

УДК 599.322:575.83

ЭКСПЕДИЦИОННЫЕ МАРШРУТЫ ДЕВЯНОСТЫХ – ВКЛАД В ИССЛЕДОВАНИЕ ГЕНЕТИЧЕСКОЙ ДИФФЕРЕНЦИАЦИИ СУСЛИКОВ ПАЛЕАРКТИКИ

© 2014 г. Л. В. Фрисман^{1,2}, В. П. Кораблёв², М. В. Цвирка²,
О. В. Брандлер³, Е. А. Ляпунова³

¹Институт комплексного анализа региональных проблем ДВО РАН, Биробиджан 679016, Россия

²Биолого-почвенный институт ДВО РАН, Владивосток 690022, Россия

³Институт биологии развития им. Н.К. Кольцова РАН, Москва 113994, Россия

e-mail: l.frisman@mail.ru

Поступила в редакцию 15.03.2013 г.

Рассматривается вклад серии экспедиций, организованных д.б.н., проф. Н.Н. Воронцовым в девятидесятые годы прошлого столетия в генетические исследования сусликов рода *Spermophilus* Палеарктики. Исследованы размах и характер внутри- и межвидовой генетической дифференциации сусликов рода *Spermophilus* Палеарктики. Проведен анализ групп “спорных” таксонов рода путем сопоставления признаков, разрабатываемых для разных структурных уровней (кариотипического, аллозимного, ДНК, морфологического, биоакустического). Полученные данные рассматриваются с точки зрения применения в разработке таксономической системы, процесса видообразования, эволюционной истории отдельных таксонов и рода *Spermophilus* Палеарктики в целом. Анализ генетической дифференциации у палеарктических *Spermophilus* отражает разные этапы процесса становления и развития видов. Пары генетически близких таксонов *S. suslicus* и *S. odessanus*, *S. pygmaeus* и *S. musicus*, представляют собой независимые филетические линии, развивающиеся в рамках аллопатричных ареалов. Таксоны надвидовой группы “major” и географические формы *S. undulatus* представляют собой иной пример. Настоящее время – это период проверки “защищенности геномов” различающихся генетически, и ранее независимо эволюционировавших членов групп видов. Подтверждена гипотеза о трех разновременных вселениях сусликов из Неарктики в Палеарктику.

Ключевые слова: *Spermophilus*, генетическая дифференциация, таксон, эволюция, видообразование.

DOI: 10.7868/S0044513414070071

Идеальным объектом для исследования эволюционных изменений, сопровождающих процесс видообразования, является род, в пределах которого представлено достаточно большое число разнокачественных видов – от видов с незавершенной морфологической дивергенцией до *species bona*. Желательно, чтобы были представлены различные структуры видовых ареалов: по размерам – от локальных до обширных; по внутривидовой подразделенности – от сплошных до системы изолятов, разделенных непреодолимыми географическими барьерами; по взаимоположению ареалов различных видов – аллопатрические, парапатрические и т.д. Виды сусликов рода *Spermophilus* Cuvier 1825 соответствуют всем вышеперечисленным требованиям. Не удивительно, что этот род был выбран Н.Н. Воронцовым в качестве природного модельного объекта эволюционных и таксономических исследований.

Род *Spermophilus* распространен в умеренных широтах от Австрии до северо-восточной оконечности Азии и от Аляски до восточной оконечности Северной Америки. Южные границы ареалов представителей этого рода доходят до Монголии и Северного Китая в Евразии и до Мексики в Северной Америке. Суслики *Spermophilus*, в массе своей, являются обитателями открытых пространств. Они освоили степи, прерии, тундру, полупустыни и некоторые облесенные территории.

Несмотря на то, что морфологическая дифференциация сусликов находится под пристальным вниманием исследователей уже почти два века, сформировались противоречивые представления о числе и границах систематических единиц этого рода. К середине 60-х годов двадцатого века в Палеарктике количество выделяемых видов сусликов не превышало 13, при этом различными авторами выделялось от 6 до 12 видов (Огнев, 1947; Ellerman, Morrison-Scott, 1951; Виноградов, Про-

мов, 1952; Громов и др., 1965; Бобринский и др., 1965). Неоднозначность трактовки количества и объема видов определялась как наличием групп морфологически слабо различимых таксонов, так и обнаружением таксонов с высоким уровнем внутривидовой дифференциации. Группами морфологически близких “спорных” видов являлись 1) *S. pygmaeus* — *S. musicus* 2) *S. citellus* — *S. xanthoprymnus*, 3) так называемая группа “major”, в которой выделялось от 1-го до 4-х видов и 4) *S. undulatus* — *S. parryi*. Однако наблюдалась и обратная тенденция: представитель группы “major” *S. erythrogeomys* с разных берегов р. Иртыш показывает морфологические различия, превышающие таковые между другими видами этой группы. Для длиннохвостого суслика *S. undulatus* характерны значительные морфологические различия обитателей его западных (протянувшихся от Джунгарского Алатау и Монголии до южного Прибайкалья) и восточных (Забайкалье, Приамурье, Якутия) регионов, при значительной близости последних с восточным соседом — арктическим сусликом. Внесение ясности в таксономию “спорных” групп требовало иных, неморфологических потенциально дискриминационных характеристик.

Происходившее во второй половине 20 века последовательное появление и развитие генетических методов — сначала анализ кариотипов, затем электрофоретический анализ водорастворимых белков и иммунологические исследования, а позже различные методы анализа нуклеиновых кислот предоставили обширное поле для исследования генетических характеристик. В середине 60-х годов 20-го века Н.Н. Воронцовым были инициированы генетические исследования *Spermophilus* Палеарктики. В его работах осуществлялся принцип — выполнение анализа признаков всех доступных структурных уровней на едином материале, с организацией больших экспедиционных маршрутов, позволяющих в относительно короткий промежуток времени собрать материал на огромных просторах отечественной Палеарктики.

Первые “суслиные” экспедиционные пробеги, относящиеся к сибирскому и дальневосточному этапам деятельности Николая Николаевича, были осуществлены в конце 60-х и начале 70-х годов прошлого столетия. Главным результатом этого периода исследований была кариотипическая инвентаризация рода (Воронцов, Ляпунова, 1969, 1970 и др.). Собранный материал был также использован для разрабатываемых работ по электрофоретическому исследованию белков, главным образом географической изменчивости отдельных маркерных локусов (Воронцов и др., 1975; Vorontsov et al., 1980 и др.), в иммуногенетических исследованиях (Воронцов и др., 1981) и в начальных работах по сравнительному изучению

ДНК, проводимых на основе метода кинетики реассоциации (Ginatulina et al., 1982 и др.).

Следующий большой “суслиный” экспедиционный пробег был проведен в 1991—1996 гг. силами лаборатории цитогенетики Института биологии развития РАН. Экспедиции 1991—1992 гг. были финансово поддержаны грантом, полученным для изучения мировой фауны беличьих R.G. Hargison, R.S. Hoffmann, E. Jensen, P.V. Sherman. На материале этих экспедиций продолжился анализ кариотипов, проводилось многолокусное исследование аллозимной дифференциации на внутри- и межвидовом уровнях, были развернуты работы по исследованию ДНК различными методами. В последнем направлении материал, собранный в данном пробеге, используется и сейчас.

К настоящему времени значительная часть данных (кариологических, молекулярно-генетических (включая биохимических), полученных по результатам этого генетического маршрута и касающихся отдельных групп таксонов, уже опубликована (Фрисман и др., 1999; Кораблев и др., 2003; Цвирка и др., 2006 и т.д.). Были подтверждены аллозимная дискретность восьми исследованных тогда таксонов и присутствие нескольких уровней межвидовой аллозимной дифференциации (Межжерин и др., 1999). В задачи настоящего исследования входит: рассмотреть размах и характер внутри- и межвидовой аллозимной генетической дифференциации палеарктических *Spermophilus*, опираясь на анализ всего собранного материала данного экспедиционного пробега; провести анализ групп “спорных” таксонов, сопоставляя дифференциацию признаков, разрабатываемых для разных групп структурных уровней (морфология, биоакустика, кариотипы, аллозимы и ДНК); рассмотреть полученные данные с точки зрения таксономической системы и эволюционной истории палеарктических *Spermophilus*.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Материал настоящего исследования представлен в табл. 1 и на рис. 1. Проведен электрофорез белков в крахмальном геле с последующим гистохимическим окрашиванием. Применялись буферные системы, условия электрофоретического разделения и окрашивания по методикам Пастера с соавторами (Pasteur et al., 1988) и Кристиансона (Kristjansson, 1963). Несмешанные генетические дистанции для малочисленных выборок (Nei, 1978) рассчитаны и UPGMA-дендрограмма построена с помощью блока компьютерных программ Biosys-1 (Swofford, Selander, 1981). Статистическое оценивание полученных данных проводилось с помощью программы Excel.

Таблица 1. Таксономическая принадлежность, места сбора материала и количество отловленных экземпляров

| № пп | Таксон | Локалитет | Количество животных |
|---|-----------------------------------|---|---------------------|
| 1 | <i>S. citellus citellus</i> | Молдавия, Каменский р-н, западный берег р. Днестр, с. Жабка | 7 |
| 2 | <i>S. xanthoprymnus</i> | Армения, Талинский р-н, 10 км восточнее Верин Талина | 7 |
| <i>S. suslicus</i> : 34-хромосомная форма левобережья р. Днепр | | | |
| 3 | <i>S. s. suslicus</i> | Украина, Харьковская обл., 7 км к западу от п. Шевченко | 1 |
| 4 | <i>S. s. suslicus</i> | Украина, Харьковская обл., Велико-Бурлукский р-н, с. Нестеровка | 2 |
| 5 | <i>S. s. suslicus</i> | Украина, Луганская обл., окр. г. Беловодск | 2 |
| 6 | <i>S. s. suslicus</i> | Россия, Белгородская обл., Валуйский р-н, с. Леоновка | 7 |
| 7 | <i>S. s. guttatus</i> | Россия, Московская обл., Каширский р-н, правый берег р. Оки, п. Кропотово | 2 |
| 8 | <i>S. s. guttatus</i> | Россия, Ульяновская обл., Николаевский р-н, Николаевка | 18 |
| <i>S. suslicus</i> : 36-хромосомная форма правобережья р. Днепр (<i>S. odessanus</i>) | | | |
| 9 | <i>S. s. boristhenicus</i> | Украина, Киевская обл., 15 км на юго-запад от г. Фастово | 1 |
| 10 | <i>S. s. boristhenicus</i> | Украина, Кировоградская обл., г. Кировоград, аэродром | 2 |
| 11 | <i>S. s. boristhenicus</i> | Украина, Кировоградская обл., Новгородский р-н, п. Новгородка | 2 |
| 12 | <i>S. s. boristhenicus</i> | Украина, Днепропетровская обл., с. Гончарка (3 км от п. Соленое) | 6 |
| 13 | <i>S. s. boristhenicus</i> | Украина, Николаевская обл., с. Мегея | 1 |
| 14 | <i>S. musicus musicus</i> | Россия, Кабардино-Балкария, Приэльбрусье, 10 км от п. Эльбрус (Баксанское ущелье) | 14 |
| 15 | <i>S. p. pygmaeus</i> | Россия, Саратовская обл., Питерский р-н, д. Козловка | 15 |
| 16 | <i>S. p. pygmaeus</i> | Россия, Саратовская обл., Дергачевский р-н, д. Степановка | 19 |
| 17 | <i>S. p. pygmaeus</i> | Россия, Саратовская обл., Ровенский р-н, д. Тарлыковка | 3 |
| 18 | <i>S. major major</i> | Россия, Ульяновская обл., Новоспасский р-н, окр. с. Маловка | 5 |
| 19 | <i>S. m. major</i> | Россия, Саратовская обл., Балаковский р-н, окр. г. Балаково | 3 |
| 20 | <i>S. m. major</i> | Россия, Саратовская обл., Рогачевский р-н, окр. д. Степановка | 7 |
| 21 | <i>S. erythrognys erythrognys</i> | Россия, Новосибирская обл., Карасукский р-н, окр. п. Карасук | 8 |
| 22 | <i>S. e. heptneri</i> | Казахстан, Павлодарская обл., Аксукский р-н., п. Кызыл-Жар | 2 |
| 23 | <i>S. e. brevicauda</i> | Казахстан, Алма-Атинская обл., Чиликский р-н, пос. Толкин | 3 |
| 24 | <i>S. e. brevicauda</i> | Казахстан, Алма-Атинская обл., Чиликский р-н, пос. Тескенсу | 2 |
| 25 | <i>S. e. brevicauda</i> | Казахстан, 149-й км шоссе Алма-Ата – Нарынкол | 5 |
| 26 | <i>S. e. brevicauda</i> | Казахстан, Алма-Атинская обл., Чиликский р-н, окр. п. Прудхоз | 3 |
| 27 | <i>S. e. pallidicauda</i> | Монголия, Средне-Гобийский аймак, 50 км юго-западнее г. Мандалговь | 17 |
| 28 | <i>S. e. pallidicauda</i> | Монголия, Южно-Гобийский аймак, 50 км юг-юго-западнее г. Даланзадгад | 2 |
| 29 | <i>S. e. pallidicauda</i> | Монголия, Южно-Гобийский аймак, хр. Гурван-Сайхан, 15–20 км западнее г. Даланзадгад | 4 |
| 30 | <i>S. fulvus nigrimontanus</i> | Казахстан, окрестности аэропорта г. Алматы (Алма-Аты), левый берег р. Алмаатинка | 5 |
| 31 | <i>S. f. orlovi</i> | Казахстан, Уральская обл, Бурлинский р-н, п. Урда | 2 |
| 32 | <i>S. f. orlovi</i> | Россия, Саратовская обл, Ровенский р-н, с. Тарлыковка | 1 |
| 33 | <i>S. relictus rallii</i> | Казахстан, урочище Бычкокнак | 1 |
| 34 | <i>S. relictus relictus</i> | Узбекиста, Тянь-Шань, Кураминский хребет, Ангренское плато, перевал Чапанкуйды | 12 |
| 35 | <i>S. dauricus</i> | Россия, Читинская обл., Ононский р-н, устье р. Усть-Ималка | 9 |
| 36 | <i>S. undulatus jacutensis</i> | Россия, Центральная Якутия, д. Тулагино | 16 |

Таблица 1. Окончание

| № пп | Таксон | Локалитет | Количество животных |
|------|-------------------------------|---|---------------------|
| 37 | <i>S. u. intercedens</i> | Россия, Восточное Забайкалье, Читинская обл., окрестности с. Нижний Цасучей | 18 |
| 38 | ** <i>S. u. intercedens</i> | Россия, Восточное Забайкалье, Читинская область, окрестности с. Нижний Цасучей | 13 |
| 39 | ** <i>S. u. menzbieri</i> | Россия, Амурская обл., окрестности с. Безозерное | 10 |
| 40 | ** <i>S. u. menzbieri</i> | Россия, Амурская обл., окрестности с. Арсеньевка | 8 |
| 41 | ** <i>S. u. evermanni</i> | Россия, Республика Алтай, долина р. Катунь, окрестности с. Черга | 8 |
| 42 | ** <i>S. u. evermanni</i> | Россия, Республика Алтай, Онгудайский р-н, п. Онгудай | 1 |
| 43 | ** <i>S. u. evermanni</i> | Россия, Республика Алтай, Онгудайский р-н, п. Каракол | 1 |
| 44 | <i>S. parryi leucostictus</i> | Россия, Магаданская обл., южные пределы Колымского нагорья, окрестности пос. Атка | 6 |

** Сборы 2004–2005 гг. Использована таксономическая система по: Громов, Ербаева, 1995; Загороднюк, Федорченко, 2002.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Собранный материал позволил провести анализ аллозимной дифференциации практически всех (за исключением *S. alaschanicus*) палеарктических видов сусликов и сопоставить дифферен-

циацию популяционного, подвидового и видового уровней. *Spermophilus* Палеарктики показывают высокий уровень аллозимной дифференциации. Только четыре (*Ldh-1*, *Mor-2*, *Aat-2*, и *Sdh*) из 26 исследованных интерпретационных локусов оказались мономорфны и идентичны во всех вы-

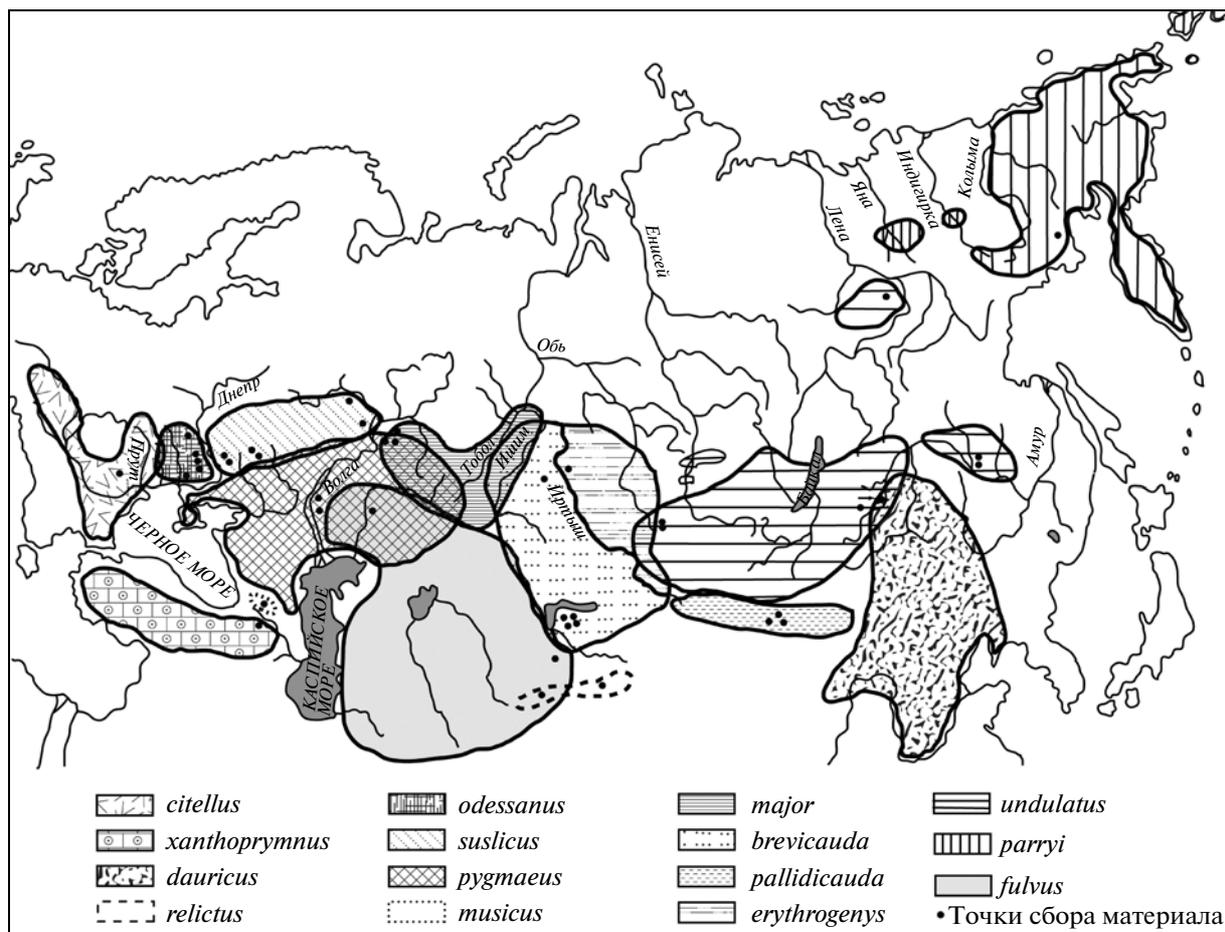


Рис. 1. Карта мест сбора материала. Схемы ареалов палеарктических *Spermophilus* даны по: Пантелеев с соавторами (1990) с изменениями.

Таблица 2. Показатели аллозимной дифференциации *Spermophilus* Палеарктики

| | Группы сравнения | Число пар сравнений | Генетические дистанции* D _{Nei, 1978} | Число локусов без общих аллелей (из 26) |
|---|--|---------------------|---|---|
| 1 | Популяции | 21 | 0–0.05, <u>0.02</u> , 0.01 | 0 |
| 2 | Подвиды | 13 | 0.01–0.08, <u>0.04</u> , 0.01 | 0 |
| 3 | species bona (=“хорошие” виды) | 139 | 0.16–0.71, <u>0.39</u> , 0.02 | 2–13 |
| Спорные таксоны (виды – группы подвидов?) | | | | |
| 4 | <i>S. undulatus</i> – <i>S. parryi</i> | 2 | 0.36 | 8 |
| 5 | <i>S. undulatus</i> “запад”–“восток” | 2 | 0.19–0.2, <u>0.19</u> | 2 |
| 6 | <i>S. odessanus</i> – <i>S. suslicus</i> | 16 | 0.08–0.17; <u>0.16</u> ; 0.01 | 2 |
| 7 | Таксоны группы “major” | 56 | 0.06–0.28; <u>0.16</u> ; 0.07 | 0–5 |
| 8 | <i>S. musicus</i> – <i>S. pygmaeus</i> | 2 | 0.06 | 1 |
| 9 | <i>S. citellus</i> – <i>S. xanthopymnus</i> – <i>S. relictus</i> – <i>S. dauricus</i> | 9 | 0.24–0.61; <u>0.42</u> ; 0.07 | 5–7 |
| 10 | <i>S. relictus</i> – <i>S. relictus rallii</i> | 1 | 0.35 | 8 |

Генетические дистанции: минимальное и максимальное значения, среднее, доверительный интервал для среднего.

борках. По шести локусам (Ldh-5, Mdh-1, Gp-1, Lap, Es-гемолизата-1, Es-D эритроцитов) один и тот же аллельный вариант обнаружен в выборках всех рассматриваемых таксонов. Другие аллели этих локусов встречаются лишь в отдельных выборках. Большая часть исследованных локусов (16 из 26), а именно (Idh-1, Idh-2, Aat-1, Sod-1, Sod-2, Pgd, Es-1, Es-2, Es-col, Hb, Hbb, Alb-1, Alb-2, pre-Alb, post-Alb, Tf) показывают фиксацию альтернативных аллелей в выборках, принадлежащих к разным видам. Однако число межвидовых фиксаций локусов между сравниваемыми парами морфологически “хороших” (общепризнанных в классических зоологических исследованиях) видов изменяется от 2 до 13 (табл. 2), что отражает различающийся уровень дивергенции сравниваемых таксонов. Генетическая дифференциация на уровне подвидов, определяемая по коэффициентам генетических дистанций, лишь слегка превышает популяционную, при отсутствии локусов с фиксированными аллельными различиями. “Спорные” таксоны показывают разброс от значений уровня подвида до уровня “хороших” видов. Рассмотрим группы спорных таксонов более подробно.

Длиннохвостый (*S. undulatus* Pallas 1778) и арктический (*S. parryi* Richardson 1927) суслики. Первая половина 20 в. характеризуется неустоявшимся представлением о составе палеарктических *Urocitellus* – от нескольких видов (Оболенский, 1927; Пляттер-Плохоцкий, 1934) до единственного вида *S. undulatus* (Огнев, 1947; Виноградов, Громов, 1952; Бобринский и др., 1965 и т.д.), чей ареал протянулся до крайнего северо-востока Евразии. Однако неоднократно высказывались предположения о систематической близости восточно-сибирских и северо-американских длин-

нохвостых сусликов (J. Allen, 1903; Гептнер, 1939 и др.). Эти предположения нашли подтверждение в исследовании И.М. Громова, который на основании морфологических характеристик объединил восточно-сибирских, аляскинских и канадских длиннохвостых сусликов, признавая *S. parryi* и *S. undulatus* родственными самостоятельными видами. Арктический и длиннохвостый суслики – “виды с незавершенной морфологической дивергенцией” (Громов и др., 1965) – являлись первым объектом кариологической инвентаризации *Spermophilus* Палеарктики. Обнаруженные межвидовые различия в числе хромосом (Воронцов, Ляпунова, 1969а) подтвердили самостоятельный видовой статус *S. undulatus* и *S. parryi*. Как видно из табл. 2, аллозимные различия этих таксонов соответствуют уровню дифференциации “хороших” видов. Данные исследования цитохрома *b* мт ДНК (Ляпунова, 2002; Harrison et al., 2003) и RAPD-спектров продуктов амплификации (Цвирка и др., 2008; Цвирка и др., 2012) также отражают видовой уровень генетических различий этих таксонов.

В работах 80-х гг. было показано, что морфологически значительно различающиеся западные (*S. u. stramineus* Obolensky 1927, *S. u. evermanni* Brandt 1841) и восточные (*S. u. menzbieri* Ognev 1937 и *S. u. jacutensis* Brandt 1943) группы подвидов *S. undulatus* имеют идентичный кариотип, но при этом различаются на биохимическом уровне. Подробное исследование географической изменчивости встречаемости электрофоретических вариантов сывороточного белка трансферрина (Tf) у длиннохвостого суслика показывает заселение огромных пространств популяциями со сходными (Западная – Центральная Сибирь, Северо-за-

падная Монголия) или идентичными (Забайкалье, Якутия, Приамурье) генотипами (Воронцов и др., 1978). В Прибайкалье была обнаружена гибридная зона, где совместно встречаются аллели популяций различающихся регионов, в том числе и в гетерозиготном состоянии. Сопоставление аллозимной дифференциации по 26 локусам показывает, что голоценовые изоляты восточной формы (*S. u. intercedens* Ognev 1937, *S. u. jacutensis* и *S. u. menzbieri*) генетически близки между собой. Их аллозимные дистанции близки к уровню различий популяционных выборок. В то же время, аллозимные дистанции этих подвидов с представителем западной формы *S. u. evermanni* значительно превышают показатели подвидового уровня. Различие между западной и восточной формами показано и при анализе RAPD-спектров продуктов амплификации (Цвирка и др., 2012) и при анализе нуклеотидных последовательностей полноразмерного контрольного региона (D-loop) мт-генома (Капустина и др., 2011).

Узость гибридной зоны, дифференциация на морфологическом и молекулярно-генетическом уровнях, включая аллозимный уровень, позволяют предположить репродуктивную изоляцию между западной и восточной формами длиннохвостого суслика. Однако значительная часть его ареала, включая районы потенциальной зоны контакта этих форм, находится на территории Монголии. Исследования этого региона позволят в будущем внести большую ясность в их эволюционные взаимоотношения.

Крапчатый суслик (*Spermophilus suslicus* Guldenstaedt 1770). Внутривидовая морфологическая изменчивость крапчатого суслика проявляется в незначительных изменениях признаков в направлении север – юг (Громов, Ербаева, 1995). Различия в числе хромосом представителей этого вида были обнаружены уже в первых кариологических работах по исследованию наземных беличьих (Воронцов, Ляпунова, 1969а; Орлов и др., 1969; Denisov et al., 1969). Более поздние исследования, в том числе и на материале данного пробега (Кораблев, Ляпунова, 1996), показали, что в пределах ареала *S. suslicus* аллопатрически обитают две кариотипические формы. Первая форма с $2n = 36$, $NF = 72$ распространена от западной границы ареала до р. Днепр, а вторая с $2n = 34$, $NF = 68$ – от Днепра до Волги. Кариотипические различия между этими формами касаются числа и морфологии хромосом, а также локализации районов ядрышкового организатора. Подразделение крапчатого суслика на две кариотипические формы сопровождается дифференциацией этих форм на аллозимном уровне (Фрисман и др., 1999) при большом сходстве популяций внутри каждой из форм (табл. 2). Различия между хромосомными формами обнаружены при анализе ДНК, как ядерной – RAPD-спектров продуктов амплифи-

кации (Цвирка и др., 2003), так и митохондриальной – частичной последовательности контрольного региона мтДНК (Ермаков и др., 2011). Такой результат предполагает постепенное накопление генетических различий между исследуемыми формами, что допускает продолжительный период отдельной эволюции их филетических линий. Современный временной срез этих эволюционных линий наиболее полно соответствует понятию “потенциальные виды”, предложенному Майром (1996) для различающихся аллопатричных таксонов.

Малый (*S. pygmaeus* Pallas 1778) и кавказский горный (*S. musicus* Menetries 1832) суслики. Неопределенность таксономического ранга горного суслика обусловлена его слабыми морфологическими отличиями от малого суслика. Между *S. pygmaeus* и *S. musicus* обнаружены различия по характеристикам черепа (Голубев и др., 1976), строению отдельных хромосом, по количеству и локализации гетерохроматина (Воронцов, Ляпунова, 1969; Цвирка и др., 2000). Аллозимное сравнение горного суслика с малым показывает, что уровень генетической дистанции этих таксонов лишь слегка превышает подвидовой. Однако было обнаружено различие этих форм по трансферрину (Tf) при близком их сходстве либо идентичности всех других исследованных локусов. Ранее по этому же белку были обнаружены подобные различия между горным сусликом и малым сусликом из популяций правобережья Волги (Nadler et al., 1974). Судя по шкале относительной подвижности вариантов трансферринов, разработанной Ч. Надлером с соавторами (Nadler et al., 1974) для *Spermophilus*, право- и левобережные выборки малого суслика имеют различающиеся варианты Tf.

Обнаруженные различия между *S. pygmaeus* и *S. musicus* касаются характеристик нескольких уровней: морфологического, каротипического и молекулярно-генетического (аллозимы и митохондриальный геном). Так, использование качественных морфологических признаков позволило Голубеву с соавторами (Голубев и др., 1976) признать видовой статус горного кавказского суслика. Данные кариологических исследований подтверждают дифференциацию малого и горного сусликов. Наличие дискриминирующего белкового маркера (Tf) при относительно невысоких значениях аллозимных дистанций между выборками малого и горного суслика ($D_{Nei,1987} = 0.06$) предполагают соответствие горного суслика таксономическому статусу высоко дифференцированного подвида либо статусу потенциального вида. Данные RAPD-PCR анализа (Цвирка и др., 2003) свидетельствуют в пользу дифференциации *S. pygmaeus* и *S. musicus* на уровне самостоятельных видов. Однако обнаруженный уровень дифференциации этих таксонов несколько меньше,

чем у хромосомных форм крапчатого суслика. Следует отметить, что кариологические исследования включают популяции обеих частей ареала, разделенных р. Волга, тогда как в многолокусном аллозимном исследовании и RAPD-PCR анализе мы рассматривали выборки малого суслика только с левого берега Волги.

При исследовании звукового сигнала предупреждения об опасности Никольский с соавторами (2007) показали различия лево- и правобережных популяций малого суслика при сходстве последних с *S. musicus*. Ермаковым с соавторами (2006) при исследовании фрагмента контрольного региона мтДНК получены аналогичные результаты, что позволило им рассматривать горного суслика в качестве подвида малого.

Итак, складывается впечатление, что в настоящее время область распространения *S. pygmaeus* и *S. musicus* подразделяется на 3 изолированных участка: Приэльбрусье и два равнинных участка, разделенных р. Волга. Генетические данные предполагают самостоятельную эволюционную историю обитателей каждого из этих участков.

Суслики группы major. Современный ареал таксонов этой группы представляет собой серию больших и малых изолятов, разделенных веером крупных географических и экологических барьеров от Волги до Внутренней Монголии и от Новосибирской обл. до Синьцзяна. Не существует единого мнения ни о числе, ни об объеме видов в этой группе. На основании анализа морфологических характеристик выделяют либо один вид *S. major* Pallas 1779 (Бобринский и др., 1965; Кузнецов, 1975), либо два вида: *S. major*, включающий *erythrogegens* (Brandt 1841) в ранге подвида, и *S. pallidicauda* Satunin 1903 (Огнев, 1947; Ellermann, Morrison-Scott, 1951) или *S. major* и *S. erythrogegens*, включающий *pallidicauda* как подвид (Громов и др., 1965), либо три вида: *S. major*, *S. erythrogegens* и *S. brevicauda* Brandt 1943 = *intermedius* Brandt 1944 с подвидом *S. b. pallidicauda* (Огнев, 1947; Слудский и др., 1969). На основе различий в хромосомных наборах последний был восстановлен в самостоятельный вид *S. pallidicauda* (Орлов и др., 1978).

В рамках “пробега 90-х” исследование группы major проводилось на примере четырех пространственно-разобренных наборов выборок: из северо-западной (*major*), северо-восточной (*erythrogegens*), южной (*brevicauda*) и юго-восточной (*pallidicauda*) частей ареала группы. Кроме того, рассматривалась выборка центральной (левобережье Иртыша) части ареала (*heptneri*). Подробное описание результатов кариологического, аллозимного исследований и RAPD-PCR анализа этого материала представлено в ряде публикаций (Кораблев и др., 2003; Цвирка и др., 2006, 2006а и др.). Здесь же, рассматривая кариологические характеристики, обратим внимание на то, что 36-

хромосомные краснощекие суслики северо-восточной части ареала (*S. e. erythrogegens*), левобережья Иртыша (*S. e. heptneri*) и южного Казахстана (*S. e. brevicauda*) различаются между собой лишь размерами гетерохроматинового плеча на маркерной хромосоме (причем наблюдается внутрипопуляционный полиморфизм по этому признаку). Большой суслик (*S. major*) отличается от 36-хромосомных краснощеких сусликов наличием вторичной перетяжки на одной паре аутосом, локализацией районов ядрышкового организатора и относительным содержанием гетерохроматина в кариотипе. Животные из Монголии (*pallidicauda*) имеют наибольшие отличия от всех других представителей этой группы ($2n = 34$, локализация и количество вторичных перетяжек и ядрышковых организаторов). Учитывая весь комплекс исследованных цитогенетических характеристик (хромосомные наборы, морфология хромосом, распределение районов ядрышкового организатора и изменчивость размеров гетерохроматинных блоков маркерных хромосом) в данной группе сусликов можно выделить 3 формы, достигшие видового ранга кариологических различий, это — *major*, *erythrogegens* (объединенные правобережные *erythrogegens*, *heptneri* и *brevicauda*) и *pallidicauda*.

Аллозимные данные подтверждают возможность объединения форм *heptneri* и *brevicauda*. Они также показывают таксономически значимый уровень дифференциации северо-западной (*major*) и северо-восточной (*erythrogegens*) оконечностей ареала группы, как друг от друга, так и от южных форм (*brevicauda* + *pallidicauda*). Фиксация различий касается 2–5 локусов, состав которых меняется от таксона к таксону. Наибольшие отличия характеризуют сусликов северо-восточной (*erythrogegens*) оконечности ареала группы. Генетические дистанции между этой формой и остальными (кроме выборки *heptneri*) лежат в области минимальных значений различий “хороших” видов (см. табл. 2). Между выборками сусликов Монголии (*pallidicauda*) и Казахстана (*brevicauda*) не обнаружено фиксированных различий ни по одному из исследованных аллозимных локусов. Однако для двух локусов (Es-g-2 и Trf) сходство ограничивается лишь общими редкими аллелями, что обеспечило относительно высокий уровень значений генетических дистанций между формами (среднее значение $D_{Nei, 1978} = 0.1$), при значительном сходстве географических выборок внутри каждой из форм (средние значения $D_{Nei, 1978}$ 0.01 и 0.016). Судя по генетическим дистанциям таксономические формы *major*, *erythrogegens*, *brevicauda* и *pallidicauda* имеют уровень различий, равный или превышающий уровень различий между разнохромосомными формами крапчатого суслика, между “западной” и “восточной” формами длиннохвостого суслика, между горным и малым сусликами.

По данным RAPD-PCR в группе *major* выделяются две филогенетические линии, объединяющие формы *major* — *erythrogegens* и *brevicauda* — *heptneri* — *pallidicauda*. Следует отметить, что уровень генетической дифференциации между ними, рассчитанный по нескольким параметрам, включая генетические дистанции, значительно превышает уровень дифференциации между формами внутри каждой из них. Интерпретируя полученные генетические данные в ключе зоологической систематики, можно утверждать, что в группе *major* выделяется 4 таксона видового ранга: *S. major*, *S. erythrogegens*, *S. brevicuda* (с *heptneri* в ее составе) и *S. pallidicauda*. *S. erythrogegens*, согласно этим данным, ближе к *S. major*, чем к остальным краснощеким сусликам (Цвирка и др., 2006).

При исследовании изменчивости звукового предупреждающего об опасности сигнала Никольский и Румянцев (2004) обнаружили высокий уровень дифференциации таксонов *S. major*, *S. erythrogegens*, и южной формы, объединяющей *brevicauda* и *pallidicauda*. К сожалению, в нашем материале не было формы *carruthersi*, которая, при использовании методов биологической акустики, показывает наибольшие отличия от всех остальных форм.

Секвенирование нуклеотидных последовательностей гена цитохрома *b* митохондриальной ДНК (Спиридонова и др., 2006) показало различие таксонов *brevicauda*, *erythrogegens* и *pallidicauda*, а суслики *major*, отловленные из поселений между речья Тобола-Ишима, оказались гибридами с *brevicauda*.

Морфологические, генетические и биоакустические различия подтверждают правомочность наиболее дробного подразделения сусликов группы *major*, а именно, выделения в качестве единиц современного биоразнообразия самостоятельных таксонов *S. major*, *S. erythrogegens*, *S. brevicuda* и *S. pallidicauda*. “Основное биологическое значение вида — поддержание целостности хорошо сбалансированных гармоничных генных пулов” (Maуr, 1996), однако в группе *major* процесс формирования замкнутых геномных пулов еще не завершен. Общеизвестна широкая гибридная зона между большим и краснощеким сусликами. В связи с вышеизложенными данными складывается впечатление, что эта гибридная зона в действительности существует между большим и короткохвостым сусликами. Краснощекий суслик не только географически разобщен с ними (граница проходит по р. Обь), но и генетически дискретен. Повышенная эмбриональная смертность и существенная диспропорция в половой структуре гибридов в между речья Тобола-Ишима (Стариков, 1997), несомненно, указывают на присутствие элементов репродуктивной (постзиготической!) изоляции между таксонами группы “*major*” (*major* и *brevicauda*, в частности).

Видовые геномы группы *major* открыты и по отношению к внешним соседям. На юго-востоке ареала группы мы обнаружили гибрид *S. pallidicauda/S. alaschanicus*. На западе ареала группы встречаются гибриды между *S. major/S. pygmaeus*, *S. major/S. fulvus*, *S. major/S. suslicus* (Бажанов, 1944; Огнев, 1947; Титов, 1999), родительские формы которых являются членами смежного кластера аллозимной UPGMA дендрограммы (рис. 2). Результаты проведенного к настоящему времени анализа мт-ДНК (Ермаков и др., 2002; Спиридонова и др., 2006) выявляют интересный пример изолирующего механизма — различающуюся защищенность видовых границ геномов гибридирующих таксонов. Судя по распределению митотипов мтДНК, видовой геном *major* открыт для окружающих соседей, а геномы партнеров по гибридизации закрыты для него.

Анализ генетической дифференциации у палеарктических *Spermophilus* отражает разные этапы процесса становления и развития видов. Пары генетически близких таксонов *S. suslicus* и *S. odessanus*, *S. pygmaeus* и *S. musicus*, несомненно, представляют собой независимые филетические линии, развивающиеся в рамках аллопатричных ареалов.

Таксоны надвидовой группы *major* и географические формы *S. undulatus* представляют собой иной пример. Настоящее время — это период проверки “защищенности геномов” генетически различающихся и ранее независимо эволюционировавших членов этих групп. Для того чтобы обойти ограничение биологического определения вида, связанное с гибридизацией, Майр (Maуr, 1996) предлагает сохранять видовой ранг за теми формами, для которых “существование гибридной зоны не приводит к потере целостности различающихся генных пулов аллопатрических частей ареала”. Среди рассматриваемых нами таксонов с гибридными зонами наиболее близка к подобному определению видовой ранг различий западная и восточная формы длиннохвостого суслика, формирующие гибридную зону в Прибайкалье. Взаимоотношения таксонов группы *major*, в свете предполагаемой открытости геномных границ *S. major*, интригующе интересны и требуют подробного дополнительного исследования.

Высокий уровень аллозимных различий *S. citellus*, *S. xanthopymnus*, *S. relictus*, *S. dauricus*, объединяемых некоторыми систематиками в единый вид *S. citellus*, несомненно указывает на самостоятельный видовой ранг данных таксономических форм. На удивление высокий уровень аллозимных различий (различающиеся наборы аллелей по 8 локусам) обнаруживается при сравнении реликтовых сусликов, обитающих на изолированных участках хребтов системы Тянь-Шаня (*S. relictus rallii*) и части периферических хребтов Памиро-Алая (*S. relictus relictus*). В сборах

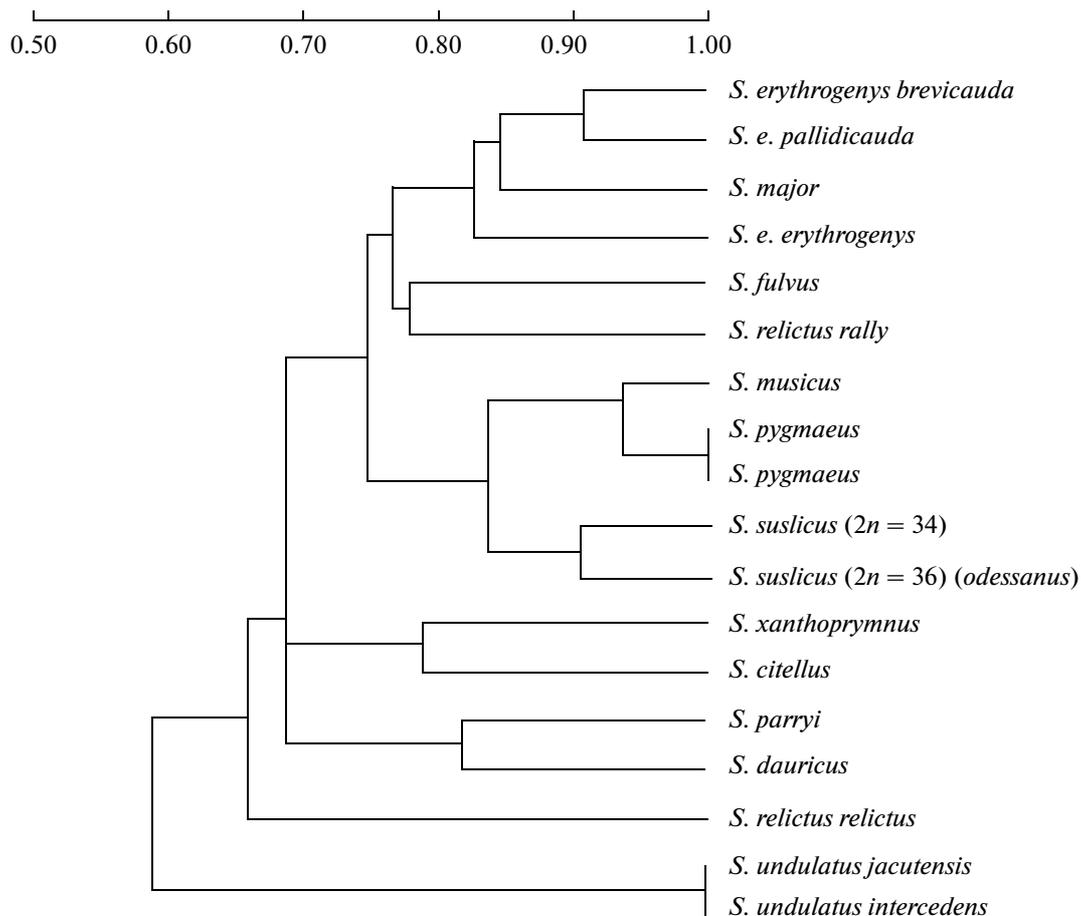


Рис. 2. Аллозимная UPGMA-дендрограмма *Spermophilus* Палеарктики.

1994–1995 гг. *S. r. relictus* представлен 12 экземплярами, а *S. r. rallii* — лишь одним экземпляром. В 1973 г. в нашем распоряжении были 6 экз. *S. r. relictus* и 1 экз. *S. r. rallii*, которые также показывали различие электрофоретических спектров, рассматриваемых нами в то время белков: гемоглобина и альбумина. Оба подвида оказались разобщенными и по *cytb* (Ляпунова, 2002, 2007). Громов (1963) подчеркивает высокий уровень морфологических и биологических различий обитателей этих регионов, не давая таксономическую интерпретацию их различий “в силу отсутствия материала с промежуточных территорий”. Нам остается только присоединиться к этому выводу.

Современный сценарий палеонтологических реконструкций происхождения мировой фауны сусликов предполагает, что суслики колонизировали Евразию в миоцене (Black, 1972; Qui, 1991). Суслики трибы Citellini на Евразийском континенте известны с фаун позднего виллафранка (2.5 млн лет) (Агаджанян, 2005).

Накопленные к настоящему времени генетические данные, дополняя друг друга, создают достаточно стройную схему эволюции *Spermophilus*.

Большой размах значений межвидовых генетических дистанций предполагает неодинаковый эволюционный возраст исследуемых таксонов, т.е. несколько всплесков видообразования. Наиболее близкая вспышка? к нашему времени — разделение эволюционных линий *pygmaeus* — *musicus*; *odessanus* — *suslicus*; *brevicauda* — *pallidicauda*. Возможно, что в этот же период или несколько ранее разделились географические формы длиннохвостого суслика.

Схема кариологической дивергенции, предложенная Воронцовым и Ляпуновой (1970), касается более раннего, по-видимому, эоплейстоценового этапа эволюции рода. Эта схема предполагает одну общую эволюционную линию для современных 36-хромосомных видов: *S. pygmaeus* — *S. musicus* — *S. major* — *S. erythrogegens* — *S. fulvus* — *S. relictus* — *S. dauricus*. Биохимические данные включают в эту эволюционную линию *S. suslicus*. Именно к этой эволюционной линии относятся и “недавно” отделившиеся 34-хромосомные *S. odesanus* и *S. pallidicauda*. Аллозимное отличие *S. relictus relictus* может определяться структурой его ареала, обуславливающей более высокую скорость эво-

люции в “заоблачных островных” системах, и не противоречит включению этого таксона в филетическую линию 36-хромосомных видов. Самостоятельность линии *citellus* – *xanthoprimum* подтверждается как кариологическими, так и аллозимными данными. Согласно кариологической схеме *S. undulatus* и *S. parryi* формируют независимые линии, включенные в эволюционные группы североамериканских таксонов. Материал, собранный в рамках экспедиционного маршрута 90-х гг., позволил провести сравнение палеарктических и неарктических сусликов на молекулярном уровне, показать один из путей филогении, исследовать эволюционную историю сусликов Голарктики и их взаимоотношений с родственными таксонами высокого ранга, используя полную последовательность митохондриального гена цитохрома *b* (Ляпунова, 2002; Harrison et al., 2003). Анализ эволюционной истории рода на основе молекулярных данных указал на более ранний период проникновения *Spermophilus* на территорию Евразии, чем это предполагается на основе изучения костных остатков. Получила подтверждение гипотеза о трех разновременных вселениях сусликов из Неарктики в Палеарктику (Ляпунова, 2002, 2007). Подтверждена принадлежность *S. parryi* и *S. undulatus* к северо-американским эволюционным линиям, объединяемым рядом авторов (Helgen et al., 2009) в рамках самостоятельного рода *Urocitellus*.

Проблема создания таксономической системы, являющейся отражением эволюционного процесса, актуальна и по сей день. Построение такой системы подразумевает выявление закономерностей видообразования и требует привлечения многочисленных подходов и методов, как классических, так и новых. Значительной частью такого исследования является экспедиция – ее тщательное планирование с целью максимально результативного сбора материала, основанного на знании группы, ее зоогеографии, экологии, биотопической приуроченности. Это Николай Николаевич делал исключительно виртуозно!

БЛАГОДАРНОСТИ

Настоящее исследование выполнено при частичной финансовой поддержке Конкурса проектов ДВО РАН (12-II-CO-06-019, 12-I-П28-02), РФФИ (11-04-00593, 12-04-92213), Программы президиума РАН “Живая природа: современное состояние и проблемы развития”.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Агаджанян А.К., 2005. Этапы эволюции сусликов северной Евразии // Бюллетень Московского общества испытателей природы, отд. Биол. Т. 111. № 5. С. 5–16.

Бажанов В.А., 1944. Гибриды сусликов (к вопросу о межвидовой гибридизации в природе // Доклады. АН СССР. Т. 13. № 7. С. 321–322

Бобринский Н.А., Кузнецов Б.А., Кузякин А.П., 1965. Семейство белыхы – families Sciuridae // Определитель млекопитающих СССР. М.: Просвещение. С. 257–269.

Виноградов Б.С., Громов И.М., 1952. Семейство Sciuridae – белыхы // Грызуны фауны СССР. М.–Л.: Изд-во АН СССР. С. 87–132.

Воронцов Н.Н., Жолнеровская Е.Н., Баранов О.К., 1981. Иммуносистематика сусликов Палеарктики (*Citellus*, Sciuridae, Rodentia). Серологическая дифференциация сусликов Палеарктики и подродовое членение рода // Зоологический журнал. Т. 60. С. 1070–1077.

Воронцов Н.Н., Ляпунова Е.А., 1969. Хромосомы сусликов Палеарктики (*Citellus*, Marmotinae, Sciuridae, Rodentia) // Млекопитающие: эволюция, кариология, фаунистика, систематика. Новосибирск. С. 41–47. – 1969а. Строение хромосом *Citellus undulatus* и история становления ареалов *Citellus undulatus* и *Citellus parryi* // Докл. АН СССР. Т. 187. № 1. С. 207–210. – 1970. Хромосомные числа и видообразование у наземных белыхых (Sciuridae, Xerinae et Marmotinae) Голарктики // Бюллетень Московского общества испытателей природы, отд. Биол. Т. 75. С. 112–116.

Воронцов Н.Н., Ляпунова Е.А., Надлер Ч.Ф., Хоффман Р.С., Сукерник Р.И., 1975. Генетические данные о происхождении якутского и амурского изолятов (*Citellus undulatus jacutensis* Brandt и *Citellus undulatus menzbieri* Ognev) // Бюллетень Московского общества испытателей природы, отд. Биол. Т. 80. № 5. С. 5–10.

Воронцов Н.Н., Фрисман Л.В., Надлер Ч.Ф., Ляпунова Е.А., Хоффман Р.С., Фомичева И.И., 1978. Популяционная генетика и геногеография диких млекопитающих. Сообщ. 1. Геногеография трансферринов и варианты глюкозо-6-фосфатдегидрогеназы в популяциях палеарктического длиннохвостого суслика *Citellus* (= *Spermophilus*) *undulatus* // Генетика. Т. 14. № 5. С. 805–816.

Гентнер В.Г., 1939. Систематическое положение длиннохвостых сусликов // Сб. трудов Гос. зоол. музея МГУ. Т. V. 184 с.

Голубев П.Д., Ширанович П.И., Сорокина З.С., 1976. К систематике сусликов Северного Кавказа // Зоологический журнал. Т. 55. Вып. 3. С. 426–436.

Громов И.М., 1963. Отряд Rodentia – грызуны // Млекопитающие фауны СССР. Т. 1. М.–Л.: Изд-во АН СССР. С. 266–638.

Громов И.М., Бибииков Д.И., Калабухов Н.И., Мейер М.Н., 1965. Триба Citellini // Фауна СССР. Т. 3. Вып. 2. Млекопитающие. М.–Л. С. 155–276.

Ермаков О.А., Суринов В.Л., Титов С.В., 2011. Генетическая изменчивость и дифференциация крапчатого суслика по данным секвенирования контрольного региона мтДНК // Известия Пензенского Гос. пед. ун-та. Естественные науки. № 25. С. 176–180.

Ермаков О.А., Титов С.В., Савинецкий А.Б., Суринов В.Л., Зборовский С.С. и др., 2006. Молекулярно-генетические и палеоэкологические аргументы в пользу

- конспецифичности малого *Spermophilus pygmaeus* и горного *Spermophilus musicus* сусликов // Зоологический журнал. Т. 85. № 12. С. 1474–1483.
- Загороднюк И.В., Федорченко А.А., 1995. Аллопатрические виды среди грызунов группы *Spermophilus suslicus* (Mammalia) // Вестник зоологии. Т. 29. № 5–6. С. 49–58.
- Капустина С.Ю., Брандлер О.В., Адьа Я., 2011. Молекулярно-генетическая дифференциация длиннохвостого суслика (*Urocitellus undulatus*, Marmotinae Sciuridae) // Териофауна России и сопредельных территорий. Материалы международного совещания. М.: Товарищество научных изданий КМК. С. 197.
- Кораблев В.П., Ляпунова Е.А., 1996. Изменчивость цитогенетических характеристик у крапчатого суслика *Spermophilus suslicus* Guld. 1770 // Генетика. Т. 32. № 1. С. 79–82.
- Кораблев В.П., Фрисман Л.В., Цвирка М.В., Ляпунова Е.А., Брандлер О.В., Воронцов Н.Н., 2003. Цитологическое и аллозимное исследование сусликов группы “major” (*Spermophilus*, Sciuridae, Rodentia) // Проблемы эволюции. Т. 5. Владивосток: Дальнаука. С. 151–166. — 2010. Характер дифференциации в надвидовой группе малого (*Spermophilus pygmaeus*) и горного *S. musicus* сусликов по комплексу генетических признаков // Целостность видов у млекопитающих. Материалы конференции. М.: Товарищество научных изданий КМК. С. 44.
- Кузнецов Б.А., 1975. Определитель позвоночных животных фауны СССР. Ч. 3: Млекопитающие. М.: Просвещение. 208 с.
- Ляпунова Е.А., 2002. Видообразование и филогения некоторых видов млекопитающих. Молекулярно-генетические подходы. Автореф. дис. ... докт. биол. наук. М.: МАКС-Пресс. 60 с. — 2007. Филогения голарктических сусликов, молекулярно-генетическое исследование // Бюллетень Московского общества испытателей природы, отд. Биол. Т. 112. Вып. 1. С. 3–12.
- Межжерин С.В., Брандлер О.В., Ляпунова Е.А., Морозов-Леонов С.Ю., Воронцов Н.Н., 1999. Генетические связи и дифференциация наземных белых Marmotinae Росонок, 1923 (Rodentia, Sciuridae) Палеарктики // Генетика. Т. 35. № 6. С. 756–76.
- Никольский А.А., 1984. К вопросу о границе ареалов большого (*Citellus major*) и краснощекого (*S. erythrogegnus*) сусликов в Северном Казахстане // Зоологический журнал. Т. 63. № 2. С. 1216–1225.
- Никольский А.А., Ермаков О.В., Титов С.В., 2007. Географическая изменчивость малого суслика (*Spermophilus pygmaeus*): биоакустический анализ // Зоологический журнал. Т. 86. № 11. С. 1379–1388.
- Никольский А.А., Румянцев В.Ю., 2004. Изменчивость звукового сигнала сусликов группы major (Rodentia, Sciuridae, Spermophilus) как модель географического видообразования // Зоологический журнал. Т. 83. Вып. 8. С. 1008–1017.
- Никольский А.А., Стариков В.П., 1997. Изменчивость звукового сигнала, предупреждающего об опасности, у рыжеватого (*Spermophilus major*) и краснощекого (*S. erythrogegnus*) сусликов в зоне контакта на территории Курганской области // Зоологический журнал. Т. 76. № 7. С. 845–857.
- Оболенский С.И., 1927. Предварительный обзор палеарктических сусликов (q.q. *Citellus* и *Spermophilopsis*) // Доклады АН СССР. С. 188–193.
- Огнев С.И., 1947. Род *Citellus* Oken // Звери СССР и прилежащих стран. Т. 5. М.–Л.: Изд-во АН СССР. С. 11–215.
- Пантелеев П.А., Терехина А.Н., Варшавский А.А., 1990. Экогеографическая изменчивость грызунов. М.: Наука. 374 с.
- Пляттер-Плохоцкий К.А., 1934. Вредные и полезные животные в сельском хозяйстве ДВК. Хабаровск: Дальгиз. 143 с.
- Слудский А.А., Варшавский С.Н., Исмаилов М.И., Капитонов В.И., Шубин И.Г., 1969. Млекопитающие Казахстана. Т. 1. Ч. 2: Грызуны (Сурки и суслики). Алма-Ата: Изд-во АН КазССР. 453 с.
- Спиридонова Л.Н., Челомина Г.Н., Тсуда К., Йонекава Х., Стариков В.П., 2006. Генетические свидетельства обширной интрогрессии генов короткохвостого суслика в зоне гибридизации *Spermophilus major* и *S. erythrogegnus*: данные секвенирования гена цитохрома b мтДНК // Генетика. Т. 42. № 7. С. 976–984.
- Стариков В.П., 1997. Биология грызунов на границах их ареалов в Южном Зауралье. Автореф. дис. ... докт. биол. наук. Екатеринбург 48 с.
- Титов С.В. 1999. Взаимоотношение крапчатого и большого сусликов в недавно возникшей зоне симпатрии. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Москва. 24 с.
- Фрисман Л.В., Кораблев В.П., Ляпунова Е.А. Воронцов Н.Н., Брандлер О.В., 1999. Аллозимная дифференциация разнохромосомных форм крапчатого суслика (*Spermophilus suslicus* Guld. 1770, Rodentia) // Генетика. Т. 35. № 3. С. 378–384.
- Цвирка М.В., Кораблев В.П., Ляпунова Е.А., Воронцов Н.Н., 2000. Различия цитогенетических характеристик в зонах симпатрии 36-хромосомных сусликов // Систематика и филогения грызунов и зайцеобразных. Сб. статей. М.: Териологическое общество РАН. С. 177–179.
- Цвирка М.В., Кораблев В.П., Челомина Г.Н., 2003. Генетическая дифференциация близких видов сусликов *Spermophilus musicus*, *S. pygmaeus*, *S. suslicus* (Rodentia, Sciuridae) // Материалы междунар. конф. “Систематика, филогения и палеонтология мелких млекопитающих”. СПб: ЗИН РАН. С. 228–230.
- Цвирка М.В., Челомина Г.Н., Кораблев В.П., 2006. Генетическая дифференциация, филогенетика и систематика пустынных сусликов подрода *Colobotis* (*Spermophilus*, Rodentia, Sciuridae) // Зоологический журнал. Т. 85. № 5. С. 629–640. — 2006а. Генетическое свидетельство гибридизации между бледнохвостым *Spermophilus pallidicauda* Satunin, 1903 и алашанским *S. alaschanicus* Buchner, 1888 сусликами в Монголии // Генетика. Т. 42. № 4. С. 530–537.
- Цвирка М.В., Кораблев В.П., 2012. Генетическая изменчивость и дифференциация длиннохвостого суслика (*Spermophilus undulatus*) по данным RAPD-PCR анализа // Вестник ТГУ. Биология. № 4 (20). С. 145–161.

- Цвирка М.В., Спиридонова Л.Н., Кораблев В.П., 2008. Молекулярно-генетические связи некоторых восточно-палеарктических видов сусликов рода *Spermophilus* (Sciuridae, Rodentia) // Генетика. Т. 44. № 8. С. 1108–1116.
- Allen J., 1903. Report on the Mammals collections in Northeast Siberia // Bulletin of the American Museum of Natural History. V. XIX. P. 139–142.
- Black C.C., 1972. Holarctic evolution and dispersal of Squirrel (Rodentia, Sciuridae) // Evol. Biol. № 6. P. 305–302.
- Denisov V., Bielianin A., Jordan M., Rudek Z., 1969. Karyological investigations of two species *Citellus* (*Citellus pygmaeus* Pall. and *Citellus suslicus* Guld.) // Folia biol. V. 17. P. 169–174.
- Ellermann J.R., Morrison-Scott T.C.S., 1951. Checklist of Palearctic and Indian Mammals. London: British Museum. 810 p.
- Ginatulina L.K., Ginatulin A.A., Lyapunova E.A., Vorontsov N.N., 1982. Genome analysis of the ground squirrels of the genus *Citellus* (Rodentia, Sciuridae). DNA reassociation kinetics and genome size of the eight species // Genetica (Hague). V. 59. № 3. P. 211–222.
- Harrison R.G., Bogdanowicz S.M., Hoffmann R.S., Yensen E., Sherman P.V., 2003. Phylogeny and Evolutionary History of the Ground Squirrels (Rodentia: Marmotinae) // J. Mammal. Evol. V. 10. № 3. P. 249–273.
- Helgen K., Cole R., Helgen L., Winson D., 2009. Genetic revision in the Holarctic Ground Squirrel genus *Spermophilus* // J. Mammal. V. 90. № 2. P. 270–305.
- Kristjansson F.K., 1963. Genetic control of two prealbumins in pigs // Genetics. V. 48. P. 1059–1061.
- Mayr E., 1996. What is species and What is not? // Philosophy of Science. V. 63. P. 262–277.
- Nadler C.F., Sukernic R.I., Hoffman R.S., Vorontsov N.N., Nadler C.F., Jr., Formicheva I.I., 1974. Evolution of the ground squirrels. 1. Transferrins in Holarctic populations of *Spermophilus* // Comp. Biochem. Physiol. A. V. 47. № 2. P. 663–681.
- Nei M., 1978. Estimation of average heterozygosity and genetic distance from a small number of individuals // Genetics. V. 89. P. 583–590.
- Pasteur N., Pasteur G., Bonchomme F., Catalan J., Britton-Davidian J., 1988. Practical isozyme genetics. Hebdsted Press: a division of John Wiley and sons. N.Y., Chichester Brisbane Toronto. 215 p.
- Qui Z.-D., 1991. The Neogene mammalian faunas of Erdemte and Harr Obo in Inner Mongolia (Nei Mongol) China. 8. Sciuridae (Rodentia) // Senckenbergiana Lethaea. V. 71. P. 223–255.
- Swofford D.R., Selander R.B., 1981. Biosys-1: a FORTRAN program for the comprehensive analysis of electrophoretic data in population genetic and systematic // J. Heredity. V. 72. P. 281–283.
- Vorontsov N.N., Frisman L.V., Lyapunova E.A., Mezhova O.N., Serdyuk V.A., Formicheva I.I., 1980. The effect of isolation on the morphological and genetical divergence of population // Genetica. V. 52–53. P. 339–359.

EXPEDITIONS OF THE 1990s AS A CONTRIBUTION TO RESEARCH OF GENETIC DIFFERENTIATION OF PALAEARCTIC GROUND SQUIRRELS

L. V. Frisman^{1, 2}, V. P. Korablev², M. V. Tsvirka², O. V. Brandler³, E. A. Lyapunova³

¹ Institute for Complex Analysis of Regional Problems, Far East Branch, Russian Academy of Sciences, Birobidzhan 679016, Russia

² Institute of Biology and Soil Sciences, Far East Branch, Russian Academy of Sciences, Vladivostok 690022, Russia

³ Koltsov Institute of Developmental Biology, Russian Academy of Sciences, Moscow 113994, Russia
e-mail: lfrisman@mail.ru

The results of genetic research of Palearctic ground squirrel (*Spermophilus*) carried out on the basis of the collection material from expeditions organized by N.N. Vorontsov in the 1990s are considered. The ranges of interspecific and intraspecific genetic differentiation of *Spermophilus* ground squirrels were investigated. The analysis of groups of “disputable” species was performed, as well as the comparison of the species differentiation according to the features characteristic of different structural levels (karyotype, allozyme, DNA, morphology, and bioacoustics). The data obtained are considered in terms of the development of the taxonomic system, the process of speciation, the evolutionary history of individual taxa, and the Palearctic genus *Spermophilus* in general. The analysis of Palearctic *Spermophilus* genetic differentiation reflects different stages of the species formation and development. *S. suslicus* and *S. odessanus*, as well as *S. pygmaeus* and *S. musicus*, are the independent pyletic lines that develop within allopatric areas. The “major” subspecies group and geographical forms of *S. undulatus* represent another example. The present time is a period to verify “genome closeness” of the earlier independently evolved species genomes that differ genetically (and not only genetically). The hypothesis of three stage migration in ground squirrel from Nearctic to Palearctic has been confirmed.

Keywords: *Spermophilus*, genetic differentiation, taxon, evolution, species formation.