

doi 10.18699/vjgb-25-87

К генетической структуре и происхождению малого суслика *Spermophilus pygmaeus* (Pallas, 1778) на Северном Кавказе

Ф.А. Темботова , А.Х. Амшокова , М.С. Гудова  

Институт экологии горных территорий им. А.К. Темботова Российской академии наук, Нальчик, Россия

 mparieva@inbox.ru

Аннотация. Малый суслик *Spermophilus pygmaeus* (Pallas, 1778) – политипический вид, представляющий существенный интерес для изучения таксономического разнообразия, генетической структуры, потока генов и генетического разнообразия. Несмотря на длительную историю изучения, систематика представителей рода *Spermophilus* на Северном Кавказе остается слабо разработанной. Неразрешенным вопросом остаются и филогенетические отношения между «горными» и «равнинными» сусликами Северного Кавказа. Не менее важным аспектом работы является оценка генетического разнообразия малого суслика, поскольку вид считается неотъемлемым компонентом степных и пустынных экосистем, обеспечивая их важнейшие биоценозные функции. На основании анализа фрагмента гена *cyt b* мтДНК длиной 840 п.н. получены новые данные по генетической изменчивости *Spermophilus pygmaeus* восточной оконечности Западного Кавказа. В отличие от ранее проведенных работ, показавших обитание в горах Кавказа так называемого горного суслика, в настоящей работе на исследованных территориях на высоте 1400–1700 м над ур. моря выявлены две гаплогруппы *S. pygmaeus*, одна из которых близка к равнинным (восточно-кавказским), а вторая – к горным (центрально-кавказским) группировкам малого суслика. Генетическая дистанция между двумя гаплогруппами составила 1.54 %. Разный эволюционный возраст трех выявленных группировок *S. pygmaeus* на Северном Кавказе (A1, A2 и B), скорее всего, связан с многоэтапным заселением исследуемой территории малым сусликом. Данные молекулярного датирования позволяют предположить, что западная гаплогруппа проникла сплошной полосой на Центральный, Восточный Кавказ и восточную оконечность Западного Кавказа через Ставропольскую возвышенность и Прикаспийскую низменность менее 400 тыс. лет назад. В процессе первой волны расселения суслика с Русской равнины вид закрепился в восточной оконечности Западного Кавказа в районе с. Хасаут, а на Восточном Кавказе – на севере Ногайской степи (Сухокумск) и в южных окраинах Прикаспийской низменности (долина Кар-Кар 1). Более молодой возраст гаплогруппы A2 (менее 300 тыс. лет), также происходящей с Восточного Кавказа (Хумтоп, Зеленоморск, Львовский 13, Кар-Кар 2), вероятнее всего, обусловлен повторным заселением сусликом Прикаспийской низменности, регулярно затопляемой водами Каспия в историческое время. Отсутствие сплошного пояса лесов на Центральном Кавказе, в частности в Кабардино-Балкарии, позволило позже, менее 200 тыс. лет назад, проникнуть *S. pygmaeus* в горы по трем ущельям: Черекскому, Баксанскому и Малкинскому. Более вероятно, что в субальпическом Западного Кавказа (Хурзук и Учкулан) вид проник уже с Центрального Кавказа, о чем свидетельствует один и тот же эволюционный возраст животных Западного (Учкулан, Хурзук) и Центрального Кавказа. Касательно таксономического статуса кавказского горного суслика считаем преждевременным делать какие-либо выводы, так как не все территории Кавказа были охвачены исследованиями.

Ключевые слова: *Spermophilus pygmaeus*; *cyt b*; генетическое разнообразие; Западный Кавказ

Для цитирования: Темботова Ф.А., Амшокова А.Х., Гудова М.С. К генетической структуре и происхождению малого суслика *Spermophilus pygmaeus* (Pallas, 1778) на Северном Кавказе. *Вавиловский журнал генетики и селекции*. 2025;29(6):798-811. doi 10.18699/vjgb-25-87

Финансирование. Работа выполнена по программе государственного задания Института экологии горных территорий им. А.К. Темботова РАН (FMEU-2023-0001 «Разнообразие (генетическое, морфологическое, таксономическое) позвоночных Северного Кавказа, структура их размещения в регионе как основа долгосрочного мониторинга природных и антропогенных экосистем»).

On the genetic structure and origin of the little ground squirrel *Spermophilus pygmaeus* (Pallas, 1778) in the North Caucasus

F.A. Tembotova , A.Kh. Amshokova , M.S. Gudova  

Tembotov Institute of Ecology of Mountain Territories of the Russian Academy of Sciences, Nalchik, Russia

 mparieva@inbox.ru

Abstract. Little ground squirrel *Spermophilus pygmaeus* (Pallas, 1778) is a polytypic species of significant interest for the study of taxonomic diversity, genetic structure, gene flow and genetic diversity. Despite the long history of study, the taxonomy of representatives of the genus *Spermophilus* in the North Caucasus remains poorly developed. Among the

unresolved issues are the phylogenetic relationships between the “mountain” and “plain” ground squirrels of the North Caucasus. An equally important aspect of the work is the study of the genetic diversity of little ground squirrel, given that the species is considered an integral component of steppe and desert ecosystems, providing their most important biocenotic functions. Based on the analysis of the 840 bp mtDNA *cytochrome b* gene fragment, new data on the genetic variability of *S. pygmaeus* from the eastern extremity of the Western Caucasus were obtained. Unlike previous studies that showed the so-called mountain ground squirrel to inhabit the Caucasus Mountains, this work identified two haplogroups of *S. pygmaeus* in the studied areas at an altitude of 1,400–1,700 m above sea level, one of which is close to the lowland (East Caucasian) and the other to the mountain (Central Caucasian) groups of the little ground squirrel. The genetic distance between the two haplogroups was 1.54 %. The different evolutionary ages of the three identified groups of *S. pygmaeus* in the North Caucasus (A1, A2, and B) are most likely associated with the multi-stage settlement of the studied area by the little ground squirrel. The results of molecular dating suggest that the western haplogroup penetrated as a continuous strip into the Central, Eastern Caucasus and the eastern extremity of the Western Caucasus through the Stavropol Upland and the Caspian Lowland less than 400 thousand years ago. As a result of the first wave of dispersal of the ground squirrel from the Russian Plain, the species became established in the eastern extremity of the Western Caucasus in the area of the village of Khasaut, and in the Eastern Caucasus – in the north of the Nogai Steppe (Sukhokumsk) and in the southern outskirts of the Caspian Lowland (Kar-Kar 1 Valley). The younger age of haplogroup A2 (less than 300 thousand years), also originating from the Eastern Caucasus (Khumtop, Zelenomorsk, Lvovsky 13, Kar-Kar 2), is most likely due to the re-colonization of the Caspian lowland by the ground squirrel, which was regularly flooded by the Caspian Sea in historic times. The absence of a continuous forest belt in the Central Caucasus, in particular in the Kabardino-Balkarian Republic, allowed *S. pygmaeus* to penetrate into the mountains later, less than 200 thousand years ago, through three gorges: Cherek, Baksan and Malkinsky. It is more likely that the species penetrated into the subalps of the Western Caucasus (Khurzuk and Uchkulan) from the Central Caucasus, as evidenced by the same evolutionary age of animals of the Western (Uchkulan, Khurzuk) and Central Caucasus. Regarding the taxonomic status of the Caucasian mountain ground squirrel, we consider it premature to draw any conclusions, since not all areas of the Caucasus were covered by research.

Key words: *Spermophilus pygmaeus*; *cytochrome b* (*cyt b*); genetic diversity; Western Caucasus

For citation: Tembotova F.A., Amshokova A.Kh., Gudova M.S. On the genetic structure and origin of the little ground squirrel *Spermophilus pygmaeus* (Pallas, 1778) in the North Caucasus. *Vavilovskii Zhurnal Genetiki i Selekcii* = *Vavilov J Genet Breed.* 2025;29(6):798-811. doi 10.18699/vjgb-25-87

Введение

Малый суслик *Spermophilus pygmaeus* (Pallas, 1778) – политипический вид, представляющий существенный интерес для изучения таксономического разнообразия, генетической структуры, потока генов и генетического разнообразия. Несмотря на длительную историю исследований, систематика представителей рода *Spermophilus* на Северном Кавказе остается слабо разработанной. Горный суслик был впервые добыт на северном склоне Эльбруса в поясе субальпийских лугов и описан Э. Менетрие как самостоятельный вид (Menetries, 1832). В качестве самостоятельного вида горного суслика выделяли многие исследователи (Brandt, 1843; Свириденко, 1937; Виноградов, Аргиропуло, 1941; Млекопитающие..., 1963; Фауна СССР, 1965; Воронцов, Ляпунова, 1969; Громов, Баранова, 1981; Кораблев, 1983; Harrison et al., 1993; Hoffmann, 1993; Громов, Ербаева, 1995; Цвирка и др., 2003; Цвирка, Кораблев, 2014). По мнению других авторов, горный кавказский суслик является подвидом малого (Сатунин, 1907; Оболенский, 1927; Огнев, 1947; Верещагин, 1959; Орлов и др., 1969; Иванов, 1976; Ермаков и др., 2006; Никольский и др., 2007). И.Я. Павлинов и А.А. Лисовский (2012) выделяют *Spermophilus (pygmaeus) pygmaeus* (левобережный малый суслик относительно реки Волги), *Spermophilus (pygmaeus) planicola* (правобережный малый суслик) и *Spermophilus (pygmaeus) musicus* (кавказский (горный) малый суслик) как полувиды в надвиде *pygmaeus*. Данный вид давно привлекает внимание исследователей, однако работ, основанных на анализе участка гена *cyt b* малого суслика на обозначенной территории, очень мало (Harrison et al., 1993; Ermakov et al., 2023; Темботова и др., 2024).

К числу неразрешенных вопросов, как справедливо отмечают О.А. Ермаков с соавторами (2018), относятся и филогенетические отношения между «горными» и «равнинными» сусликами Северного Кавказа. Также остаются не до конца выясненными вопросы, касающиеся эволюционной истории, закономерностей распространения равнинной и горной форм малого суслика. Решению вышеназванных вопросов препятствовала крайне неравномерная изученность территории с вовлечением в анализ незначительных по объему выборок.

Все популяции малого суслика, обитающие к западу от Волги до низовий Днепра, а также в Крыму и Предкавказье, были отнесены к сестринскому виду *S. musicus* Ménétries, 1832, поскольку он является старшим синонимом, применимым к западной линии *S. pygmaeus* sensu lato (Simonov et al., 2024). Согласно упомянутой работе, *S. musicus* – не только горный суслик, но и все малые суслики правобережья Волги. При этом встает вопрос, являются ли все правобережные малые суслики в генетическом плане однородными. Возникновение данного вопроса связано с результатами, полученными нами ранее на основании анализа фрагмента гена *cyt b* мтДНК сусликов Восточного и Центрального Кавказа (Темботова и др., 2024).

В ходе проведенного анализа было обнаружено, что на территории Восточного Кавказа обитают две генетически различающиеся группировки малого суслика. Кроме того, сравнение центрально-кавказских (горных) и восточно-кавказских (равнинных) группировок малого суслика выявило генетическую дистанцию, составляющую 1.34 %, и отсутствие идентичных гаплотипов у сравниваемых группировок, что в целом указывает на генетическую гетеро-

генность *S. pygmaeus* на рассматриваемых территориях. Такого же порядка дистанции (1.29–1.72 %) получены между горными малыми сусликами и популяциями сусликов с правого берега Волги. На первый взгляд, эти дистанции могут показаться незначительными, однако они достигают нижних пределов межвидовых различий, если сопоставлять с дистанциями, полученными для представителей рода *Spermophilus*: минимальная – 1.4 % (между видами *S. major* и *S. selevini* (= *S. brevicauda*)), максимальная – 10.7 % (между *S. dauricus* и *S. xanthoprimum*) (Simonov et al., 2024). Также не вполне ясно, все ли популяции так называемого кавказского горного суслика, населяющие горные территории Кавказа, генетически близки между собой и в равной степени отличаются от равнинных.

В большинстве работ для уточнения таксономического статуса кавказского горного суслика изучался материал преимущественно из Центрального Кавказа, в частности из окрестностей пос. Эльбрус (Harrison et al., 1993; Ермаков и др., 2006; Никольский и др., 2007; Фрисман и др., 2014; Цвирка, Кораблев, 2014), Баксана, ущелья Джилы-Су, урочища Шаджатмаз (Ermakov et al., 2023). Отсутствие как литературных сведений, полученных на основании анализа участка гена *cyt b* малого суслика Западного Кавказа, так и последовательностей, депонированных в базе Генбанк, определяет необходимость изучения выборок малого суслика с данной территории для определения статуса *S. pygmaeus*, населяющих горные районы.

К числу наиболее часто используемых генетических маркеров в филогеографических исследованиях позвоночных животных относится митохондриальная ДНК (Avisé, 2000; Лукашов, 2009; Холодова, 2009), что обусловлено такими свойствами, как наследование по материнской линии, отсутствие процесса рекомбинации, высокая скорость эволюции по сравнению с ядерными генами, большое количество копий и т.д. *Cyt b* зарекомендовал себя как информативный и успешно используется в териологических работах на уровнях от родового до внутривидового (Банникова, 2004; Абрамсон, 2007; Холодова, 2009). Кроме того, это ген, для которого доступно больше всего информации в генетических базах данных.

Второй, не менее важный аспект работы – изучение генетического разнообразия географических выборок малого суслика. Известно, что суслики являются неотъемлемым компонентом степных и пустынных экосистем, обеспечивая их важнейшие биоценологические функции, однако с давних времен они привлекают внимание в основном как вредители сельского хозяйства и переносчики различных заболеваний. С 1920-х годов борьба с сусликами как сельскохозяйственными вредителями была поднята на государственный уровень. Грандиозные по масштабу истребительные работы против малого суслика развернулись в аридных ландшафтах бывшего СССР, природных очагах чумы. В первой половине XX в. получила развитие концепция полной ликвидации очагов этой инфекции путем уничтожения грызунов – носителей возбудителя. На Северном Кавказе и в Северо-Западном Прикаспии рекомендовалось практически полное уничтожение малого суслика (Калабухов, 1933; Пастухов, 1959). Началось «оздоровление» природного очага в соответствии со спе-

циальной программой, которое приобрело беспрецедентные масштабы (цит. по: Шилова, 2011). В итоге сплошная очистка территории от сусликов, распахка степей, изменение интенсивности выпаса скота, развитие лесных ползащитных полос и искусственного орошения привели к уничтожению сусликов не только на Кавказе, но и во многих регионах России. По данным С.А. Шиловой (2011), глубокая депрессия численности правобережного малого суслика началась на юге России в конце прошлого века и продолжается до сих пор. В Кабардино-Балкарии сельскохозяйственное освоение равнинных и предгорных территорий вызвало почти полное исчезновение популяций малого суслика. В частности, предгорно-равнинные популяции малого суслика занесены в Красную книгу Кабардино-Балкарской Республики (2018) с присвоением статуса «находящийся на грани исчезновения».

Следует отметить, что трансформация местообитаний и их фрагментация в связи с деятельностью человека стали результатом сокращения пригодных для обитания малого суслика площадей, что привело к чрезвычайно высокой раздробленности популяций вида. При этом известно, что фрагментация и сокращение ареалов часто отражаются на генетической структуре популяций диких животных, затрудняя обмен генами между разными частями ареала, снижая эффективный размер популяции и способствуя возрастанию уровня инбридинга.

В связи с вышеизложенным цель исследования заключалась в изучении генетической структуры и генетического разнообразия *S. pygmaeus* восточной оконечности Западного Кавказа на основании анализа фрагмента гена *cyt b* мтДНК и сравнении результатов с ранее полученными (Ermakov et al., 2023; Темботова и др., 2024) для оценки таксономического разнообразия малого суслика на Северном Кавказе.

Материалы и методы

В работе использовались образцы тканей мышц малого суслика *S. pygmaeus* из разных географических пунктов восточной оконечности Западного Кавказа: Карачаево-Черкесская Республика – верховья р. Кубань, окрестности аулов Хурзук и Учкулан; урочище р. Хасаут притока р. Малка, окрестности с. Хасаут (рис. 1). Отлов зверьков проводили дугвыми капканами № 0. Капканы расставляли вокруг жилых нор сусликов (Карасева, Телицина, 1996).

В анализируемую выборку вошли 32 последовательности митохондриального гена *cyt b* *S. pygmaeus* из Карачаево-Черкесской Республики: окрестности с. Хасаут и аулов Хурзук и Учкулан (табл. 1). Кроме того, для проведения сравнительного анализа использовались гаплотипы малого суслика Северного Кавказа из ранее опубликованной нами работы (Темботова и др., 2024).

Остальные последовательности представителей рода *Spermophilus*, включая внешнюю группу, взяты из базы Genbank (ncbi.nlm.nih.gov): *S. pygmaeus* – OP588846–OP588904 (Ermakov et al., 2023), AF157907, AF157910 (Harrison et al., 1993); *S. musicus* – AF157900, AF157904 (Harrison et al., 1993); *Spermophilus taurensis* Gündüz et al., 2007 – KY938064, KY938069, KY938073 (Gür et al., 2017); *Spermophilus citellus* Linnaeus, 1766 – AM691632–AM691640; *Spermophilus xanthoprimum* Bennett, 1835 –

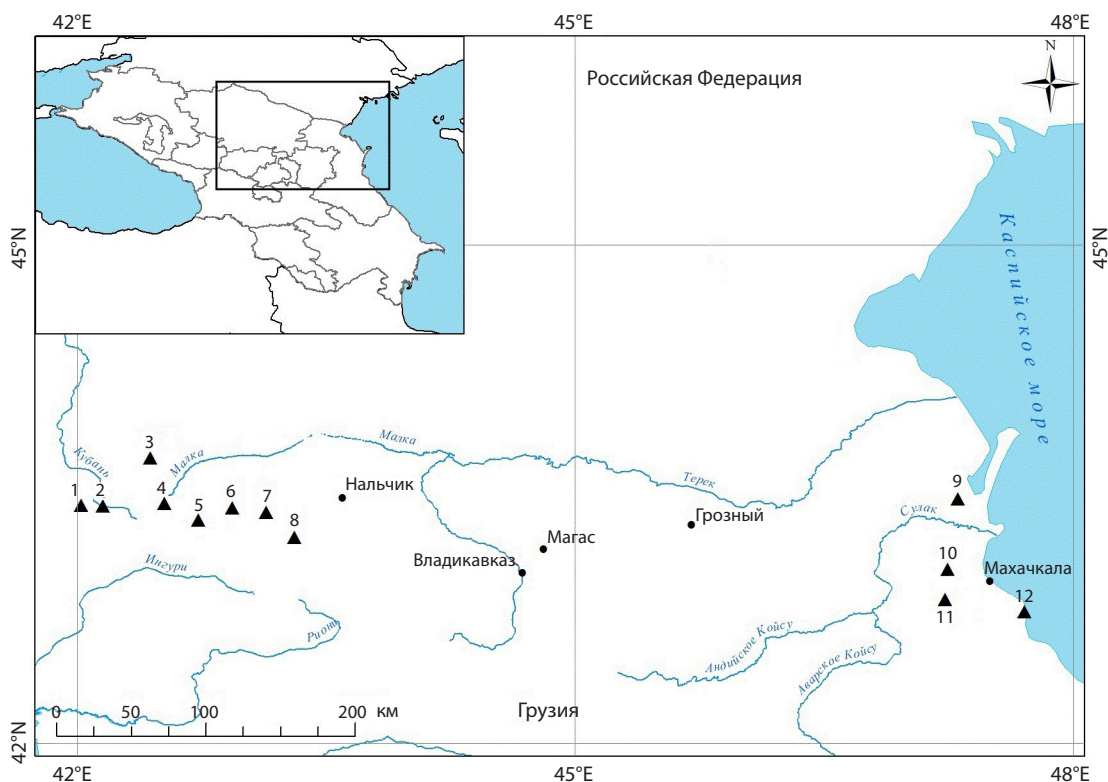


Рис. 1. Карта происхождения материала *Sperophilus pygmaeus* на Северном Кавказе.

Западный Кавказ (Карачаево-Черкесская Республика): 1 – Учкулан, 2 – Хурзук, 3 – Хасаут (новые данные); Центральный Кавказ (Кабардино-Балкарская Республика): 4 – Джилы-Су, 5 – Эльбрус, 6 – Тырнауз, 7 – Актопрак, 8 – Безенги; Восточный Кавказ (Республика Дагестан): 9 – Львовский, 10 – Хумтоп, 11 – Кар-Кар, 12 – Зеленоморск (Темботова и др., 2024).

AM691658–AM691663 (Gündüz et al., 2007) и AF157902, AF157909 (Орлов и др., 1969); *Marmota monax* Linnaeus, 1758 – AF157953 (Harrison et al., 1993).

Экстракцию ДНК осуществляли с помощью набора “Diatom™ DNA Prep100” (ООО «Лаборатория Изоген», Москва) в соответствии с протоколом производителя. Амплификацию фрагментов ДНК проводили с использованием набора MasterMix X5 («Диалат», Москва). Для полимеразной цепной реакции использовали праймеры: L14725 TGAAAAAYCATCGTTGT (Steppan et al., 1999), H15915 TCTTCATTTYWGGTTTACAAGAC (Harrison et al., 1993) при параметрах цикла ПЦР, рекомендованных в первой работе. Полученные ПЦР продукты очищали переосаждением в 0.15 М растворе ацетата натрия, в 90 % этаноле с последующей промывкой 70 % этанолом. Качество ПЦР продуктов оценивали методом электрофореза в 1.5 % агарозном геле в присутствии бромистого этидия. Секвенирование нуклеотидных последовательностей проводилось в обоих направлениях в компании «Синтол» (Москва). Редактирование и выравнивание полученных последовательностей осуществляли с использованием программы BioEdit 7.0.9.0 (Hall, 1999) по алгоритму Clustal W вручную.

Статистическую обработку данных, включая расчет числа полиморфных сайтов, количества гаплотипов, нуклеотидного и гаплотипического разнообразия, а также тестов на нейтральность Таджимы (Tajima, 1989) и Фу (Fu, 1996), выполняли в программе Arlequin v.3.5 (Excoffier,

Lischer, 2010). В этой же программе анализировали распределение наблюдаемых и ожидаемых значений парных нуклеотидных различий мтДНК в соответствии с моделями демографической (Rogers, Harpending, 1992) и пространственной экспансии (Ray et al., 2003). Взвешенные (net distance) межгрупповые генетические дистанции с использованием двухпараметрической модели Кимуры (K2P) (Kimura, 1980) рассчитывали в программе Mega 6.

Медианные сети гаплотипов были построены в программе Network 4.6.1 методом median-joining (Bandelt et al., 1999), далее их редактировали средствами стандартного пакета Paint.

Филогенетический анализ нуклеотидных последовательностей методом Байеса МСМС проводили в MrBayes v3.2.6. (Ronquist, Huelsenbeck, 2003).

Время расхождения оценивали в программе BEAST 1.10.4 (Suchard et al., 2018) с помощью следующих калибровок: 10.9 млн лет – для корневого узла расхождения *Marmota* и других видов *Sperophilus* (Yin et al., 2014), 5 млн лет – время дивергенции между *S. xanthoprimum* и *S. citellus* + *S. taurensis*, 2.5 млн лет – между *S. citellus* и *S. taurensis* (Gündüz et al., 2007). Данные анализировали с использованием некоррелированной логнормальной модели расслабленных молекулярных часов. Наиболее оптимальная модель нуклеотидных замен (HKY + I) была выбрана с помощью пакета программ MEGA 6. Длину марковских цепей (Markov Chain Monte Carlo, МСМС) устанавливали равной 100 млн поколений с отбором каж-

Номер в базе Генбанк (гаплотип)	Образцы	Место происхождения	Координаты	Идентичен гаплотипам из Генбанка
PV539552 3730Has	3730Has 137Has 3734Has 138Has	Окрестности с. Хасаут	N 43.701667°, E 42.512304°, H = 1776 м над ур. м.	
PV539556 3727Has	3727Has			
PV539557 3733Has	3733Has			
PV539558 3729Has	3729Has			
PV539559 3728Has	3728Has			
PV539560 141Has	141Has			
PV539561 135Has	135Has			
PV539579 3707Hurz	3707Hurz 3710Hurz	Окрестности аула Хурзук	N 43.415534°, E 42.162560°, H = 1484 м над ур. м.	
PV539581 3653Hurz	3653Hurz			
PV539562 3709Hurz	3709Hurz 3706Hurz 3652Hurz 3651Hurz 3656Hurz 3650Hurz 3654Hurz 3659Hurz			
	3713Uchk 3712Uchk 3715Uchk 3711Uchk 3716Uchk 3714Uchk 3661Uchk 3663Uchk 3665Uchk	Окрестности аула Учкулан	N 43.455450°, E 42.090520°, H = 1367 м над ур. м.	
PV539582 3660Uchk	3660Uchk			
PV539583 3705Uchk	3705Uchk			AF157904, OP588865–OP588868, OP588903, OP588904

Ранее нами было показано обособленное положение центрально-кавказских (горных) и восточно-кавказских (равнинных) выборок на филогенетическом дереве (Темботова и др., 2024). Анализируемые в настоящей работе новые гаплотипы из Карачаево-Черкесской Республики распались на две гаплогруппы. Так, митотипы двух выборок (Учкулан и Хурзук) из трех анализируемых попали в гаплогруппу В, образованную гаплотипами центрально-кавказских зверьков. В отличие от других горных выборок, малые суслики из окрестности с. Хасаут оказываются ближе к равнинным гаплотипам и формируют вместе с ними одну гаплогруппу А1.

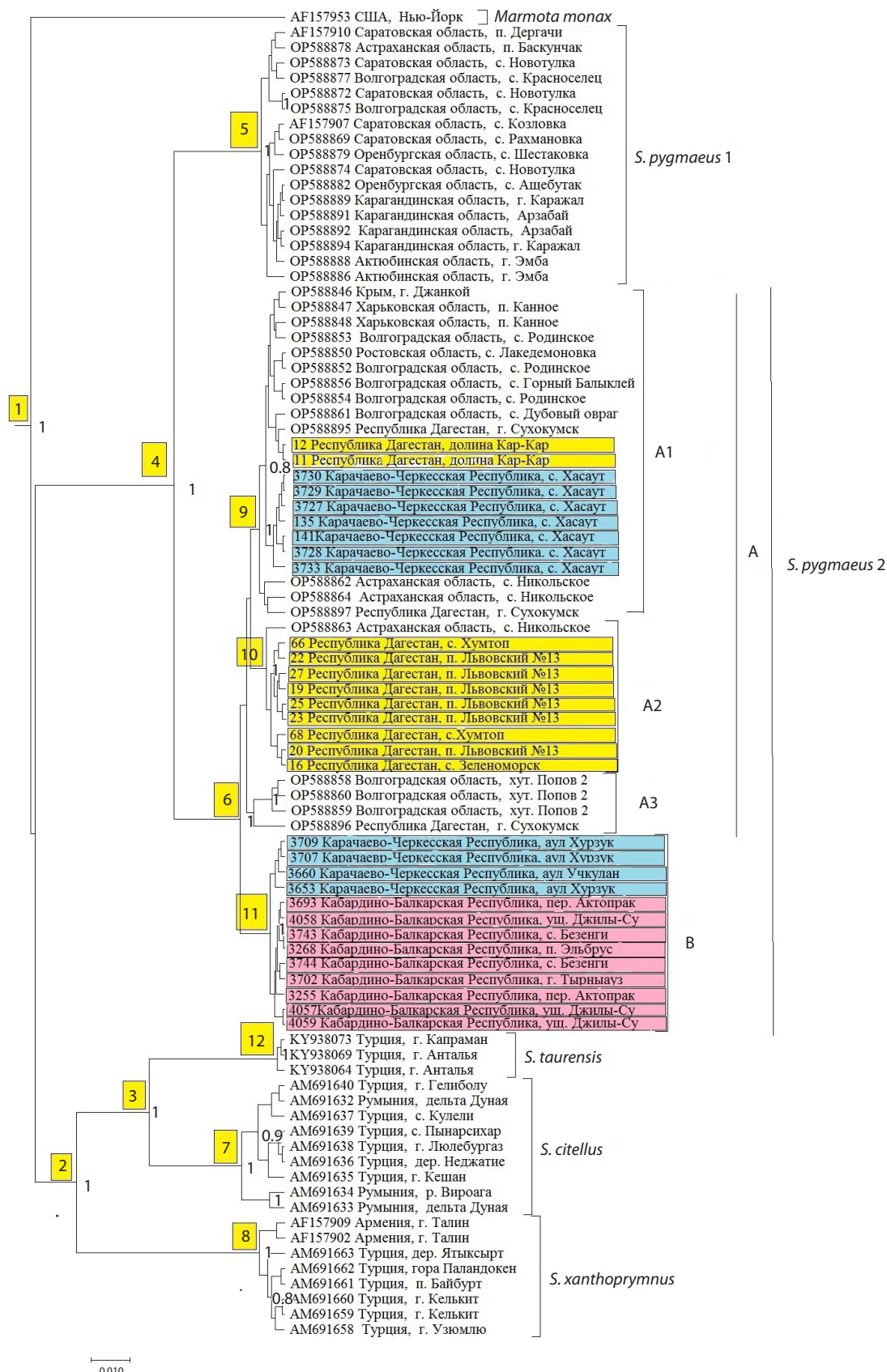


Рис. 2. Байесовское филогенетическое дерево представителей рода *Sperophilus*, основанное на анализе гена *cyt b* мтДНК (840 п. н.), по (Темботова и др., 2024), с дополнениями.

Числа в узлах ветвления – значения апостериорных вероятностей (больше 0.70), числа в квадратах – номера узлов. Желтым цветом выделены гаплотипы малого суслика Республики Дагестан, голубым – Карачаево-Черкесской Республики, розовым – Кабардино-Балкарской Республики.

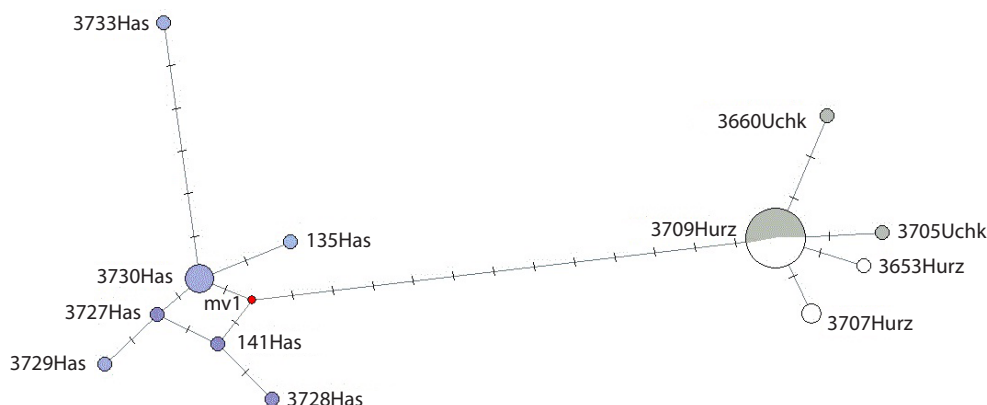


Рис. 3. Медианная сеть гаплотипов мтДНК *S. pygmaeus*, построенная на основе анализа участка *cyt b* (алгоритм median-joining, Network 4.6.1).

Величина круга пропорциональна количеству идентичных гаплотипов. Гаплотипы, выявленные на территории Карачаево-Черкесской Республики: Hurz (окрестности аула Хурзук), выделены белым цветом, Uchk (окр. аула Учкулан) – серым, Has (окр. с. Хасаут) – сиреневым. Число поперечных штрихов на ветвях соответствует числу нуклеотидных замен, маркировкой "mv" обозначены гипотетические гаплотипы.

Медианная сеть гаплотипов также демонстрирует существующее распределение обнаруженных на территории Карачаево-Черкесской Республики гаплотипов на две основные гаплогруппы (рис. 3). Отдельную компактную гаплогруппу формируют митотипы из окрестности с. Хасаут. Во вторую гаплогруппу вошли митотипы малого суслика из Учкулана и Хурзука. Генетическая дистанция между двумя гаплогруппами составила 1.54 %.

Полученные 32 последовательности из Карачаево-Черкесской Республики сформировали 12 гаплотипов, из которых девять были уникальными, а три описаны у 2–17 особей. Максимальное количество уникальных гаплотипов (60 %) отмечается в выборке из окрестностей с. Хасаут (см. табл. 1, рис. 3). Наиболее часто встречающийся митотип 3709Hurz отмечен у восьми особей из окрестностей аула Хурзук и девяти особей из окрестностей аула Учкулан. Для 22 исследованных особей из Учкулана и Хурзука описано всего пять гаплотипов, в том числе три уникальных. Возможно, утрата гаплотипов связана с общим снижением численности.

Для уточнения кластеризации анализируемых гаплотипов была построена дополнительная медианная сеть (рис. 4) с включением в анализ ранее полученных нами (Темботова и др., 2024) и О.А. Ермаковым с коллегами (Ermakov et al., 2023) последовательностей малого суслика.

Анализ медианной сети демонстрирует разделение гаплотипов малого суслика на две группы: равнинную (А), которая в свою очередь подразделяется на три гаплогруппы (А1, А2, А3), и горную (В). Как было показано ранее, выборка из окрестностей с. Хасаут кластеризуется вместе с митотипами из гаплогруппы А1. Сюда же попали и гаплотипы 11Kar и 12Kar из Восточного Кавказа (Республика Дагестан, долина Кар-Кар 1). Генетическая дистанция между зверьками из долины Кар-Кар 1 и окрестностей с. Хасаут составила всего 0.36 %. Гаплотипы зверьков из Учкулана и Хурзука вместе с центрально-кавказскими выборками (с. Безенги, Актопракский перевал, окрест-

ности г. Тырныауз, ущелье Ирикчат, урочище Джилы-Су) сформировали отдельную гаплогруппу В. Наиболее часто встречающийся гаплотип 3709Hurz из Карачаево-Черкесии отличается от гаплотипа 3743Bez, описанного у 39 особей из разных географических точек Центрального и Западного Кавказа, всего лишь на одну замену. Кроме того, важно отметить, что гаплотип 3705Uch оказался идентичным центрально-кавказскому гаплотипу 3743Bez. Гаплогруппа А2 образована гаплотипами только восточно-кавказских животных.

Анализ генетической изменчивости показал, что для выборок малого суслика из окрестностей аулов Учкулан и Хурзук характерны низкие значения гаплотипического (h) и нуклеотидного (π) разнообразия (табл. 2). В выборке из окрестностей с. Хасаут, напротив, наблюдаются относительно высокие значения нуклеотидного и гаплотипического разнообразия: 0.0028 и 0.867 соответственно. Учитывая, что данная выборка кластеризуется отдельно от остальных выборок из Карачаево-Черкесии, мы рассчитали параметры генетической изменчивости популяций только для двух объединенных выборок – Учкулан и Хурзук. В итоге для совокупной выборки ($n = 22$) гаплотипическое разнообразие составило 0.407 ± 0.128 , нуклеотидное – 0.0006 ± 0.0006 .

Значения тестов Таджимы (Tajima's D) и Фу (Fu's Fs) во всех трех выборках были отрицательными (см. табл. 2), а достоверными – в выборках Учкулан и Хасаут и в объединенной выборке (Учкулан+Хурзук).

Из трех отмеченных гаплогрупп малого суслика (А1, А2 и В) в большей степени генетически обособленными оказываются А1 и В, между которыми генетическая дистанция составила 1.46 %. Почти такая же дистанция (1.41 %) получена между гаплогруппами А2 и В. И наконец, минимальное значение (0.74 %) получено при сравнении группировок А1 и А2. Касательно генетических дистанций между тремя исследуемыми выборками из Карачаево-Черкесской Республики следует отметить, что при сравнении малого суслика из Учкулана и Хурзу-

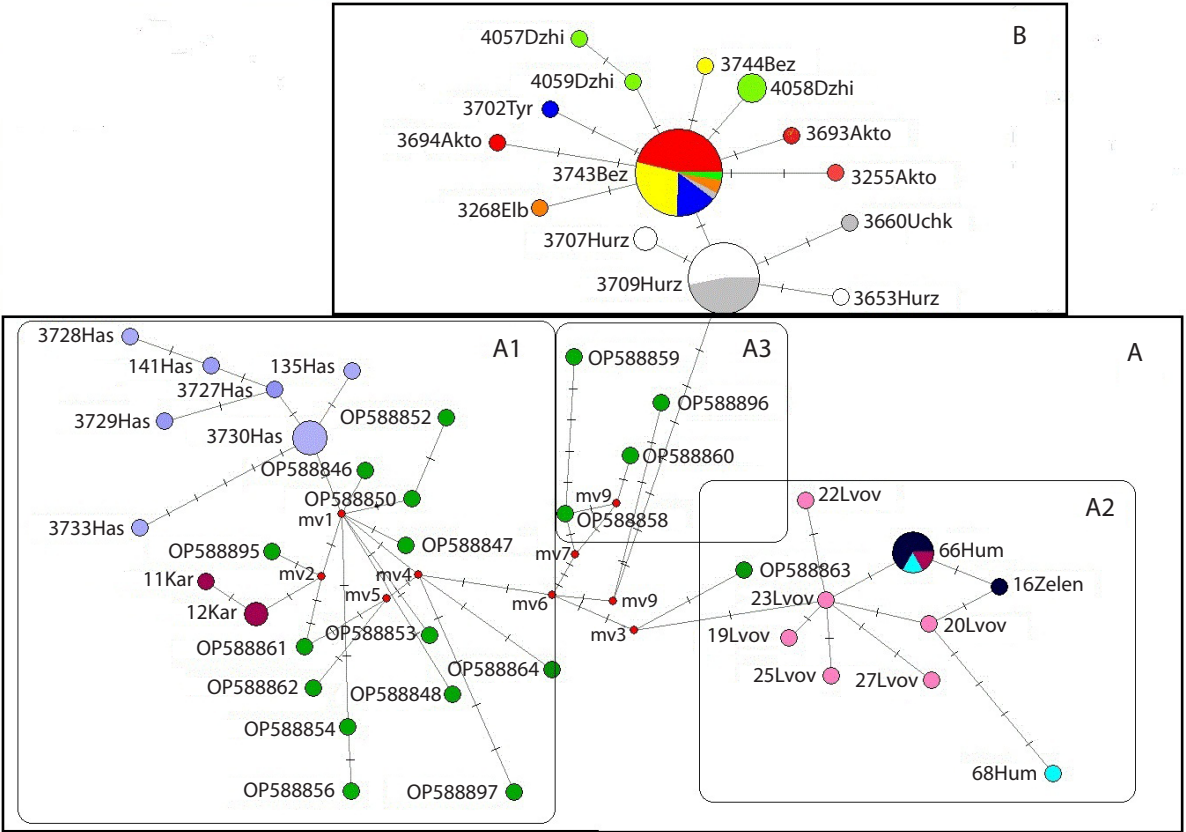


Рис. 4. Медианная сеть гаплотипов мтДНК *S. pygmaeus*, построенная на основе анализа участка *cyt b* (алгоритм median-joining, Network 4.6.1).

Величина круга пропорциональна количеству идентичных гаплотипов. *Выявленные гаплотипы:* на территории Республики Дагестан: Kar (долина Кар-Кар) – коричневый цвет, Zelen (окр. с. Зеленоморск) – черный, Hum (окр. с. Хумтоп) – голубой, Lvov (окр. пос. Львовский 13) – розовый; на территории Кабардино-Балкарской Республики: Tyr (окр. г. Тырныауз) – синий цвет, Bez (окр. с. Безенги) – желтый, Akto (Актопракский перевал) – красный, Elb (окр. пос. Эльбрус) – оранжевый, Dzhi (урочище Джилы-Су) – салатовый; на территории Карачаево-Черкесской Республики: Hurz (окр. аула Хурзук) – белый цвет, Uchk (окр. аула Учкулан) – серый, Has (окр. с. Хасаут) – сиреневый. Число поперечных штрихов на ветвях соответствует числу нуклеотидных замен, маркировкой “mv” обозначены гипотетические гаплотипы.

Таблица 2. Показатели гаплотипического (h) и нуклеотидного (π) разнообразия и значения тестов Таджимы и Фу для *S. pygmaeus* из Карачаево-Черкесской Республики

Географические группировки (размер выборки)	N	π ± S.E.	h ± S.E.	Tajima's D	Fu's F
Хасаут (n = 10)	7	0.0028 ± 0.0019	0.867 ± 0.107	-1.765	-2.756
Хурзук (n = 11)	3	0.0006 ± 0.0006	0.473 ± 0.162	-0.778	-0.659
Учкулан (n = 11)	3	0.0004 ± 0.0005	0.346 ± 0.172	-1.430	-1.246
Для <i>Spermophilus</i> без Хасаута (n = 22)	5	0.0006 ± 0.0006	0.407 ± 0.128	-1.667	-2.662

Примечание. N – число гаплотипов; S.E. – стандартная ошибка. Статистически достоверные значения тестов выделены полужирным шрифтом.

ка ее значение равнялось нулю. А выборка из Хасаута в равной степени отличалась от группировок *S. pygmaeus* из Учкулана и Хурзука с дистанцией 1.53 %.

Генетические дистанции между географическими выборками *S. pygmaeus* Северного Кавказа приведены в табл. 3. Как видно, выборка из окрестностей с. Хасаут отличается от остальных центрально-кавказских выборок (Актопрак, Безенги, Ирикчат, Тырныауз, Джилы-Су) с дистанциями 1.5–1.7 %, тогда как от восточно-кавказских – с дистанциями 0.4–1.0 %. При сравнении двух за-

падно-кавказских выборок (Учкулан, Хурзук) с центрально-кавказскими эти значения составили всего 0–0.2 %, а при аналогичном сравнении с восточно-кавказскими выборками минимальная дистанция была равна 1.2 %, а максимальная – 1.7 %.

Анализ распределения частот парных нуклеотидных различий между гаплотипами (рис. 5) проведен также для двух выборок: из окрестностей с. Хасаут и для объединенной выборки Учкулан+Хурзук. В объединенной выборке отмечается унимодальный характер распределения,

Таблица 3. Генетические дистанции между географическими выборками *S. pygmaeus* Северного Кавказа (участок гена *сyt b* мтДНК)

Выборка	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13
1. Перевал Актопрак		0.004	0.000	0.000	0.001	0.001	0.000	0.004	0.004	0.004	0.004	0.004	0.000
2. Окр. с. Хасаут	0.015		0.004	0.004	0.004	0.004	0.004	0.003	0.003	0.003	0.002	0.003	0.004
3. Окр. с. Безенги	0.000	0.017		0.000	0.001	0.001	0.000	0.004	0.004	0.004	0.005	0.004	0.000
4. Окр. пос. Эльбрус	0.000	0.017	0.000		0.001	0.001	0.000	0.004	0.004	0.004	0.005	0.004	0.000
5. Окр. аула Хурзук	0.001	0.015	0.001	0.001		0.000	0.001	0.004	0.004	0.004	0.004	0.004	0.001
6. Окр. аула Учкулан	0.001	0.015	0.001	0.001	0.000		0.001	0.004	0.004	0.004	0.004	0.004	0.001
7. Ущ. Джилы-Су	0.000	0.017	0.000	0.000	0.002	0.001		0.004	0.004	0.004	0.005	0.004	0.000
8. Окр. пос. Хумтоп	0.012	0.009	0.013	0.013	0.012	0.012	0.014		0.000	0.000	0.004	0.000	0.004
9. Окр. пос. Львовский 13	0.014	0.008	0.015	0.015	0.014	0.014	0.015	0.000		0.001	0.004	0.001	0.004
10. Окр. с. Зеленоморск	0.015	0.010	0.017	0.017	0.015	0.015	0.017	0.000	0.001		0.004	0.000	0.004
11. Долина Кар-Кар 1	0.017	0.004	0.018	0.018	0.017	0.017	0.019	0.010	0.010	0.011		0.004	0.005
12. Долина Кар-Кар 2	0.016	0.010	0.017	0.017	0.016	0.016	0.017	0.000	0.001	0.000	0.011		0.004
13. Окр. г. Тырнауз	0.000	0.017	0.000	0.000	0.001	0.001	0.000	0.013	0.015	0.017	0.018	0.017	

Примечание. Под диагональю приведены значения межгрупповых дистанций, над диагональю – соответствующие значения стандартной ошибки.

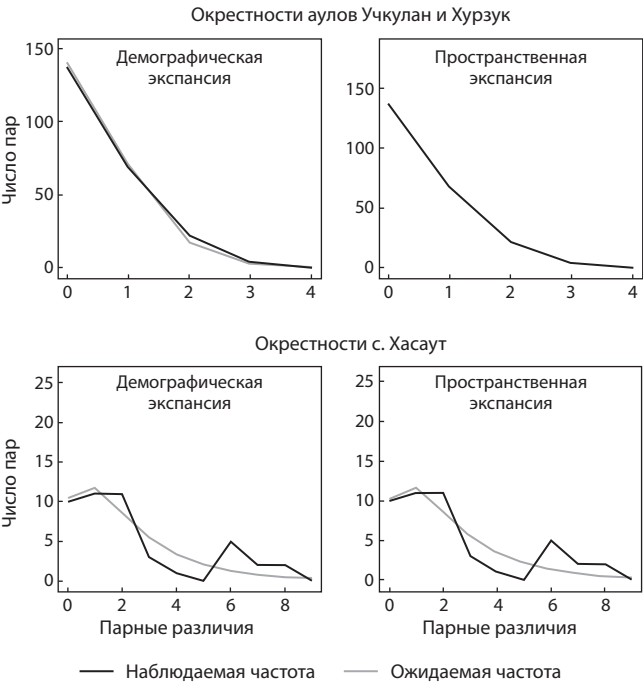


Рис. 5. Гистограммы распределения парных различий (mismatch distribution) *S. pygmaeus* окрестностей аулов Учкулан+Хурзук и окрестностей с. Хасаут (демографическая экспансия и пространственная экспансия).

близкий к ожиданиям для растущей популяции, что может указывать на недавнюю демографическую экспансию или пространственное расширение (менее 200 тыс. лет назад) после падения численности. Анализ распределения числа нуклеотидных замен в выборке из окрестностей с. Хасаут

выявил мультимодальность, что, вероятно, говорит о наличии двух и более субпопуляций.

Как отмечено ранее (Темботова и др., 2024), результаты молекулярного датирования были получены на основании трех калибровочных точек: 10.9 млн лет – для корневого узла расхождения *Marmota* и других видов *Spermophilus* (Yin et al., 2014); 5 млн лет – время дивергенции между *S. xanthoprimum* и *S. citellus* + *S. taurensis*; 2.5 млн лет – между *S. citellus* и *S. taurensis* (Gündüz et al., 2007). Включение в анализ дополнительных выборок из Карачаево-Черкесии не повлияло существенно на эти результаты, и возраст многих узлов остался практически прежним (табл. 4).

Что касается выборок из Карачаево-Черкесской Республики, эволюционный возраст группировки малого суслика из Хасаута вместе с некоторыми гаплотипами из Дагестана (11, 12, долина Кар-Кар, OP588895, OP588897, Сухокумск), а также Крыма, Харьковской, Волгоградской, Ростовской, Астраханской областей составил 369 тыс. лет (95 % HPD: 0.217–0.538 млн лет) (узел 9) для модели, рассчитанной для частоты мутаций 0.5 % за миллион лет. Остальные гаплотипы зверьков из Карачаево-Черкесии (Учкулан, Хурзук) попали в кластер В, сформированный митотипами центрально-кавказских зверьков. Возраст данного кластера составил 182 тыс. лет (95 % HPD: 0.080–0.300 млн лет) (узел 11).

Обсуждение

На основании полученных 32 последовательностей было описано 12 гаплотипов, распредившихся по двум гаплогруппам (А и В). Филогенетический анализ показал, что обнаруженные гаплотипы вошли в состав описанных нами ранее горной (центрально-кавказской) и равнинной (восточно-кавказской) группировок. Как видно из медиан-

Таблица 4. Время расхождения (млн лет) таксонов и отдельных кластеров *Spermophilus* с шестью вариантами скоростей эволюции

Номер узла на дереве	Скорость эволюции					
	0.5 %	0.9 %	1.2 %	2.4 %	3.1 %	6.7 %
1. <i>Marmota</i> / <i>Spermophilus</i>	8.479	7.625	7.351	6.491	6.244	5.532
2. <i>S. xanthoprymnus</i> / <i>S. taurensis</i> + <i>S. citellus</i>	4.708	4.270	4.135	3.676	3.536	3.254
3. <i>S. taurensis</i> / <i>S. citellus</i>	2.624	2.410	2.340	2.109	2.037	1.829
4. <i>S. pygmaeus</i> 1 («восточная») / <i>S. pygmaeus</i> 2 («западная») группы	2.287	2.014	1.923	1.638	1.545	1.224
5. <i>S. pygmaeus</i> 1 («восточная» группа)	0.349	0.309	0.295	0.252	0.240	0.194
6. <i>S. pygmaeus</i> 2 («западная» группа)	0.735	0.646	0.617	0.526	0.498	0.400
7. <i>S. citellus</i>	0.740	0.657	0.629	0.546	0.516	0.421
8. <i>S. xanthoprymnus</i>	0.415	0.366	0.351	0.302	0.286	0.234
9. <i>S. pygmaeus</i> (гаплогруппа A1)	0.369	0.325	0.310	0.266	0.252	0.203
10. <i>S. pygmaeus</i> (гаплогруппа A2)	0.262	0.230	0.221	0.189	0.179	0.146
11. <i>S. pygmaeus</i> (гаплогруппа B)	0.182	0.161	0.155	0.133	0.127	0.103
12. <i>S. taurensis</i>	0.108	0.096	0.092	0.081	0.077	0.063

ной сети гаплотипов, выборка из окрестностей с. Хасаут обособлена от других горных западно- и центрально-кавказских выборок и наиболее близка к восточно-кавказским равнинным выборкам малого суслика. Генетические дистанции, полученные при сравнении трех выборок из Карачаево-Черкесской Республики, подтверждают генетическую обособленность выборки из окрестностей с. Хасаут. Данная выборка отличается от двух других (Учкулан, Хурзук) с дистанцией 1.54 %. Таким образом, результаты проведенного исследования позволяют заключить, что на рассматриваемых территориях (Учкулан, Хурзук, Хасаут) вид *S. pygmaeus* не является гомогенным и представлен двумя генетически различающимися группировками малого суслика. При этом одна из группировок ближе к восточно-кавказским (равнинным), а другая – к центрально-кавказским (горным) выборкам. Селение Хасаут находится на левом берегу одноименной реки, чуть ниже впадения в нее р. Бермамыт, в 6 км от вершины Большой Бермамыт. Согласно данным А.И. Дятлова с коллегами (1980), в окрестностях горы Бермамыт горные малые суслики в нескольких местах (пять поселений) проникли севернее Скалистого хребта, чего не отмечается в другой части ареала. Это единственное место в зоне разрыва, где реки не образуют преград между популяциями в горах и на равнинах.

Из трех изученных группировок *S. pygmaeus* из Карачаево-Черкесии низкими значениями показателей гаплотипического ($h = 0.346–0.473$) и нуклеотидного ($\pi = 0.0004–0.0006$) разнообразия характеризуются выборки Учкулан и Хурзук (см. табл. 2). Аналогичные данные были получены ранее и для центрально-кавказских выборок (Кабардино-Балкарская Республика) малого суслика, происходящих с высоты 1200–1500 м над ур. моря (Темботова и др., 2024).

Низкое генетическое разнообразие в эльбрусской выборке было выявлено также в работе (Ermakov et al., 2023): гаплотипическое разнообразие – 0.333 ± 0.215 , нуклеотидное – 0.03 %. Для сравнения отметим, что у группировок

малого суслика с западной и восточной линии значения показателя гаплотипического разнообразия варьировали от 0.859 до 0.964, а уровень нуклеотидного разнообразия π изменялся от 0.17 до 0.76 %, что в шесть раз и более выше, чем в эльбрусской выборке (Ermakov et al., 2023). Таким образом, результаты как настоящего, так и предыдущего исследования показывают, что для большинства горных выборок малого суслика Западного и Центрального Кавказа (за исключением высокогорного ущелья Джилы-Су) характерен низкий уровень генетического разнообразия (Темботова и др., 2024). Низкие значения h и π могут быть следствием серьезного падения численности в течение длительного времени (эффект «бутылочного горлышка») (Холодова, 2006; Абрамсон, 2007). Не исключено, что горные популяции малого суслика неоднократно испытывали снижение численности. Низкое генетическое разнообразие может приводить к снижению адаптивных возможностей отдельных особей и популяций и увеличивать риск их исчезновения (Gitzendanner, Soltis, 2000; Willi et al., 2006). В выборке из окрестностей с. Хасаут выявлены относительно высокие значения отмеченных показателей. Так, гаплотипическое разнообразие было почти в два, а нуклеотидное в пять раз и более выше, чем в остальных двух выборках (Учкулан, Хурзук) малого суслика. По уровню генетического разнообразия выборка из окрестностей с. Хасаут оказывается ближе к ранее изученным равнинным выборкам из южной окраины Прикаспийской низменности Восточного Кавказа, нежели к горным. Подобное соотношение показателей генетического разнообразия (высокие h и π) характерно не только для популяций, имеющих высокую численность на протяжении длительного времени, но и для сформировавшихся в результате объединения прежде изолированных и генетически неоднородных группировок (Rogers, Harpending, 1992).

Достоверно отрицательные значения теста Таджимы, наблюдаемые практически во всех выборках *S. pygmaeus*,

могут свидетельствовать о недавней популяционной экспансии после снижения численности (эффект «бутылочного горлышка»).

Гистограммы показывают (см. рис. 5), что в выборке из окрестностей с. Хасаут распределение нуклеотидных различий носит мультимодальный характер, что не соответствует ожидаемому распределению. Расхождения между ожидаемым и наблюдаемым распределением говорят о высокой гетерогенности выборки. В объединенной выборке (Учкулан и Хурзук) две кривые показывают хорошее совпадение и имеют унимодальный характер распределения (см. рис. 5).

Возраст так называемой равнинной группировки (гаплогруппа A1), в которую вошли митотипы малого суслика из Хасаута, составил менее 400 тыс. лет. Возраст клады A2, представленной сусликами Восточного Кавказа, – менее 300 тыс. лет. Группа малых сусликов Западного (Учкулан, Хурзук) и Центрального Кавказа, образующих кладу B, является филогенетически более молодой. Ее возраст менее 200 тыс. лет. Вычисленный возраст не противоречит данным и мнению других авторов, считавших, что предки современных горных сусликов в разное время проникали в высокогорье из равнинных районов (Цвирка, Кораблев, 2014). Учитывая высказывания многих ученых (Свириденко, 1927; Иофф, 1936; Варшавский, 1963) о том, что в новой истории ареала малого суслика приходится иметь дело не с первичным, а по существу с повторным расселением данного грызуна, можно предположить, что разный эволюционный возраст трех выявленных гаплогрупп *S. pygmaeus* связан с многоэтапным расселением малого суслика по исследуемой территории.

Данные молекулярного датирования позволяют предполагать, что западная гаплогруппа малого суслика проникла сплошной полосой на Центральный, Восточный Кавказ и восточную оконечность Западного Кавказа через Ставропольскую возвышенность и Прикаспийскую низменность менее 400 тыс. лет назад.

Возможно, в результате первого этапа заселения малый суслик закрепился на восточной оконечности Западного Кавказа в районе Хасаута, а также на равнине и в предгорьях Кабардино-Балкарии, где до 1990 г. существовали стабильные популяции суслика (Темботов и др., 1969; Темботова, Кононенко, 2017), которые с конца XX в. не регистрируются в Кабардино-Балкарской Республике. Менее 200 тыс. лет назад в ходе расселения вид поднялся в горы на высоту 2000 м над ур. моря и выше по Баксанскому, Малкинскому и Черекскому ущельям. Видимо, по субальпийскому поясу он проник и на пограничные территории Карачаево-Черкесии, о чем свидетельствует один и тот же эволюционный возраст животных Западного (Учкулан, Хурзук) и Центрального Кавказа.

На Восточном Кавказе в процессе первой волны расселения суслика с Русской равнины вид закрепился на севере Ногайской степи (Сухокумск) и южных окраинах Прикаспийской низменности (долина Кар-Кар). Очевидно, что проникновение в южные районы Прикаспийской низменности малого суслика происходило через всю Прикаспийскую низменность, исходя из чего можно ожидать, что митотипы вида на всей ее территории будут одного эволюционного возраста. Однако Каспий в геологическое

время очень долго менял очертания, низменность регулярно затопливалась, а затем освобождалась от воды, поэтому стабильной популяции здесь не существовало. Из изложенного следует предположение, что Прикаспийская низменность в районах Хумтопа, Львовского и Зеленоморска уже повторно была заселена сусликом спустя 100 тыс. лет и более вероятно, что заселение шло с Русской равнины.

Заключение

На Северный Кавказ суслик проник из западной части обширного ареала, охватывающего равнину Восточной Европы, северного Крыма, Предкавказья и северных частей Средней Азии (Верецагин, 1959). Возраст западной гаплогруппы составляет около 800 тыс. лет. Распространение в северные части Средней Азии и на Северный Кавказ происходило, скорее всего, параллельно, так как возраст восточной гаплогруппы *S. pygmaeus* 1 и самый старший возраст гаплогрупп, появившихся на Северном Кавказе, имеют близкие значения: в пределах 350–400 тыс. лет для *S. pygmaeus* 1 и гаплогруппы A1 (см. рис. 2). При этом на Северный Кавказ суслик заселялся сплошной полосой на Центральный, Восточный Кавказ и восточную оконечность Западного Кавказа через Ставропольскую возвышенность и Прикаспийскую низменность.

В результате первой волны заселения малый суслик закрепился на Западном Кавказе в районе Хасаута, а на Центральном Кавказе – на равнине и в предгорьях Кабардино-Балкарии, где до 1990 г. существовали стабильные популяции суслика (Темботов и др., 1969; Темботова, Кононенко, 2017), которые с конца XX в. не регистрируются. Отсутствие сплошного пояса лесов на Центральном Кавказе, в частности в Кабардино-Балкарии, позволило позже, менее 200 тыс. лет назад, проникнуть *S. pygmaeus* в горы по трем ущельям: Черекскому, Баксанскому и Малкинскому. Более вероятно, что в субальпийку Западного Кавказа (Хурзука и Учкулана) вид расселялся уже с Центрального Кавказа.

Популяция в Хасауте, по-видимому, является генетическим изолятом, что подтверждается генетическими дистанциями (в пределах 1.54–1.69 %) (см. табл. 3) с животными из соседних районов Карачаево-Черкесии (Учкулан, Хурзук) и Кабардино-Балкарии (Безенги, Актотрак, Джилы-Су, Ирикчат, Тырныауз), однако необходимы дальнейшие исследования.

Первая волна расселения суслика на Восточном Кавказе (в Дагестане) сохранилась до наших дней на севере Ногайской степи в районе Сухокумска и на юге Прикаспийской низменности в долине Кар-Кар 1, что подтверждает эволюционный возраст гаплогруппы A1. Более молодой возраст гаплогруппы A2 (менее 300 тыс. лет), также происходящей с Восточного Кавказа (Хумтоп, Зеленоморск, Львовский 13, Кар-Кар 2), возможно, обусловлен повторным заселением Прикаспийской низменности, регулярно затопливаемой водами Каспия в историческое время. Об этом свидетельствует и генетическая дистанция (0.76–1.1 %, см. табл. 3) между животными из долины Кар-Кар 1 и центральных районов Прикаспийской низменности (Хумтоп, Зеленоморск, Львовский 13). Это дает основание считать, что заселение, видимо, шло с Русской равнины и между популяциями существует слабый поток генов,

что, вероятно, связано как с малой подвижностью вида, сезонными перемещениями его молодняка на небольшие расстояния, не превышающие 5 км (Наумов, 2010), так и с низкой численностью.

Касательно таксономического статуса кавказского горного суслика, считаем преждевременным делать какие-либо выводы, поскольку не все территории Кавказа были охвачены исследованиями. Тем не менее результаты, полученные как в настоящей работе, так и ранее (Темботова и др., 2024), позволяют предположить, что генетические дистанции (1.33–1.67 %) между равнинными и горными выборками малого суслика Северного Кавказа соответствуют только уровню внутривидовых различий, согласно градации, приводимой для рода *Spermophilus* по (Baker, Brandley, 2006). Здесь можно согласиться с мнением Н.Н. Воронцова и Е.А. Ляпуновой (1969), сделанным на основании кариологического анализа, что *S. musicus* является дериватом *S. pygmaeus*. Согласно данным (Цвирка, Кораблев, 2014), значительные преобразования кариотипа горного суслика 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. Наблюдаемая нами у вида *S. pygmaeus* в условиях Северного Кавказа генетическая дифференциация и структурированность, возможно, обусловлены также географической изоляцией равнинных и горных популяций, вызвавшей возникновение локальных адаптаций к условиям обитания в результате сокращения численности и фрагментации ареала, что наблюдается и в настоящее время.

Список литературы / References

Абрамсон Н.И. Филогеография: итоги, проблемы, перспективы. *Информационный вестник ВООГуС*. 2007;11(2):307-331 [Abramson N.I. Phylogeography: results, issues and perspectives. *Informatsionny Vestnik VOGiS = The Herald of Vavilov Society for Geneticists and Breeders*. 2007;11(2):307-331 (in Russian)]

Банникова А.А. Молекулярные маркеры и современная филогенетика млекопитающих. *Журнал общей биологии*. 2004;65(4):278-305 [Bannikova A.A. Molecular markers and modern phylogenetics of mammals. *Zhurnal Obshchey Biologii = Journal of General Biology*. 2004;65(4):278-305 (in Russian)]

Варшавский С.Н. Возраст поселений малого суслика в различных ландшафтных зонах в связи с расселением и историей ареала вида. *Бюллетень МОИП. Отделение биологическое*. 1963;68(5):3-14 [Varshavskii S.N. The age of little souslik settlements in different landscape zones in connection with the dissemination and history of the species range. *Byulleten MOIP = Bulletin of Moscow Society of Naturalists. Biological Series*. 1963;68(5):3-14 (in Russian)]

Верещагин Н.К. Млекопитающие Кавказа. История формирования фауны. М.; Л.: Академия наук СССР, 1959 [Vereshchagin N.K. The Mammals of the Caucasus. A History of the Evolution of the Fauna. Moscow; Leningrad, 1959 (in Russian)]

Виноградов Б.С., Аргиропуло А.И. Определитель грызунов. Фауна СССР. Млекопитающие. М.: Наука, 1941 [Vinogradov B.S., Argiropulo A.I. Guide to Rodents. Fauna of the USSR. Mammals. Moscow: Nauka Publ., 1941 (in Russian)]

Воронцов Н.Н., Ляпунова Е.А. Хромосомы сусликов Палеарктики (*Citellus*, Marmotinae, Sciuridae, Rodentia). В: Млекопитающие: эволюция, кариология, фаунистика, систематика. Новосибирск, 1969;41-47

[Vorontsov N.N., Lyapunova E.A. Chromosomes of Palaearctic ground squirrels (*Citellus*, Marmotinae, Sciuridae, Rodentia). In: Mammals: Evolution, Karyology, Faunistics, Systematics. Novosibirsk, 1969;41-47 (in Russian)]

Громов И.М., Баранова Г.И. Каталог млекопитающих СССР (плиоцен–современность). Л.: Наука, 1981 [Gromov I.M., Baranova G.I. Catalogue of Mammals of the USSR (Pliocene–Recent). Leningrad: Nauka Publ., 1981 (in Russian)]

Громов И.М., Ербаева М.А. Млекопитающие фауны России и сопредельных территорий. Зайцеобразные и грызуны. СПб., 1995 [Gromov I.M., Erbaeva M.A. Mammals of the Fauna of Russia and Adjacent Territories. Hares and Rodents. St. Petersburg, 1995 (in Russian)]

Дятлов А.И., Петров П.А., Голубев П.Д., Труфанов Г.В. О структуре ареала малых сусликов (*Citellus pygmaeus* Pall., 1778) в Приэльбрусье. *Экология*. 1980;5:77-83 [Dyatlov A.I., Petrov P.A., Golubev P.D., Trufanov G.V. On the structure of the range of small gophers (*Citellus pygmaeus* Pall., 1778) in the Elbrus region. *Ekologiya = Ecology*. 1980;5:77-83 (in Russian)]

Ермаков О.А., Титов С.В., Савинетский А.Б., Сурин В.Л., Зборовский С.С., Ляпунова Е.А., Брандлер О.В., Формозов Н.А. Молекулярно-генетические и палеоэкологические аргументы в пользу конспективности малого (*Spermophilus pygmaeus*) и горного (*S. musicus*) сусликов. *Зоологический журнал*. 2006;85(12):1474-1483 [Ermakov O.A., Titov S.V., Savinetskii A.B., Surin V.L., Zborovskiy S.S., Lyapunova E.A., Brandler O.V., Formozov N.A. Molecular-genetic and paleoecological arguments for conspecificity of little (*Spermophilus pygmaeus*) and Caucasian mountain (*S. musicus*) ground squirrels. *Zoologicheskij Zhurnal = Zoological Journal (Moscow)*. 2006;85(12):1474-1483 (in Russian)]

Ермаков О.А., Симонов Е.П., Сурин В.Л., Титов С.В. Внутривидовой полиморфизм контрольного региона митохондриальной ДНК и филогеография малого суслика (*Spermophilus pygmaeus*, Sciuridae, Rodentia). *Генетика*. 2018;54(11):1316-1326. doi 10.1134/S0016675818110048 [Ermakov O.A., Simonov E.P., Surin V.L., Titov S.V. Intraspecific polymorphism of the mitochondrial DNA control region and phylogeography of little ground squirrel (*Spermophilus pygmaeus*, Sciuridae, Rodentia). *Russ J Genet*. 2018;54(11):1332-1341. doi 10.1134/S1022795418110042]

Иванов И.В. Малый суслик Северного Кавказа. В: Фауна, экология и охрана животных Северного Кавказа. Вып. 3. Нальчик, 1976; 36-88 [Ivanov I.V. Small ground squirrel of the North Caucasus. In: Fauna, Ecology and Protection of Animals of the North Caucasus. Iss. 3. Nalchik, 1976;36-88 (in Russian)]

Июфф И.Г. О географическом распространении сусликовых блох в связи с историей расселения сусликов. В: Паразитологический сборник Зоологического института АН СССР. Л.: АН СССР, 1936;6:313-361 [Ioff I.G. On the geographical distribution of gopher fleas in connection with the history of settlement of gophers. In: Parasitological Collection of the Zoological Institute of the USSR Academy of Sciences. Leningrad: AN USSR Publ., 1936;6:313-361 (in Russian)]

Калабухов Н.И. Плотность заселения сусликами чумных районов Северо-Кавказского края и возможность сплошной очистки от сусликов. *Труды по защите растений*. 1933;4(2):65-86 [Kalabukhov N.I. Ground squirrel population density in plague regions of the North Caucasus region and the possibility of total extermination of ground squirrels. *Works on Plant Protection*. 1933;4(2):65-86 (in Russian)]

Карасева Е.В., Телицина А.Ю. Методы изучения грызунов в полевых условиях. М.: Наука, 1996 [Karaseva E.V., Telitsina A.Yu. The Methods of Studying Rodents in the Wild Nature. Moscow: Nauka Publ., 1996 (in Russian)]

- Кораблев В.П. Цитогенетические различия между горным и малым сусликами. В: Популяционная изменчивость вида и проблемы охраны генофонда млекопитающих. М., 1983;91-92
[Korablev V.P. Cytogenetic differences between the mountain and little ground squirrels. In: Population Variability of Species and Problems of Protecting the Gene Pool of Mammals. Moscow, 1983; 91-92 (in Russian)]
- Красная книга Кабардино-Балкарской Республики. Нальчик: Печатный двор, 2018
[Red Book of the Kabardino-Balkarian Republic. Nalchik: Pechatnyi Dvor Publ., 2018 (in Russian)]
- Лукашов В.В. Молекулярная эволюция и филогенетический анализ. М.: Бином, 2009
[Lukashov V.V. Molecular Evolution and Phylogenetic Analysis. Moscow: Binom Publ., 2009 (in Russian)]
- Млекопитающие фауны СССР. М.; Л.: Наука, 1963
[Mammalian Fauna of the USSR. Moscow; Leningrad: Nauka Publ., 1963 (in Russian)]
- Наумов Н.П. Механизмы взаимодействия популяций (на примере некоторых млекопитающих и птиц). *Русский орнитологический журнал*. 2010;19(576):1003-1024
[Naumov N.P. Mechanisms of interaction of populations (some mammals and birds taken as an example). *Russian Journal of Ornithology*. 2010;19(576):1003-1024 (in Russian)]
- Никольский А.А., Ермаков О.В., Титов С.В. Географическая изменчивость малого суслика (*Spermophilus pygmaeus*): биоакустический анализ. *Зоологический журнал*. 2007;86(11):1379-1388
[Nikol'skii A.A., Ermakov O.V., Titov S.V. Geographical variability of the little ground squirrel (*Spermophilus pygmaeus*): a bioacoustic analysis. *Zoologicheskij Zhurnal = Zoological Journal (Moscow)*. 2007;86(11):1379-1388 (in Russian)]
- Оболенский С.И. Предварительный обзор палеарктических сусликов (q.q. *Citellus* и *Spermophilopsis*). *Доклады АН СССР*. 1927; 188-193
[Obolenskii S.I. A preliminary review of the palaearctic sousliks (*Citellus* and *Spermophilopsis*). *Doklady Akademii Nauk SSSR = Proceeding of the USSR Academy of Sciences*. 1927;188-193 (in Russian)]
- Огнев С.И. Род *Citellus* Окен. Звери СССР и прилежащих стран. Т. 5. М.; Л.: АН СССР, 1947;11-215
[Ognev S.I. Genus *Citellus* Oken. Animals of the USSR and Adjacent Countries. Vol. 5. Moscow; Leningrad, 1947;11-215 (in Russian)]
- Орлов В.Н., Родова М.А., Котенкова Е.В. Хромосомная дифференциация сусликов подрода *Citellus*. В: Млекопитающие: эволюция, кариология, фаунистика, систематика. Новосибирск, 1969; 48-49
[Orlov V.N., Rodova M.A., Kotenkova E.V. Chromosome differentiation of the ground squirrels subgenus *Citellus*. In: Mammals: Evolution, Karyology, Taxonomy, Fauna. Novosibirsk, 1969;48-49 (in Russian)]
- Павлинов И.Я., Лисовский А.А. Млекопитающие России: систематико-географический справочник. М.: Т-во науч. изд. КМК, 2012
[Pavlinov I.Ya., Lisovsky A.A. The Mammals of Russia: A Taxonomic and Geographic Reference. Moscow: KMK Scientific Press Ltd, 2012 (in Russian)]
- Пастухов Б.Н. Эпизоотологическое состояние природных очагов чумы СССР в 1954–1956 годах и анализ проведенных мероприятий. В: Природная очаговость и эпидемиология особо опасных инфекций. Саратов, 1959;5-17
[Pastukhov B.N. Epizootological state of natural plague foci in the USSR in 1954–1956 and analysis of the measures taken. In: Natural Foci and Epidemiology of Especially Dangerous Infections. Saratov, 1959;5-17 (in Russian)]
- Сатунин К.А. Млекопитающие северо-восточного Предкавказья по сбору экспедиции Кавказского музея летом 1906 г. *Известия Кавказского музея*. 1907;3(2-3):94-142
[Satunin K.A. Mammals of northeastern Ciscaucasia according to the collection of the expedition of the Caucasian Museum in the summer of 1906. *Izvestiya Kavkazskogo Muzeya = Proceedings of the Caucasian Museum*. 1907;3(2-3):94-142 (in Russian)]
- Свириденко П.А. Распространение сусликов в Северо-Кавказском крае и некоторые соображения о происхождении фауны предкавказских и калмыцких степей. *Известия Северо-Кавказской краевой станции защиты растений*. 1927;3:123-171
[Sviridenko P.A. Prevalence of ground squirrels in the North Caucasus region and some considerations on the origin of the fauna of Ciscaucasian and Kalmyk steppes. *Izvestiya Severo-Kavkazskoy Krayevoy Stantsii Zashchity Rasteniy = Proceedings of the North-Caucasian Plant Protection Unit*. 1927;3:123-171 (in Russian)]
- Свириденко П.А. Суслик большого Кавказа *Citellus musicus* Menet. и происхождение горной степи. *Зоологический журнал*. 1937; 16(3):448-482
[Sviridenko P.A. The greater Caucasus ground squirrel *Citellus musicus* Menet. and the origin of the mountain steppe. *Zoologicheskij Zhurnal = Zoological Journal (Moscow)*. 1937;16(3):448-482 (in Russian)]
- Темботов А.К., Иванов В.Г., Иванов И.В., Темботова Э.Ж. О распространении и географической изменчивости малого суслика Северного Кавказа. *Бюллетень МОИП. Отделение биологическое*. 1969;74(5):28-41
[Tembotov A.K., Ivanov V.G., Ivanov I.V., Tembotova E.Zh. On the distribution and geographical variability of the little ground squirrel of the Northern Caucasus. *Byulleten MOIP = Bulletin of Moscow Society of Naturalists. Biological Series*. 1969;74(5):28-41 (in Russian)]
- Темботова Ф.А., Кононенко Е.П. Млекопитающие степных экосистем под угрозой исчезновения на Северном Кавказе. *Известия Самарского научного центра РАН*. 2017;19(5/2):253-259
[Tembotova F.A., Kononenko E.P. Mammals of steppe ecosystems under threat of extinction in the North Caucasus. *Izvestiya Samarskogo Nauchnogo Tsentra RAN = Izvestia of Samara Scientific Center of the Russian Academy of Sciences*. 2017;19(5/2):253-259 (in Russian)]
- Темботова Ф.А., Гудова М.С., Амшкова А.Х., Халидов А.Х. Генетическое разнообразие *Spermophilus pygmaeus* Pallas, 1779 (Sciuridae, Rodentia) на Северном Кавказе. *Генетика*. 2024; 60(7):62-74. doi 10.31857/S0016675824070056
[Tembotova F.A., Gudova M.S., Amshokova A.Kh., Khalidov A.Kh. Genetic diversity of the little ground squirrel *Spermophilus pygmaeus* Pallas, 1779 (Sciuridae, Rodentia) in the Northern Caucasus. *Russ J Genet*. 2024;60(7):908-919. doi 10.1134/S1022795424700340]
- Фауна СССР. Млекопитающие. Т. 3, вып. 2. Наземные белычьи (Marmotinae). М.; Л.: Наука, 1965
[Fauna of the USSR. Mammals. Vol. 3. Ground Squirrels (Marmotinae). Moscow; Leningrad: Nauka Publ., 1965 (in Russian)]
- Фрисман Л.В., Кораблев В.П., Цвирка М.В., Брандлер О.В., Ляпунова Е.А. Экспедиционные маршруты девяностых – вклад в исследование генетической дифференциации сусликов Палеарктики. *Зоологический журнал*. 2014;93(7):939-950. doi 10.7868/S0044513414070071
[Frisman L.V., Korablev V.P., Tsvirka M.V., Brandler O.V., Lyapunova E.A. Expeditions of the 1990s as a contribution to research of genetic differentiation of Palaearctic ground squirrels. *Zoologicheskij Zhurnal = Zoological Journal (Moscow)*. 2014;93(7):939-950. doi 10.7868/S0044513414070071 (in Russian)]
- Холодова М.В. Использование современной и древней ДНК для изучения динамики экосистем. В: Динамика современных экосистем в голоцене. М.: Т-во науч. изд. КМК, 2006;261-266
[Kholodova M.V. Use of modern and ancient DNA for studying ecosystem dynamics. In: Dynamics of Modern Ecosystems in the Holocene. Moscow: Sci. Publ. House KMK, 2006;261-266 (in Russian)]

- Холодова М.В. Сравнительная филогеография: молекулярные методы, экологическое осмысление. *Молекулярная биология*. 2009; 43(5):910-917 [Kholodova M.V. Comparative phylogeography: molecular methods, ecological interpretation. *Mol Biol*. 2009;43(5):847-854. doi 10.1134/S002689330905015X]
- Цвирка М.В., Кораблев В.П. К вопросу о хромосомном видообразовании на примере малого (*Spermophilus pygmaeus* (Pallas 1832)) и горного кавказского (*Spermophilus musicus* (Menetries 1832)) сусликов (Rodentia, Sciuridae). *Зоологический журнал*. 2014; 93(7):917-925. doi 10.7868/S0044513414070150 [Tsvirka M.V., Korablev V.P. A case of chromosomal speciation in little suslik (*Spermophilus pygmaeus* (Pallas 1832)) and Caucasian mountain suslik (*Spermophilus musicus* (Menetries 1832)) (Rodentia, Sciuridae). *Zoologicheskij Zhurnal = Zoological Journal (Moscow)*. 2014;93(7):917-925. doi 10.7868/S0044513414070150 (in Russian)]
- Цвирка М.В., Кораблев В.П., Челомина Г.Н. Генетическая дифференциация близких видов сусликов *Spermophilus musicus*, *S. pygmaeus*, *S. suslicus* (Rodentia, Sciuridae). В: Систематика, филогения и палеонтология мелких млекопитающих. СПб., 2003; 228-230 [Tsvirka M.V., Korablev V.P., Chelomina G.N. Genetic differentiation of closely related ground squirrel species *Spermophilus musicus*, *S. pygmaeus*, and *S. suslicus* (Rodentia, Sciuridae). In: Systematics, Phylogeny and Paleontology of Small Mammals. St. Petersburg, 2003;228-230 (in Russian)]
- Шилова С.А. Вопросы контроля численности и охраны сусликов России (род *Spermophilus*). *Аридные экосистемы*. 2011;17(4): 104-112 [Shilova S.A. Abundance control and conservation of sousliks in Russia (g. *Spermophilus*). *Arid Ecosyst*. 2011;1(4):267-272. doi 10.1134/S2079096111040147]
- Avise J.C. Phylogeography: the history and formation of species. Cambridge, Mass: Harvard Univ. Press, 2000. doi 10.2307/j.ctv1nzfjg7
- Baker R.J., Brandley R.D. Speciation in mammals and the genetic species concept. *J Mammalogy*. 2006;87(4):643-662. doi 10.1644/06-MAMM-F-038R2.1
- Bandelt H.J., Forster P., Röhl A. Median-joining networks for inferring intraspecific phylogenies. *Mol Biol Evol*. 1999;16(1):37-48. doi 10.1093/oxfordjournals.molbev.a026036
- Brandt I.F. Observations sur les differentes especes de sousliks de Russie, suivies de remarques sur l'arrangement et la distribution géographique du genre *Spermophilus*, anse que sur la classification de la famille des ecrevilles (Sciurina) en general. *Bulletin Scientifique l'Academie Imperiale des Sciences de Saint-Petersbourg*. 1843;2:357-381
- Ermakov O.A., Brandler O.V., Ivanov A.Yu., Ivanova A.D., Kesyana A.A., Khalidov A.Kh., Lotiev K.Yu., Lukonina S.A., Tsapko V., Titov S.V. Riverine barriers and geographic variation in little ground squirrel (*Spermophilus pygmaeus*, Sciuridae, Rodentia) based on mitochondrial cytochrome *b* gene sequences. *Russ J Theriol*. 2023;22(1):24-31. doi 10.15298/rusjtheriol.22.1.03
- Excoffier L., Lischer H. Arlequin suite ver 3.5: a new series of programs to perform population genetics analyses under Linux and Windows. *Mol Ecol Resources*. 2010;10(3):564-567. doi 10.1111/j.1755-0998.2010.02847.x
- Fu Y. New statistical test of neutrality for DNA sample from a population. *Genetics*. 1996;143(1):557-570. doi 10.1093/genetics/143.1.557
- Gitzendanner M.A., Soltis P.S. Patterns of genetic variation in rare and widespread congeners. *Am J Bot*. 2000;87(6):783-792. doi 10.2307/2656886
- Gündüz İ., Jaarola M., Tez C., Yeniurt C., Polly P.D., Searle J.B. Multigenic and morphometric differentiation of ground squirrels (*Spermophilus*, Scuridae, Rodentia) in Turkey, with a description of a new species. *Mol Phylogenet Evol*. 2007;43(3):916-935. doi 10.1016/j.ympev.2007.02.021
- Gür H., Perktas U., Gür M.K. Do climate-driven altitudinal range shifts explain the intraspecific diversification of a narrow ranging montane mammal, *Taurus ground squirrels*? *Mamm Res*. 2017;63(2):197-211. doi 10.1007/s13364-017-0347-8
- Hall T.A. BioEdit: a user-friendly biological sequence alignment editor and analysis program for Windows 95/98/NT. *Nucleic Acids Symp Ser*. 1999;41:95-98
- Harrison R.G., Bogdanowicz S.M., Hoffmann R.S., Yensen E., Sherman P.W. Phylogeny and evolutionary history of the ground squirrels (Rodentia: Marmotinae). *J Mamm Evol*. 1993;10(3):249-276. doi 10.1023/B:JOMM.0000015105.96065.f0
- Hoffmann R.S. Order Lagomorpha. In: Mammal Species of the World. Washington-London: Smithsonian Institution Press, 1993;807-827
- Kimura M. A simple method for estimating evolutionary rates of base substitutions through comparative studies of nucleotide sequences. *J Mol Evol*. 1980;16(2):111-120. doi 10.1007/BF01731581
- Menetries E. Catalogue raisonne des objets de zoologie recueillis dans un voyage au Caucase et jusqu'aux frontieres actuelles de la perse Entrepris par ordre de S.M. Lempereur. St. Petersburg: Academie Impériale des Sciences, 1832
- Rambaut A., Drummond A.J., Xie D., Baele G., Suchard M.A. Posterior summarization in Bayesian phylogenetics using Tracer 1.7. *Syst Biol*. 2018;67(5):901-904. doi 10.1093/sysbio/syy032
- Ray N., Currat M., Excoffier L. Intra-deme molecular diversity in spatially expanding populations. *Mol Biol Evol*. 2003;20(1):76-86. doi 10.1093/molbev/msg009
- Rogers A.R., Harpending H. Population growth makes waves in the distribution of pairwise genetic differences. *Mol Biol Evol*. 1992;9(3): 552-569. doi 10.1093/oxfordjournals.molbev.a040727
- Ronquist F., Huelsenbeck J.P. MrBayes 3: Bayesian phylogenetic inference under mixed models. *Bioinformatics*. 2003;19(12):1572-1574. doi 10.1093/bioinformatics/btg180
- Simonov E., Lopatina N.V., Titov S.V., Ivanova A.D., Brandler O.V., Surin V.L., Matrosova V.A., Dvilis A.E., Oreshkova N.V., Kapustina S.Yu., Golenishchev F.N., Ermakov O.A. Traditional multilocus phylogeny fails to fully resolve Palearctic ground squirrels (*Spermophilus*) relationships but reveals a new species endemic to West Siberia. *Mol Phylogenet Evol*. 2024;195:108057. doi 10.2139/ssrn.4609201
- Steppan S.J., Akhverdyan M.R., Lyapunova E.A., Fraser D.G., Vorontsov N.N., Hoffmann R.S., Braun M.J. Molecular phylogeny of the marmots (Rodentia: Sciuridae): tests of evolutionary and biogeographic hypotheses. *Syst Biol*. 1999;48(4):715-734. doi 10.1080/106351599259988
- Suchard M.A., Lemey P., Baele G., Ayres D.L., Drummond A.J., Rambaut A. Bayesian phylogenetic and phylodynamic data integration using BEAST 1.10. *Virus Evol*. 2018;4(1):vey016. doi 10.1093/ve/vey016
- Tajima F. Statistical method for testing the neutral mutation hypothesis by DNA polymorphism. *Genetics*. 1989;123(3):585-595. doi 10.1093/genetics/123.3.585
- Willi Y., Van Buskirk J., Hoffmann A.A. Limits to the adaptive potential of small populations. *Annu Rev Ecol Evol Syst*. 2006;37(1): 433-458. doi 10.1146/annurev.ecolsys.37.091305.110145
- Yin Y., Jiang Z., Li Y., Twenke B., Turghan M., Yang W., Liu B. The divergence of small mammals in Xinjiang, China, as revealed by phylogenetic analyses of COI and *Cytb*. *Anim Biol*. 2014; 64(2):163-176. doi 10.1163/15707563-00002435

Конфликт интересов. Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

Поступила в редакцию 14.03.2025. После доработки 06.05.2025. Принята к публикации 12.05.2025.