака, связанный с высокой фрагментацией области обитания, и подтверждает существование подразделенной (метапопуляционной) структуры его ареала в Среднем Поволжье и на сопредельных территориях.

Благодарности

Исследование выполнено при финансовой поддержке РФФИ в рамках проекта № 18-04-00687а и в рамках 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. Жантиев, Р. Д. Биоакустика насекомых / Р. Д. Жантиев. – Москва : МГУ, 1981. – 256 с.
2. Crook, J. H. Social organization and environment: aspects of cotemporary social ethology / J. H. Crook // Anim. Behav. – 1970. – Vol. 18. – P. 197–209.
3. Alexander, R. D. Evolution and social behavior / R. D. Alexander // Ann. Rev. Ecol. Syst. – 1974. – № 5. – P. 325–383.
4. Панов, Е. Н. Поведение животных и этологическая структура популяции / Е. Н. Панов. – Москва : Наука, 1983. – 423 с.
5. Никольский, А. А. Экологическая биоакустика млекопитающих / А. А. Никольский. – Москва : Наука, 1992. – 120 с.
6. Шварц, С. С. Эволюционная экология животных / С. С. Шварц. – Свердловск, 1969. – 200 с.
7. Никольский, А. А. Видовая специфика предупреждающего об опасности сигнала сусликов (Citellus, Sciuridae) Евразии / А. А. Никольский // Зоологический журнал. – 1979. – Т. 58, вып. 8. – С. 1183–1193.

8. Никольский, А. А. Звуковой сигнал гибридов первого поколения между малым и крапчатым сусликами (*Citellus suslicus* × *Citellus pygmaeus*, Sciuridae, Rodentia) / А. А. Никольский, В. П. Денисов, Т. Г. Стойко, Н. А. Формозов // Зоологический журнал. – 1984. – Т. 63, № 5. – С. 1216–1225.
9. Никольский, А. А. Изменчивость звукового сигнала, предупреждающего об опасности, у рыжеватого (*Spermophilus major*), краснощекого (*S. erythrogeus*) сусликов (Rodentia, Sciuridae) в зоне контакта в Курганской области / А. А. Никольский, В. П. Стариков // Зоологический журнал. – 1997. – Т. 76, № 7. – С. 845–857.
10. Молекулярно-генетическая и биоакустическая диагностика больших (*Spermophilus major* Pallas, 1778) и желтых (*S. fulvus* Lichtenstein, 1823) сусликов из совместного поселения / С. В. Титов, О. А. Ермаков, В. Л. Сурин, Н. А. Формозов, М. В. Касаткин, С. А. Шилова, А. А. Шмыров // Бюллетень Московского общества испытателей природы. Отдел биологический. – 2005. – Т. 110, вып. 4. – С. 72–77.
11. Никольский, А. А. Звуковые сигналы млекопитающих в эволюционном процессе / А. А. Никольский. – Москва : Наука, 1984. – 199 с.
12. Формозов, Н. А. Звуковой сигнал гибрида большого и малого сусликов (*Citellus major* × *C. pygmaeus*) / Н. А. Формозов, А. А. Никольский // Вестник Московского университета. Сер. 16, Биология. – 1986. – № 4. – С. 3–8.
13. Nikol'skii, A. A. Sex Accent and Biphonation in the Sound Signal of Ground Squirrels (Mammalia, Rodentia) / A. A. Nikol'skii // Doklady Biological Sciences. – 2019. – Vol. 487. – P. 119–123.
14. Peters, G. Vergleichende Untersuchung zur Lautgebung (Mammalia, Felidae) / G. Peters // Spixiana suppl. – 1978. – № 1. – 283 p.
15. Огнев, С. И. Звери СССР и прилежащих стран / С. И. Огнев. – Москва ; Ленинград : АН СССР, 1947. – С. 116–118.
16. Громов, И. М. Млекопитающие фауны России и сопредельных территорий. Зайцеобразные и грызуны / И. М. Громов, М. А. Ербаева. – Санкт-Петербург : ЗИН РАН, 1995. – С. 113–115, 129–131.
17. Кузьмин, А. А. Зона гибридизации большого (*Spermophilus major* Pall., 1778) и крапчатого (*S. suslicus* Güld., 1770) сусликов: экологические, поведенческие и генетические особенности : автореф. дис. ... канд. биол. наук / Кузьмин А. А. – Москва : МГУ, 2009. – 24 с.
18. Титов, С. В. Популяционные и генетические механизмы межвидовой гибридизации млекопитающих (на примере рода *Spermophilus*) : автореф. дис. ... д-ра биол. наук / Титов С. В. – Москва : МГУ, 2009. – 48 с.

References

1. Zhantiev R. D. *Bioakustika nasekomykh* [Insects bioacoustics]. Moscow: MGU, 1981, 256 p. [In Russian]
2. Crook J. H. *Anim. Behav.* 1970, vol. 18, pp. 197–209.
3. Alexander R. D. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 1974, no. 5, pp. 325–383.
4. Panov E. N. *Povedenie zhivotnykh i etologicheskaya struktura populyatsii* [Animal behavior and etological population structure]. Moscow: Nauka, 1983, 423 p. [In Russian]
5. Nikol'skiy A. A. *Ekologicheskaya bioakustika mlekopitayushchikh* [Mammals ecological bioacoustics]. Moscow: Nauka, 1992, 120 p. [In Russian]
6. Shvarts S. S. *Evolutsionnaya ekologiya zhivotnykh* [Animal evolutionary ecology]. Sverdlovsk, 1969, 200 p. [In Russian]
7. Nikol'skiy A. A. *Zoologicheskii zhurnal* [Zoological journal]. 1979, vol. 58, iss. 8, pp. 1183–1193. [In Russian]
8. Nikol'skiy A. A., Denisov V. P., Stoyko T. G., Formozov N. A. *Zoologicheskii zhurnal* [Zoological journal]. 1984, vol. 63, no. 5, pp. 1216–1225. [In Russian]
9. Nikol'skiy A. A., Starikov V. P. *Zoologicheskii zhurnal* [Zoological journal]. 1997, vol. 76, no. 7, pp. 845–857. [In Russian]
10. Titov S. V., Ermakov O. A., Surin V. L., Formozov N. A., Kasatkin M. V., Shilova S. A., Shmyrov A. A. *Byulleten' Moskovskogo obshchestva ispytateley prirody. Otdel biologicheskii* [Bulletin of Moscow Society of Naturalists. Biological series]. 2005, vol. 110, iss. 4, pp. 72–77. [In Russian]
11. Nikol'skiy A. A. *Zvukovye signaly mlekopitayushchikh v evolyutsionnom protsesse* [Mammals' sound signals in the evolution process]. Moscow: Nauka, 1984, 199 p. [In Russian]
12. Formozov N. A., Nikol'skiy A. A. *Vestnik Moskovskogo universiteta. Ser. 16, Biologiya* [Buletting of Moscow University. Ser. 16. Biology]. 1986, no. 4, pp. 3–8. [In Russian]
13. Nikol'skii A. A. *Doklady Biological Sciences.* 2019, vol. 487, pp. 119–123.
14. Peters G. *Spixiana suppl.* 1978, no. 1, 283 p.
15. Огнев С. И. *Zveri SSSR i prilezhashchikh stran* [Animals of the USSR and neighbouring countries]. Moscow; Leningrad: AN SSSR, 1947, pp. 116–118. [In Russian]
16. Громов И. М., Ербаева М. А. *Mlekopitayushchie fauny Rossii i sopredel'nykh territoriy. Zaytseobraznye i gryzuny* [Mammals of the fauna of Russia and adjacent territories. Lagomorphs and rodents]. Saint-Petersburg: ZIN RAN, 1995, pp. 113–115, 129–131. [In Russian]
17. Kuz'min A. A. *Zona gibrizatsii bol'shogo (Spermophilus major Pall., 1778) i krapchatogo (S. suslicus Güld., 1770) suslikov: ekologicheskie, povedencheskie i geneticheskie osobennosti: avtoref. dis. kand. biol. nauk* [Hybrid

zone of russet ground squirrel and speckled ground squirrel: ecological, behaviorial and generic features: abstract from thesis by cand. of biol. sciences]. Moscow: MGU, 2009, 24 p. [In Russian]

18. Titov S. V. *Populyatsionnye i geneticheskie mekhanizmy mezhvidovoy gibrizatsii mlekopitayushchikh (na primere roda *Spermophilus*): avtoref. dis. d-ra biol. nauk* [Population and genetic mechanisms of intraspecies hybridization of mammals (on the example of ground squirrels): abstract from thesis of doct. of biol. sciences]. Moscow: MGU, 2009, 48 p. [In Russian]