

ГЕНЕТИЧЕСКОЕ РАЗНООБРАЗИЕ МАЛОГО СУСЛИКА *SPERMOPHILUS PYGMAEUS PALLAS, 1779* (SCIURIDAE, RODENTIA) НА СЕВЕРНОМ КАВКАЗЕ

© 2024 г. Ф. А. Темботова¹, М. С. Гудова¹, А. Х. Амшокова^{1*}, А. Х. Халидов²

¹Институт экологии горных территорий им. А.К. Темботова Российской академии наук, Нальчик, 360051 Россия

²Дагестанская противочумная станция, Махачкала, 367010 Россия

*e-mail: h.a.amshokova@mail.ru

Поступила в редакцию 20.12.2023 г.

После доработки 13.02.2024 г.

Принята к публикации 20.02.2024 г.

На основании анализа фрагмента гена цитохрома *b* (*cytb*) митохондриальной ДНК (мтДНК) исследовано генетическое разнообразие малого суслика *Spermophilus pygmaeus* Pallas, 1779 Центрального и Восточного Кавказа. С помощью филогенетического анализа выявлено существование двух кластеров А и В в пределах западной клады *S. pygmaeus* 2. Кластер А сформирован гаплотипами сусликов из Восточного Кавказа и правого берега р. Волги, а В — только гаплотипами центральнокавказских зверьков. Дистанция между кластерами А и В достигает 1.3%. Относительно обособленное положение на филогенетическом дереве популяции малого суслика Центрального Кавказа, отсутствие идентичных гаплотипов у центрально- и восточнокавказских животных, а также полученные дистанции указывают на генетическую гетерогенность вида на Северном Кавказе. Результаты молекулярного датирования показали, что эволюционный возраст гаплотипов мтДНК *S. pygmaeus* из исследованных районов Восточного Кавказа составил примерно 260 тыс. лет, а Центрального Кавказа — 163 тыс. лет. Отмечено снижение генетического разнообразия в центральнокавказских популяциях малого суслика по сравнению с популяциями из Восточного Кавказа, что в целом указывает на низкую жизнеспособность *S. pygmaeus*, обитающих в горах Центрального Кавказа.

Ключевые слова: малый суслик, *Spermophilus pygmaeus*, цитохром *b* (*cytb*), митохондриальная ДНК (мтДНК), Центральный и Восточный Кавказ.

DOI: 10.31857/S0016675824070056 **EDN:** BIIBUF

Изучение генетической структуры и генетического разнообразия популяций животных является одним из актуальных направлений современных экологических исследований. Подобные исследования особенно необходимы при изучении видов, резко сокращающих свою численность или находящихся в долговременном депрессивном состоянии. К числу таковых относится малый суслик *Spermophilus pygmaeus* Pallas, 1779, в отношении которого проводились грандиозные по масштабу истребительские работы в аридных ландшафтах бывшего СССР [1]. В частности, на Северном Кавказе в прошлом веке было рекомендовано полное истребление сусликов [2]. В итоге интенсивная сельскохозяйственная деятельность человека, антропогенное преобразование ландшафта на обширной территории, а также снижение пастбищной нагрузки вследствие резкого сокращения поголовья скота и соответственно восстановление высокого травостоя привели к существенному сокращению

численности и площади поселений малого суслика не только на Кавказе, но и во многих регионах России: Самарский край [3], Ростовская область [4, 5], Астраханская область [6], Калмыкия [7] и т. д. К числу факторов, предопределивших современную тотальную депрессию численности малого суслика на европейском юго-востоке России, относятся еще и климатические — повышение среднегодовой температуры в течение XX в., что приводит к нарастанию аридности [8, 9].

По данным службы защиты растений (1958–1984 гг.), практически на все виды сусликов негативно повлияло увеличение площадей распахки. Это привело к постепенному дроблению популяций сусликов на все более мелкие группировки, увеличению их изоляции вплоть до полного прекращения контактов [4]. В результате поселения малого суслика, особенно в пределах степной зоны, приобрели сильно мозаичный характер.

Данное положение еще более усугубляется и тем, что подвижность сусликов невелика, и сезонные перемещения молодняка обычно не превышают 1–2 км (по данным мечения — максимум 5 км) [10]. А как известно, пространственная подразделенность и временная изоляция популяций приводят к ограничению потока генов, снижению уровня гетерозиготности, повышению уровня инбридинга, а также к потере генетического разнообразия. В некоторых случаях возможны как полное вымирание, так и коренная перестройка структуры в связи с прохождением популяциями состояния “бутылочного горлышка” или восстановлением численности при ограниченном числе первопоселенцев (цит. по: Титов с соавт., 2020) [11]. При этом суслики, являясь важным звеном пищевой цепи, служат главным кормовым объектом для множества редких видов змей, птиц и млекопитающих. Колонии этого вида — основа сохранения других редких видов животных, в том числе хищных птиц. Кроме того, их норы, расположенные на целине, часто служат единственным природным укрытием для многих видов позвоночных, не выживающих в условиях трансформированного человеком ландшафта [12–14]. По данным Н.М. Окуловой [15], в норах малого суслика обитают 12 тыс. различных видов животных разных систематических групп.

Крупномасштабное картографирование ареала горного суслика в Центральном-Кавказском очаге чумы показало наличие изоляции отдельных поселений, отсутствие постоянного обмена особями между поселениями и достаточно длительное существование их без притока зверьков извне [16].

Как справедливо отмечают в своей работе В.А. Матросова с соавт. [17], поддержание генетического разнообразия и устойчивости популяций может быть обеспечено реинтродукцией и обменом особями между изолированными популяциями, для чего необходимо знать их генетическую структуру, происхождение, степень внутри- и межпопуляционного полиморфизма. С появлением молекулярно-генетических методов стало возможным не только оценить уровень генетического разнообразия, но и исследовать филогеографическую структуру видов — пространственное распределение генеалогических линий на ареале, выявить генетически обособленные популяции и группировки и т. д. В этом плане наиболее интересен малый суслик, представленный на Кавказе отдельными поселениями, разобщенными физико-географическими барьерами.

Данный вид привлекает внимание исследователей издавна, однако работ, основанных на анализе участка гена *cytb* мтДНК, на обозначенной территории очень мало [18, 19]. Следует отметить, что в базе Генбанк к настоящему времени доступны всего 16 последовательностей *cytb* мтДНК *Spermophilus pygmaeus* Кавказа, из которых восемь происходят из разных точек Восточного Кавказа, в частности

Дагестана, а шесть — из Центрального Кавказа (Эльбрус, Баксан, Джилы-Су, Шаджатмаз). Также еще две последовательности малого суслика из п. Эльбрус депонированы в Генбанк Р. Харрисоном с соавт. в 1993 г. [18]. Работы, основанные на исследовании маркеров митохондриальной (С-регион) и ядерной (интрон 6 гена *p53*) ДНК [20, 21], также выполнены на единичных последовательностях (от 1–3) из Дагестана, Ингушетии, Кабардино-Балкарии [21], что явно недостаточно для столь обширной и географически сложной территории Кавказа. Наибольшее количество экземпляров малого суслика изучено на территории Центрально-Кавказского высокогорного природного очага чумы [22]. В данной работе проанализированы 64 последовательности С-региона горного суслика, собранные на территориях Кабардино-Балкарской и Карачаево-Черкесской республик (29 поселений).

К числу неразрешенных вопросов, как справедливо отмечают О.А. Ермаков с соавт. [21], относятся и филогенетические отношения между “горными” и “равнинными” сусликами Северного Кавказа. Отсутствие подобного рода работ по молекулярной генетике вероятно связано с исчезновением равнинно-предгорных популяций сусликов во многих регионах России, в том числе и на Кавказе [23]. Так, если в 1970–1980 гг. на территории Кабардино-Балкарской Республики равнинно-предгорная форма малого суслика была распространена на левобережье р. Малки, охватывая равнинную степь, предгорные луговые степи и среднегорье в области Мелового (Джинальского) хребта [24], то по последним данным сельскохозяйственное освоение равнинных и предгорных территорий привело к почти полному исчезновению этих популяций малого суслика [23]. С 1990-х гг. предгорно-равнинные популяции малого суслика не регистрируются и занесены в Красную книгу КБР [25] как находящиеся на грани исчезновения. В связи с вышеизложенным сравнение горных и равнинных форм малого суслика в пределах Центрального Кавказа становится невозможным. Отмеченное справедливо и для Восточного Кавказа, где высотные пределы распространения малого суслика не превышают 700 м над ур. моря [26].

Цель исследования — изучить генетическое разнообразие сусликов Центрального и Восточного Кавказа на основании анализа фрагмента гена *cytb* мтДНК и оценить эволюционный возраст восточно- и центральнокавказских группировок *S. pygmaeus*.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Проведен молекулярно-генетический анализ популяций малого суслика в условиях Центрального (Кабардино-Балкарская Республика (КБР): окр. с. Безенги, Актопракский перевал, окр. г. Тырныауз, окр. п. Эльбрус (ущелье Ирикчат, урочище

Джилы-Су)) и Восточного Кавказа (Республика Дагестан): долина Кар-Кар, окр. п. Львовский № 13, окр. с. Зеленоморск, окр. с. Хумтоп. Места сбора материала приводятся на рис. 1.

Изучение генетического разнообразия *Spermophilus pygmaeus* выполнено на основании данных о 66 последовательностях фрагмента гена *cytb* мтДНК длиной 840 пн. Места сбора материала и количество исследованных особей в каждой выборке представлены в табл. 1.

В целях сравнения полученных данных с описанными ранее в литературе в исследование были включены последовательности мтДНК *S. pygmaeus* (OP588846–OP588904) [19], AF157907, AF157910 [18], *S. musicus* Menetries, 1832 (AF157900, AF157904) [18], размещенные в базе GenBank (ncbi.nlm.nih.gov). Также были использованы сиквенсы представителей рода *Spermophilus*: *S. taurensis* Gündüz et al., 2007 (KY938064, KY938069, KY938073) [27], № *S. citellus* Linnaeus, 1766 (AM691632–AM691640), *S. xanthoprymnus* Bennett, 1835 (AM691658–AM691663) [28] и AF157902, AF157909 [18]. Для укоренения филогенетического дерева в качестве

внешней группы использовалась последовательность *Marmota monax* Linnaeus, 1758 – AF157953 [18].

Для молекулярно-генетического анализа использовали участок гена *cytb* ДНК. Тотальную ДНК из образцов мышечной ткани, зафиксированных в 96%-ном этиловом спирте, выделяли вручную с использованием набора реагентов Diatom™ DNA Prep 100 (ООО “Лаборатория Изоген”, Москва) по инструкции производителя. Полученные растворы ДНК хранили при температуре –18 °С.

Амплификацию фрагментов ДНК осуществляли с использованием набора MasterMix X5 (Диалат, Москва). Для полимеразной цепной реакции использовались праймеры: L14725 TGAAAAAYCATCGTTGT [29] и H15915 TCTTCATTTYWGGTTTACAAGAC [18] при параметрах цикла ПЦР, рекомендованных в цитируемой работе. Полученные ПЦР-продукты очищали переосаждением в 0.15 М растворе ацетата натрия в 90%-ном этаноле с последующей промывкой 70%-ном этанолом. Результат визуализировали

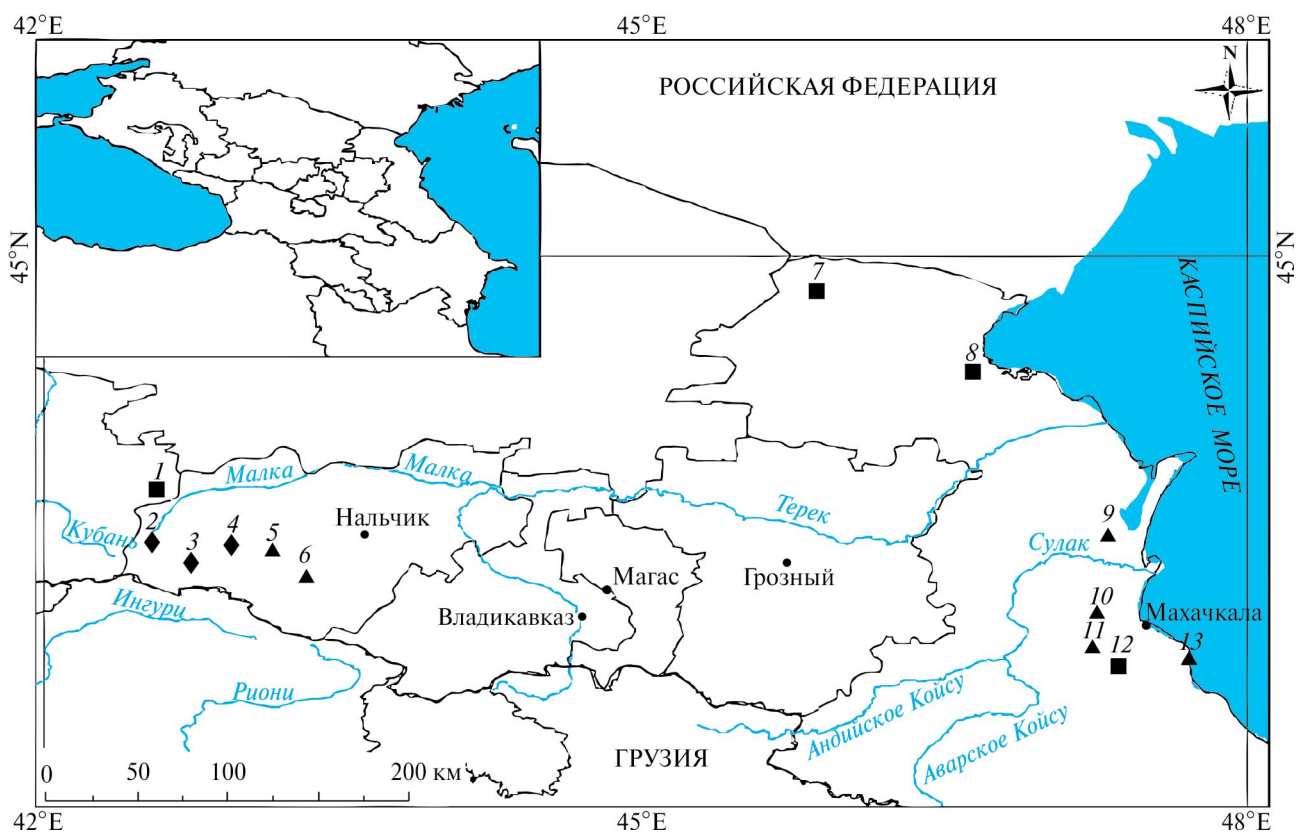


Рис. 1. Карта происхождения материала *Spermophilus pygmaeus* на Северном Кавказе. Центральный Кавказ, Кабардино-Балкарская Республика: 1 – Шаджатмаз, 2 – Джилы-Су, 3 – Эльбрус (Ирик-Чат), 4 – Баксан (Тырныауз), 5 – Актопрак, 6 – Безенги; Восточный Кавказ, Республика Дагестан: 7 – Сухокумск, 8 – Кочубей, 9 – Львовский № 13, 10 – Хумтоп, 11 – Кар-Кар, 12 – Параул, 13 – Зеленоморск. Черными треугольниками обозначены места сбора наших образцов, квадратами – места сбора образцов, использованных в работе [19], ромбами – наши точки сбора, совпавшие с таковыми по [19].

Таблица 1. Характеристика исследованного материала *S. rugtaeius* Центрального и Восточного Кавказа

Гаплотип	Образцы	Место сбора	Координаты	Идентичен гаплотипам из Генбанка
3260Bez	3260Bez–3262Bez, 3735Bez, 3737Bez, 3739Bez–3744Bez	КБР, окр. с. Безенги	N 43.240254° E 43.139148°	AF157904 OP588865 OP588866 - OP588868 OP588903 OP588904
	3719Akto–3727Akto, 3258Akto, 3696Akto, 87Akto–90Akto, 3698Akto, 3697Akto, 3695Akto	КБР, Актопракский перевал	N 43.389237° E 43.139148°	
	132Tyr, 3266Tyr, 3313Tyr, 3701Tyr, 3703Tyr, 3704Tyr	КБР, окр. г. Тырнауз	N 43.412555° E 42.938234°	
	134Elb, 3267Elb	КБР, окр. п. Эльбрус	N 43.265347° E 42.636483°	
	4061Dzhi	КБР, ущелье Джилы-Су	N 43.434402° E 42.540295°	
3744 Bez	3744Bez	КБР, окр. с. Безенги		
3702 Tyr	3702Tyr	КБР, окр. г. Тырнауз		
4057Dzhi	4057Dzhi	КБР, ущелье Джилы-Су		
4058Dzhi	4058Dzhi, 4060Dzhi, 4062Dzhi	»		
4059Dzhi	4059Dzhi	»		
3268Elb	3268Elb	КБР, окр. п. Эльбрус		
3255Akto	3255Akto	КБР, Актопракский перевал		
3694Akto	3694Akto	»		
3693Akto	3693Akto	»		
11Kar	11Kar	РД, долина Кар-Кар	N 42.862909° E 47.225681°	
12Kar,	12Kar, 9Kar	»		OP588899, OP588902
16Zelen	16Zelen	РД, окр. с. Зеленоморск	N 42.791189° E 47.707594°	
19Lvov	19Lvov	РД, окр. п. Львовский № 13	N 43.470495° E 47.305398°	
20Lvov	20Lvov	»		
22Lvov	22Lvov	»		
23Lvov	23Lvov	»		OP588898, OP588900, OP588901
25Lvov	25Lvov	»		
27Lvov	27Lvov	»		
66Hum	66Hum	РД, окр. с. Хумтоп	N 43.045594° E 47.244806°	
	10Kar	РД, долина Кар-Кар		
	13Zelen–15 Zelen	РД, окр. с. Зеленоморск		
68Hum	68Hum	РД, окр. с. Хумтоп		

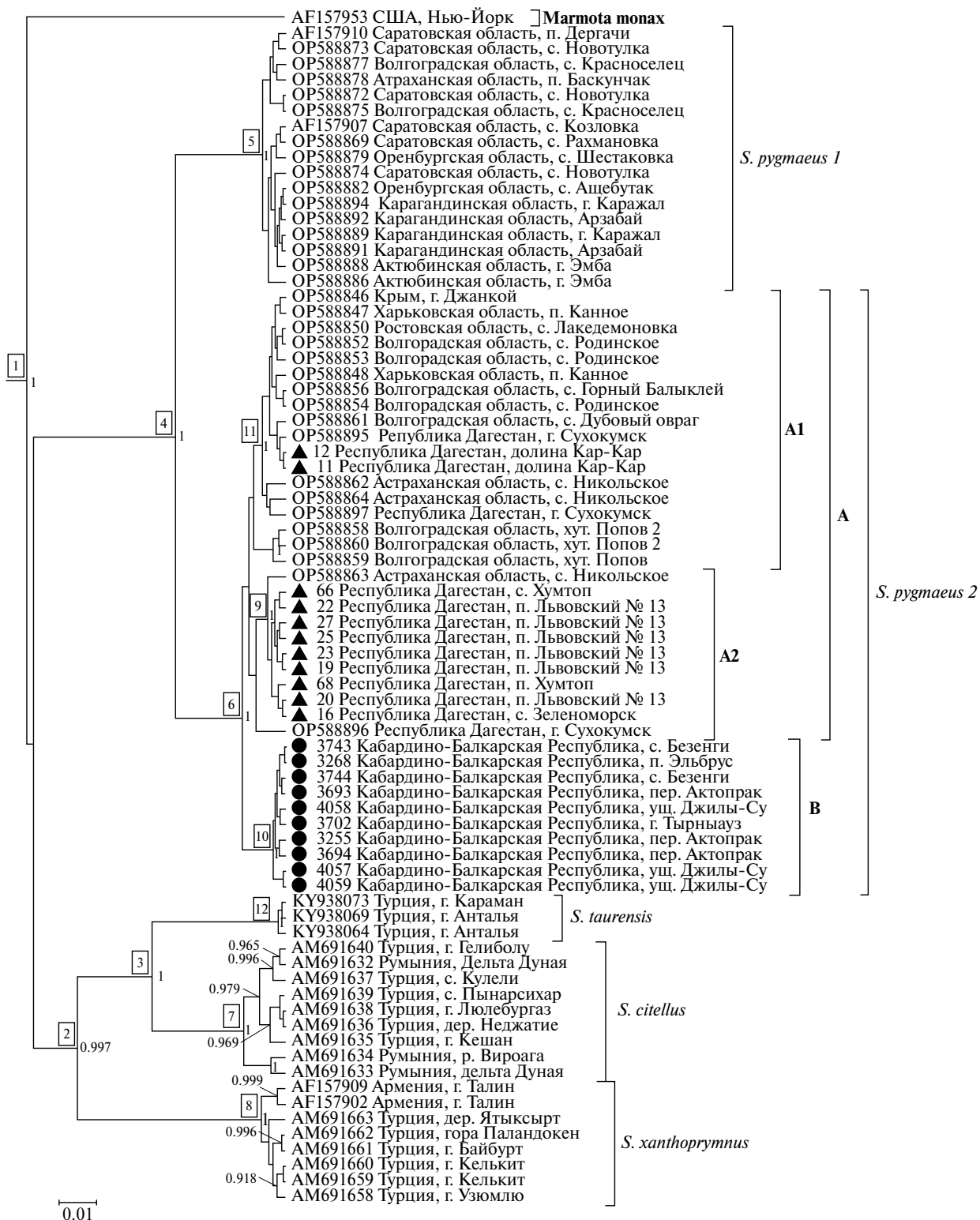


Рис. 2. Байесовское филогенетическое дерево представителей рода *Spermophilus*, основанное на анализе гаплотипов фрагмента гена *cytb* мтДНК (840 пн). Числа в узлах ветвления — значения апостериорных вероятностей (больше 0.900), числа в квадратах — номера узлов. Черными треугольниками обозначены гаплотипы сусликов Восточного Кавказа, а черными кружочками — гаплотипы зверьков Центрального Кавказа. РД — Республика Дагестан, КБР — Кабардино-Балкарская Республика.

электрофорезом в 1.5%-ном агарозном геле в присутствии бромистого этидия.

Секвенирование проводили на базе ООО “Синтол” (Москва).

Редактирование и выравнивание полученных последовательностей проводили с использованием программы BioEdit 7.09.0. [30]. Определение одинаковых последовательностей (гаплотипов) выполняли с помощью онлайн-сервиса FaBox 1.5 [31]. Филогенетический анализ нуклеотидных последовательностей методом Байеса МСМС проводили в MrBayes v3.2.6 [32]. Для построения медианной сети методом Median-Joining использовали программу Network 4.6.1 [33].

Количество гаплотипов, значения гаплотипического (h) и нуклеотидного (π) разнообразия, индексы Таджимы и Фу, а также показатели демографической и пространственной экспансии были рассчитаны в программе Arlequin v3.5 [34].

Время, прошедшее с момента существования последних общих предков (TMRCA) для клад мтДНК, рассчитывали в программе BEAST V1.10.4 [35] методом байесовской цепи Маркова Монте-Карло (МСМС), используя модель замещения НКУ+I, выбранную в Mega 6 [36]. Мы использовали некоррелированные расслабленные часы в качестве модели часов и размер констант в качестве коалесцентной модели. Для молекулярного датирования использовали следующие калибровки: 10.9 млн лет для корневого узла расхождения *Marmota* и других видов *Spermophilus* [37], 5.0 млн лет — время дивергенции между *S. xanthoprymnus* и *S. citellus* + *S. taurensis* и 2.5 млн лет между *S. citellus* и *S. taurensis* [28]. Время расхождения узлов дендрограммы *Spermophilus* рассчитано для шести вариантов замен за миллион лет: 0.5, 0.9, 1.2, 2.4, 3.2 и 6.7%.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Среди 66 проанализированных последовательностей фрагмента гена *cytb* мтДНК *S. pygmaeus* Центрального и Восточного Кавказа обнаружен 21 гаплотип (табл. 1). Всего выявлено 36 переменных позиций, из них 21 парсимони-информативные. Усредненный нуклеотидный состав исследованного фрагмента (аденин — 26.7%, тимин — 33.5%, цитозин — 26.5%, гуанин — 13.4%) сходен с таковым у других мелких млекопитающих [38], особенностью которых является низкое содержание гуаниновых оснований [39].

Филогенетическое дерево, полученное по результатам байесовского анализа, демонстрирует существование в пределах вида *S. pygmaeus* двух крупных кластеров с высоким уровнем поддержки (рис. 2).

Данные кластеры соответствуют выделенным О.А. Ермаковым с соавт. [19] группировкам малого

суслика — “восточной” (*S. pygmaeus* 1) с левого берега и “западной” (*S. pygmaeus* 2) с правого берега р. Волги. Как видно из рис. 2, “западный” кластер более крупный и сформирован из двух гаплогрупп (А и В). Первая, более крупная гаплогруппа (А) включает в себя две подгруппы А1 и А2. А1 образована нуклеотидными последовательностями сусликов [19]: Крыма (г. Джанкой), Харьковской (п. Конное), Ростовской (с. Лакедемоновка), Волгоградской (хут. Попов 2, села Родинское, Горный Балыклей, Дубовый овраг), Астраханской (с. Никольское) областей, Дагестана (г. Сухокумск).

Особое внимание обращает на себя положение гаплотипов малого суслика из долины Кар-Кар на филогенетическом дереве (рис. 2). Несмотря на их обособленное положение, следует отметить, что из четырех исследованных гаплотипов малого суслика долины Кар-Кар только три попали в подгруппу А1, тогда как четвертый, идентичный гаплотипу 66Hum, вошел в подгруппу А2. Таким образом, в одном из исследованных нами географических пунктов Восточного Кавказа (долина Кар-Кар) отмечены две генетически различающиеся группировки малого суслика.

Большая часть анализируемых нами гаплотипов (9 из 11) из разных географических точек Восточного Кавказа образовали компактную группу (А2) вместе с гаплотипами OP588863 из Астраханской области (с. Никольское) и OP588896 из Дагестана (г. Сухокумск). Один из наших гаплотипов (23) из окр. п. Львовский № 13 был идентичен трем последовательностям OP588898, OP588900 и OP588901 из окр. с. Параул Республики Дагестан [19]. Вторая гаплогруппа (В) сформирована гаплотипами сусликов из разных географических пунктов только Центрального Кавказа (3743Bez, 3268Elb, 3744Bez, 3693Akto, 4058Dzhi, 3702Tyrrn, 3255Akto, 3694Akto, 4057Dzhi и 4059Dzhi). Следует отметить, что все гаплотипы из Кабардино-Балкарской Республики, анализируемые в работе О.А. Ермакова с соавт. [19], оказались полностью идентичны гаплотипу 3743Bez из окр. с. Безенги.

“Восточный” кластер (*S. pygmaeus* 1) образован последовательностями мтДНК сусликов из Волгоградской (с. Красноселец), Астраханской (с. Баскунчак), Оренбургской (с. Шестаковка, с. Ащербутак), Саратовской (с. Рахмановка, п. Дергачи и с. Новотулка), Актыбинской (г. Эмба, с. Алабас) и Карагандинской (г. Каражал и Арзабай) областей. Генетическая дистанция между “западной” и “восточной” кладами составила 4.6%.

Также в анализ были включены последовательности и других представителей рода *Spermophilus*: *S. citellus*, *S. taurensis* и *S. xanthoprymnus*. При парном сравнении отмеченных таксонов дистанции варьировали от 5.9 до 12.1%. Минимальная дистанция 5.9 отмечена между видами *S. citellus*—*S. taurensis*, максимальная — 12.1% между парами

видов *S. pygmaeus* и *S. xanthoprymnus*. Близкая к максимальной дистанция 11.6% выявлена между *S. pygmaeus* и *S. taurensis* (табл. 2). Генетические дистанции, составляющие около 10%, выявлены между парами *S. pygmaeus*—*S. citellus*, *S. citellus*—*S. xanthoprymnus* и *S. xanthoprymnus*—*S. taurensis*.

Анализ медианной сети гаплотипов демонстрирует разделение сусликов Центрального и Восточного Кавказа на две группы. Данные группировки условно названы как восточнокавказская и центральнокавказская соответственно их географическому происхождению (рис. 3). Как видно из рис. 3, для 49 исследованных особей из Центрального Кавказа было отмечено всего 10 гаплотипов. Базовый гаплотип 3743Bez широко представлен на Центральном Кавказе и встречается во всех исследованных географических точках с высокой частотой. Он отмечен у 38 особей сусликов и обнаружен у большинства особей из Актопракского перевала (18), Эльбруса (2), Джилы-Су (1), а также у шести особей из семи окр. г. Тырныауза и 11 особей из 12 окр. с. Безенги.

При сравнении наших последовательностей с таковыми из базы Генбанк выявлено, что гаплотип 3743Bez полностью совпадает со всеми последовательностями из Кабардино-Балкарской Республики: одной последовательностью из Шатджатмаза, Джилы-Су, Баксана и тремя последовательностями из Эльбруса [19]. Гаплотипы девяти особей (3255Akto, 3694Akto, 3693Akto, 3268Elb, 3744Bez, 3702Tyg, 4057Dzhi, 4058Dzhi и 4059Dzhi) являются уникальными и отличаются от широко распространенного на одну-две замены, а гаплотип 4058Dzhi является общим для двух особей из урочища Джилы-Су. В восточнокавказской выборке полученные 17 последовательностей сформировали 11 гаплотипов, из которых преобладающий гаплотип 66Hum отмечен у шести особей из трех географических точек (окр. с. Хумтоп, окр. с. Зеленоморск и окр. п. Львовский № 13). Второй по частоте встречаемости гаплотип 12Kag отмечен у двух особей из долины Кар-Кар. Данный гаплотип отмечен и на других территориях Дагестана (Параул, Кочубей) [19]. В целом в восточнокавказской группировке количество уникальных гаплотипов выше, чем в центральнокавказской, и составляет около 53%. В

выборке из окр. п. Львовский № 13 все гаплотипы были уникальными, т. е. представлены одной особью каждый. Однако, как было отмечено ранее, гаплотип 23 из данной выборки совпал с тремя последовательностями из окр. с. Параул Республики Дагестан. Важно отметить, что полностью идентичных гаплотипов у сусликов Центрального и Восточного Кавказа не выявлено. Между двумякладами выявлено 12 замен и два гипотетических гаплотипа.

Показатели генетического разнообразия приводятся в табл. 3. Как видно, уровень гаплотипической изменчивости отличается в центрально- и восточнокавказских выборках. Среди центральнокавказских выборок наибольшими значениями гаплотипического и нуклеотидного разнообразия характеризуется выборка из урочища Джилы-Су. Большая же часть центральнокавказских выборок характеризовалась очень низкими значениями как гаплотипического (от 0.1667 до 0.2857), так и нуклеотидного разнообразия (от 0.0002 до 0.0007). Несколько выше данные показатели в выборке из окр. п. Эльбрус (ущелье Ирикчат) (табл. 3). В целом суммарная выборка из Центрального Кавказа также характеризуется низкими значениями обоих показателей. Если исходить из того, что популяции с низкими значениями h и π исторически более молодые [40, 41], можно предположить, что по сравнению с восточнокавказской выборкой центральнокавказская более молодая. В отличие от центральнокавказских в большинстве выборок Восточного Кавказа наблюдаются высокие значения гаплотипического и нуклеотидного разнообразия. Исключение составляет выборка из окрестностей с. Зеленоморск, для которой приводимые значения в 2 и более раз ниже, чем в остальных выборках. При объединении всех выборок Восточного Кавказа в одну значения гаплотипического и нуклеотидного разнообразия также были высокими. Согласно данным некоторых авторов [42, 43], наибольшее генетическое разнообразие видов встречается в местах предполагаемых предковых рефугиумов.

Значения критерия Таджимы ($D = -2.137$, $p = 0.003$) и теста Фу ($F_s = -8.676$, $p = 0.000$) для суммарной центральнокавказской выборки малого

Таблица 2. Межвидовые генетические дистанции представителей рода *Spermophilus* для области гена цитохрома b 840 пн

Виды	<i>S. pygmaeus</i>	<i>S. taurensis</i>	<i>S. xanthoprymnus</i>	<i>S. citellus</i>
<i>S. pygmaeus</i>	—	0.0118	0.0121	0.0111
<i>S. taurensis</i>	0.1155	—	0.0114	0.0089
<i>S. xanthoprymnus</i>	0.1212	0.1018	—	0.0120
<i>S. citellus</i>	0.0995	0.0588	0.1006	—

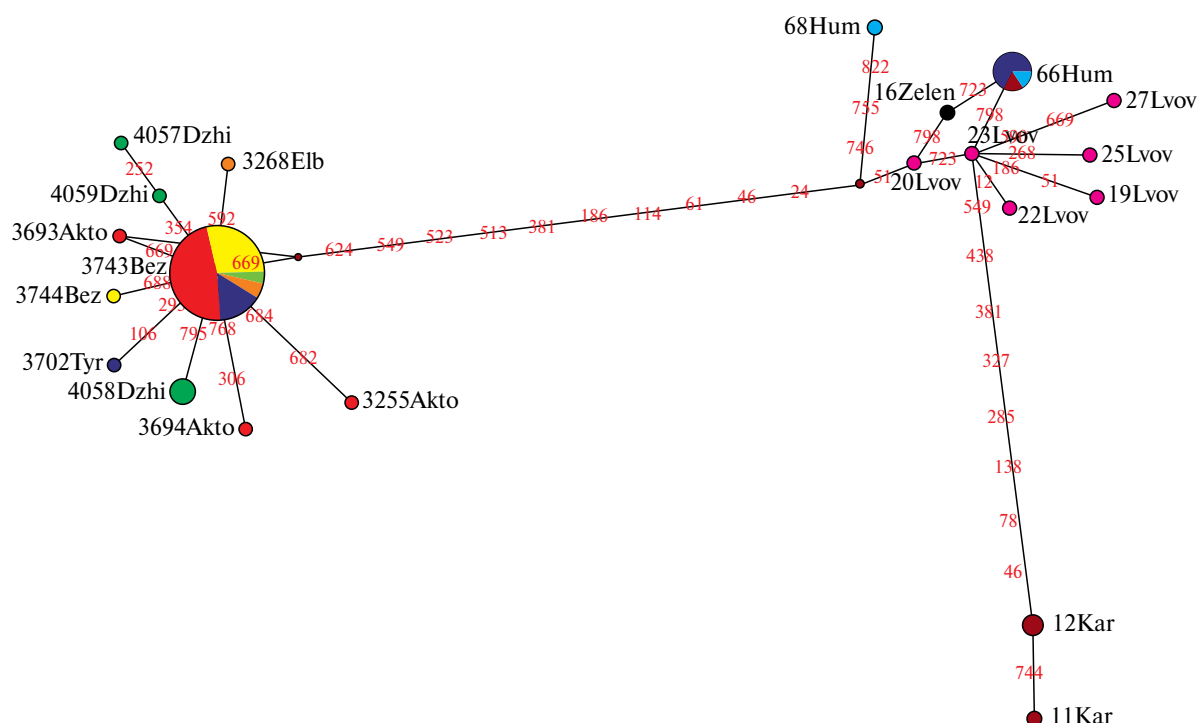


Рис. 3. Медианная сеть гаплотипов мтДНК *S. pygmaeus*, построенная на основе анализа участка *cytb* (алгоритм – Median-Joining, Network 4.6.1.). Величина круга пропорциональна количеству идентичных гаплотипов. Гаплотипы, выявленные на территории Республики Дагестан: Kar (долина Кар-Кар) обозначены коричневым цветом, Zelen (окр. с. Зеленоморск) – черным цветом, Hum (окр. с. Хумтоп) – голубым цветом, Lvon (окр. п. Львовский № 13) – розовым цветом; гаплотипы, выявленные на территории КБР: Tyr (окр. г. Тырнауз) – синим цветом, Bez (окр. с. Безенги) – желтым цветом, Akto (Актопракский перевал) – красным цветом, Elb (окр. п. Эльбрус) – оранжевым цветом, Dzhi (ущелье Джилы-Су) – салатовым цветом. Цифры – позиции нуклеотидных замен, красные ромбики – гипотетические гаплотипы.

суслика оказались отрицательными и статистически значимыми, что свидетельствует о возможном действии отрицательного отбора на данный участок генома в этих популяциях либо о популяционной экспансии.

Результаты молекулярного датирования, основанные на трех калибровочных данных (табл. 4), показали, что эволюционный возраст (для модели, рассчитанной для частоты мутаций 0.5% на миллион лет) исследуемых образцов *S. pygmaeus* в целом как вида составил 2.277 млн. лет (95% HPD: 1.475–3.166 млн лет) (узел 4). Возраст так называемого “восточного” кластера *S. pygmaeus* 1 (узел 5) из левого берега р. Волги [19] составил 349 тыс. лет (95% HPD: 0.186–0.534), “западного” *S. pygmaeus* 2 кластера (узел 6), в который вошли и все анализируемые нами последовательности как из Центрального, так и Восточного Кавказа, составил 739 тыс. лет (95% HPD: 0.451–1.058). Возраст центральнокавказской группировки (узел 10) составил 163 тыс. лет (95% HPD: 0.0698–0.270), а восточнокавказской вместе с одним образцом OP5888863 из Астраханской области (узел 9) составил 260 тыс. лет (95% HPD: 0.114–0.431).

ОБСУЖДЕНИЕ

Результаты проведенного анализа последовательностей фрагмента гена *cytb* малого суслика из девяти географических выборок Центрального и Восточного Кавказа свидетельствуют о некоторой степени генетической дифференциации центрально- и восточнокавказских выборок. Видно, что на филогенетическом дереве, как и на медианной сети, гаплотипы малого суслика с Центрального и Восточного Кавказа в основном группируются отдельно друг от друга, т. е. отмечается достаточно четкая связь распределения гаплотипов по регионам. Идентичных гаплотипов у малого суслика из центрально- и восточнокавказских группировок не обнаружено.

Данные о генетической дистанции между анализируемыми группировками малого суслика согласуются с их географическим распространением. Генетические дистанции (Net distance), полученные при попарном сравнении между собой выборок из Центрального и Восточного Кавказа, варьировали от 1.33 до 1.67, что свидетельствует о некоторой степени генетической обособленности

Таблица 3. Показатели гаплотипического (*h*) и нуклеотидного (*π*) разнообразия и значения тестов Таджимы и Фу *S. rugtaeus* на Центральном и Восточном Кавказе

Географические группировки (размер выборки)	N	$\pi \pm S.E.$	$h \pm S.E.$	Tajima's D	Fu's F
Центральный Кавказ					
1. КБР, окр. с. Безенги (12)	2	0.0002 $\pm$ 0.0003	0.1667 $\pm$ 0.134	−1.1405	−0.4757
2. КБР, Актюпракский перевал (21)	4	0.0006 $\pm$ 0.0006	0.2714 $\pm$ 0.1242	−1.7268	−1.6297
3. КБР, окр. г. Тырнауза (7)	2	0.0007 $\pm$ 0.0007	0.2857 $\pm$ 0.1964	−1.237	0.856
4. КБР, окр. п. Эльбрус (3)	2	0.0008 $\pm$ 0.0010	0.6667 $\pm$ 0.3143	0.0000	0.20067
5. КБР, ущелье Джилы-Су (6)	4	0.0017 $\pm$ 0.0014	0.8000 $\pm$ 0.1721	0.6003	−1.072
Для <i>Spermophilus</i> Центрального Кавказа (49) в целом	10	0.0007 $\pm$ 0.0006	0.3997 $\pm$ 0.0889	−2.1373	−8.676
Восточный Кавказ					
6. РД, долина Кар-Кар (4)	3	0.0060 $\pm$ 0.0044	0.8333 $\pm$ 0.2224	−0.834	1.506
7. РД, окр. п. Львовский № 13 (6)	6	0.0028 $\pm$ 0.0020	1.0000 $\pm$ 0.0962	−1.390	−3.927
8. РД, окр. с. Зеленоморск (5)	2	0.0005 $\pm$ 0.0006	0.4000 $\pm$ 0.2373	−0.817	0.090
Для <i>Spermophilus</i> Восточного Кавказа (15) в целом	10	0.0054 $\pm$ 0.0032	0.8952 $\pm$ 0.0704	−0.611	−2.443

Примечание. *N* – число гаплотипов, *S. E.* – стандартная ошибка, статистически достоверные значения тестов выделены полужирным. РД – Республика Дагестан, КБР – Кабардино-Балкарская Республика.

центрально- и восточнокавказских выборок. На основании выполненного крупномасштабного картографирования поселений сусликов в эльбурской части ареала А.И. Дятлов с соавт. [44] высказали мнение о том, что никаких связей, по крайней мере в последние несколько тысяч лет, нельзя предполагать между сусликами из Приэльбрусья и зверьками, населяющими Алханчуртскую долину (Терско-Сунженское междуречье), а также с поселениями равнинного Дагестана. Географические группировки малого суслика, обитающие на Центральном Кавказе, оказались генетически близки между собой. Следует отметить, что несмотря на генетическую близость восточнокавказских и равнинных правобережных выборок, идентичных гаплотипов выявлено не было.

В пределах вида *S. rugtaeus* между “восточной” и “западной” группировками (*S. rugtaeus* 1 и *S. rugtaeus* 2) (рис. 2) дистанция составила 4.6%. Полученные результаты практически совпадают с данными О.А. Ермакова с соавт. [19], выявившими

между “западной” и “восточной” группами гаплотипов дистанцию 4.9%. Между видами рода *Spermophilus*, анализируемыми в данной работе, отмечается размах дистанции от 5.9–12.1%. По результатам, полученным на основании анализа того же фрагмента мтДНК другими исследователями, средние генетические дистанции между видами сусликов рода *Spermophilus* колебались от 0.0260 (2.6%) до 0.1401 (14%) [45].

Сравнение нуклеотидного и гаплотипического разнообразия в популяциях малого суслика из разных географических точек Центрального и Восточного Кавказа показало, что центральнокавказские выборки характеризуются существенно более низкими показателями генетического разнообразия по сравнению с сусликами Восточного Кавказа. Среди всех анализируемых центральнокавказских выборок самые высокие значения гаплотипического и нуклеотидного разнообразия отмечены в выборке с наибольшей высотой местности – урочище Джилы-Су (около 2400 м над ур. моря).

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

Номер узла на дереве. Род, вид	0.5	0.9	1.2	2.4	3.1	6.7
1. <i>Marmota/Spermophilus</i>	8.594	7.693	7.426	6.525	6.250	5.506
2. <i>S. xanthoprymnus/S. taurensis</i> + <i>S. citellus</i>	4.642	4.181	4.044	3.568	3.427	3.001
3. <i>S. taurensis/S. citellus</i>	2.606	2.382	2.313	2.077	2.001	1.778
4. <i>S. Pygmaeus</i> 1 (“восточная”)/ <i>S. Pygmaeus</i> 2 (“западная”) группы	2.277	1.984	1.899	1.610	1.517	1.226
5. <i>S. pygmaeus</i> 1 (“восточная” группа)	0.349	0.304	0.294	0.249	0.235	0.193
6. <i>S. pygmaeus</i> 2 (“западная” группа)	0.739	0.644	0.616	0.522	0.494	0.399
7. <i>S. citellus</i>	0.730	0.644	0.620	0.532	0.504	0.414
8. <i>S. xanthoprymnus</i>	0.411	0.360	0.346	0.295	0.280	0.230
9. <i>S. pygmaeus</i> (Восточный Кавказ)	0.260	0.227	0.218	0.186	0.175	0.144
10. <i>S. pygmaeus</i> (Центральный Кавказ) (B)	0.163	0.143	0.138	0.118	0.112	0.0916
11. <i>S. pygmaeus</i> (A1)	0.343	0.299	0.286	0.244	0.231	0.187
12. <i>S. taurensis</i>	0.109	0.097	0.093	0.0806	0.077	0.064

Полученные результаты согласуются с данными Е.С. Котенева с соавт. [21], показавшими наиболее высокое разнообразие “высокогорной” гаплогруппы на основании анализа последовательностей С-региона мтДНК. Как и было отмечено ранее, объединенная выборка из Центрального Кавказа ($n = 49$) также характеризуется низкими значениями обоих показателей. Аналогичные результаты были получены О.А. Ермаковым с соавт. [19], которые отмечали низкое нуклеотидное (0.0003) и гаплотипическое (0.333) разнообразие для центральнокавказской выборки. Низкие значения нуклеотидного и гаплотипического разнообразия, отмечаемые в центральнокавказских группировках, позволяют предположить, что эти популяции проходили через так называемое “бутылочное горлышко”, в результате чего была утеряна значительная часть генетического разнообразия. Что касается численности, согласно данным Н.Н. Мадынова [46], по сравнению со временем открытия природного очага (в 1971 г.) за последние годы заметно сократилась не только площадь поселений носителя, особенно в рассматриваемой части Центрально-Кавказского высокогорного природного очага чумы, но и снизилась численность, а также существенно изменились количество и конфигурация заселенных сусликами участков. Таким образом, можно предположить, что длительное падение численности и изоляция привели к увеличению доли обычных гаплотипов и в целом к снижению генетического разнообразия. Об обособлении приэльбрусской части ареала исследователи писали еще в 1980 г. и связывали этот процесс с вымиранием поселений на предгорной южной окраине равнин. Уже

в 1980 г. отмечалось, что приэльбрусские поселения изолированы от основной части ареала, расположенного на Прикаспийских равнинах, причем пространственный разрыв между крайними поселениями составлял 30–50 км, тогда как до 1970-х гг. разрыв составлял всего 10–20 км [44]. В сравнении с центральнокавказскими выборками восточнокавказские характеризуются достаточно высокими значениями нуклеотидного и гаплотипического разнообразия. Учитывая, что уровень генетического разнообразия определяется рядом факторов — временем существования вида, численностью, ареалом [47], можно предположить, что наиболее высокий уровень гаплотипического разнообразия в восточнокавказской выборке определяется более длительным временем существования *S. pygmaeus* на отмеченной территории, что подтверждается полученными датировками. Как видно из табл. 4, возраст восточнокавказской группы (узел 9) составил 260 тыс. лет, а центральнокавказской (узел 10) составил 163 тыс. лет (для модели, рассчитанной для частоты мутаций 0.5% на миллион лет), из чего можно предположить, что малый суслик проник в горы с равнины. Точку зрения, что предки современных горных сусликов в разное время проникали в высокогорье из равнинных районов, высказывали и другие исследователи [44, 48], о возможном расселении суслика в горы с равнин Предкавказья говорится и в монографии Н.К. Верещагина [49].

Таким образом, относительно обособленное положение гаплотипов малого суслика Центрального и Восточного Кавказа на филогенетическом дереве, отсутствие идентичных гаплотипов у центрально- и восточнокавказских группировок, а

также генетическая дистанция, полученная между ними (1.34%), указывают на генетическую гетерогенность *S. pygmaeus* на исследуемой территории. Также выявлено, что в долине Кар-Кар встречаются две генетически различающиеся группировки малого суслика, дистанция между которыми составляет 0.0108 (1.1%).

Высокое генетическое разнообразие исследованных восточнокавказских выборок по сравнению с центральнокавказскими свидетельствует, что они, возможно, более благополучны и жизнеспособны, чем центральнокавказские. Снижение популяционного генетического разнообразия может быть связано со снижением приспособленности популяции [50]. Потери аллельного разнообразия могут также негативно повлиять на долгосрочную жизнеспособность популяций, снижая способность популяций адаптироваться к изменяющимся условиям окружающей среды [51].

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”).

Исследование одобрено Этическим комитетом ФБУН “Институт экологии горных территорий им. А.К. Темботова РАН”, протокол № 1 от 10.12.2022 г.

Все применимые международные, национальные и/или институциональные принципы ухода и использования животных были соблюдены.

Авторы заявляют, что у них нет конфликта интересов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Шилова С.А. Вопросы контроля численности и охраны сусликов России (род *Spermophilus*) // Аридные экосистемы. 2011. Т. 17. № 4 (49). С. 104–112.
2. Калабухов Н.И. Плотность заселения сусликами чумных районов Северо-Кавказского края и возможность сплошной очистки от сусликов // Тр. по защите растений. 1933. Сер. 4. Вып. 2. С. 65–86.
3. Дудников А.А., Чернышова О.В., Симаков М.Д., Титов С.В. История изучения распространения и современное состояние популяций сусликов Самарского края // Russ. J. Ecosystem Ecol. 2022. V. 7. № 1. <https://doi.org/10.21685/2500-0578-2022-1-1>
4. Симонович Е.И., Сидельников В.В. К вопросу о состоянии популяции малого и крапчатого суслика на территории Ростовской области // Междунар. журн. эксперим. образования. 2014. № 5 (2). С. 53–54.
5. Миноранский В.А., Сидельников В.В., Симонович Е.И. Состояние популяций сусликов (*Spermophilus* spp.) на Дону // Фунд. исследования. 2015. № 2. С. 277–280.
6. Магеррамов Ш.В., Марцоха К.С., Манджиева В.С. и др. Влияние повышения температуры зимних месяцев на сроки основных фенологических фаз жизнедеятельности *Spermophilus pygmaeus* Pallas, 1778 на территории Прикаспийской низменности (Астраханская область) // Изв. Саратовского ун-та. Серия: Химия. Биология. Экология. 2021. Т. 21. № 1. С. 72–77. <https://doi.org/10.18500/1816-9775-2021-21-1-72-77>
7. Шилова С.А., Савинецкая Л.Е., Неронов В.В. Динамика численности и биомассы малого суслика (*Spermophilus pygmaeus* Pall., 1778) в пастбищных экосистемах Калмыкии за 28-летний период // Аридные экосистемы. 2009. Т. 15. № 2 (38). С. 28–38.
8. Удовиков А.И. Динамика эпизоотической активности природных очагов чумы Европейского юго-востока России: прогноз на начало XXI столетия: Автореф. дис. докт. биол. наук. Саратов: Росс. научно-исследоват. противочумный ин-т “Микроб”, 2010. 46 с.
9. Евченко Ю.М., Ляпустина Л.В., Грижебовский Г.М., Агапатов Д.С. Чрезвычайные ситуации на природно-очаговых по чуме территориях Северного Кавказа // Вестник Рос. военно-мед. академии. 2014. № 2 (46). С. 120–123.
10. Наумов Н.П. Механизмы взаимодействия популяций (на примере некоторых млекопитающих и птиц) // Рус. орнитол. журнал. 2010. Т. 19. Экспресс-выпуск 576. С. 1003–1024.
11. Титов С.В., Симаков М.Д., Чернышова О.В. и др. Генетические особенности популяционной структуры большого суслика (*Spermophilus major* Pall.) в связи с динамикой населения во времени // Russ. J. Ecosystem Ecol. 2020. V. 5. № 4. <https://doi.org/10.21685/2500-0578-2020-4-3>
12. Абатуров Б.Д. Средообразующие функции населения малого суслика в полупустыне // Суслики Евразии (роды *Spermophilus*, *Spermophilopsis*): происхождение, систематика, экология, поведение, сохранение видового разнообразия. Мат. Рос. науч. конф. М.: КМК, 2005. С. 8–9.
13. Тимошенков В.А. Перспективы существования колоний малого суслика в отделении Хомутовская степь Украинского степного природного заповедника // Суслики Евразии (роды *Spermophilus*, *Spermophilopsis*). Мат. рос. науч. конф. М.: КМК, 2005. С. 108–110.
14. Бронсков А., Тимошенков В. Распространение и численность малого суслика (*Spermophilus pygmaeus*) в Донецкой области // Мониторинг териофауны: Тр. териологической школы. 2010. Вып. 10. С. 107–114.

15. Окулова Н.М. Нора малого суслика как консорциум // Паразитология. 2003. Т. 37. № 5. С. 361–380.
16. Труфанов Г.В. Экологическое обоснование методов регуляции численности горного суслика и его блох в Центральном-Кавказском очаге чумы: Автореф. дис. канд. биол. наук. Ставрополь: Ставропольский научно-исслед. противочумный ин-т, 1996. 22 с.
17. Матросова В.А., Савинецкая Л.Е., Шикарова О.Н. и др. Внутри- и межпопуляционный полиморфизм контрольного региона митохондриальной ДНК у крапчатого суслика (*Spermophilus suslicus*) // ДАН. Биология. 2014. Т. 455. № 6. С. 721–726. <https://doi.org/10.7868/S0869565214120238>
18. Harrison R.G., Bogdanowicz S.M., Hoffmann R.S. et al. Phylogeny and evolutionary history of the ground squirrels (Rodentia: Marmotinae) // J. Mamm. Evol. 1993. V. 10. № 3. P. 249–276. <https://doi.org/10.1023/B:Jomm.0000015105.96065>
19. Ermakov O.A., Brandler O.V., Ivanov A.Yu. et al. Riverine barriers and geographic variation in little ground squirrel (*Spermophilus pygmaeus*, Sciuridae, Rodentia) based on mitochondrial cytochrome b gene sequences // Russ. J. Theriology. 2023. V. 22. № 1. P. 24–31. <https://doi.org/10.15298/rusjtheriol.22.1.03>
20. Ермаков О.А., Тумов С.В., Савинецкий А.Б. и др. Молекулярно-генетические и палеоэкологические аргументы в пользу конспецифичности малого (*Spermophilus pygmaeus*) и горного (*Spermophilus musicus*) сусликов // Зоол. журнал. 2006. Т. 85. № 12. С. 1474–1483.
21. Ермаков О.А., Симонов Е.П., Сурин В.Л., Тумов С.В. Внутривидовой полиморфизм контрольного региона митохондриальной ДНК и филогенетическая география малого суслика (*Spermophilus pygmaeus*, Sciuridae, Rodentia) // Генетика. 2018. Т. 54. № 11. С. 1316–1326. <https://doi.org/10.1134/S0016675818110048>
22. Котенев Е.С., Котенева Е.А., Кот Л.А. и др. Генетическое разнообразие популяций горного суслика (*Spermophilus musicus* Menetries, 1832; Sciuridae, Rodentia) – основного носителя чумы на территории Центрально-Кавказского высокогорного природного очага // Генетика. 2021. Т. 57. № 6. С. 711–720. <https://doi.org/10.31857/S0016675821060059>
23. Темботова Ф.А., Кононенко Е.П. Млекопитающие степных экосистем под угрозой исчезновения на Северном Кавказе // Изв. Самарского науч. центра РАН. 2017. Т. 19. № 5(2). С. 253–259.
24. Темботов А.К., Шхашимишев Х.Х. Животный мир Кабардино-Балкарии. Нальчик: Эльбрус, 1984. 191 с.
25. Красная книга Кабардино-Балкарской Республики. Нальчик: ООО “Печатный двор”, 2018. 496 с.
26. Израилова Г.Р., Халидов А.Х., Халилов Р.А., Адиева А.А. Экология малого суслика на территории Республики Дагестан // Междунар. журн. приклад. и фундамент. исследований. 2013. № 9. С. 97–99.
27. 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? // Mammal Res. 2017. V. 63 (2). P. 197–211. <https://doi.org/10.1007/s13364-017-0347-8>
28. Gündüz İ., Jaarola M., Tez C. et al. Multigenic and morphometric differentiation of ground squirrels (*Spermophilus*, Sciuridae, Rodentia) in Turkey, with a description of a new species // Mol. Phylogenet. and Evol. 2007. V. 43. № 3. P. 916–935. <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2007.02.021>
29. Steppan S.J., Akhverdyan M.R., Lyapunova E.A. et al. Molecular phylogeny of the marmots (Rodentia: Sciuridae): Tests of evolutionary and biogeographic hypotheses // Syst. Biol. 1999. V. 48. № 4. P. 715–734.
30. Hall T.A. BioEdit: A user-friendly biological sequence alignment editor and analysis program for Windows 95/98/NT // Nucl. Ac. Symp. Ser. 1999. V. 41. P. 95–98.
31. Villesen P. FaBox: An online toolbox for FASTA sequences // Mol. Ecol. Notes. 2007. V. 7. № 6. P. 965–968. <https://doi.org/10.1111/j.1471-8286.2007.01821.x>
32. Ronquist F., Huelsenbeck J.P. MRBAYES3: Bayesian phylogenetic inference under mixed models // Bioinformatics. 2003. V. 19. P. 1572–1574.
33. Bandelt H.J., Forster P., Röhl A. Median-Joining Networks for inferring intraspecific phylogenies // Mol. Biol. Evol. 1999. V. 16. № 1. P. 37–48. <https://doi.org/10.1093/oxfordjournals.molbev.a026036>
34. 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. Res. 2010. V. 10 (3). P. 564–567. <https://doi.org/10.1111/j.1755-0998.2010.02847.x>
35. Suchard M.A., Lemey P., Baele G. et al. Bayesian phylogenetic and phylodynamic data integration using BEAST 1.10 // Virus Evol. 2018. V. 4(1). <https://doi.org/10.1093/ve/vey016>
36. Tamura K., Stecher G., Peterson D. et al. Mega 6: Molecular evolutionary genetics analysis version 6.0. Mol. Biol. and Evol. 2023. V. 30. № 12. P. 2725–2729. <https://doi.org/10.1093/molbel/mst197>
37. Yin Y., Jiang W., Zhang Z. et al. The divergence of small mammals in Xinjiang, China, as revealed by phylogenetic analyses of COI and Cytb // Animal Biology. 2014. V. 64. P. 163–176. <https://doi.org/10.1163/15707563-00002435>
38. Амбрасон Н.И., Родченкова Е.Н., Костыгов А.Ю. Генетическая изменчивость и филогеография рысей полевки (*Clethrionomys glareolus*, Arvicolinae, Rodentia) на территории России с анализом зоны интрогрессии мтДНК близкородственного вида

- красной полевки (*Cl. rutilus*) // Генетика. 2009. Т. 45. № 5. С. 610–623.
39. Челомина Г.Н., Атопкин Д.М. Молекулярно-генетические свидетельства глубокого филогенетического разрыва между европейской и азиатской расами малой лесной мыши по данным изменчивости гена цитохрома b мтДНК // Мол. биология. 2010. Т. 44. № 5. С. 792–803.
 40. Кимура М. Молекулярная эволюция: теория нейтральности. М.: Мир, 1985. 398 с.
 41. Avise J.C. Molecular markers, natural history and evolution. N.Y.: Chapman Hall, 1994. 511 p.
 42. Nei N., Maruyama T., Chakraborty R. The bottleneck effect and genetic variation in populations // Evolution. 1975. V. 29. № 1. P. 1–10.
 43. Ibragim K.M., Nikols R.A., Hewitt G.M. Spatial patterns of genetic variation generated by different forms of dispersal during range expansions // Heredity. 1996. V. 77. P. 282–291.
 44. 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. С. 77–83.
 45. Канустина С.Ю., Брандлер О.В., Адиya Ya. Филогения сусликов рода *Spermophilus* и положение алашаньского суслика (*Spermophilus alashanicus*. Büchner, 1888) на филогенетическом дереве палеарктических “короткохвостых” сусликов // Мол. биология. 2015. Т. 49. № 3. С. 442–448. <https://doi.org/10.7868/S0026898415030088>
 46. Мадьянов Н.Н. Ландшафтная структура Центрально-Кавказского высокогорного природного очага чумы: на примере Кабардино-Балкарской Республики: Автореф. дис. ... канд. географ. наук. Нальчик: Высокогорный геофиз. ин-т Федер. службы по гидрометеор. и мониторингу окр. среды, 2006. 23 с.
 47. Avise J.C. Phylogeography: The history and formation of Species. Cambridge, London: Harvard Univ. Press, 2000. 447 p.
 48. 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) // Зоол. журнал. 2014. Т. 93. № 7. С. 917–925. <https://doi.org/10.7868/S0044513414070150>
 49. Верещагин Н.К. Млекопитающие Кавказа. История формирования фауны. М., Л.: Изд-во АН СССР, 1959. 704 с.
 50. Westemeier R., Brawn J., Simpson S. et al. Tracking the long-term decline and recovery of an isolated population // Science. 1998. V. 282. № 5384. P. 1695–1698. <https://doi.org/10.1126/science.282.5394.1695>
 51. Markert J.A., Champlin D.M., Gutjahr-Gobell R. Population genetic iversity and fitness in multiple environments // BMC Evol. Biol. 2010. V. 10. № 205. P. 1–13.

Genetic Diversity Of The Little Ground Squirrel *Spermophilus pygmaeus* Pallas, 1779 (Sciuridae, Rodentia) In The Northern Caucasus

F. A. Tembotova¹, M. S. Gudova¹, A. Kh. Amshokova^{1, *}, A. Kh. Khalidov²

¹Tembotov Institute of Ecology of Mountain Territories, Russian Academy of Sciences, Nalchik, 360051 Russia

²Dagestan Anti-Plague Station, Makhachkala, 367010 Russia

*e-mail: h.a.amshokova@mail.ru

Based on the analysis of a fragment of the cytochrome b (cytb) gene of mitochondrial DNA (mtDNA), the genetic diversity of the little ground squirrel *Spermophilus pygmaeus* Pallas, 1779 of the Central and Eastern Caucasus was studied. Phylogenetic analysis revealed the existence of two clusters A and B within the western clade of *S. pygmaeus*. Cluster A is formed by haplotypes of ground squirrels from the Eastern Caucasus and the right bank of the river. Volga (Ermakov et al., 2023), and B – only haplotypes of Central Caucasian animals. The distance between clusters A and B reaches 1.3%. The relatively isolated position on the phylogenetic tree of the ground squirrel population of the Central Caucasus, the absence of identical haplotypes in Central and East Caucasian animals, and the distances obtained indicate genetic heterogeneity of the ground squirrel in the North Caucasus. A decrease in haplotypic and nucleotide variability was noted in the Central Caucasian populations of the lesser gopher as compared to those from the Eastern Caucasus, which in general indicates the low viability of *S. pygmaeus* inhabiting the mountains of the Central Caucasus.

Keywords: little ground squirrel, *Spermophilus pygmaeus*, cytochrome b (cytb), mitochondrial DNA, Central and Eastern Caucasus.