

УДК 575.86:599.322.2

К ВОПРОСУ О ХРОМОСОМНОМ ВИДООБРАЗОВАНИИ НА ПРИМЕРЕ МАЛОГО (*SPERMOPHILUS PYGMAEUS* (PALLAS 1778)) И ГОРНОГО КАВКАЗСКОГО (*SPERMOPHILUS MUSICUS* (MÉNÉTRIES 1832)) СУСЛИКОВ (RODENTIA, SCIURIDAE)

© 2014 г. М. В. Цвирка, **В. П. Кораблёв**

Биолого-почвенный институт Дальневосточного отделения РАН, Владивосток 690022, Россия
e-mail: tsvirkamv@yandex.ru

Поступила в редакцию 18.03.2013 г.

Проанализированы и уточнены данные по кариологии двух близких видов голарктического рода *Spermophilus* – малого (*S. pygmaeus*), $2n = 36$, $NF = 72$, и горного кавказского (*S. musicus*), $2n = 36$, $NF = 72$, сусликов с помощью методов дифференциального окрашивания хромосом (C-, Ag-NOR- и G-окраски). Установлены строгие различия между ними по морфологии хромосом, типу хромосомных перестроек, количеству гомологичных хромосом, характеру распределения структурного гетерохроматина. Показано, что количество и локализация районов ядрышкового организатора не являются дифференцирующими признаками для пары видов *S. pygmaeus* – *S. musicus*: у малого суслика различия по числу ядрышкового организатора характеризуют межпопуляционный, у горного суслика – межиндивидуальный, временной и межпопуляционный уровни изменчивости. В свете современных данных обсуждаются эволюция кариотипов, таксономические взаимоотношения и история формирования ареалов малого и горного сусликов.

Ключевые слова: малый суслик, горный суслик, видообразование, хромосомы, кариотип, гетерохроматин.

DOI: 10.7868/S0044513414070150

Идея существования двух альтернативных путей видообразования: “обычного”, связанного с постепенным накоплением межпопуляционных различий и завершающегося возникновением репродуктивной изоляции, и “генетического”, начинающегося с возникновения репродуктивной изоляции за счет хромосомных перестроек до возникновения генных и экологических различий, была сформулирована Н.Н. Воронцовым (1960) задолго до выхода в свет работы Уайта (White, 1968) о моделях видообразования, получившей широкий отклик у биологов-эволюционистов. С тех пор исключительная роль хромосомного видообразования в эволюции многих групп млекопитающих с высоким темпом эволюции (и грызунов, в особенности) подчеркивалась неоднократно. Примеры хромосомного видообразования на основе перестроек Робертсоновского типа, инверсий участков хромосом, перестроек гетерохроматиновых участков, ставшие классическими, подробно рассматриваются в серии работ Воронцова и сотрудников его лаборатории (Ляпунова и др., 1984; Иваницкая, 1989; Vorontsov, Lyapunova, 1989). Одной из модельных групп, на примере которых изучались закономерности эво-

люционного процесса, стали палеарктические суслики рода *Spermophilus*.

В настоящей работе идея хромосомного видообразования обсуждается на примере близких видов рода *Spermophilus* – малого суслика (*S. pygmaeus* (Pallas 1778)) и горного кавказского (*S. musicus* (Ménétries 1832)). Напомним, что в Палеарктике суслики занимают обширную территорию от Восточной Европы до конечных пределов Дальнего Востока и Северной Азии. По современным представлениям насчитывают от 12 (Павлинов, Россолимо, 1987) до 14 (Пантелеев, 1998) видов, обитающих в сходных биотопах и имеющих, преимущественно, аллопатрические или парапатрические ареалы, на стыках которых нередко возникают гибридные поселения (Громов и др., 1965; Громов, Ербаева, 1995). Из-за высокого сходства морфологических и морфометрических параметров видовая диагностика в данной группе грызунов затруднена. Одним из четких критериев для дивергенции близких форм палеарктических представителей рода *Spermophilus* служит структура кариотипа. Благодаря стабильности этого признака удалось дифференцировать такие близкородственные виды, как *Spermophilus undulatus*

Характеристика материала, использованного в исследовании

Вид	Номер на карте	Место сбора материала	Число особей	Методика окраски
<i>S. pygmaeus</i>	1	Саратовская обл.: Дергачевский р-н, д. Степановка (л. б.)	4 самца, 5 самок	C-, Ag-NOR
	2	Питерский р-н, окр. д. Новотулка (л. б.)	7 самцов, 7 самок	C-, Ag-NOR
	3	Красноармейский р-н, с. Синенькие (п. б.)	2 самки	C-, Ag-NOR, G-
	4	Пензенская обл.: Ровенский р-н, окр. с. Тарлыковка (п. б.)	3 самки	C-, Ag-NOR, C-
	5	Дагестан: п. Сергокала (60 км на север от г. Дербент)	3 самца, 1 самка	C-, Ag-NOR, G-
	6	Казахстан: Кзыл-Ординская обл., п. Новоалексеевка (200 км на запад от г. Актюбинск)	1 самец, 2 самки	C-, Ag-NOR, G-
	7	Актюбинская обл., 20 км к западу от п. Иргиз	1 самка	C-, Ag-NOR, G-
<i>S. musicus</i>	8	Кабардино-Балкария: Приэльбрусье, Ирикское ущелье, 5 км от п. Эльбрус	3 самца, 7 самок	C-, Ag-NOR
	9	Баксанское ущелье, п. Эльбрус, окр. биостанции университета	3 самца, 7 самок	C-, Ag-NOR, G-

Примечание. П. б. и л. б. – право- и левобережье Волги, соответственно.

($2n = 32$) – *S. parryi* ($2n = 34$), *S. citellus* ($2n = 40$) – *S. xanthoprimum* ($2n = 42$), *S. xanthoprimum* ($2n = 42$) – *S. taurensis* ($2n = 40$) (Воронцов, Ляпунова, 1969, 1970; Gündüz et al., 2007). Различия между видами с одинаковой структурой кариотипа, а именно с $2n = 36$, $NF = 72$ (*S. dauricus*, *S. relictus*, *S. major*, *S. erythrogegnys*, *S. fulvus*, *S. suslicus*, *S. pygmaeus*, *S. musicus*) не столь очевидны (Воронцов, Ляпунова, 1969, 1970; Орлов и др., 1969 и др.). Таксономические взаимоотношения между морфологически и кариологически сходными формами до настоящего времени являются спорными. Эта же проблема не решена для малого и горного кавказского *S. musicus* сусликов: вопрос о таксономическом статусе последнего (самостоятельный вид или подвидовая форма малого суслика) остается открытым.

Комплексный анализ хромосомного набора с использованием методов дифференциального окрашивания дает возможность выявить критерии (цитогенетические маркеры) внутри- и межвидовой дифференциации и решить споры таксономического характера в близкородственных группах. Данное исследование было предпринято для оценки количественных и качественных цитогенетических различий у близких видов *S. pygmaeus* и *S. musicus*, а также для выяснения уровня генетической дифференциации, сопутствующей различным этапам видообразования.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Исследованы кариотипы 35 особей *S. pygmaeus* и 20 особей *S. musicus*. Исследованный материал

представлен в таблице. Нумерация популяций на карте (рис. 1) дана в соответствии с таблицей. В данной работе мы приняли трактовку Громова и Ербаевой (1995) о систематическом положении анализируемых видов сусликов и границах их ареалов.

Хромосомные препараты из суспензии клеток красного костного мозга готовили по стандартной методике (Ford, Hamerton, 1956), предварительно стимулируя метафазную активность хромосом (Lee, Elder, 1980). Рутинную окраску применяли в качестве контроля. Структурный гетерохроматин (С-окраска) выявляли с помощью методики Самнера (Sumner, 1972). С-окраску проводили на «состаренных» препаратах, выдержанных до окрашивания более 7 дней после фиксации. Для выявления районов ядрышкового организатора (Ag-NOR-окраска) применяли методику Мюнке и Шмиеди (Münke, Schmiadi, 1979) с некоторой модификацией. Кроме того, часть препаратов исследовали на гомологичность хромосом (G-сегментация, см. таблицу) по методикам, разработанным Сибрайтом (Seabright, 1971), Раджабли и Крюковой (Раджабли, Крюкова, 1973).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Общие характеристики хромосомных наборов исследованных видов сусликов, *S. musicus* и *S. pygmaeus*, такие же, как указано в ранних работах (Воронцов, Ляпунова, 1969; Орлов и др., 1969; Кораблев, 1983). В кариотипе малого суслика *S. pygmaeus* содержится 36 хромосом, все хромосомы двуплечие ($NF = 72$). Присутствуют десять

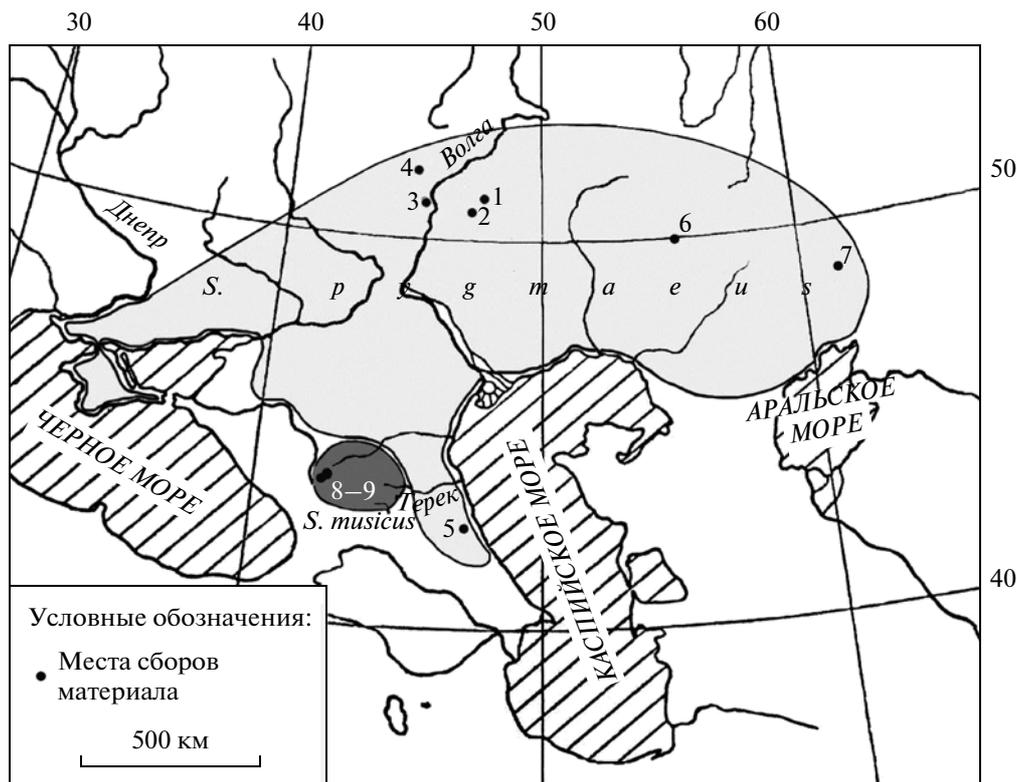


Рис. 1. Распространение и точки отлова сусликов *Spermophilus pygmaeus* и *S. musicus*.

пар мета-, четыре пары субмета- и три пары субтелоцентрических аутосом. Половые хромосомы: X-хромосома – крупный субметацентрик, Y-хромосома – мелкий метацентрик. Самая мелкая пара аутосом (17-я) *S. pygmaeus* является субметацентрической. На всех хромосомах, включая половые, хорошо выражены прицентромерные блоки структурного гетерохроматина примерно равных размеров, за исключением первой, третьей и четырнадцатой пар аутосом, у которых гетерохроматиновые блоки несколько меньше (рис. 2а). Районы ядрышкового организатора локализируются на трех парах аутосом (4-, 7- и 11-й) в теломерных областях (рис. 2б). Число выявленных ядрышкообразующих районов изменялось от четырех до шести на клетку, но в численном соотношении преобладали клетки с 5–6 Ag-положительными участками. Если в клетке выявлялось менее шести ядрышкообразующих районов, то окрашивающийся участок отсутствовал на одном из гомологов 7-й или 11-й пар хромосом. Среднее число ядрышковых организаторов в целом для вида составило 5.07 на клетку. При просмотре метафазных пластинок нами отмечено, что хромосомы, несущие ядрышковые организаторы, часто образуют ассоциативный комплекс – объединение хромосом посредством слияния теломерно расположенных (Т-Т соединения) ядрышковых организаторов. Для этого вида мы регистрировали ассо-

циации из двух и трех хромосом (Y-образно). Анализ внутривидовой изменчивости *S. pygmaeus* по данному признаку показал значительные отличия популяций из Поволжья (Саратовская и Пензенская области) от популяций из Казахстана и Дагестана: среднее число ядрышковых организаторов 5.04, 5.9 и 4.7, 4.85, соответственно; а также популяций, обитающих на левом (Саратовская обл., Дергачевский (2 особи) и Питерский (3 особи) р-ны) и правом берегах Волги (Пензенская обл., Ровенский р-н (1 особь), Саратовская обл., Красноармейский р-н (3 особи)): среднее число ядрышковых организаторов 5.04–5.07 и 5.25–5.9, соответственно. Полученные данные подтверждают мнение зоологов о существовании различий между группами подвидов малого суслика, обитающих в различных ландшафтно-географических условиях (восточное Предкавказье, Заволжье, Казахстан), по морфологическим признакам (Виноградов, Громов, 1952; Слудский и др., 1969) и о высокой молекулярной дифференциации популяций малых сусликов, обитающих на разных берегах Волги (Ермаков и др., 2006).

В кариотипе горного кавказского суслика *S. musicus* десять пар являются метацентрическими, три – субметацентрическими и четыре – субтелоцентрическими. Самая мелкая пара (17-я) аутосом у *S. musicus*, в отличие от *S. pygmaeus*, является субтелоцентрической. X-хромосома –

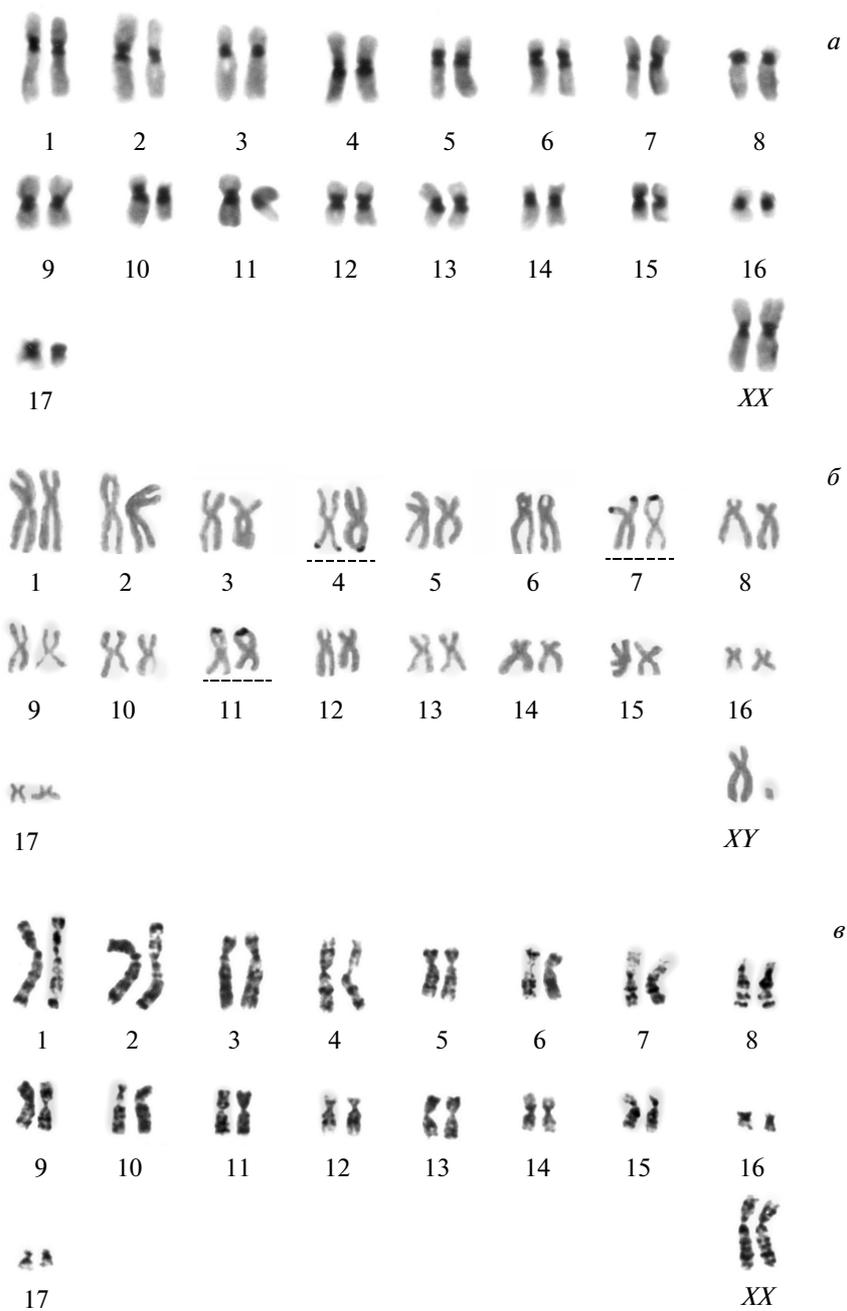


Рис. 2. Дифференциальное окрашивание хромосом малого суслика *S. pygmaeus* ($2n = 36$, $NF = 72$): C — (a), Ag-NOR — (б) и G — (в).

крупный метацентрик, а Y-хромосома — мелкий акроцентрик. Структурный гетерохроматин выявляется в прицентромерных областях всех хромосом, а также на теломерах трех пар аутосом — 4-, 5- и 9-й (рис. 3). Относительные размеры блоков прицентромерного гетерохроматина не одинаковы. На третьей и одиннадцатой парах аутосом, а также на половых X-хромосомах гетерохроматиновые блоки мельче по сравнению с другими хромосомами. У горного суслика гетерохромати-

новый блок на 17-й паре аутосом заметно меньше, чем на самой мелкой субметацентрической паре малого суслика.

У горного суслика исследована локализация районов ядрышкового организатора животных из трех выборок в Приэльбрусье: окрестности биостанции Кабардино-Балкарского университета (сбор в 1981 г.) — 4 особи, сбор в 1992 г.) — 3 особи, Ирикское ущелье (1992 г.) — 3 особи. У сусликов, отловленных в 1981 г., ядрышковые организаторы

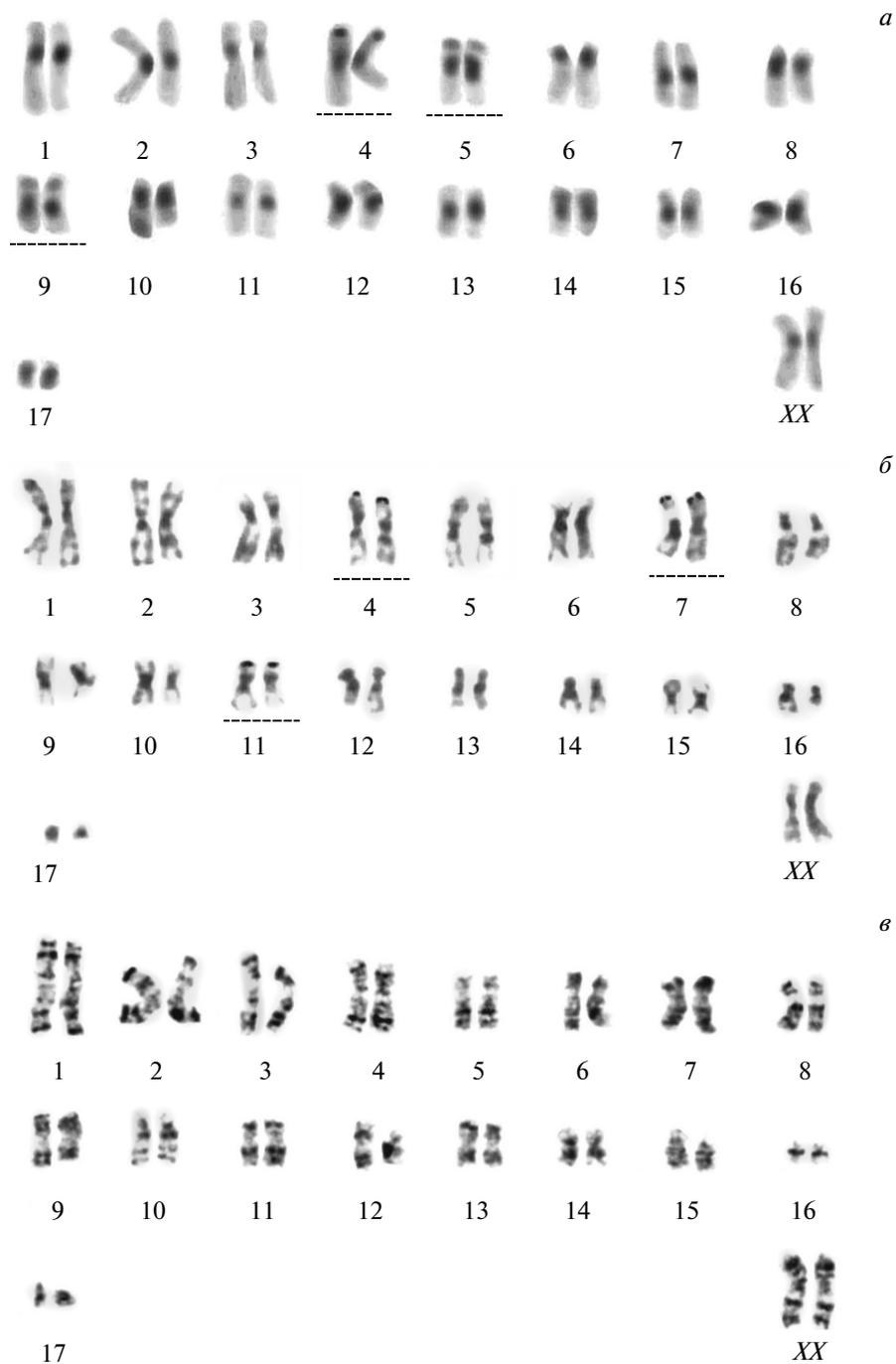


Рис. 3. Дифференциальное окрашивание хромосом горного кавказского суслика *S. musicus* ($2n = 36$, $NF = 72$): С — (а), Ag-NOR — (б) и G — (в).

выявлялись на 3.3 — 5.0 хромосомах у отдельных особей, среднее значение для выборки 4.1. У особей отлова 1992 г. среднее число активных ядрышковых организаторов 4.47 (от 4.0 до 5.4 у отдельных экземпляров). А в Ирикском ущелье средний показатель 5.4 (диапазон от 5.0 до 5.7). Таким образом, у *S. musicus* наблюдается межиндивидуальная, временная и межпопуляционная изменчи-

вость по числу районов ядрышкового организатора — активно работающих кластеров рибосомных генов. Для хромосом с ядрышковыми организаторами отмечено образование ассоциаций из двух, трех и, очень редко, из четырех хромосом (X-образно).

При попарном сравнении G-окрашенных хромосом выявлены значительные различия по го-

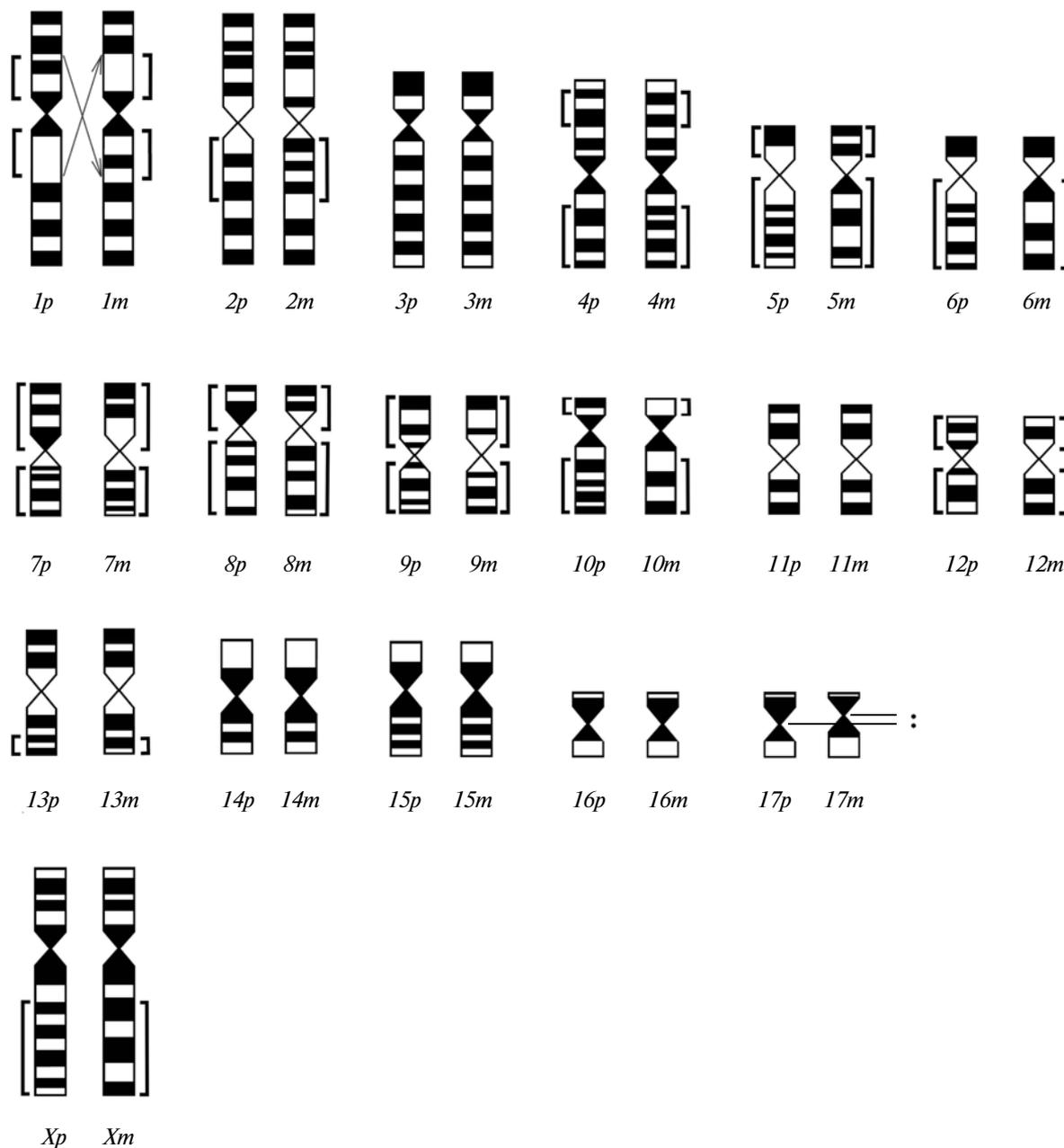


Рис. 4. Схема-сравнение рисунка G-окрашенных хромосом малого *S. pygmaeus* (*p*) и горного кавказского *S. musicus* (*m*) сусликов: скобками выделены блоки с различной исчерченностью, стрелками показана инвертированность рисунка G-полос, точками отмечено положение центромеры.

мологии хромосом: из 18 пар хромосом, включая половую X-хромосому, только 5 оказались идентичны (рис. 2в, 3в, 4). Наиболее значимым признаком, маркирующим данные виды, является исчерченность 1-й аутосомы, у которой обнаружена инвертированность рисунка G-полос по периферическому типу. Различия в G-исчерченности по другим парам аутосом (рис. 4) на данный момент не имеют четкого объяснения. Исчерченность Y-хромосомы выявить не удалось.

С момента описания видовой самостоятельности горного суслика *S. musicus* его валидность не раз подвергалась сомнению. Отсутствие чётких количественных морфологических признаков, позволяющих отличить горного кавказского суслика от малого, приводит к разногласиям относительно его таксономического статуса. Различия по качественным морфологическим признакам в строении черепа позволили Голубеву с соавторами (1976) признать видовой статус горного кавказского суслика. Анализ биоакустических сигнала-

лов, предупреждающих об опасности, свидетельствует в пользу дифференциации малого суслика с левого и правого берегов р. Волги и близости горного суслика с малым правобережным, и поддерживает гипотезу о конспецифичности малого и горного сусликов (Никольский и др., 1988). К аналогичным выводам пришли авторы, исследовавшие первичную структуру фрагмента С-региона мтДНК и интрона 6 гена р53 яДНК этих видов и изучившие палеонтологические и палеоэкологические сведения (Ермаков и др., 2006). Согласно результатам этого исследования горного суслика предлагается считать не отдельным видом, а хорошо дифференцированным подвидом малого суслика.

Различия между малым и горным сусликами, выявленные нами ранее по относительному содержанию гетерохроматина и RAPD-маркерам (Кораблев и др., 1978; Цвирка и др., 2003, 2005), находятся на уровне палеарктических видов рода *Spermophilus*. Данные исследований изменчивости аллозимов подтверждают дифференциацию малого и горного сусликов, предполагая соответствие горного суслика таксономическому статусу высоко дифференцированного подвида либо статусу потенциального вида (Фрисман, 2008; Naldler, 1974).

Результаты настоящего исследования хромосомных наборов (С-, NOR- и G-окрашивание) малого и горного кавказского сусликов указывают на значительную генетическую дифференциацию между ними и свидетельствуют в пользу их видовой самостоятельности. Основными признаками, однозначно дискриминирующие виды, являются: морфология 17-й пары аутосом, распределение структурного гетерохроматина (дополнительные гетерохроматиновые блоки выявлены у горного суслика), перестройки участков гомеологичных хромосом и, в частности, периферическая инверсия участка самой крупной хромосомы. Дивергенция близких видов, *S. pygmaeus* и *S. musicus*, — яркий пример видообразования на основе хромосомных мутаций (Воронцов, 1960; White, 1968).

Из палеарктических видов рода *Spermophilus* дополнительные теломерные гетерохроматиновые блоки имеются у берингийского суслика *S. parryi*, но у него, в отличие от *S. musicus*, выявлена меж- и внутри-индивидуальная изменчивость (Кораблев, Ляпунова, 1987). *S. musicus* — единственный из всех палеарктических видов сусликов, у которого данный признак является стабильным и, по нашему мнению, *видоспецифичным*. Ранее было высказано предположение о том, что структурный гетерохроматин обладает консервативностью, и его локализация в хромосомах эволюционно закреплена (Прокофьева-Бельговская, 1986; Воронцов, 1999). Разрывы и слияния хромосомных нитей между гетеро- и эухромати-

ном, способствующие возникновению хромосомных перестроек, возможны под действием мутагенных факторов. Вполне вероятно, что повышенный уровень радиации в высокогорье, характерный для сейсмических районов, в естественных условиях обитания горного кавказского суслика, является причиной появления дополнительных гетерохроматиновых блоков и инверсий, обнаруженных нами в кариотипах особей *S. musicus*. Кроме того, разнообразие локализации гетерохроматина у *S. musicus* можно рассматривать как адаптивный признак; именно он обеспечивает высокую рекомбинантную изменчивость хромосом в мейозе, что способствует более быстрой изменчивости особей в популяции в новых условиях среды (Прокофьева-Бельговская, 1986).

С введением в практику систематики млекопитающих цитогенетических методов появилась возможность применения кариологических данных не только как диагностического признака, но и как дополнительной характеристики вида в филогенетических и палеогеографических построениях. Ермаков с соавторами (2006), базируясь на палеонтологических и палеоэкологических данных, предложили гипотезу истории ареала малого суслика на Кавказе. Сравнительное исследование цитогенетических характеристик кариотипов малого и горного суслика позволяют нам внести свой вклад в развитие представлений о формировании современных популяций этих видов, сопряженных с эволюцией кариотипов. На основании выявленных цитогенетических характеристик мы полагаем, что *S. musicus* — дериват *S. pygmaeus* (Ляпунова, Vorontsov, 1970). Предки современных горных сусликов в разное время проникали в высокогорье из равнинных районов. Значительные преобразования кариотипа у *S. musicus* происходили уже после заселения им горных районов, с течением времени возникшие признаки закрепились и привели к устойчивой изоляции горного кавказского суслика от равнинных популяций малого. Такой ход событий нам представляется вероятным потому, что, во-первых, исследованные нами популяции горных и равнинных районов имеют высокое сходство не только по цитогенетическим характеристикам — числу хромосом и числу плеч в кариотипах ($2n = 36$, $NF = 72$), числу пар и расположению ядрышковых организаторов на определенных хромосомах (4-, 7-, 11-я), но и по другим генетическим данным — сходству структуры нуклеотидной последовательности поли(Т)-тракта ID-повтора в интроне 6 гена р53 (Ермаков и др., 2006); во-вторых, они различаются по качественным и количественным цитогенетическим признакам — хромосомным перестройкам (периферическая инверсия), наличием дополнительных блоков структурного гетерохроматина у *S. musicus*, и отсутствием таковых у *S. pygmaeus*.

Полученные нами данные кариологических исследований подтверждают дифференциацию малого и горного сусликов на уровне таксонов видового уровня — *S. pygmaeus* (Pallas 1778) и *S. musicus* (Ménétries 1832). Вне зависимости от точности датировок по палеонтологическим данным (Громов и др., 1965; Ермаков и др., 2006) малый и горный суслики имеют общую палеонтологическую и кариологическую историю (Луаринова, Vorontsov, 1970). В настоящее время малый суслик — типичный представитель равнинных пространств — распространен территориально значительно шире и более изменчив, чем горный кавказский суслик, являющийся эндемиком центральной части северных склонов хребта Большого Кавказа (Громов и др., 1965; Громов, Ембаева, 1995). Цитогенетические данные, в отличие от молекулярно-генетических (Ермаков и др., 2006), выявили небольшие различия между правобережными и левобережными популяциями малого суслика, а также достаточную отдаленность горного суслика от популяций малого суслика с правого берега Волги.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы благодарят Е.А. Ляпунову, О.В. Брандлера (Институт биологии развития, Москва) О.А. Ермакова и С.В. Титова (Пензенский государственный педагогический университет, Пенза) за помощь в сборе материала.

Работа выполнена при частичной финансовой поддержке ДВО РАН (12-1-П6-02).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Виноградов Б.С., Громов И.М., 1952. Грызуны фауны СССР. Определитель по фауне СССР. М.—Л.: Изд.-во АН СССР. 298 с.
- Воронцов Н.Н., 1960. Виды хомяков Палеарктики // Докл. АН СССР. Т. 132. № 6. С. 1448—1451. — 1999. Развитие эволюционных идей в биологии. М.: Прогресс — Традиция. 639 с.
- Воронцов Н.Н., Ляпунова Е.А., 1969. Строение хромосом *Citellus undulatus* и история становления ареалов *C. undulatus* и *C. parryi* // Докл. АН СССР. Т. 187. № 1. С. 207—210. — 1970. Хромосомные числа и видообразование у наземных беличьих (Sciuridae, Xeripinae, Marmotinae) Голарктики. Бюллетень московского общества испытателей природы. Отдел биологический. Т. 70. № 3. С. 112—126.
- 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., Бибиков Д.И., Калабухов Н.Н., Мейер М.Н., 1965. Фауна СССР. Млекопитающие. Наземные Беличьи (Marmotinae). М.—Л.: Наука. Т. 3. Вып. 2. 468 с.
- Громов И.М., Ембаева М.А., 1995. Млекопитающие фауны России и сопредельных территорий. Зайцеобразные и грызуны. СПб: Издательство Зоологического института РАН. С. 104—136.
- Ермаков О.А., Титов С.В., Савинецкий А.Б., Сурин В.Л., Зборовский С.С. и др., 2006. Молекулярно-генетические и палеоэкологические аргументы в пользу конспецифичности малого и горного сусликов // Зоологический журнал. Т. 85. № 12. С. 1474—1483.
- Иваницкая Е.Ю., 1989. Опыт применения цитогенетических данных в решении проблем исторической зоогеографии: внутриконтинентальные и межконтинентальные связи пищух (*Ochotona*: Lagomorpha) и землероек (*Sorex*: Insectivora) // Современные подходы к изучению изменчивости. Владивосток: ДВО АН СССР. С. 74—94.
- Кораблёв В.П., 1983. Цитогенетические различия между горным и малым сусликами // Популяционная изменчивость вида и проблемы охраны генофонда млекопитающих. Тез. докл. Всесоюз. совещ. М.: Наука. С. 91—92.
- Кораблёв В.П., Гинатулин А.А., Гинатулина Л.К., Ляпунова Е.А., 1978. Изучение гетерохроматина у сусликов (*Citellus*, Rodentia, Mammalia) Евразии // IX Междунар. генетич. конгресс. Тез. докл. М.: Наука. Ч. 1. С. 261.
- Кораблёв В.П., Ляпунова Е.А., 1987. Полиморфизм гетерохроматиновых участков хромосом у сусликов Палеарктики // Вопросы эволюционной зоологии и генетики млекопитающих. Владивосток: ДВО АН СССР. С. 60—64.
- Ляпунова Е.А., Ивницкий С.Б., Кораблев В.П., Янина И.Ю., 1984. Полный Робертсоновский веер хромосомных форм слепушонок надвида *Ellobius talpinus* // Докл. АН СССР. Т. 274. № 5. С. 1209—1213.
- Никольский А.А., Бродский Л.И., Голикова Т.И., Лыскова Н.Н., 1988. Акустическая диагностика малого (*Citellus pygmaeus*) и горного кавказского (*C. musicus*) сусликов // Грызуны. Тезисы докладов 7 всесоюзного совещания. Свердловск. Т. 1. С. 34—35.
- Орлов В.Н., Родова М.А., Котенкова Е.В., 1969. Хромосомная дифференциация сусликов подрода *Citellus* // Млекопитающие: эволюция, кариология, фаунистика, систематика. Тез. докл. II Всесоюз. совещ. по млекопитающим. Новосибирск. С. 48—49.
- Павлинов И.Я., Россолимо О.Л., 1987. Систематика млекопитающих СССР. Исследования по фауне Советского Союза. М.: МГУ. 285 с.
- Пантелеев П.А., 1998. Грызуны Палеарктики: Состав и ареалы. М.: ИПЭЭ им. А.Н. Северцова РАН. 117 с.
- Прокофьева-Бельговская А.А., 1986. Гетерохроматические районы хромосом. М.: Наука. 432 с.
- Раджабли С.И., Крюкова Е.П., 1973. Сравнительный анализ дифференциальной окраски хромосом двух видов хомячков: даурского и китайского // Цитология. Т. 15. С. 1527—1531.
- Слудский А.А., Варшавский С.Н., Исмаилов М.И., Капитонов В.И., Шубин И.Г., 1969. Млекопитающие Казахстана. Грызуны (сурки и суслики). Алма-Ата: Наука. Т. 1. Ч. 2. 453 с.
- Фрисман Л.В., 2008. Видообразование и систематика грызунов (Rodentia: Sciuridae, Cricetidae, Muridae)

- по данным аллозимного анализа. Автореф. дис. ... док. биол. наук. Владивосток: ДВО РАН. 48 с.
- Цвирка М.В., 2005. Генетическое разнообразие, филогенетические связи и систематика палеарктических сусликов рода *Spermophilus* (породы *Citellus* и *Colobotis*). Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Владивосток: ДВО РАН. 24 с.
- Цвирка М.В., Кораблев В.П., Челомина Г.Н., 2003. Генетическая дифференциация близких видов сусликов *Spermophilus musicus*, *S. pygmaeus*, *S. suslicus* (Rodentia, Sciuridae) // Систематика, филогения и палеонтология мелких млекопитающих. СПб. С. 228–230.
- Ford C.E., Hamerton J.L., 1956. A colchicine, hypotonic citrate squash sequence for mammalian chromosomes // Stain Technology. V. 31. P. 247–251.
- Gündüz İ., Jaarola M., Tez C., Yenyurt C., Polly P.D., Searle J.B., 2007. Multigenic and morphometric differentiation of ground squirrels (*Spermophilus*, Sciuridae, Rodentia) in Turkey, with a description of a new species // Molecular Phylogenetics and Evolution. V. 43. P. 916–935.
- Lee M.N., Elder F.F.B., 1980. Yeast stimulation of bone marrow mitosis for cytogenetic investigations // Cytogenetics and Cell Genetics. V. 26. P. 36–40.
- Lyapunova E.A., Vorontsov N.N., 1970. Chromosomes and some issue of the evolution of the ground squirrels of the genus *Citellus* (Rodentia, Sciuridae) // Experientia. V. 26. P. 1033–1038.
- Nadler C.F., Sukernic R.I., Hoffman R.S., Vorontsov N.N., Nadler C.F.Jr., Fomicheva I.I., 1974. Evolution of the ground squirrels. 1. Transferrins in Holarctic populations of *Spermophilus* // Comparative Biochemistry and Physiology. A. V. 47. № 2. P. 663–681.
- Münke M., Schmiadi H., 1979. A simple one-step procedure for staining the nucleolus organizer regions // Experientia. V. 35. P. 602–603.
- Seabright M., 1971. A rapid banding technique for human chromosomes // The Lancet. V. 1. P. 971–972.
- Sumner A.T., 1972. A sample technique for demonstrating centromeric heterochromatin // Experimental Cell Research. V. 75. P. 304–306.
- Vorontsov N.N., Lyapunova E.A., 1989. Two ways of speciation // Evolutionary Biology of Transient unstable populations. Berlin – Heidelberg – N. Y.: Springer – Verlag. P. 220–245.
- White M.J.D., 1968. Models of speciation // Science. V. 159. P. 1065–1070.

A CASE OF CHROMOSOMAL SPECIATION IN LITTLE GROUND SQUIRREL (*SPERMOPHILUS PYGMAEUS*) AND CAUCASIAN MOUNTAIN GROUND SQUIRREL (*SPERMOPHILUS MUSICUS*, RODENTIA, SCIURIDAE)

M. V. Tsvirka, V. P. Korablev[†]

Institute of Biology and Soil Science, Far Eastern Branch, Russian Academy of Sciences, Vladivostok 690022, Russia
e-mail: tsvirkamv@yandex.ru

The karyotypes of two species, the little ground squirrel (*Spermophilus pygmaeus* (Pallas 1778)) ($2n = 36$, NF = 72), and the Caucasian mountain ground squirrel (*S. musicus* (Ménétries 1832)) ($2n = 36$, NF = 72), were studied and revised using the methods of differential staining of chromosomes (C-, Ag-NOR- and G-). These species differ in the chromosome morphology, the type of chromosomal rearrangements, the number of homologous chromosomes, and the structural nature of the heterochromatin location. The number and location of nucleolar organizer regions are found not to be differentiating features for species *S. pygmaeus* – *S. musicus*: the differences in the number of nucleolar organizers characterize the level of the interpopulation variability in *S. pygmaeus*, and the intrapopulation (inter-individual) level of variability in *S. musicus*. The taxonomic relationships between these closely related species are discussed. The Caucasian mountain ground squirrel, *S. musicus*, is now considered a separate species.

Keywords: little ground squirrel, Caucasian mountain ground squirrel, speciation, chromosomes, karyotype, heterochromatin.