

УДК 599.365.2:

МОРФОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ ЕЖЕЙ *ERINACEUS EUROPAEUS* И *E. ROUMANICUS* ИЗ КОНТАКТНОЙ ЗОНЫ МОСКОВСКОЙ ОБЛАСТИ

© 2025 г. Е. И. Золотарева*[@], В. С. Лебедев**, М. В. Рутовская***,
Н. Ю. Феоктистова***, А. В. Суров***, А. А. Банникова****

*Федеральное государственное бюджетное учреждение науки Федеральный исследовательский центр Южный научный центр Российской академии наук, пр. Чехова, 41, Ростов-на-Дону, 344006 Россия

**Зоологический музей Московского государственного университета им. М.В. Ломоносова, ул. Большая Никитская, д. 2, Москва, 125009 Россия

***Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова Российской академии наук, Ленинский проспект, д. 33, Москва, 119071 Россия

****Биологический факультет Московского государственного университета им. М.В. Ломоносова, Ленинские горы, д. 1, стр. 12, Москва, 119234 Россия

[@]E-mail: kate.matthews@yandex.ru

Поступила в редакцию 19.09.2024 г.

После доработки 01.11.2024 г.

Принята к публикации 01.11.2024 г.

Исследована изменчивость черепных признаков ранее генотипированных ежей *Erinaceus europaeus* и *Erinaceus roumanicus* в контактной зоне Московской области, где оба вида скрещиваются, давая жизнеспособное потомство. Дискриминантный анализ и анализ главных компонент показали, что распределение генетически чистых особей *E. roumanicus* и *E. europaeus* в контактной зоне близко к такому для чистых аллопатрических популяций. Ежи со смешанным генотипом по краниологическим признакам тяготеют к *E. roumanicus*, что коррелирует с преобладанием в их генотипах доли генов данного вида, в частности, большинство из них является бэккроссами на *E. roumanicus*. Таким образом, в зоне гибридизации надежное морфологическое определение ежей невозможно, т.к. бэккроссы на *E. roumanicus* крайне близки к генетически чистым представителям этого вида.

Ключевые слова: межвидовая гибридизация в природе, черепные признаки, контактная зона, Восточная Европа, р. *Erinaceus*

DOI: 10.31857/S1026347025020069

Гибридизация близкородственных видов в природе встречается достаточно часто. Это фактор может влиять на фенотипическую и генетическую изменчивость и даже приводить к появлению новых видов и подвидов (Боркин, Литвинчук, 2013; Лавренченко, 2013).

Влияние гибридизации на внешние признаки у млекопитающих не раз описывалось исследователями. Например, факт гибридизации соболя и куницы и гибридной природы промежуточной формы, называемой охотниками «кидас», шел из глубины веков и считался само собой разумеющимся на основании именно фенотипических признаков (Юргенсон, 1947; Павлинин, 1963). Позже это предположение было подтверждено молекулярными данными, хотя морфологический и генетический диагнозы имели существенное расхождение более чем у 30% особей (Рожнов и др.,

2013). Гибридизация четырех видов сусликов Поволжья сначала была обнаружена на основании присутствия в популяциях особей со смешанными морфологическими признаками (Бажанов, 1944) и только затем их гибридное происхождение было подтверждено молекулярными данными (Ермаков *et al.*, 2002).

Однако гибридизация млекопитающих не всегда с очевидностью отражается на внешнем облике гибридных особей, хотя можно предположить, что это связано с недостаточностью морфологических данных по особям со смешанным генотипом. Так, в случае мохноногих тушканчиков р. *Dipus* по внешнему облику зверьков не удавалось предположить их гибридное происхождение (Лисенкова и др., 2023).

Ежи рода *Erinaceus*: *E. europaeus* Linnaeus, 1758 (обыкновенный еж) и *E. roumanicus* Barret-Hamilton,

1900 (южный еж) с точки зрения морфологии отличаются как по внешним признакам — окраске меха и игл, так и по строению черепа (Rodl, 1966; Hgrabe, 1976; Kratochvil, 1975; Wolf, 1976; Зайцев, 1982, 1984). М.В. Зайцев (1982, 1984) считал морфологические особенности строения черепа особенно важными для определения видовой принадлежности ежей рода *Erinaceus* и выделял ряд качественных и количественных диагностических признаков с высокой степенью достоверности отличающих *E. europaeus* от *E. roumanicus*. Наиболее надежными из них являются форма носовых костей, строение челюстно-предчелюстного шва, а также черепные индексы. Однако все морфологические и краниологические признаки диагностичны только для 75–91% популяции (Зайцев, 1984). Ф.А. Темботова (1999) указала на факт наличия/отсутствия брегматической (вормиевой) кости у ежовых как признак, однозначно отличающий *E. roumanicus* от *E. europaeus* и *E. concolor*. Тем не менее некоторые авторы ставят под сомнение его диагностическую ценность вследствие широкой изменчивости и возможного патологического происхождения (Саварин, 2013).

Ранее мы показали высокую степень соответствия между морфологическим и генетическим определением этих ежей в аллопатрических популяциях (Zolotareva *et al.*, 2021). Однако в зоне симпатрии ситуация может быть иной.

Гибридизация *E. roumanicus* и *E. europaeus* в северо-восточной зоне симпатрии была показана на большем объеме данных, включая кариологические (Богданов и др., 2009) и молекулярные исследования (Zolotareva *et al.*, 2021; Eliášová *et al.*, 2022), в ходе которых были найдены как следы древней гибридизации, так и гибриды F1 и бэк-кроссы. Особенности строения морфологических структур черепа в северо-восточной контактной зоне *E. europaeus* и *E. roumanicus* никогда не изучали.

Еще до появления генетических свидетельств гибридизации ежей этот феномен исследовали путем скрещивания особей в неволе в разном направлении (Poduschka, Poduschka, 1983). Полученные в этом исследовании данные по морфологии ограничиваются описанием внешнего облика семи гибридных особей, но тем не менее заслуживают внимания. Гибриды первого поколения (две самки и два самца F1) имели маску на морде, типичную для *E. europaeus*, окраска волос нижней стороны туловища была типичной для вида (один самец) или несколько светлее обычной (три других особи). Из трех гибридов второго поколения у одного самца F2 и одной самки F2 маска на морде была типичной для *E. europaeus*, но на груди присутствовало белое пятно, характерное для *E. roumanicus*; окраска волос на морде и нижней стороне туловища второго самца

F2 полностью соответствовала таковой для вида *E. roumanicus*. Надо отметить, что успешным межвидовое скрещивание было только в случае, если самцом был чистый *E. roumanicus* или при скрещивании гибридной самки и чистого самца *E. roumanicus*, а также возвратном скрещивании гибридов. Скрещивание самцов *E. europaeus* с самками *E. roumanicus* или с гибридными самками не приводило к появлению потомства (Poduschka, Poduschka, 1983).

Влияния гибридизации на вариативность морфологических признаков в смешанной популяции ежей контактной зоны представляет интерес в связи с возможностью морфологического определения их видовой принадлежности. Поэтому целью нашей работы было охарактеризовать на доступном морфологическом материале изменчивость черепных признаков тех особей из зоны симпатрии, для которых ранее (Zolotareva *et al.*, 2021; Eliášová *et al.*, 2022) был получен генетический диагноз. В качестве основных диагностических были взяты признаки, использованные в работах М.В. Зайцева (1982, 1984) при изучении изменчивости в популяциях чистых видов.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Объект нашего исследования — ежи *E. europaeus* и *E. roumanicus* из контактной зоны этих видов в Московской области.

Качественные и количественные признаки черепов *E. roumanicus* и *E. europaeus* из коллекции зоологического музея МГУ им. М.В. Ломоносова исследовали у 56 ранее генотипированных особей (см. Zolotareva *et al.*, 2021), а также у 245 особей, таксономическая принадлежность которых определена только по морфологическим данным. Географическая выборка включает 118 локалитетов из 40 географических районов. Для описания и статистических расчетов использовали пять качественных диагностических признаков (форма носовых костей, строение челюстно-предчелюстного шва, форма нижнечелюстного отверстия, количество подбородочных отверстий, наличие вормиевых костей) и четыре количественных признака (нижнечелюстной индекс — НЧИ, носовой индекс — НИ, минимальная ширина носовых костей и длина шва *naso-praemaxillare*), описанные Зайцевым (1982, 1984) и Темботовой (1999). Качественные признаки были описаны для 310 черепов ежей из коллекции Зоологического музея МГУ: 187 черепов из чистых популяций *E. roumanicus*, 32 — из чистых *E. europaeus*, и 42 — из смешанной популяции Московской области.

Анализ количественных признаков был проведен у 165 образцов: 99 ежей из чистых популяций *E. roumanicus*, 24 ежа из чистых популяций *E.*

europaeus и 42 черепа ежей из смешанной популяции Московской области. Из анализа по количественным признакам были исключены особи, не достигшие половой зрелости (генерация *juv* в соответствии с указанием на этикетке).

В выборке, изучаемой по морфологическим признакам, присутствовали образцы, для которых ранее было проведено генетическое определение (Zolotareva *et al.*, 2021). Среди *E. europaeus* генотипированы пять ежей: четыре ежа из Тверской области и один – из Костромской области. Среди *E. roumanicus* генетический диагноз имелся для девяти ежей из пяти регионов – Рязанской (1 экз.), Калужской (2 экз.), Брянской (4 экз.) областей, Республика Дагестан (1 экз.) и Кабардино-Балкарии (1 экз.). Из смешанной популяции Московской области генетическое определение было проведено для 42 ежей.

Географическое положение чистых популяций определяли по полученным ранее результатам генотипирования отдельных географических выборок (Zolotareva *et al.*, 2021), а также по сумме морфологических диагностических признаков, указанных Зайцевым (1982, 1984). Решение об отнесении особи к тому или другому виду принимали на основе совпадения диагноза хотя бы по трем из пяти признаков. При этом наличие вормиевой кости, строение носовых костей и строение челюстно-предчелюстного шва являлись основными для определения принадлежности к виду *E. roumanicus* или *E. europaeus*, а количество подбородочных отверстий и строение нижнечелюстных отверстий были второстепенными ввиду сильной вариативности значений. В спорных случаях использовалась более подробная градация признаков, описанная Зайцевым (1984).

Среди 21 особи со смешанным генотипом, характер которого был определен ранее с помощью молекулярных маркеров (Zolotareva *et al.*, 2021), только для шести имелись морфологические данные. Из них три особи (две самки и самец) по результатам анализа в NewHybrids v.1.1 beta (Anderson, Thompson, 2002) принадлежали к классу бэкроссов с *E. roumanicus*, еще для трех особей со смешанным генотипом принадлежность к тому или иному классу определить не удалось (Zolotareva *et al.*, 2021). Точки сбора образцов указаны на рис. 1.

Изменчивость по четырем метрическим признакам анализировали методами дискриминантного анализа (Canonical Variates Analysis, CVA) и главных компонент (Principal Component Analysis, PCA). PCA проводили на основе ковариационной матрицы. В качестве группирующей переменной для CVA использовали принадлежность к виду и популяции (чистой или из зоны контакта). Статистический анализ количественных

и качественных данных проводили с использованием пакета ПО Statistica StatSoft (Weiß, 2007). STATISTICA, version 8.0. www.statsoft.com).

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Морфологическое типирование чистых и смешанных популяций E. roumanicus и E. europaes

В результате качественного анализа 301 черепа из Зоологического музея МГУ, 32 черепа из Смоленской, Ярославской, Тверской и Костромской областей определены как принадлежащие к *E. europaes*. Ранее по результатам генотипирования было показано, что *E. europaes* без примеси южного ежа распространен в Тверской, Костромской и Владимирской областях (Zolotareva *et al.*, 2021). В изученной здесь морфологической выборке как *E. europaes* генотипированы четыре ежа из Тверской области и один – из Костромской области.

Как *E. roumanicus* в нашей работе по черепам определены 187 ежей из 22 регионов: Брянская, Волгоградская, Воронежская, Калужская, Кировская, Курская, Оренбургская, Орловская, Пензенская, Ростовская, Рязанская, Самарская, Саратовская области, Пермский край, Адыгея, Башкортостан, Дагестан, Кабардино-Балкария, Крым, Казахстан, Ставропольский край и Удмуртия. Из них для девяти ежей из пяти регионов – Рязанской (1 экз.), Калужской (2 экз.), Брянской (4 экз.) областей, Дагестана (1 экз.) и Кабардино-Балкарии (1 экз.) – проведенное ранее генетическое типирование (Zolotareva *et al.*, 2021) совпало с морфологическим диагнозом. Генотипированные выборки чистых *E. roumanicus* имеются также из Воронежской, Курской, Курганской, Саратовской, Липецкой, Пензенской, Ростовской, Томской и Тульской областей, Калмыкии, Башкортостана, Адыгеи, Ставропольского края и Крыма.

В нашей работе из смешанной популяции Московской области имелось 82 черепа, из которых 10 ранее были генотипированы как чистые *E. europaes* и 26 как *E. roumanicus*; шесть особей имели смешанный генотип.

Географическое распространение E. roumanicus и E. europaes в Восточной Европе и Западной Сибири

Географическое распространение *E. roumanicus* и *E. europaes* в Восточной Европе и Западной Сибири по результатам морфологического анализа черепов и генетического типирования представлено на карте (рис. 1). Границы распространения обоих видов лучше всего изучены на юге и хуже

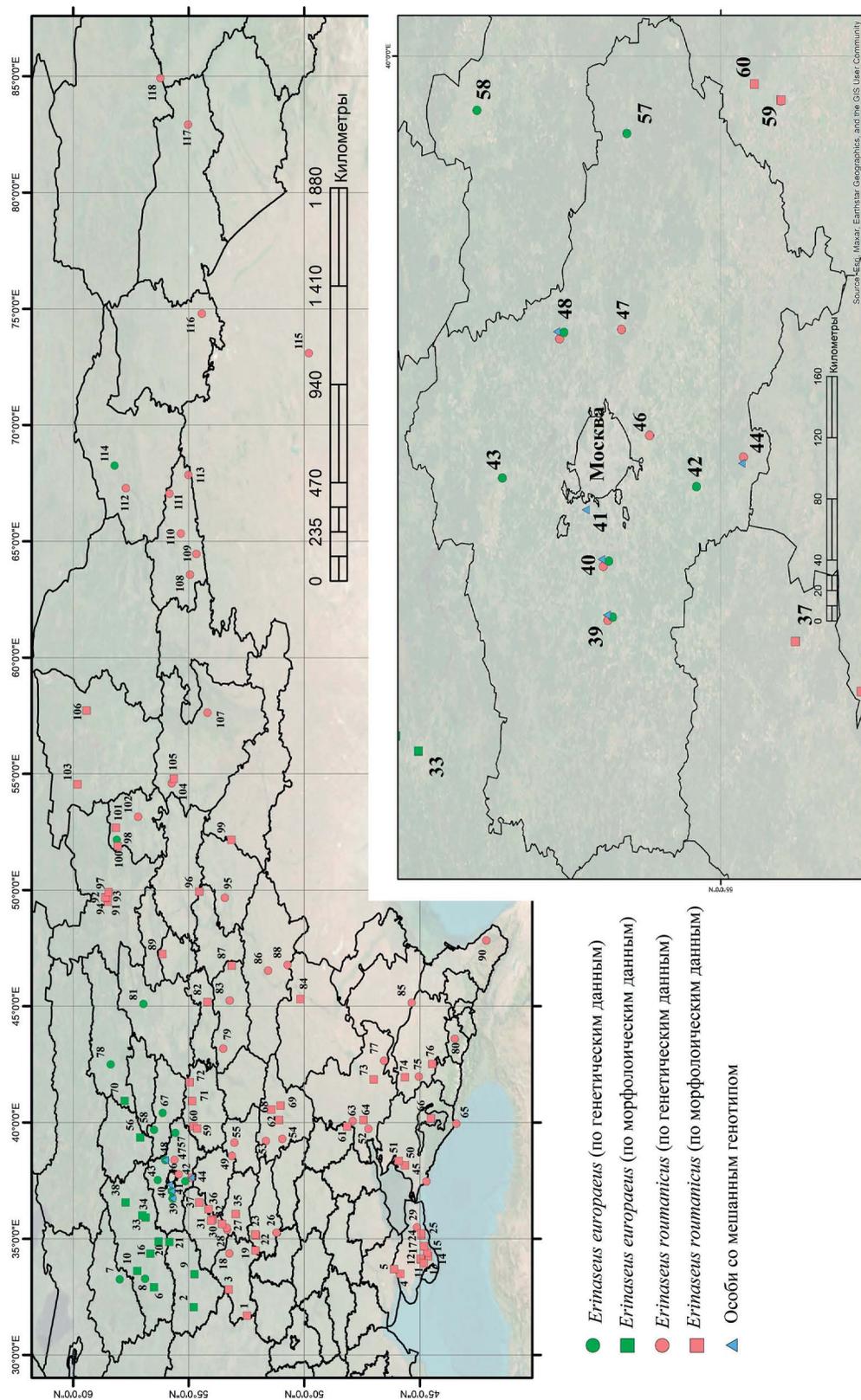


Рис. 1. Локалитеты и видовая принадлежность типированных образцов (по молекулярным и морфологическим данным). *Erinaceus romanicus* – Брянская область (1, 3, 18, 19), Волгоградская область (84), Воронежская область (53, 54, 62, 68, 69), Калужская область (27, 28, 30–31, 36, 37), Кировская область (91–94, 97), Краснодарский край (45, 50, 51, 65), Курганская область (108–111, 113), Курская область (22, 23, 26), Липецкая область (55), Московская область (39–44, 46–48, 57), Новосибирская область (117), Омская область (116), Оренбургская область (99), Орловская область (35, 82), Пензенская область (79, 83, 87), Пермский край (103, 106), Республика Адыгея (66), Республика Башкортостан (104, 105, 107), Республика Дагестан (90), Республика Кабардино-Балкария (80), Республика Казахстан (115), Республика Крым (4, 5, 11–15, 17, 24, 25, 29), Республика Чувашия (89), Ростовская область (52, 61, 63, 64, 73, 77), Рязанская область (59, 60, 71, 72, 96), Самарская область (95), Саратовская область (86, 88), Ставропольский край (74–76), Томская область (118), Тульская область (49), Тюменская область (112), Удмуртская республика (100–102). *Erinaceus europaeus* – Владимирская область (58, 67), Костромская область (70, 78), Московская область (39, 40, 42, 43, 48, 57), Нижегородская область (81), Новгородская область (7), Смоленская область (2, 9, 21), Тверская область (6, 8, 10, 16, 20, 33, 34, 38), Тюменская область (114), Удмуртская Республика (98), Ярославская область (56). Особи со смешанным генотипом – Московская область (39–41, 44, 46, 48).

всего на севере и северо-западе восточно-европейского ареала обоих видов.

Как следует из рис. 1, в разных частях зоны симпатрии соотношение двух видов ежей и особей со смешанным генотипом различно. На севере Московской обл. по сравнению с южной частью зоны симпатрии увеличена доля *E. europaeus*. В окрестностях Владимира, Дмитрова и севернее встречен уже только *E. europaeus*. Самое южное местонахождение *E. europaeus* отмечено на юго-западе Московской области вблизи г. Чехова. Далее на юг и по генетическим, и по морфологическим данным распространен только *E. roumanicus*. В Приокско-Террасном заповеднике чистый

E. europaeus не найден, но, помимо *E. roumanicus*, встречены гибриды и южные ежи с митотипом *E. europaeus* (Zolotareva et al., 2021).

Анализ диагностической ценности черепных признаков ежей в чистых популяциях и контактной зоне Московской области

Характеристика качественных и количественных признаков чистых и гибридных особей представлена в табл. 1, 2 и на рис. 2а, 2б.

После предварительного анализа качественных признаков было определено, что строение нижнечелюстного отверстия и количество подбородочных

Таблица 1. Качественные и количественные признаки в строении черепов *E. europaeus* и *E. roumanicus* в чистых популяциях (по данным М. В. Зайцева, 1982, 1984 и Ф.А. Темботовой, 1999) и в зоне симпатрии Московской области (МО).

	НЧИ	НИ	носовые кости (% особей)		челюстно-предчелюстной шов (% особей)			Вормиева кость (% особей)	
			с перехватом	без перехвата	угол <45	угол >45	зубчатый	есть	нет
<i>E. europaeus</i> , чистые	≥0.79 (0.81)	≥9.0 (13.14)	100	—	92.5	7.5	—	—	100
<i>E. roumanicus</i> , чистые	<0.79 (0.76)	<9.0 (6.92)	2,5	97.5	15.5	53.0	31.5	95.5	4.5
<i>E. europaeus</i> , МО	0.83	11.8	100	—	80	20	—	10	90
<i>E. roumanicus</i> , МО	0.78	6.83	—	100	27.7	38.5	34.6	80.8	19.2
Ee x Er, МО	0.77	5.92	—	100	83	17	—	100	—

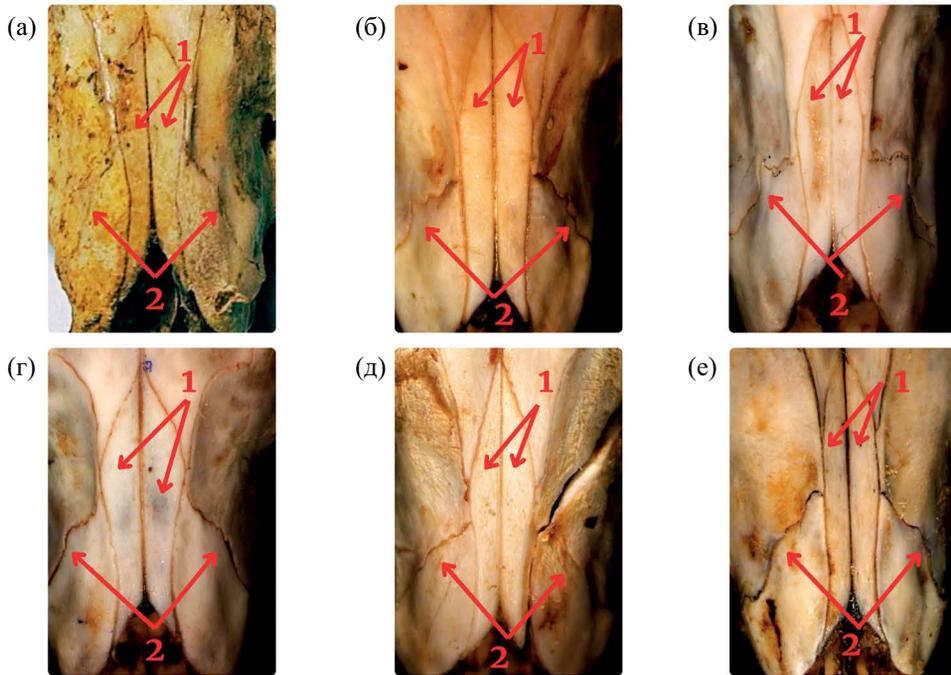
Примечание. Указаны значения НЧИ и НИ, разделяющие два вида, и в скобках среднее значение для вида, приведенное в публикациях Зайцева (1982, 1984).

Таблица 2. Качественные и количественные признаки особей со смешанным генотипом.

Шифр образца по коллекции ЗММУ/ в генетическом анализе	Вероятность принадлежности к классам гибридов: F1, F2, backcross с <i>E. roumanicus</i> (ВхEr), с <i>E. europaeus</i> (ВхЕе,)				Вормиева кость 0 — нет, 1 — есть	НЧИ ≥0,79 — Ee (0); <0,79 — Er (1)		НИ ≥9 — Ee (0); <9 — Er (1)		Длина шва naso-praeaxillare (мм)	ширина носовых костей (мм)		Длина носовых костей (мм)
	F1	F2	ВхЕе	ВхEr		абсолют. значение	бинар. показатель	абсолют. значение	бинар. показатель		max	min	
	208824/Ch6m	0.382	0.318	0.282									
207260/Ch18f	0.048	0.080	0.0004	0.872	1	0.82	0	6.77	1	0.6	5.2	3.4	23
207253/Ch24f	0.001	0.054	0.000	0.920	1	0.81	0	5.88	1	2.6	4.4	3.4	20
207263/Krasngr	0.000	0.114	0.000	0.197	1	0.78	1	4.74	1	3.6	4	3.8	18
207259/Ch8m	0.007	0.230	0.0003	0.762	1	0.74	1	5.71	1	1.8	3.8	2.8	16
207261/NK2013	0.001	0.507	0.001	0.491	1	0.75	1	6.07	1	2.4	3.4	2.8	17

Примечание. Количественные признаки НЧИ и НИ представлены в виде абсолютных значений (графа «абсолютное значение») и в виде бинарных чисел 0 и 1 (графа «бинарный показатель»), где 0 — признак, характерный для *E. europaeus*, 1 — для *E. roumanicus*. Вероятность принадлежности к тому или иному классу гибридов указана по результатам NewHybrids в публикации Zolotareva et al., 2021.

А Носовые кости (1) и челюстно-предчелюстной шов (2)



Вормиева кость

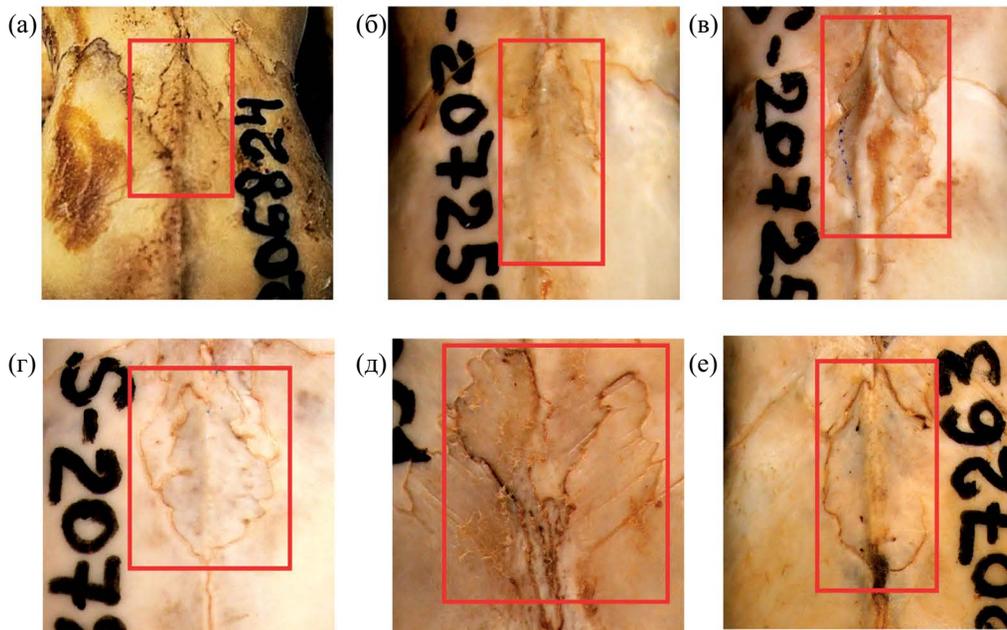
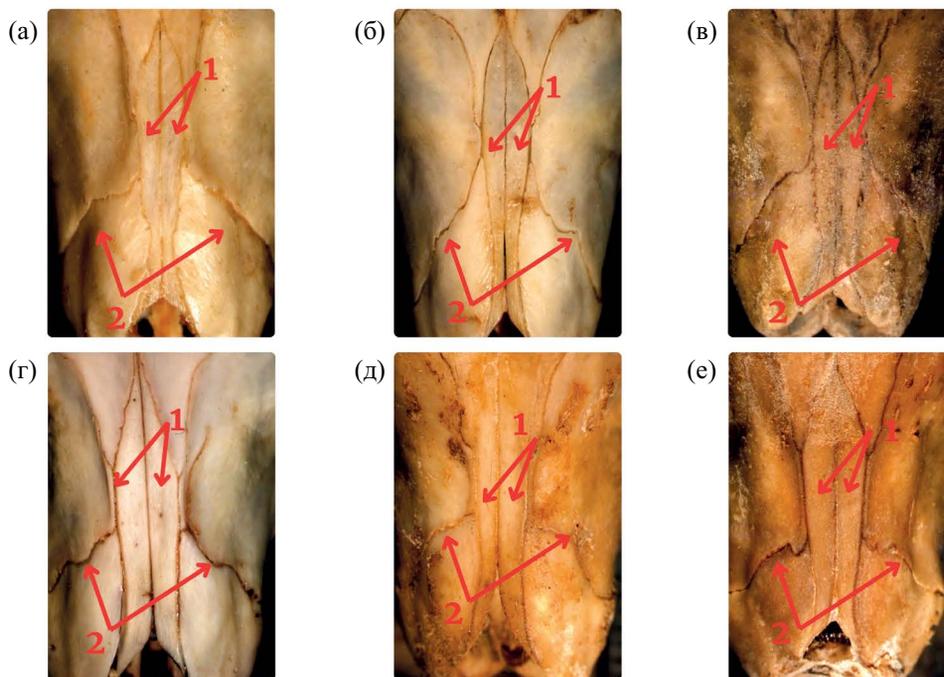


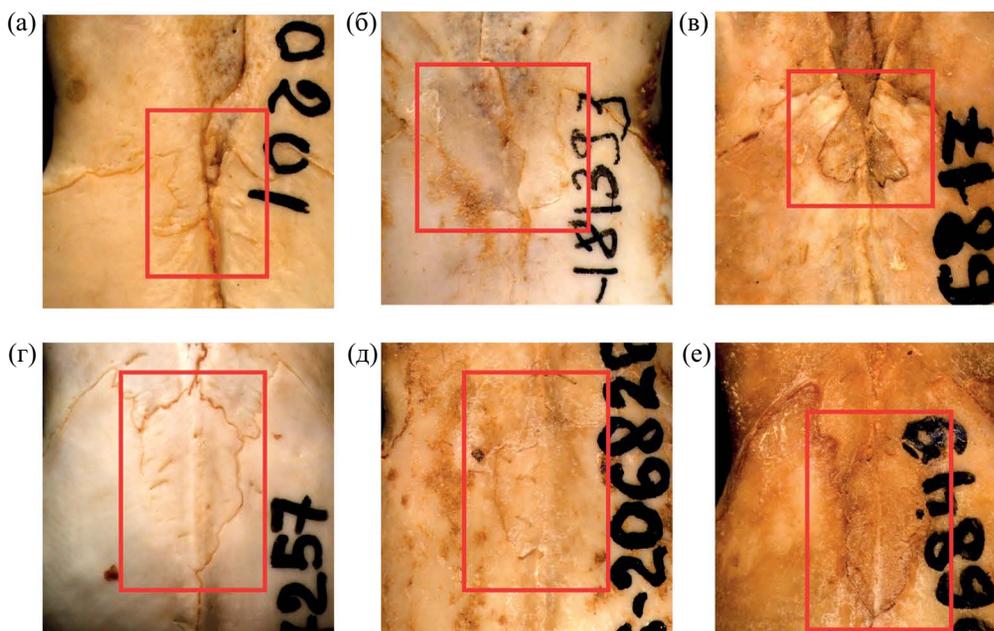
Рис. 2. Черепные признаки ежей *E. europaeus* и *E. roumanicus* из Московской области. Со смешанным генотипом (а): А – S206824, Б – S207253, В – S207259, Г – S207260, Д – S207261, Е – S207263.

1 – носовые кости: широкие прямые носовые кости без перехватов, соответствуют типу 2б, 3 и 4 по Зайцеву (1984), характерны для *E. roumanicus*. 2 – челюстно-предчелюстной шов: А – шов под углом < 45°, Б, Е – зубчатый шов, Г – зубчатый с одной стороны и < 45° с другой, В, Д – > 45°. Вормиева кость присутствует у всех представленных

Б Носовые кости (1) и челюстно-предчелюстной шов (2)



Вормиева кость



черепов. Чистые виды ежей (б): А, Б, В – *E. europaeus*, Г, Д, Е – *E. roumanicus*. 1 – носовые кости: А, Б, В – тонкие кости с перехватом (тип 1 и 2а по Зайцеву, 1984) у *E. europaeus*, широкие прямые носовые кости без перехватов (типу 2б, 3 и 4 по Зайцеву, 1984) у *E. roumanicus*. 2 – челюстно-предчелюстной шов: А, Б, В – разные швы слева и справа: зубчатый или $< 45^\circ$ у *E. europaeus*; зубчатый (Г, Е) и $> 45^\circ$ (д) у *E. roumanicus*. Вормиева кость: отсутствует у *E. europaeus* (А, Б, В) и присутствует у *E. roumanicus* (Г, Д, Е)

отверстий не могут достоверно идентифицировать даже виды в чистых популяциях. Поэтому в дальнейшем анализе эти два признака не использовались. Но к списку качественных признаков после проведения измерений были добавлены индексы, которые, согласно данным М.В. Зайцева, дифференцируют чистые виды в зависимости от диапазона значений. Так, при оценке НЧИ пограничным было определено значение 0.79. НЧИ ≥ 0.79 в 88.4% случаев характерен для представителей *E. europaeus*, тогда как у *E. roumanicus* этот показатель меньше 0.79 в 83.3%. За границу, разделяющую *E. europaeus* и *E. roumanicus*, для НИ было взято значение равное 9.0. Для *E. europaeus* НИ ≥ 9.0 , а для *E. roumanicus* НИ < 9.0 у более, чем 90% особей (Зайцев, 1982).

Из табл. 1 видно, что ежи из смешанной популяции по черепным индексам и строению носовых костей соответствуют тому или иному виду из чистых популяций. По двум другим признакам (строение челюстно-предчелюстного шва и вормиевой кости) состояние, не характерное для вида, обнаруживается

более часто. Например, для чистых популяций *E. roumanicus* вормиева кость в строении черепа встречается в 95.5% случаев, а в смешанной популяции уже в 80.8%. То есть признак «отсутствие вормиевой кости», характерный для *E. europaeus*, в смешанной популяции двух видов у *E. roumanicus* встречается в 4.2 раза чаще, чем у *E. roumanicus* из чистой популяции. В строении челюстно-предчелюстного шва мы также наблюдаем увеличения доли черепов с нехарактерным для вида признаком в 1.8 раза (с 15.5% в чистых популяции до 27.7% в смешанной).

Аналогичную тенденцию мы видим и при сравнении *E. europaeus* из чистой и из смешанной популяции. Если в чистой популяции европейского ежа отсутствие вормиевой кости была выявлена в 100% случаев, то в смешанной популяции этот показатель снизился до 90%. А нехарактерное для *E. europaeus* строение челюстно-предчелюстного шва у ежей из смешанной популяции встречается в 2.7 раза чаще, чем в чистой популяции (20% против 7.5%).

Особь со смешанным генотипом обнаруживают признаки *E. roumanicus* по четырем из пяти

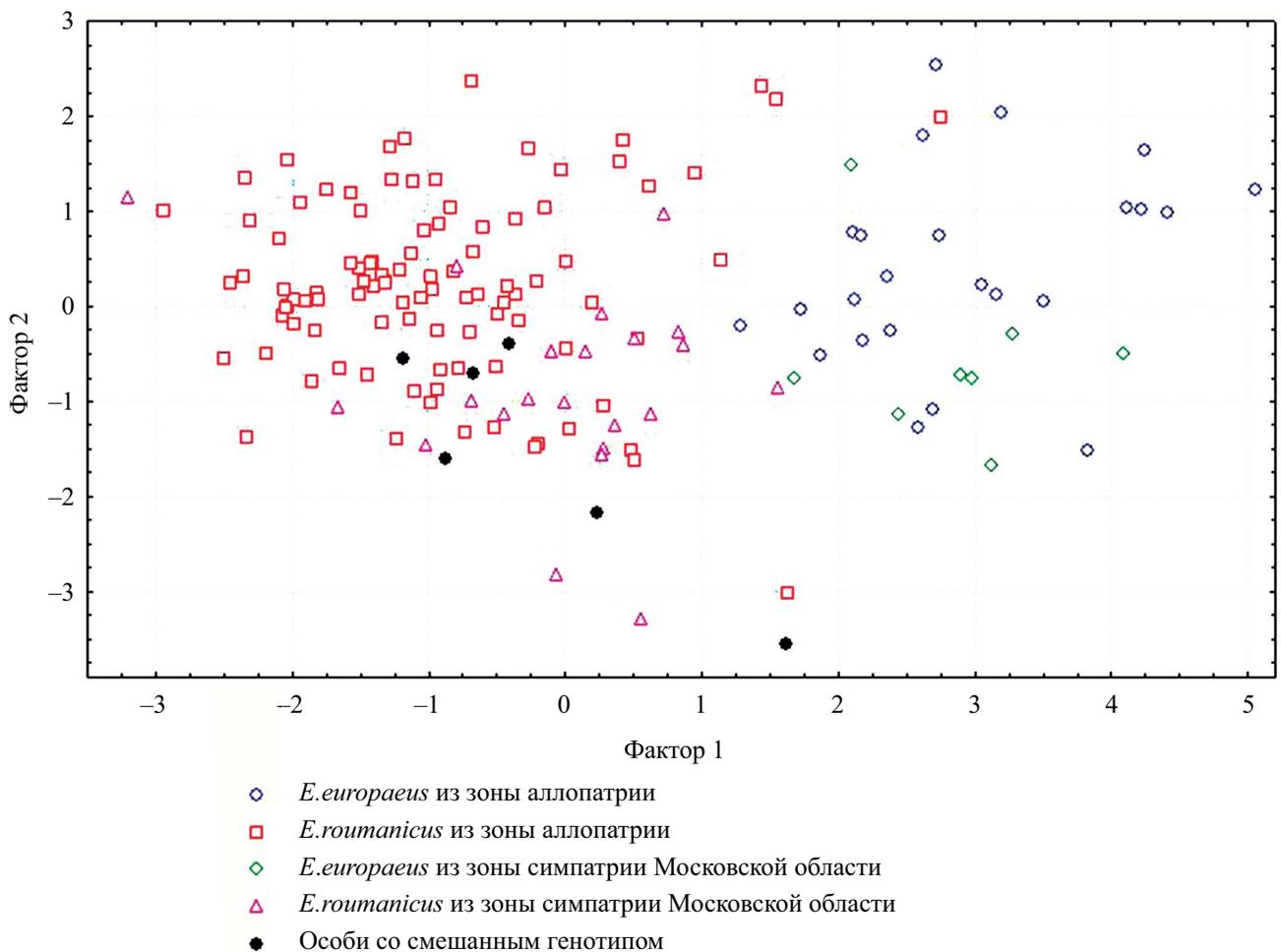


Рис. 3. Результаты дискриминантного анализа. Распределение особей в пространстве двух первых дискриминантных осей.

признаков (НЧИ, НИ, строение носовых костей и наличие вормиевой кости). А вот строение челюстно-предчелюстного шва у всех типированных особей скорее характерно для *E. europaeus*.

Результаты дискриминантного анализа и анализа главных компонент по количественным признакам показывают, что *E. roumanicus* и *E. europaeus* хорошо отличаются друг от друга, хотя и с некоторым перекрытием (рис. 3, 4).

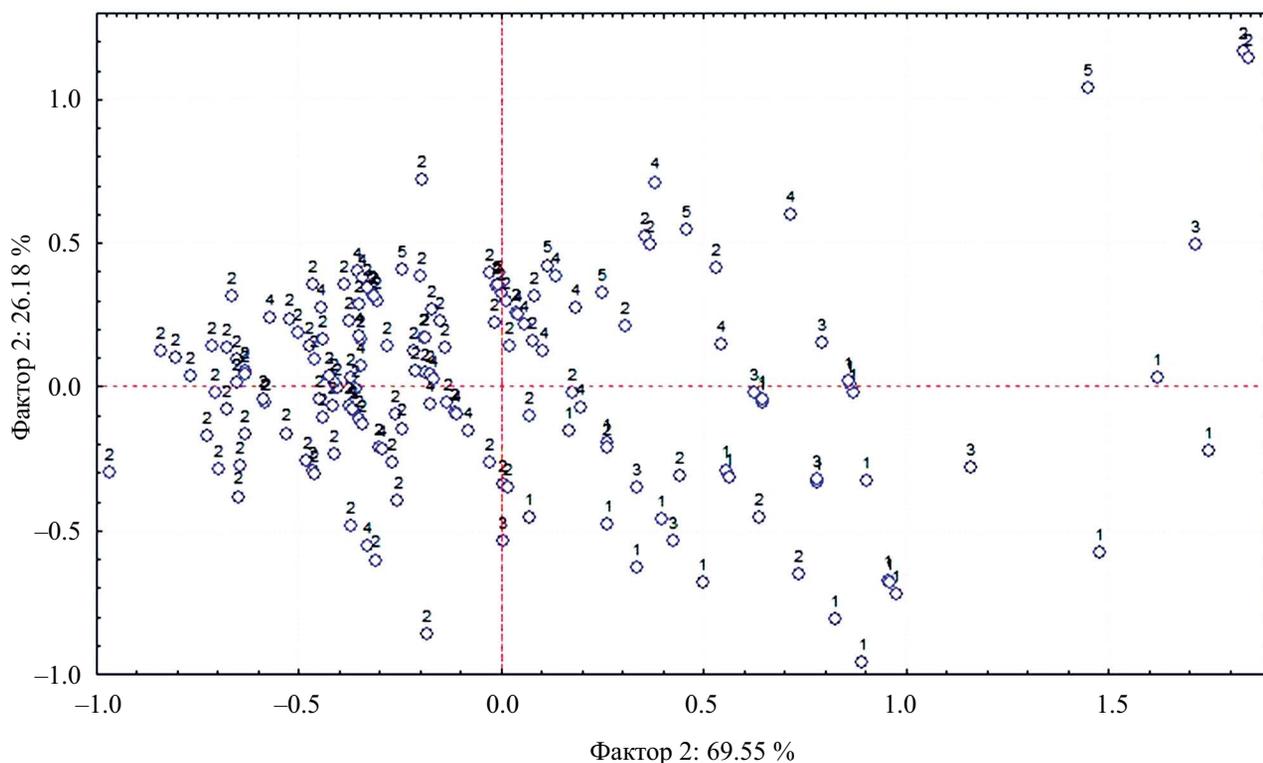
Распределение чистых особей обоих видов из смешанной популяции контактной зоны близко к таковому для чистых аллопатрических популяций. Особи со смешанным генотипом попадают в группу *E. roumanicus*.

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Результаты анализа черепных признаков ежей из северо-восточноевропейской зоны симпатрии показали, что в зоне контакта двух видов ежей

в Московской области происходит увеличение встречаемости нехарактерных для вида особенностей строения черепа по сравнению с чистыми популяциями, что логично рассматривать как следствие гибридизации. Данный факт может затруднять определение видовой принадлежности отдельно взятой особи в смешанной популяции и требовать использования дополнительных методов диагностики в спорных случаях. И качественные, и количественные признаки позволяют разделить *E. roumanicus* и *E. europaeus*, однако в какой степени возможна идентификация гибридных особей, остается неясным. Исследованные нами ежи со смешанным генотипом по краниологическим признакам тяготеют к *E. roumanicus*, что, однако, коррелирует с преобладанием в их генотипах доли генов последнего вида, в частности для большинства из них наиболее вероятный вариант генетической диагностики – бэкросс на *E. roumanicus* (Zolotareva et al., 2021).

Изучение морфологических признаков гибридов дает более четкое представление о морфологических



- 1 – *Erinaceus europaeus* из зоны аллопатрии
- 2 – *Erinaceus roumanicus* из зоны аллопатрии
- 3 – *Erinaceus europaeus* из зоны симпатрии
- 4 – *Erinaceus roumanicus* из зоны симпатрии
- 5 – Особи со смешанным генотипом

Рис. 4. Результаты анализа главных компонент. Распределение особей в пространстве двух первых главных компонент.

границах видов и в перспективе в сочетании с геномными данными может объяснить характер и механизм взаимосвязи морфологических и генетических изменений. Однако обширная интрогрессивная гибридизация приводит к серьезным затруднениям в диагностике близкородственных морфологически сходных форм и их гибридов.

Например, давно известны очевидные сложности определения видов и гибридов рода *Martes* по краниальным признакам (Юргенсон, 1947). Хотя популяции куницы и соболя в зоне симпатрии сохраняют генетическую обособленность, фенотипы отдельных особей не всегда коррелируют с их реальной видовой или гибридной принадлежностью: часть генетических гибридов фенотипически не отличается от родительских форм (Рожнов и др., 2013). В результате краниометрический анализ серийного материала позволяет судить о соотношении в выборках особей чистых видов и их гибридов, но не позволяет сделать заключение о принадлежности особи к одной из трех форм. Дискриминантный анализ данных геометрической морфометрии формы и расположения слуховых барабанов куницы, соболя и кидасов показал, что все три формы демонстрируют значимые статистические отличия (Монахов, Успенская, 2013). В сравнительном статистическом анализе пропорций фронтальной части черепа соболя и куницы также была обнаружена видовая специфика (Монахов, 2020). Однако не очевидно, что все перечисленные признаки и приемы их анализа могут помочь в идентификации конкретных особей.

Еще большие проблемы известны в диагностике и систематике *Lepus* spp. Рекуррентная гибридизация у зайцев стала причиной проявления неотличимых морфологических признаков у потомков гибридов (Liu *et al.*, 2011), что сильно усложнило филогенетику и систематику *Lepus* (Ferreira *et al.*, 2021). Например, исследование таксономической принадлежности нескольких видов зайцев в Синьцзяне по морфологическим данным и геномным маркерам (однонуклеотидные ядерные полиморфизмы – SNP) указали на обширную гибридизацию и интрогрессию, которые привели к генетическому смешению и существованию большого числа морфологически переходных форм (Shan *et al.*, 2024). В этой работе показано, что для целого ряда образцов видовая принадлежность, установленная по морфологическим признакам, не соответствует результатам таксономического генотипирования по геномным SNP-маркерам.

Наше исследование по ежам рода *Erinaceus* проведено на ограниченной выборке гибридных особей обыкновенных ежей. В последующем необходимо увеличить количество образцов со смешанным генотипом, что, возможно, позволит обнаружить морфологические признаки,

отличающие гибридов обыкновенных ежей от особей с чистым генотипом. В настоящий момент мы можем констатировать что надежное определение ежей в зоне контакта невозможно, т.к. бэккроссы на *E. roumanicus* оказываются крайне близки к генетически чистым представителям этого вида.

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Исследование выполнено при поддержке гранта РФФИ №24-14-00025.

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Авторы данной работы заявляют, что у них нет конфликта интересов.

СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

В данной работе отсутствуют исследования человека или животных.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Бажанов В. С. Гибриды сусликов (к вопросу о межвидовой гибридизации в природе) // Доклады АН СССР. 1944. Т. 13. № 7. С. 321–322.
- Богданов А. С., Банникова А. А., Пирусский Ю. М., Формозов Н. А. Первое генетическое свидетельство гибридизации обыкновенного и южного ежей (*Erinaceus europaeus* и *Erinaceus roumanicus*) в Подмосковье // Известия РАН. Серия биологическая. 2009. № 6. С. 760–765.
- Боркин Л. Я., Литвинчук С. Н. Гибридизация, видообразование и систематика животных // Труды Зоологического института РАН. 2013. Приложение № 2. С. 83–139.
- Зайцев М. В. Географическая изменчивость краниологических признаков и некоторые вопросы систематики ежей подрода *Erinaceus* (Mammalia, Erinaceinae) // Тр.ЗИН АН СССР. 1982. № 115. С. 92–117.
- Зайцев М. В. К систематике и диагностике ежей подрода *Erinaceus* (MAMMALIA, ERINACEINAE) фауны СССР // Зоологический журнал. 1984. Т. 63. № 5. С. 720–730.
- Лавренченко Л. А. Гибридогенное видообразование у млекопитающих: иллюзия или реальность? // Журнал Общей биологии. 2013. Т. 74. № 4. С. 53–267.
- Лисенкова А. А., Лебедев В. С., Ундрахбаяр Э., Богатырева В. Ю., Мельникова М. Н., Назаров Р. А.,

- Роговин К.А., Суров А.В., Шенброт Г.И., Банникова А.А. Филогения видового комплекса *Dipus saggita* по результатам секвенирования ядерных генов // Доклады Российской академии наук. Науки о жизни. 2023. Т. 509. № 1. С. 155–160.
doi: 10.31857/S2686738922700159
- Монахов В.Г. Видоспецифичность строения фронтальной части черепа у соболя (*Martes zibellina*) и куницы лесной (*Martes martes*). Зоологический журнал. 2020. Т. 99. № 11. С. 1298–1306.
doi: 10.31857/S0044513420080073
- Монахов В.Г., Успенская О.Д. К морфологической определенности гибрида соболя и лесной куницы // Доклады Академии Наук. 2013. Т. 448. № 6. С. 732–736.
doi: 10.7868/S0869565213060261
- Павлинин В.Н. Тобольский соболь. Свердловск: Б. и., 1963. 112 с.
- Рожнов В.В., Пищулина С.Л., Мещерский И.Г., Симакин Л.В. О соотношении фенотипа и генотипа соболя и лесной куницы в зоне симпатрии на северном Урале // Вестник Московского Университета, сер. 16, Биология. 2013. № 3. С. 23–26.
https://doi.org/10.1234/XXXX-XXXX-2013-3-23-26
- Саварин А.А. Об изменчивости брегматической кости в черепе северного белогрудого ежа (*Erinaceus concolor roumanicus*) с территории Беларуси // Экосистемы, их оптимизация и охрана. 2013. № 8. С. 114–122.
- Темботова Ф.А. Сверхкомплектность черепа ежей (ERINACEIDAE, INSECTIVORA) России и прилегающих территорий // Зоологический журнал. 1999. Т. 78. № 1. С. 69–77.
- Юргенсон И.Б. Кидас – гибрид соболя и куницы // Тр. Печоро-Илычского заповедника. 1947. № 5. С. 145–179.
- Eliášová K., Lucas Lledó J.I., Grau J.H., Loudová M., Bannikova A.A., Zolotareva K.I., Beneš V., Hulva P., Černá Volfíková B. Contrasting levels of hybridization across the two contact zones between two hedgehog species revealed by genome-wide SNP data // Heredity. 2022. V. 129. № 5. P. 305–315.
doi: 10.1038/s41437-022-00567-5.
- Anderson E.C., Thompson E.A. A model-based method for identifying species hybrids using multilocus genetic data // Genetics. 2002. V. 160. P. 1217–1229.
doi: 10.1093/genetics/160.3.1217
- Ermakov O.A., Surin V.L., Titov S.V., Tagiev A.F., Luk'yanenko A.V., Formozov N.A. A molecular genetic study of hybridization in four species of ground squirrels (*Spermophilus*: Rodentia, Sciuridae) // Russian Journal of Genetics. 2002. V. 38. №7. P. 950–964.
doi: 10.1023/A:1016395722664
- Ferreira M.S., Jones M.R., Callahan C.M., Farello L., Toleza Z., Suchentrunk F., Boursot P., Mills L.S., Alves P.C., Good J.M., Melo-Ferreira J. The legacy of recurrent introgression during the radiation of hares // Systematic Biology. 2021. V. 70. P. 593–607.
https://doi.org/10.1093/sysbio/syaa088
- Hrabe V. Variation in cranial measurements of *Erinaceus europaeus occidentalis* (Insectivora, Mammalia) // Ibidem. 1976. V. 25. № 4. P. 303–314.
- Kratochvil J. Zur Kenntnis der Igel der Gattung *Erinaceus* in der SSR (Insectivora, Mamm.) // Zoologické Listy. 1975. V. 24. P. 297–312.
- Liu J., Yu L., Arnold M.L., Wu C.H., Wu S.F., Lu X., Zhang Y.P. Reticulate evolution: Frequent introgressive hybridization among Chinese hares (genus *Lepus*) revealed by analyses of multiple mitochondrial and nuclear DNA loci // BMC Evolutionary Biology. 2011. V. 11. P. 223.
https://doi.org/10.1186/1471-2148-11-223
- Poduschka W., Poduschka C. Kreuzungsversuche an mitteleuropäischen // Igel Saügetierkd Mitt. 1983. V. 3. P. 1–12.
- Rodl P. Unterscheidungsmerkmale am Schädel bei *Erinaceus europaeus* Linne 1758 und *Erinaceus roumanicus* Barret-Hamilton 1900 // Lynx. 1966. V. 6. № 1. P. 131–138.
- Shan W.-J., Li Z.-R., Dai H.-Y., P.-C. Dong, Y.-C. Zhang. Taxonomic status of hares (*Lepus* spp.) in Xinjiang, China (Lagomorpha: Leporidae): An integrative approach // Zoologica Scripta. 2024. V. 53. P. 282–298.
doi: 10.1002/adma.201803144
- Weiß C.H. StatSoft, Inc. Tulsa, OK.: STATISTICA, version 8 // AstA. 2007. V. 91. P. 339–341.
www.statsoft.com
- Wolf P. Unterscheidungsmerkmale am Unterkiefer von *Erinaceus europaeus* L. und *Erinaceus concolor* Martin // Ann. Natur. Mus. Wien. 1976. V. 80. № 4. P. 337–341.
- Zolotareva K.I., Belokon M.M., Belokon Y.S., Rutovskaya M.V., Hlyap L.A., Starykov V.P., Politov D.V., Lebedev V.S., Bannikova A.A. Genetic diversity and structure of the hedgehogs *Erinaceus europaeus* and *Erinaceus roumanicus*: evidence for ongoing hybridization in Eastern Europe // Biological Journal of the Linnean Society. 2021. V.132. P. 174–195.
doi:10.1093/biolinnean/blaa135

Morphological features of hedgehogs *Erinaceus europaeus* and *E. roumanicus* from the contact zone of the Moscow region

K. I. Zolotareva^{1, #}, V. S. Lebedev², M. V. Rutovskaya³, N. Y. Feoktistova³,
A. V. Surov³, A.A. Bannikova⁴

¹Federal State Budgetary Institution of Science Federal Research Centre Southern Scientific Centre of the Russian Academy of Sciences, Chekhov pr., 41, Rostov-on-Don, 344006 Russia

²Zoological Museum, Moscow State University, ul. B. Nikitskaya, 2, Moscow, 125009 Russia

³Severtsov Institute of Ecology and Evolution, Russian Academy of Sciences, Leninskii pr., 33, Moscow, 119071 Russia

⁴Lomonosov Moscow State University, Moscow, 119991 Russia^{##}

[#]e-mail: kate.matthews@yandex.ru

The variability of cranial traits of genotyped hedgehogs *Erinaceus europaeus* and *E. roumanicus* was studied in the contact zone of Moscow region, where both species interbreed, producing viable offspring. Discriminant analysis and principal component analysis showed that the distribution of the genetically pure individuals of *E. roumanicus* and *E. europaeus* in the contact zone is close to that of pure allopatric populations. Hedgehogs with a mixed genotype in craniological traits look like *E. roumanicus*, which correlates with the predominance of the genes of the latter species in their genotypes; in particular, most of them are backcrosses to *E. roumanicus*. Thus, reliable morphological identification of hedgehogs in the hybridization zone is impossible, since backcrosses to *E. roumanicus* are extremely close to genetically pure representatives of this species.

Keywords: interspecific hybridization in nature, cranial features, contact zone, Eastern Europe, *Erinaceus*