

••• ЗООЛОГІЯ ТА ЕКОЛОГІЯ ••• ZOOLOGY AND ECOLOGY •••

УДК: 599.322.2+ 575.825.5

Межвидовая и внутривидовая молекулярно-генетическая изменчивость и дифференциация у крапчатых сусликов *Spermophilus suslicus* и *S. odessanus* (Rodentia, Sciuridae, Marmotini)О.В.Брандлер¹, И.Ю.Бирюк², О.А.Ермаков³, С.В.Титов³, В.Л.Сури⁴, В.П.Кораблев⁵,
В.А.Токарский²¹Институт биологии развития им. Н.К.Кольцова РАН (Москва, Россия);²Харьковский национальный университет имени В.Н.Каразина (Харьков, Украина);³Пензенский государственный университет (Пенза, Россия);⁴Гематологический научный центр РАМН (Москва, Россия);⁵Биолого-почвенный институт ДВО РАН (Владивосток, Россия)

rusmarmot@yandex.ru

Изучены нуклеотидные последовательности контрольного региона митохондриальной ДНК 28 особей 2 видов крапчатых сусликов из 12 точек с территории Украины, России и Польши, а также материал из ГенБанка NCBI. Различия между 36- и 34-хромосомными сусликами по нуклеотидным заменам составили 4,4±0,5%. Филогенетическое дерево отражает разделение на хромосомные формы и внутривидовую географическую дифференциацию. Подтверждается роль Днепра в изоляции западной и восточной форм крапчатого суслика в раннем голоцене и влияние гидрогеографических барьеров в формировании их внутривидовой изменчивости. Очерчены границы распространения трех подвидов *S. suslicus*. Показано наличие двух генетически отличающихся форм *S. odessanus* в днепровско-бугском междуречье.

Ключевые слова: крапчатые суслики, контрольный регион мтДНК, филогеография, подвиды, ареал.

Міжвидова і внутрішньовидова молекулярно-генетична мінливість і диференціація у крапчатих ховрахів *Spermophilus suslicus* і *S. odessanus* (Rodentia, Sciuridae, Marmotini)О.В.Брандлер, І.Ю.Бірюк, О.А.Єрмаков, С.В.Тітов, В.Л.Сури⁴, В.П.Кораблев,
В.А.Токарський

Вивчено нуклеотидні послідовності контрольного регіону митохондріальної ДНК 28 особин 2 видів крапчатих ховрахів з 12 точок з території України, Росії та Польщі, а також матеріал з ГенБанку NCBI. Відмінності між 36- і 34-хромосомними ховрахи за нуклеотидними замінами склали 4,4±0,5 %. Філогенетичне дерево відображає поділ на хромосомні форми і внутрішньовидову географічну диференціацію. Підтверджується роль Дніпра в ізоляції західної та східної форм крапчастого ховраха в ранньому голоцені і вплив гідрогеографічних бар'єрів у формуванні їх внутрішньовидової мінливості. Окреслено межі поширення трьох підвидів *S. suslicus*. Показано наявність двох генетично диференційованих форм *S. odessanus* в Дніпровсько-Бузькому межириччі.

Ключові слова: крапчасті ховрахи, контрольний регіон мтДНК, філогеографія, підвиди, ареал.

Interspecies and intraspecific molecular genetic variability and differentiation in speckled ground squirrels *Spermophilus suslicus* and *S. odessanus* (Rodentia, Sciuridae, Marmotini)O.V.Brandler, I.Yu.Biryuk, O.A.Ermakov, S.V.Titov, V.L.Surin, V.P.Korablev, V.A.Tokarsky

Nucleotide sequences of the control region of mitochondrial DNA of 28 individuals of 2 species of speckled ground squirrels from 12 localities from Ukraine, Russia and Poland, as well as material from GenBank NCBI were studied. The differences between the 36- and 34-chromosome speckled ground squirrels by nucleotide substitutions was 4,4±0,5 %. Phylogenetic tree reflects the separation of chromosomal forms and intraspecific geographic differentiation. The role of the Dnieper in isolation of western and eastern forms of speckled ground squirrel in the early Holocene and the impact of hydro-geographic barriers in forming of their intraspecific

variability were confirmed. Boundaries of three subspecies of *S. suslicus* were outlined. The existence of two genetically differentiated forms of *S. odessanus* in the Dnieper-Bug interfluvium was shown.

Key words: *speckled ground squirrels, control region of mtDNA, phylogeography, subspecies, area.*

Введение

Крапчатые суслики (*Spermophilus suslicus* Gldenstaedt, 1770 и *S. odessanus* Nordmann, 1840) – обитатели разнотравных степей южной части лесостепной зоны и северной части подзоны ковыльных степей. Широко распространены в степях и южных лесостепях Восточно-Европейской равнины, от Дуная и Прута до среднего течения Волги. Кроме того, имеются два небольших изолированных от основного ареала участка обитания: на северо-западе Украины (Волынская возвышенность) и западе Белоруссии (Новогрудская возвышенность, Копыльская гряда) (Огнев, 1947; Громов, Ербаева, 1995).

Крапчатый суслик является единственным среди палеарктических представителей видом *Spermophilus*, у которого обнаружен диморфизм числа хромосом. У него различают две хромосомные формы, признаваемые в качестве самостоятельных видов (Загороднюк, Федорченко, 1995), которые разделены по р. Днепр: $2n=36$ для *S. odessanus* (к западу от Днепра) и $2n=34$ для *S. suslicus* s. str. (к востоку от Днепра). Подразделение крапчатого суслика на две кариотипические формы сопровождалось дифференциацией на аллозимном (Фрисман и др., 1999) и молекулярном (Кораблев и др., 1999) уровнях.

Широтное распространение крапчатых сусликов на обширном ареале, расчлененном сложной гидрографической сетью, имеющей меридиональное направление, нашло отражение в высокой морфологической изменчивости, ставшей основанием для выделения подвидов. Адаптивный и клинальный характер признаков, использовавшихся для описания подвидов, слабая изученность ареала морфологическими методами не позволяют точно провести границы выделенных форм.

Для описания внутривидовой изменчивости и уточнения подвидовой систематики оправданно использование генетических маркеров. Сведения о молекулярно-генетической изменчивости у *S. suslicus* уже были получены ранее по данным о структуре гена *cyt b* (Кораблев и др., 1999), RAPD-PCR (Цвирка и др., 2003), 5'-конца контрольного региона митохондриальной ДНК (310 п.н.) (Єрмаков и др., 2011) и фрагмента первой субъединицы гена цитохром оксидазы COI (Єрмаков et al., 2015). Однако ряд вопросов, связанных со структурой ареала 34-хромосомного *S. suslicus* и подвидовым составом *S. odessanus*, остались не решенными.

Актуальность оценки генетического разнообразия крапчатых сусликов определяется также катастрофическим снижением численности и исчезновением множества колоний в последние десятилетия, что требует принятия мер для сохранения этих видов.

Данная работа продолжает исследования внутривидовой и межвидовой молекулярно-генетической изменчивости и дифференциации у крапчатых сусликов. Целью настоящего исследования было соотнесение описанной подвидовой структуры данных видов с внутривидовой генетической дифференциацией и уточнение подвидовых границ.

Материалы и методы

Для анализа генетической изменчивости сусликов в качестве молекулярного маркера использовали контрольный регион митохондриальной ДНК (длина около 1000 п.н.). В работе исследованы образцы от 28 особей 2 видов крапчатых сусликов, из коллекций ИБР РАН и ПГУ, собранных в 12 точках на территории Украины, России и Польши (табл., рис. 1). Кроме собственного материала, в анализ включены нуклеотидные последовательности контрольного региона крапчатых сусликов, депонированные в базе данных ГенБанка (GenBank) NCBI KF934338, KF934350, KF934360, KF934365, KF934366, KF934368, KF934375–KF934378 (Матросова и др., 2014). В качестве внешней группы в филогенетическом анализе использованы малый (*S. pygmaeus*) и бледнохвостый (*S. pallidicauda*) суслики. Все исследованные нами крапчатые суслики из коллекций лаборатории цитогенетики ИБР РАН кариотипированы стандартным методом прямого колхицирования (Ford, Hamerton, 1956).

ДНК выделяли из замороженных и хранившихся при температуре -80°C или фиксированных этанолом тканей (почки, печень и мышцы) солевым методом (Aljanabi, Martinez, 1997), а также с помощью набора «Diatomtm DNA Prep» (ООО «Лаборатория Изоген», Россия).

Для амплификации контрольного региона мтДНК сусликов были использованы специфичные праймеры MDL1 5'-TCCACCTTCAACTCCCAAAGC-3' (Єрмаков и др., 2002) и H00651 5'-

ТААСТGCAGAAGGCTAGGACCAAACCT-3' (Kocher at al., 1989). Для проведення ПЦР використовували набір реактивів «Ампліфікація ДНК з ColoredTag полімеразой» фірми «Силекс» (Росія). Ампліфікація проводилась в наступних умовах: 94°C – 30 сек., 60°C – 45 сек. 72°C – 60 сек. (35 циклів).

Таблиця.

Характеристика изученного материала

Локалитет №	Место отлова	N	Коллекционные номера	Коллекторы; год сбора
<i>Spermophilus odessanus</i> , 2n=36				
1	Украина. Киевская обл., Фастовский р-н, 15 км к западу от г. Фастов, 50°05' с.ш. 29°48' в.д.	1	23969	Брандлер О.В., Кораблев В.П.; 1996
2	Украина. г. Кировоград, Кировоградский аэродром, 48°32'30" с.ш. 32°18' в.д.	1	24065	Брандлер О.В., Кораблев В.П.; 1996
3	Украина. Кировоградская обл., Новгородский р-н, с. Новгородка, 48°31' с.ш. 32°40' в.д.	1	24067	Брандлер О.В., Кораблев В.П.; 1996
4	Украина, Днепропетровская обл., с. Гончарка, 3 км от п. Соленое, 48°14' с.ш. 34°52' в.д.	5	23993, 23995, 23996, 23997, 23998	Брандлер О.В., Кораблев В.П.; 1996
5	Украина, Одесская обл., окр. г. Одессы, 46°30' с.ш. 30°30' в.д.	1	209	Лобков В.А.; 1999
6	Польша, Люблинское воеводство, п. Свидник, 51°13' с.ш. 22°41' в.д.	1	513	Гондек О.А.; 2005
<i>S. suslicus</i> , 2n=34				
7	Украина, Харьковская обл., Велико- Бурлукский р-н, с. Нестеровка, 49°55'40" с.ш. 37°18'23" в.д.	1	24057	Брандлер О.В., Кораблев В.П.; 1996
8	РФ, Белгородская обл., Валуйский р-н, с. Борки, 50°08' с.ш. 37°52' в.д.	1	24058	Брандлер О.В., Кораблев В.П.; 1996
9	РФ, Белгородская обл., Валуйский р-н, с. Леоновка, 50°14' с.ш. 37°45' в.д.	6	24059, 24060, 24061, 24062, 24063, 24064	Брандлер О.В., Кораблев В.П.; 1996
10	Украина, Луганская обл., окр. г. Беловодска, 49°10' с.ш. 39°33' в.д.	2	24068, 24069	Брандлер О.В., Кораблев В.П.; 1996
11	РФ, Ульяновская обл., Николаевский р-н, окр. с. Баевка (Чихан-Гора), 53°05' с.ш. 47°17' в.д.	7	23828, 23833, 23837, 23841, 23959, 24564, 24565,	Ермаков О.А., Титов С.В.; 1996
12	РФ, Чувашия, Цивильский р-н, пос. Молодёжный, 55°51' с.ш. 47°20' в.д.	1	199	Ермаков О.А., Титов С.В.; 1998

Секвенирование полученных ПЦР-фрагментов проводилось в компании «СИНТОЛ» на генетическом анализаторе 3130 XL с использованием реактивов Bigdye Ver. 1.1 «Applied Biosystems Inc.» (по протоколам фирмы). В сиквенной реакции использовали ту же пару праймеров, что и для получения ПЦР-продукта.

Статистическую обработку и филогенетический анализ проводили с применением пакета программ MEGA6 (Tamura et al., 2013). Филогенетическое дерево строили по методу связывания ближайших соседей (neighbour-joining – NJ) (с моделью maximum composite likelihood), различия между группами оценивались по *p*-дистанции. Для оценки статистической достоверности группировок

использовали бутстрэп-анализ по 1000 репликам. Для реконструкции молекулярной эволюции построены сети гаплотипов в программе Network 4.6.1.2. (Bandelt et al., 1999).

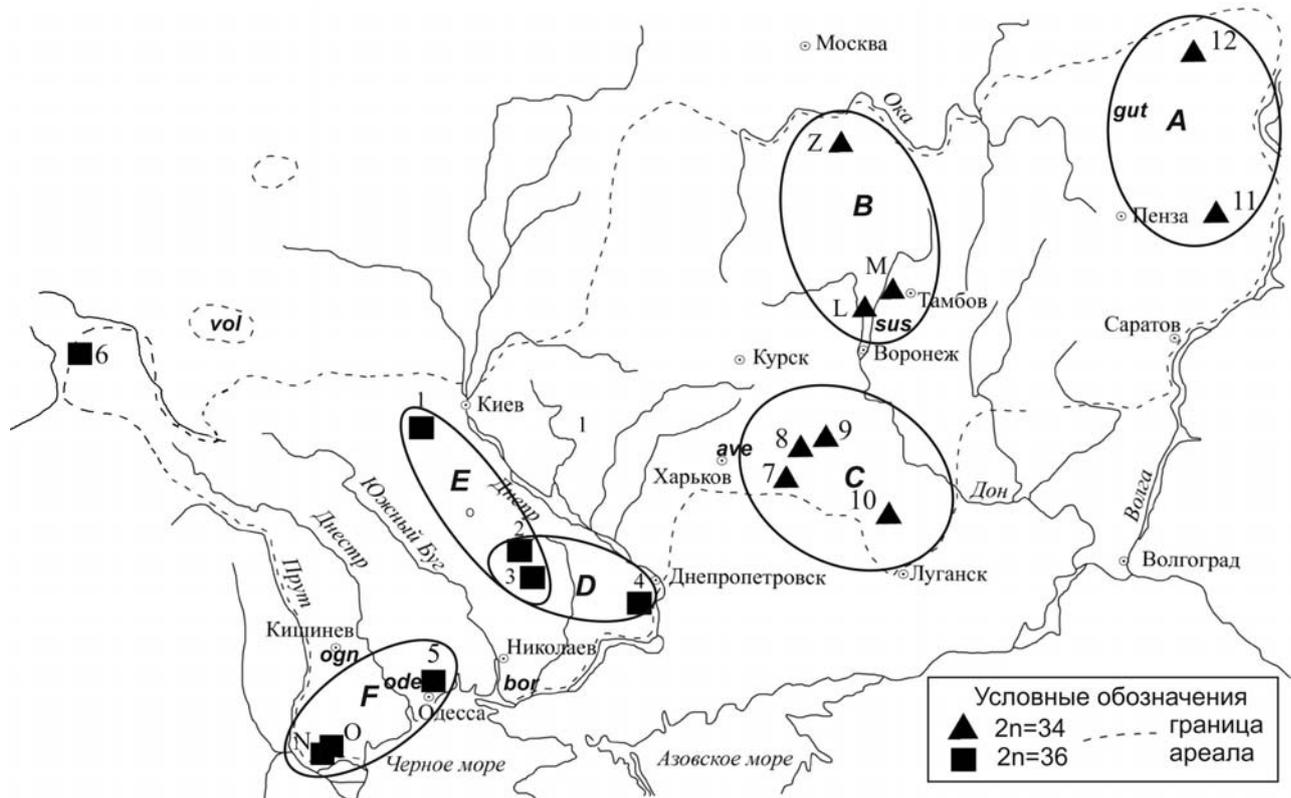


Рис. 1. Точки отлова сусликов: *S. odessanus* (к западу от Днепра; обозначены квадратом), *S. suslicus* (s. str., к востоку от Днепра; обозначены треугольником). Цифрами обозначены места отлова в соответствии с табл. 1; буквами L, M, N, O, Z – места сбора образцов в работе Матросовой и др. (2014). Эллипсами и буквами А–F обозначены выделяемые кластеры (см. рис. 3). Типовые местонахождения подвидов обозначены тремя первыми буквами латинских названий таксонов

Результаты и обсуждение

Первичная структура контрольного региона мтДНК длиной 998–1001 п.н., фланкированного генами пролиновой и фенилаланиновой тРНК, определена у 28 особей крапчатых сусликов (рис. 2) (номера в ГенБанке NCBI: KR611430–KR611457). Всего в суммарной выборке выявлено 18 гаплотипов. Кроме выявленных последовательностей, в анализе использованы 10 гаплотипов, описанных Матросовой и др. (2014). Также определены последовательности *S. rugmaeus* и *S. pallidicauda*, использованных в качестве внешней группы (номера в ГенБанке NCBI: KR611458, KR673335). При сравнении изученных последовательностей обнаружено 99 варибельных сайтов (9,9% от общей длины последовательности), из которых 76 являются парсимониально информативными. Отношение транзиции/трансверсии в общей выборке равно 6. Содержание нуклеотидов в среднем составило: А – 30,90%, Т – 33,67%, С – 23,41%, G – 12,02%.

Различия между 36- и 34-хромосомными сусликами по нуклеотидным заменам составили $4,4 \pm 0,5$ %, среди которых маркерными являются 17 (7 трансверсий, 6 транзиций и 4 индела). Эти замены обнаружены у всех 36-хромосомных сусликов и не отмечены у 34-хромосомных (рис. 2Б).

Уровень нуклеотидной изменчивости контрольного региона мтДНК в выборке *S. odessanus* составил в среднем $2,4 \pm 0,3$ %, а в выборке *S. suslicus* – $1,1 \pm 0,2$ %. Необходимо отметить, что, так же как и в исследовании первого гиперварибельного сегмента (310 п.н.) того же маркера (Єрмаков и др., 2011), генетическое разнообразие «западных» крапчатых сусликов оказалось выше, чем «восточных», несмотря на разные значения средних уровней внутривидовой генетической

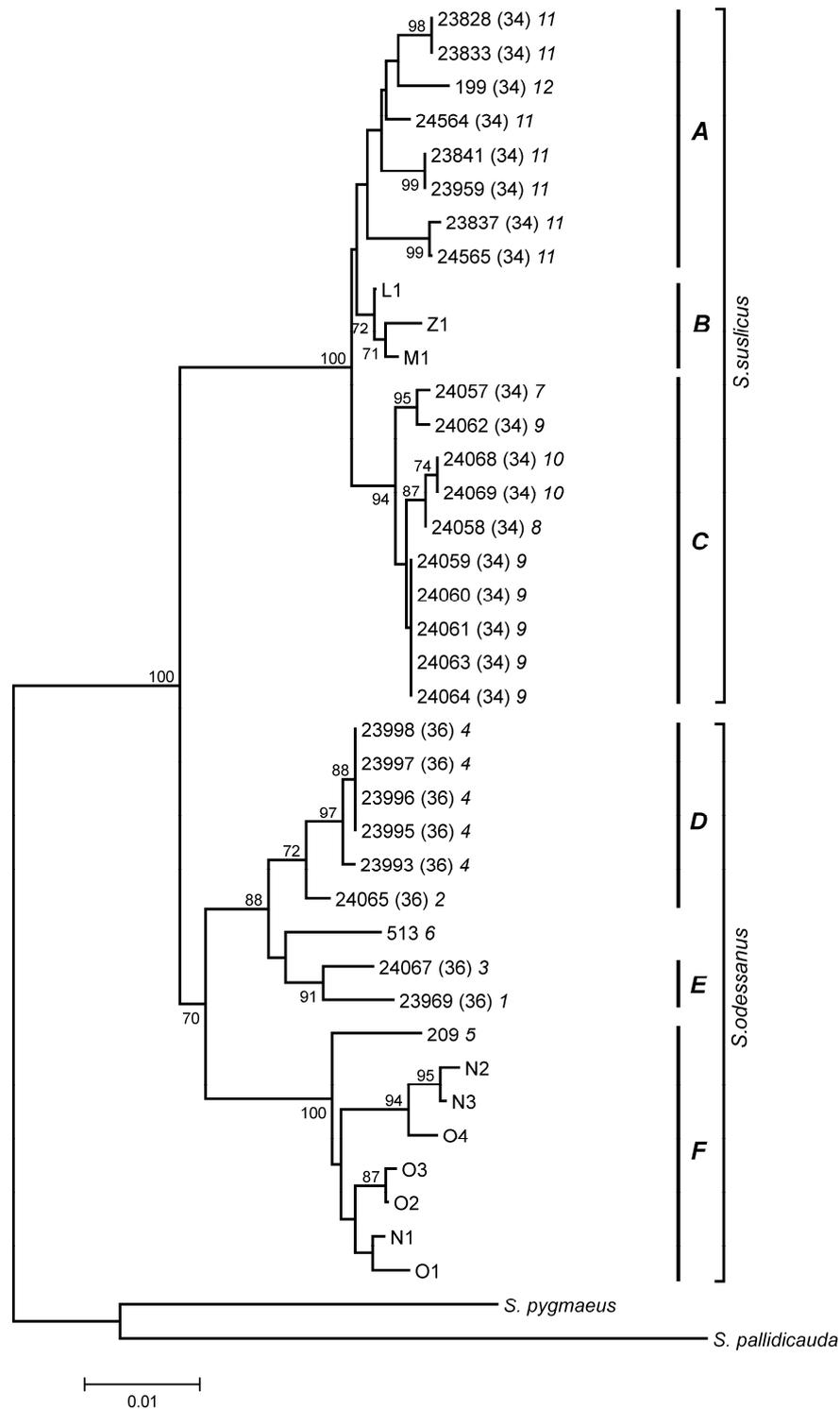


Рис. 3. NJ-клатограма изменчивости контрольного региона крапчатых сусликов. В обозначениях исследованных образцов указаны коллекционные номера в соответствии с таблицей, в скобках — диплоидное число хромосом, курсивом — номера локалитетов как в таблице и на рис. 1. Латинскими буквами с цифрами обозначены гаплотипы в соответствии с опубликованными данными (Матросова и др., 2014). Цифрами у узлов обозначены индексы бутстрепа (1000 реплик), значения менее 70% не указаны

«Западные» 36-хромосомные суслики образуют два кластера с высокой бутстрэп поддержкой. Один из них включает образцы с обширной территории от Днепра до Польши, отличающиеся высоким уровнем генетической изменчивости. Внутри этой филогруппы суслики из Днепропетровской и Кировоградской областей (*D*) отделяются от трех особей из Кировоградской и Киевской областей (*E*) и Польши, объединяемых без достаточной статистической поддержки. Еще один кластер (*F*) образуют суслики, обитающие на юго-западной окраине ареала в Одесской области. В этой группе суслик из-под Одессы занимает базальное положение по отношению к придунайским сусликам, которые кластеризуются отдельно, но с низкой статистической поддержкой.

При анализе эволюционной сети выявленных гаплотипов (рис. 4) выделяется три группы последовательностей, отличающихся друг от друга значительным количеством мутантных позиций. Центральное положение в сети занимают гаплотипы из Днепровско-Бугского междуречья и Польши (группы *D* и *E*). По-видимому, они наиболее близки к предковому гаплотипу контрольного региона мтДНК крапчатых сусликов. На сети также выделяются две эволюционировавшие от центральной части группы гаплотипов – более близкая одесская (*F*) и наиболее удаленные от предковой последовательности гаплотипы 34-хромосомных сусликов (*A*, *B*, *C*), характеризующиеся наименьшими мутационными различиями между собой.

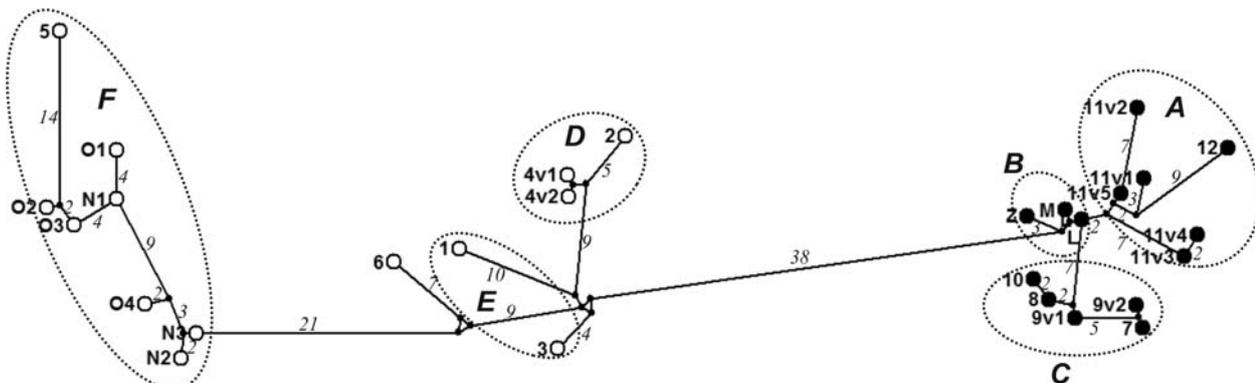


Рис. 4. Эволюционная сеть гаплотипов контрольного региона мтДНК крапчатых сусликов. Черными кружками обозначены гаплотипы 34-хромосомных, белыми – 36-хромосомных сусликов. Обозначения гаплотипов как на рис. 2. Числа курсивом у соединительных линий обозначают количество нуклеотидных замен больше одной. Эллипсами и буквами *A–F* обозначены выделяемые кластеры в соответствии с рис. 1 и 3

Эволюция ареала крапчатых сусликов.

Географическое распределение (рис. 1) кластеров филогенетического дерева (рис. 3) в сочетании с группировкой гаплотипов в эволюционной сети (рис. 4) поддерживает выводы о роли крупных рек как географических барьеров в распространении и изоляции крапчатых сусликов (Фрисман и др., 1999; Ермаков и др., 2011). Прежде всего, несомненной является роль Днепра в изоляции 36- и 34-хромосомных форм. Скорее всего, предковая 36-хромосомная форма крапчатых сусликов сформировалась на территории Днепровско-Бугского междуречья, с территории которого распространилась первоначально в западном направлении до Прута. Возможность расширения ареала сусликов на запад от Южного Буга могла возникнуть после поднятия Волыно-Подольской возвышенности, в результате которого единая восточно ориентированная Днестровско-Бугская гидросистема разъединилась на меридиональные Южно-Бугскую и Днестровскую гидрографические сети (Киндюк, 2003). Позднее крапчатые суслики, в результате одной волны расселения из популяции с 34-хромосомным кариотипом, проникли через верховья Днепра до Волго-Донского водораздела, откуда впоследствии распространились на восток до Волги и на юго-запад до Днепра. Принимая точку зрения Громова (Громов и др., 1965) о позднеплейстоценовом *S. severskensis*, обитавшем на западе Русской равнины и на востоке западноевропейской, как возможном предке *S. suslicus* s. l., мы можем датировать трансднепровскую экспансию поздним плейстоценом – ранним голоценом (40–10 тыс. лет) в период господства на данной территории криогенных травянистых экосистем, а окончательную изоляцию западной и восточной форм крапчатого суслика ранним голоценом (10–7

тыс. лет) когда граница темнохвойных и широколиственных лесов сместилась южнее верховьев Днепра (Смирнова и др., 2001).

Соответствие генетической дифференциации подвидовой структуре видов крапчатых сусликов.

Сопоставление выявленной генетической дифференциации подвидовой структуре видов крапчатых сусликов осложняется неравномерной изученностью популяций из разных частей их ареала как морфологическими, так и генетическими методами. Для выделения подвидов авторами в качестве основных дифференцирующих признаков использовались размеры тела, интенсивность окраски и крапчатости. Было замечено, что у сусликов эти признаки изменяются направленно с юго-запада к северо-востоку: размеры тела увеличиваются, окраска становится темнее, крапчатость укрупняется (Громов и др., 1965; Загороднюк, Федорченко, 1995). Вероятно, данные признаки, являясь элементами адаптационного комплекса, проявляют клинальную изменчивость, и в этом случае территориальное разграничение подвидов становится затруднительным. При этом, как уже отмечалось, авторы при описании часто не принимали во внимание промежуточные формы (Загороднюк, Федорченко, 1995). Особенно это замечание актуально для *S. odessanus*, типовые местонахождения подвидов которого расположены в краевых популяциях. С другой стороны, необходимо учитывать, что изменчивость генома отражает историю развития ареала вида, его фрагментацию и дефрагментацию, время и степень изоляции популяций, и может не совпадать с морфологической изменчивостью.

Выявленная филогеографическая структура *S. suslicus*, в целом, позволяет интерпретировать ее в соответствии с принятым подвидовым делением, поскольку локализация мест сбора материала включает территории, расположенные в непосредственной близости от типовых местонахождений описанных подвидов. Можно предположить, что в кластер *A* на филогенетическом древе объединяются особи, относящиеся к подвиду *S.s. guttatus*, в кластер *B* – *S.s. suslicus*, а кластер *C* соответствует подвиду *S.s. averini* (рис. 3). В этом случае сведение *guttatus* и *averini* в синонимы (Громов, Ербаева, 1995) представляется неоправданным. В связи с этим необходимо уточнение географических границ выявленных форм. Для номинативного подвида описано распространение от Орловской и Тамбовской областей на севере до р. Сев. Донец на юге. Однако в кластер *B* вошли образцы с северной границы ареала с территории распространения подвида *guttatus*, а суслики из популяций, расположенных в бассейне Сев. Донца, кластеризуются отдельно. Кроме того, для подвида *suslicus* указывалось распространение в буго-днепровском междуречье (Громов и др., 1965), а также (по-видимому, ошибочно) в междуречье Днестра и Буга (Громов, Ербаева, 1995), которые исключаются после признания видовой самостоятельности *S. odessanus*. Если брать за основу данные о генетической дифференциации *S. suslicus* s. str., учитывая изолирующую роль крупных водотоков, то распространение формы *suslicus*, вероятнее всего, приурочено к окско-донскому междуречью и донскому левобережью на восток до бассейна рек Медведица и Уза (Титов, 2001). Форма *guttatus* в таком случае заселяет восточную часть ареала, а форма *averini* распространена на территории от Дона до Днепра.

Предпринятая ранее попытка связать генетическую изменчивость западных крапчатых сусликов с их подвидовой структурой (Ермаков и др., 2011) позволила идентифицировать в пределах исследованного материала формы *volhynensis*, *ognevi* и *odessana*. В настоящей работе исследованы суслики с других территорий, за исключением образцов из Польши и из-под Одессы. Если следовать гидрогеографическим границам разделения подвидов, то суслики из-под Измаила могут относиться к форме *ognevi*, которая в этом случае оказывается генетически очень близкой к *odessana*. Косвенным подтверждением этому может служить то, что крапчатые суслики подвида *S.o. ognevi* также кластеризуются с *S.o. odessana* и при анализе гипервариабельного участка контрольного региона (Ермаков и др., 2011). Близость одесских и измаильских сусликов свидетельствует о возможности западного расширения ареала в виде единой волны, сопряженной с эволюцией Днестра. С другой стороны, она также может являться следствием недавнего меандрирования его русла.

Распространение подвида *S.o. boristhenicus* описывалось как «междуречье Днестра и Буга» (Громов и др., 1965) и как «междуречье Днепра и Буга» (Громов, Ербаева, 1995). Первое утверждение, по-видимому, является ошибочным, учитывая местоположение *terra tipica boristhenicus* и обитание в буго-днепровском междуречье *S.o. odessana*. Границы распространения формы *boristhenicus* в днепровско-бугском междуречье не определены. Сравнительно-морфологический анализ сусликов с правобережной территории Днепра на территории от Киева до Николаева нам неизвестен. Соответствие кластера *D* или *E*, выделенных в нашем исследовании, подвиду

boristhenicus не может быть установлено из-за отсутствия материала из места описания данного подвида. Мы можем только говорить о существовании одной или двух генетически самостоятельных форм *S. odessanus* с распространением по правобережью Днепра от Киева до Днепропетровска. В пользу существования двух форм может свидетельствовать, несмотря на отсутствие статистической поддержки, объединение на некоторых схемах польского суслика с киевским и кировоградским образцами. Принадлежность этой особи к подвиду *S.o. volhynensis*, установленная ранее (Ермаков и др., 2011), позволяет предположить возможность распространения этой формы в северной части ареала вида вплоть до Днепра. Для уточнения подвидовой структуры крапчатых сусликов днепровско-бугского междуречья требуются дополнительные морфологические и генетические исследования.

В завершение необходимо отметить, что внутривидовая структура крапчатых сусликов, в особенности 34-хромосомных *S. suslicus*, в настоящее время претерпевает значительные изменения. Существенное сокращение численности и редукция их ареалов, происходящие в последние два десятилетия, заставляют говорить о снижении уровня биоразнообразия в этой группе и о возможном исчезновении некоторых форм (Титов, 2001; Загороднюк, Кондратенко, 2006; Biedrzycka, Radwan, 2008; Шилова и др., 2010; Власов, Брандлер, 2011). Так, в настоящее время не имеется достоверных свидетельств о нахождении колоний сусликов на территории принадлежащей подвиду *S.s. averini*. В остальных частях ареалов как *S. suslicus*, так и *S. odessanus* происходит постепенное сокращение численности и исчезновение отдельных изолированных колоний.

Благодарности

Работа поддержана грантами Российского Фонда Фундаментальных Исследований (14-04-00785, 14-04-00301) и Подпрограммы «Динамика и сохранение генофондов» Программы фундаментальных исследований Президиума РАН «Живая природа: современное состояние и проблемы развития».

Список литературы

- Власов А., Брандлер О. Крапчатый суслик исчез в Курской области? // Степной бюллетень. – 2011. – №33. – С. 35. /Vlasov A., Brandler O. Krapchatyy suslik ischez v Kurskoy oblasti? // Stepnoy byulleten'. – 2011. – №33. – S. 35./
- Громов И.М., Бибииков Д.И., Калабухов Н.И. и др. Фауна СССР. Млекопитающие. Т.3, В.2. – М.–Л.: Наука, 1965. – 453с. /Gromov I.M., Bibikov D.I., Kalabukhov N.I. i dr. Fauna SSSR. Mlekopitayushchiye. T.3, V.2. – M.–L.: Nauka, 1965. – 453s./
- Громов И.М., Ербаева М.А. Млекопитающие фауны России и сопредельных территорий. Зайцеобразные и грызуны. – СПб, 1995. – 522с. /Gromov I.M., Yerbayeva M.A. Mlekopitayushchiye fauny Rossii i sopredel'nykh territoriy. Zaytseobraznyye i gryzuny. – SPb, 1995. – 522s./
- Ермаков О.А., Сурин В.Л., Титов С.В. и др. Изучение гибридизации четырех видов сусликов (*Spermophilus*: Rodentia, Sciuridae) молекулярно-генетическими методами // Генетика. – 2002. – Т.38, №7. – С. 950–964. /Yermakov O.A., Surin V.L., Titov S.V. i dr. Izucheniye gibridizatsii chetyrekh vidov suslikov (*Spermophilus*: Rodentia, Sciuridae) molekulyarno-geneticheskimi metodami // Genetika. – 2002. – T.38, №7. – S. 950–964./
- Ермаков О.А., Сурин В.Л., Титов С.В. Генетическая изменчивость и дифференциация крапчатого суслика по данным секвенирования контрольного региона мтДНК // Известия ПГПУ им. В.Г.Белинского. – 2011. – №25. – С. 176–180. /Yermakov O.A., Surin V.L., Titov S.V. Geneticheskaya izmenchivost' i differentsiatsiya krapchatogo suslika po dannym sekvenirovaniya kontrol'nogo regiona mtDNK // Izvestiya PGPU im. V.G. Belinskogo. – 2011. – № 25. – S. 176–180./
- Загороднюк І., Кондратенко О. Сучасне поширення і стан популяцій ховрахів (*Spermophilus*) на сході України // Теріофауна сходу України (Праці Теріологічної школи, випуск 7). – Луганськ, 2006. – С. 211–214. /Zagorodnyuk I., Kondratenko O. Suchasne poshirennya i stan populyatsiy khovrakhiv (*Spermophilus*) na skhodi Ukrayiny // Teriofauna skhodu Ukrayiny (Pratsi Teriologichnoyi shkoly, vypusk 7) – Lugans'k, 2006. – S. 211–214./
- Загороднюк И.В., Федорченко А.А. Аллопатрические виды среди грызунов группы *Spermophilus suslicus* (Mammalia) // Вестник зоологии. – 1995. – Т.29, № 5–6. – С. 49–58. /Zagorodnyuk I.V., Fedorchenko A.A. Allopatricheskiye vidy sredi gryzunov gruppy *Spermophilus suslicus* (Mammalia) // Vestnik zoologii. – 1995. – T.29, №5–6. – S. 49–58./
- Киндюк Б.В. Исследование происхождения и развития речной сети Украинских Карпат // Культура народов Причерноморья. – 2003. – №43. – С. 26–30. /Kindyuk B.V. Issledovaniye proiskhozhdeniya i razvitiya rechnoy seti Ukrainskikh Karpat // Kul'tura narodov Prichernomor'ya. – 2003. – №43. – S. 26–30./
- Кораблев В.П., Сузуки Х., Ляпунова Е.А. и др. Молекулярно-генетическое изучение хромосомных форм крапчатого суслика *Spermophilus suslicus* Guld., 1770 // VI съезд Теріологічного об-ва. Тез. докл. – Москва, 1999. – С. 125. /Korablev V.P., Suzuki Kh., Lyapunova Ye.A. i dr. Molekulyarno-geneticheskoye izucheniye

- khromosomnykh form krapchatogo suslika *Spermophilus suslicus* Guld., 1770 // VI s'yezd Teriologicheskogo ob-va. Tez. dokl. – Moskva, 1999. – S. 125./
- Матросова В.А., Савинецкая Л.Е., Шекарова О.Н. и др. Внутри- и межпопуляционный полиморфизм контрольного региона митохондриальной ДНК у крапчатого суслика (*Spermophilus suslicus*) // Доклады Академии наук. – 2014. – Т.455, №6. – С. 721–726. /Matrosova V.A., Savinetskaya L.Ye., Shekarova O.N. i dr. Vnutri- i mezhpopyulyatsionnyu polimorfizm kontrol'nogo regiona mitokhondrial'noy DNK u krapchatogo suslika (*Spermophilus suslicus*) // Doklady Akademii nauk. – 2014. – T.455, №6. – S. 721–726.
- Огнев С.И. Звери СССР и прилежащих стран. Т.5. Грызуны. – М.-Л.: Изд-во АН СССР, 1947. – 809с. /Ognev S.I. Zveri SSSR i prilozhashchikh stran. T. 5. Gryzuny. – M.-L.: Izd-vo AN SSSR, 1947. – 809s./
- Смирнова О.В., Турубанова С.А., Бобровский М.В. и др. Реконструкция истории лесного пояса Восточной Европы и проблема поддержания биологического разнообразия // Успехи современной биологии. – 2001. – Т.121, №2. – С. 144–159. /Smirnova O.V., Turubanova S.A., Bobrovskiy M.V. i dr. Rekonstruktsiya istorii lesnogo poyasa Vostochnoy Yevropy i problema podderzhaniya biologicheskogo raznoobraziya // Uspekhi sovremennoy biologii. – 2001. – T.121, №2. – S. 144–159./
- Титов С.В. Современное распространение и изменение численности крапчатого суслика, *Spermophilus suslicus*, в восточной части ареала // Зоологический журнал. – 2001. – Т.80, №2. – С. 230–235. /Titov S.V. Sovremennoye rasprostraneniye i izmeneniye chislennosti krapchatogo suslika, *Spermophilus suslicus*, v vostochnoy chasti areala // Zoologicheskij zhurnal. – 2001. – T.80, №2. – S. 230–235./
- Фрисман Л.В., Кораблев В.П., Ляпунова Е.А. и др. Аллозимная дифференциация разнохромосомных форм крапчатого суслика (*Spermophilus suslicus* Guld, 1770, Rodentia) // Генетика. – 1999. – Т.35, №3. – С.378–384. /Frisman L.V., Korablev V.P., Lyapunova Ye.A. i dr. Allozimnaya differentsiatsiya raznokhromosomnykh form krapchatogo suslika (*Spermophilus suslicus* Guld, 1770, Rodentia) // Genetika. – 1999. – T. 35, №3. – S. 378–384./
- Цвирка М.В., Кораблев В.П., Челомина Г.Н. Исследование генетической изменчивости крапчатого суслика *Spermophilus suslicus* Guld, 1770 (Rodentia, Sciuridae) // Териофауна России и сопредельных территорий: Мат. межд. совещ. – Москва, 2003. – С.376. /Tsvirka M.V., Korablev V.P., Chelomina G.N. Issledovaniye geneticheskoy izmenchivosti krapchatogo suslika *Spermophilus suslicus* Guld, 1770 (Rodentia, Sciuridae) // Teriofauna Rossii i sopredel'nykh territoriy: Mat. mezhd. soveshch. – Moskva, 2003. – S.376./
- Шилова С.А., Неронов В.В., Шекарова О.Н., Савинецкая Л.Е. Динамика поселений крапчатого суслика (*Spermophilus suslicus* Guld., 1770) на северной границе ареала // Известия РАН. Сер. биологическая. – 2010. – №5. – С. 619–624. /Shilova S.A., Neronov V.V., Shekarova O.N., Savinetskaya L.Ye. Dinamika poseleniy krapchatogo suslika (*Spermophilus suslicus* Guld., 1770) na severnoy granitse areala // Izvestiya RAN. Ser. biologicheskaya. – 2010. – №5. – S. 619–624./
- Aljanabi S.M., Martinez I. Universal and rapid salt-extraction of high quality genomic DNA for PCR-based techniques // Nucl. Acids Res. – 1997. – Vol.25. – P. 4692–4693.
- Bandelt H.-J., Forster P., Röhl A. Median-joining networks for inferring intraspecific phylogenies // Mol. Biol. Evol. – 1999. – Vol.16, No1. – P. 37–48.
- Biedrzycka A., Radwan J. Population fragmentation and major histocompatibility complex variation in the spotted suslik, *Spermophilus suslicus* // Molecular Ecology. – 2008. – Vol.17. – P. 4801–4811.
- Ermakov O.A., Simonov E., Surin V.L. et al. Implications of hybridization, NUMTs, and overlooked diversity for DNA barcoding of Eurasian ground squirrels // PLoS ONE. – 2015. – Vol.10 (1). – e0117201.
- Ford C.E., Hamerton J.L. A colchicine, hypotonic citrate, squash sequence for mammalian chromosomes // Stain Technol. – 1956. – Vol.31, №6. – P. 247–251.
- Kocher T.D., Thomas W.K., Meyer A. Dynamics of mitochondrial DNA evolution in animals: amplification and sequencing with conserved primers // Proc. Nat. Acad. Sci. USA. – 1989. – Vol.86. – P. 6196–6200.
- Tamura K., Stecher G., Peterson D. et al. MEGA6: Molecular Evolutionary Genetics Analysis Version 6.0. // Molecular Biology and Evolution. – 2013. – Vol.30. – P. 2725–2729.

Представлено: Й.В.Царик / Presented by: Y.V.Tsaryk
Рецензент: Л.І.Воробйова / Reviewer: L.I.Vorobyova
Подано до редакції / Received: 10.05.2015