

УДК 575.17:599.322.2

ВНУТРИВИДОВАЯ ДИФФЕРЕНЦИАЦИЯ МАЛОГО СУСЛИКА (*SPERMOPHILUS PYGMAEUS*) И ПРЕДВАРИТЕЛЬНЫЕ ДАННЫЕ О ПОЛОЖЕНИИ ГОРНОГО СУСЛИКА (*SPERMOPHILUS MUSICUS*) ПО МОЛЕКУЛЯРНО-ГЕНЕТИЧЕСКИМ ДАННЫМ

Ермаков О.А., Пензенский государственный педагогический университет

им. В.Г. Белинского, Пенза, Россия, ermakov@penza.com.ru

Титов С.В., Пензенский государственный педагогический университет

им. В.Г. Белинского, Пенза, Россия

Сурин В.Л., Гематологический научный центр РАМН, Москва, Россия

Зборовский С.С., Гематологический научный центр РАМН, Москва, Россия

Формозов Н.А., Московский государственный университет им. В.М. Ломоносова, Москва, Россия

Малый суслик (*Spermophilus pygmaeus* Pallas 1778) среди евразийских представителей рода *Spermophilus* имеет наиболее протяженный и разделенный крупными реками ареал. По мнению И.М.Громова и др. (Громов Громова др., 1965) географическая изменчивость этого вида является едва ли не самой сложной задачей внутривидовой систематики наземных белчиц. Кроме того, долгое время оставался неопределенным таксономический статус горного кавказского суслика (*Spermophilus musicus* Menetrie 1832). Некоторые авторы рассматривали его как подвид малого суслика (Сатунин, 1907; Мартино, 1915; Оболенский, 1927; Огнев, 1947; Верещагин, 1959; Орлов и др., 1969; Иванов, 1976), по мнению других исследователей горный суслик является самостоятельным видом (Свириденко, 1937; Виноградов, Аргиропуло, 1941; Громов и др., 1963, 1965; Воронцов, Ляпунова, 1969; Кораблев, 1983, 1984; Громов, Ербаева, 1995; Цвирка и др., 2000, 2003).

Для выяснения масштабов внутривидовой изменчивости малого суслика и уровня межвидовых различий малого и горного сусликов нами исследована выборка малого суслика из Европейской части его ареала с использованием молекулярно-генетических методов. В качестве маркеров использовались фрагмент С - региона митохондриальной ДНК (мтДНК) и интрон 6 гена р53 ядерной ДНК (ядДНК) - некодирующие участки генома, характеризующиеся значительной изменчивостью и поэтому являющиеся удачной моделью для выяснения вопросов генетической дифференциации на популяционном, внутривидовом и межвидовом уровнях.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Материал собран в 1994-2003 гг. в 16 географических пунктах Поволжья и Приуралья. Пунктам сбора материала присвоены номера, соответствующие точкам на карте (рис. 1, табл. 1). Исследованы 26 экземпляров малых сусликов (8 экз. из 5 пунктов Правобережья Волги и 18 экз. из 11 пунктов Заволжья) и одна особь горного суслика.

ДНК выделяли из образцов печени, хранившихся в 96 %-ном этаноле, стандартным методом фенол-хлороформной экстракции (Aragi et al., 1968). С-регион мтДНК амплифицировали и секвенировали с использованием праймеров, указанных в работе Ермакова и др. (2002). Для амплификации области гена р53, содержащей полноразмерный интрон 6, использовали праймеры, комплементарные участкам экзонов 6 и 7 гена р53 калифорнийского суслика *S. beecheyi* (GeneBank Acc.No.U43902): SP53-6x CTCCTCAGCATCTCATCCGA и SP53-7a CTAGAGTCTTCCAACGTGAT. Секвенирование проводили по модифицированному методу Сэнгера (Tagiev et al., 1993) вручную с использованием прибора «Macrophore» (LKB Швеция). Процент межвидовых и

межпопуляционных различий определяли по числу нуклеотидных замен в выровненных последовательностях. Дистанции между последовательностями ДНК вычисляли, используя мутационную модель Кимуры (Kimura, 1980).

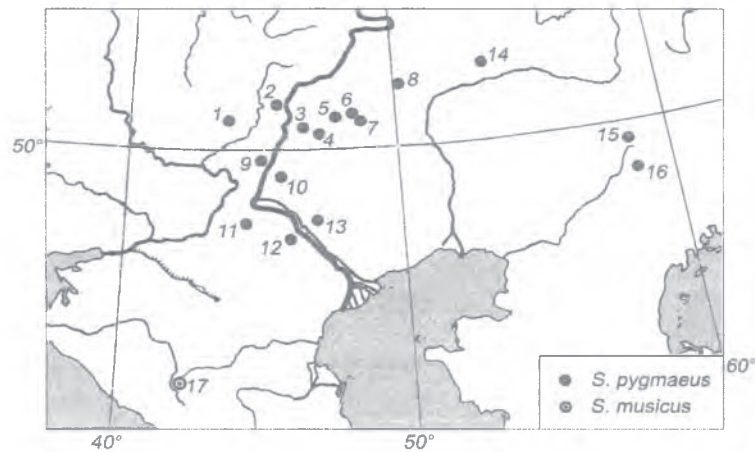


Рис. 1. Места сбора материала

Характеристика материала исследования

Таблица 1

Вид	Номер на карте	Место сбора материала	Секвенировано экземпляров	
			C-регион	интрон 6 гена p53
1	2	3	4	5
<i>S. pygmaeus</i>		Саратовская обл.:		
	1	Еланский р-н, п. Родинский	1	-
	2	Саратовский р-н, п. Саратовка	1	-
	3	Краснокутский р-н, с. Журавлевка	2	-
	4	Питерский р-н, с. Новотулка	2	-
	5	Ершовский р-н, г. Ершов	2	-
	6	Дергачевский р-н, с. Степановка	3	-
	7	Озинский р-н, п. Модин	1	-
	8	Перелюбский р-н, с. Рубцовка	2	1
		Волгоградская обл.:		
	9	Дубовский р-н, п. Горный Балыклей	2	1
	10	Быковский р-н, п. Красноселец	2	-
	11	Светлоярский р-н, п. Дубовый Овраг	3	-

Приведены только переменные позиции, нумерация которых соответствует полной структуре. Делеция отмечена дефисом, идентичные нуклеотиды – точками. Звездочками обозначены маркерные замены. Слева, после видового названия приведены номера популяций (обозначения 8-1, 8-2 и т.п. относятся к разным особям одной популяции).

По результатам секвенирования определен процент межпопуляционных и межвидовых различий по числу нуклеотидных замен в выровненных последовательностях. Генетические дистанции и количество замен между исследованными экземплярами представлены в табл. 2.

Различия между право- и левобережными популяциями малого суслика составили 6,97% (4,85-8,74%) нуклеотидных замен, маркерными среди которых являются трансверсия G/T в позиции 41 и транзиция A/G в позиции 271 (для всех восьми изученных правобережных малых сусликов), замены в позициях 11, 210, 218, 255, 274 (для семи из восьми) и замены в позициях 156, 254, 267, 275 (для шести из восьми) (рис. 2).

В пределах исследованных популяций разнообразие фрагмента С-региона мтДНК оказалось различным на каждом из берегов Волги. Уровень изменчивости среди малых сусликов Заволжья и Приуралья составил 2,03% (0,32-3,88%), что более чем в два раза ниже такового у сусликов Правобережья – 4,66% (0,97-8,74%). Низкий уровень генетической изменчивости левобережных сусликов подтверждается и при сравнении соотношения транзиции: трансверсии для суммарных выборок каждого из берегов. На левом берегу Волги этот показатель составляет 16:1, на правом – 5:1.

Анализ первичной структуры фрагмента С-региона мтДНК горного суслика показал наибольшее сходство этого вида с малыми сусликами правого берега Волги, от которых он отличается в среднем на 4,97% нуклеотидных замен, совпадая с ними по 9 из 11 замен, перечисленных выше как маркерные. Малые суслики Заволжья и Приуралья отличаются от *S. musicus* по 8,00% нуклеотидных замен, т.е. почти в два раза больше, чем правобережные. Сопоставление процентов нуклеотидных замен у особи горного суслика и у малых сусликов с правого и левого берегов Волги, проведенное с помощью χ^2 -теста, выявило достоверные различия между *S. musicus* и *S. pygmaeus* Заволжья и Приуралья ($\chi^2=83,41$, $p<0,0001$), но показало отсутствие таковых между *S. musicus* и *S. pygmaeus* правого берега Волги ($\chi^2=4,84$, $p<0,0679$).

Построенная UPGMA-методом дендрограмма (рис. 3) разделяет исследованные экземпляры на две группы, одну из которых составляют малые суслики популяций Заволжья и Приуралья, а другую – малые суслики правобережных популяций и горный суслик. Выделенные кластеры не являются однородными. Кластер малых сусликов Заволжья и Приуралья отличается небольшими генетическими дистанциями, тогда как для группы правобережных *S. pygmaeus* генетические дистанции имеют больший размах. Более того, положение горного суслика в этом кластере не выходит за пределы дистанций между популяциями малых сусликов Правобережья

Таблица 2
 Генетические дистанции (ниже диагонали) и количество нуклеотидных замен (выше диагонали) между митохондриями малых и горного сусликов

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
1 S.p. 8-1	-	2	2	1	3	9	2	7	7	4	6	5
2 S.p. 8-2	0.006	-	2	1	5	11	2	9	9	6	7	5
3 S.p. 6-1	0.006	0.006	-	1	5	10	2	9	9	6	6	5
4 S.p. 4-1; 6-2	0.003	0.003	0.003	-	4	10	1	8	8	5	7	4
5 S.p. 7	0.010	0.016	0.016	0.013	-	12	5	8	10	7	9	6
6 S.p. 5-1; 5-2	0.029	0.036	0.033	0.033	0.040	-	9	7	2	7	8	12
7 S.p. 3-1	0.006	0.006	0.006	0.003	0.016	0.029	-	9	9	6	8	5
8 S.p. 3-2	0.023	0.029	0.029	0.026	0.026	0.023	0.029	-	6	7	7	8
9 S.p. 10-1	0.023	0.029	0.029	0.026	0.033	0.006	0.029	0.020	-	5	7	10
10 S.p. 10-2	0.013	0.020	0.020	0.016	0.023	0.023	0.020	0.023	0.016	-	4	7
11 S.p. 4-2	0.020	0.023	0.020	0.023	0.029	0.026	0.026	0.023	0.023	0.013	-	9
12 S.p. 14	0.016	0.016	0.016	0.013	0.020	0.040	0.016	0.026	0.033	0.023	0.029	-
13 S.p. 15	0.010	0.010	0.010	0.006	0.013	0.040	0.010	0.026	0.033	0.023	0.029	0.013
14 S.p. 16	0.013	0.013	0.013	0.010	0.016	0.036	0.013	0.023	0.029	0.020	0.026	0.016
15 S.p. 13	0.020	0.026	0.020	0.023	0.029	0.033	0.026	0.016	0.029	0.020	0.020	0.029
16 S.p. 2	0.067	0.074	0.071	0.071	0.060	0.074	0.074	0.067	0.071	0.060	0.071	0.078
17 S.p. 1	0.071	0.078	0.074	0.074	0.064	0.067	0.078	0.064	0.067	0.057	0.067	0.067
18 S.p. 9-1	0.074	0.081	0.078	0.078	0.067	0.078	0.081	0.074	0.078	0.067	0.078	0.071
19 S.p. 9-2	0.071	0.078	0.071	0.074	0.067	0.078	0.078	0.067	0.074	0.078	0.078	0.071
20 S.p. 11-1	0.071	0.078	0.074	0.074	0.071	0.067	0.078	0.071	0.067	0.064	0.067	0.067
21 S.p. 11-2	0.071	0.078	0.074	0.074	0.064	0.078	0.078	0.078	0.081	0.071	0.081	0.074
22 S.p. 11-3	0.078	0.085	0.081	0.081	0.071	0.089	0.085	0.085	0.089	0.071	0.081	0.085
23 S.p. 12	0.057	0.064	0.060	0.060	0.050	0.064	0.064	0.064	0.067	0.057	0.060	0.064
24 S.mus. 17	0.085	0.092	0.089	0.089	0.078	0.078	0.092	0.078	0.081	0.071	0.081	0.085

		13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24
1	S.p.8-1	3	4	6	20	21	22	21	21	21	23	17	25
2	S.p.8-2	3	4	8	22	23	24	23	23	23	25	19	27
3	S.p.6-1	3	4	6	21	22	23	21	22	22	24	18	26
4	S.p.4-1;6-2	2	3	7	21	22	23	22	22	22	24	18	26
5	S.p.7	4	5	9	18	19	20	20	21	19	21	15	23
6	S.p.5-1;5-2	12	11	10	22	20	23	23	20	23	26	19	23
7	S.p.3-1	3	4	8	22	23	24	23	23	23	25	19	27
8	S.p.3-2	8	7	5	20	19	22	20	21	23	25	19	23
9	S.p.10-1	10	9	9	21	20	23	22	20	24	26	20	24
10	S.p.10-2	7	6	6	18	17	20	23	19	21	21	17	21
11	S.p.4-2	9	8	6	21	20	23	23	20	24	24	18	24
12	S.p.14	4	5	9	23	20	21	21	20	22	25	19	25
13	S.p.15	-	3	7	21	22	23	22	24	22	24	18	26
14	S.p.16	0.010	-	8	18	21	24	22	23	21	23	17	25
15	S.p.13	0.023	0.026	-	23	22	25	23	22	26	27	20	26
16	S.p.2	0.071	0.060	0.078	-	9	12	23	18	9	13	9	13
17	S.p.1	0.074	0.071	0.074	0.029	-	3	21	15	10	10	10	12
18	S.p.9-1	0.078	0.081	0.085	0.040	0.010	-	22	18	9	13	13	15
19	S.p.9-2	0.074	0.074	0.078	0.078	0.071	0.074	-	26	19	23	17	23
20	S.p.11-1	0.081	0.078	0.074	0.060	0.050	0.060	0.089	-	19	18	16	22
21	S.p.11-2	0.074	0.071	0.089	0.029	0.033	0.029	0.064	0.064	-	11	9	13
22	S.p.11-3	0.081	0.078	0.092	0.043	0.033	0.043	0.078	0.060	0.036	-	8	12
23	S.p.12	0.060	0.057	0.067	0.029	0.033	0.043	0.057	0.053	0.029	0.026	-	13
24	S.mus.17	0.089	0.085	0.089	0.043	0.040	0.050	0.078	0.074	0.043	0.040	0.043	-

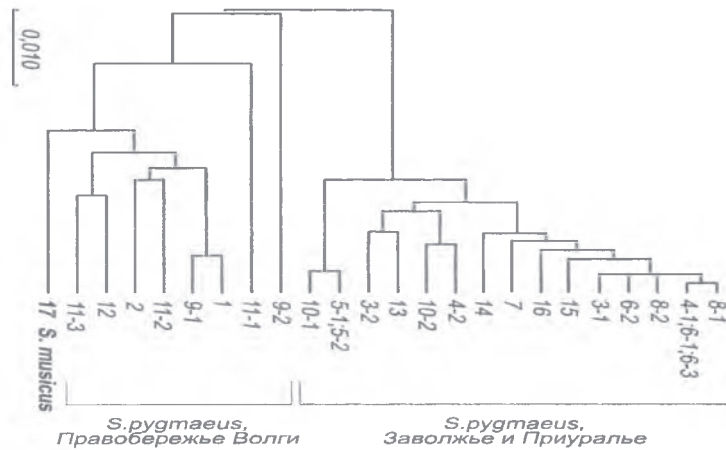


Рис. 3. Дендрограмма, показывающая связи митотипов особей различных популяций малых сусликов и горного суслика (UPGMA-метод).

Сокращенные обозначения соответствуют таковым на рис. 2.

Изменчивость интрона 6 гена р53 ядерной ДНК

Исследуя изменчивость интронных областей ядерных генов, мы определили первичную структуру интрона 6 гена р53 для 9 видов сусликов (*S. major*, *S. fulvus*, *S. pygmaeus*, *S. suslicus*, *S. relictus*, *S. erythrogegnys*, *S. musicus*, *S. undulatus* и *S. parryi*, GeneBank NCBI Acc. №№ AY575209, AY577275-AY577285) и 2 видов сурков (*Marmota bobak* и *M. caligata* Acc. №№ AY538660, AY570906). Интрон всех изученных видов содержал ID-повтор. Структура интрона за исключением ID-повтора оказалась весьма консервативной. Расшифрованные нуклеотидные последовательности этой части были практически идентичными у *S. major*, *S. fulvus* и *S. erythrogegnys*, а также у *S. pygmaeus*, *S. suslicus* и *S. musicus*, различаясь между этими двумя тройками видов только одной заменой. Наиболее удаленный вид *S. parryi* отличается от четырех перечисленных выше всего тремя заменами и одной микроделецией, а *M. caligata* отличается от сусликов всего пятью заменами и одной микроделецией. Единственной высокоинформативной видоспецифичной характеристикой оказалась структура и протяженность поли (Т)-тракта ID-повтора, идентифицированного у всех изученных нами видов сусликов и сурков внутри интрона 6. Семейство ID-повторов специфично для грызунов. Они относятся к классу SINE и представлены многими тысячами копий, рассеянных по всему геному. Большинство из них, как и другие представители повторов класса SINE, имеют на своих концах А-богатые или Т-богатые (если повтор находится в обратной ориентации) структуры, свидетельствующие об их происхождении от малых РНК через обратную транскрипцию и встраивание в геном. У исследованных нами видов само тело повтора было практически одинаковым за исключением единственной нуклеотидной замены, встретившейся у *S. relictus* и *S. erythrogegnys iliensis*, а также двух динуклеотидных микроделеций (по одной у *S. parryi* и *M. bobak*). В то же время, Т-концевая структура обладает ярко выраженной видовой специфичностью, принципиально различаясь у разных видов и по протяженности, и по своей внутренней структуре. Так например, поли(Т)-тракт практически отсутствует у ID-повтора *S. relictus* и *S. erythrogegnys iliensis*, а

максимальную протяженность (78-80 нуклеотидов) имеет у *S. pygmaeus* и *S. musicus*. У многих видов она имеет более или менее выраженный регулярный характер, иногда сложный, с повторяющимися мотивами типа GTT, GTTT, GTTTT и др. На рис. 4 в качестве примера кроме поли(Т)-трактов изучаемых нами в данной работе видов *S. pygmaeus* и *S. musicus*, приведены аналогичные последовательности для большого и желтого сусликов.

Структура поли(Т)-тракта малого суслика с правого берега Волги (популяция № 9) и горного суслика оказалась практически одинаковой, отличия обнаружены только в двух позициях. В тоже время каждый из них отличается от малого суслика Заволжья (популяция № 8) на 7 позиций, 6 из которых расположены в одних и тех же местах (рис. 4).

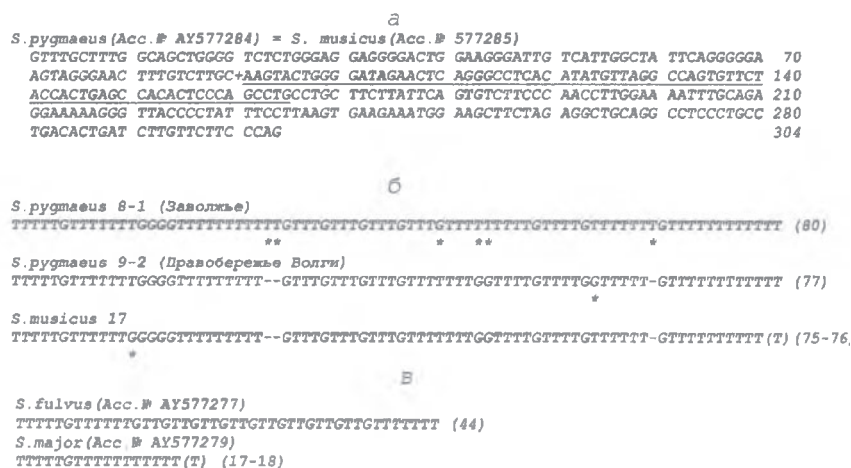


Рис. 4. а – первичная структура 6-го интрона гена р53 малого и горного сусликов. Знаком «плюс» обозначено положение поли(Т)-тракта ID-повтора, подчеркнута тело ID-повтора; б – выровненные первичные структуры поли(Т)-тракта двух особей малых сусликов и горного суслика; в – первичная структура поли(Т)-тракта желтого и большого сусликов. Звездочками обозначены специфичные замены. В скобках, указана протяженность Т-тракта в нуклеотидах.

ОБСУЖДЕНИЕ

Результаты молекулярно-генетического анализа фрагментов митохондриальной (С-регион) и ядерной (интрон 6 гена р53) ДНК указывают на значительную генетическую дифференциацию популяций малых сусликов, обитающих на разных берегах Волги. Уровень различий мтДНК (6,9 %) между право- и левобережными популяциями этого вида сопоставим с межвидовыми различиями большого *S. major* и желтого *S. fulvus* сусликов (6,7 % - 7,6 %). Сходный процент отличий (6,7 % - 7,3 %) имеют также 34- и 36-хромосомные формы крапчатого суслика *S. suslicus* (Ермаков и др., 2002), которым, по мнению ряда авторов (Загороднюк, Федорченко, 1995; Кораблев, 1997; Цвирка и др., 2003; и др.), необходимо придание статуса видов-двойников. Глубокая молекулярно-генетическая дивергенция западных и восточных популяций малых сусликов свидетельствует об их длительной изоляции, и согласуется с замечанием И.М. Громова (Громов, Ербаева, 1995) о том, что значительный уровень подвидовой изменчивости *S. pygmaeus* прослеживается уже с позднего плейстоцена.

Систематическое положение горного суслика обсуждалось неоднократно. Основной проблемой является отсутствие четких количественных критериев, позволяющих отличать этот вид от малого суслика как на уровне сравнения морфологических признаков (см., например, Иванов, 1976), так и при проведении электроакустического анализа звуковых сигналов (Никольский и др., 1988). Надежным маркером считается применение метода дифференциальной окраски хромосом, при котором выявляются специфические особенности локализации гетерохроматина в кариотипе горного суслика (Кораблев, 1983; Цвирка и др., 2000). Гетерохроматиновые блоки у *S. musicus* располагаются не только в прицентромерных участках (как у *S. pygmaeus*), но и в теломерных областях некоторых аутосом. Кроме того, уровень различий между малым и горным сусликами исследовался при помощи метода RAPD-PCR (Цвирка и др., 2003). Было показано, что значение генетической дистанции Нея между *S. pygmaeus* и *S. musicus* (0.2250) меньше значения этого показателя для разнотелосомных форм крапчатого суслика (0,2828).

Предварительные результаты, полученные нами в данном исследовании, дают основание предположить высокое генетическое родство горного суслика и малых сусликов, обитающих на правом берегу Волги. Особенно это относится к структуре поли(Т)-тракта ID-повтора в интроне 6 гена р 53. Полностью механизм возникновения мотивов в поли(Т)-трактах до сих пор неясен, однако случайное почти полное совпадение столь сложно организованной нуклеотидной последовательности у этих двух форм представляется нам крайне маловероятным. К сожалению, мы исследовали единственный экземпляр горного суслика, и поэтому не можем исключить возможного влияния гибридизации между *S. musicus* и *S. pygmaeus* на полученные нами данные. Случаи продвижения малых сусликов в горы до высоты 1000-1400 м над уровнем моря отмечались в 20 веке (Иванов, 1976), что указывает на возможность обмена генофондами между горными и равнинными популяциями. Однако, при изучении генетических последствий гибридизации большого суслика с малым и желтым, по данным анализа митохондриальной ДНК, следы древней интрогрессии были обнаружены у 37 % из 135 особей, при этом ни у одной из них не было найдено интрогрессии ни по одному из трех используемых нами видоспецифичных маркеров ядерной ДНК (интрон 6 гена р 53, псевдоген гена р 53, ген *bcs*). Следует подчеркнуть, что изученный нами горный суслик имел специфичную структуру поли(Т)-тракта в гомозиготной форме. Предположение, что такая ситуация могла возникнуть в результате повторных скрещиваний гибридов между собой, крайне сомнительно.

Исходя из полученных нами результатов анализа маркеров мтДНК и яДНК у нас нет оснований для придания горному суслику видового статуса. Если же признавать валидность *S. musicus*, то видится вполне оправданным придание видового статуса и малым сусликам каждого из берегов Волги. На наш взгляд корректнее считать горного суслика хорошо дифференцированным подвидом малого суслика *S.p. musicus*. Для окончательных выводов по этому вопросу необходимо привлечение дополнительных материалов по горному суслику.

Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ (грант № 03-04-48814).

ЛИТЕРАТУРА

- Верещагин Н.К. Млекопитающие Кавказа. М.-Л. Изд. АН СССР, 1959. 703 с.
 Виноградов Б.С., Аргиропуло А.И. Определитель грызунов. Фауна СССР. Млекопитающие. 1941. 241 с.
 Воронцов Н.Н., Ляпунова Е.А. Хромосомы сусликов Палеарктики (*Citellus*, *Marmotinae*, *Sciuridae*, *Rodentia*) // Млекопитающие (эволюция, кариология, фаунистика, систематика). Мат. 2 совещ. по млекопитающим. Новосибирск, 1969. С. 41-47.

- Громов И.М., Гуреев А.А., Новиков Г.А. и др. Млекопитающие фауны СССР. М.-Л.:Наука, 1963. 340 с.
- Громов И.М., Бибииков Д.И., Калабухов Н.И. и др. Наземные беличьи (*Marmotinae*) фауны СССР. Млекопитающие. М.-Л.:Наука. 1965, Т.3, Вып. 2. 467 с.
- Громов И.М., Ербаева М.А. Млекопитающие фауны России и сопредельных территорий (зайцеобразные, грызуны). СПб.: Наука, 1995. 641 с.
- Ермаков О.А., Сурин В.Л., Титов С.В., Тагиев А.Ф., Лукьяненко А.В., Формозов Н.А. Изучение гибридизации четырех видов сусликов (*Spermophilus*: Rodentia, Sciuridae) молекулярно-генетическими методами // Генетика, 2002, Т. 38, № 7. С. 950-964.
- Иванов И.В. Малый суслик Северного Кавказа // Фауна, экология и охрана животных Северного Кавказа. Нальчик, 1976, Вып. 3. С. 36-88.
- Кораблев В.П. 1983. Цитогенетические различия между горным и малым сусликами // Популяционная изменчивость вида и проблемы охраны генофонда млекопитающих. Тезисы докл. Всесоюз. сов. М. С. 91-92.
- Кораблев В.П. Распределение районов ядрышкового организатора в кариотипах палеарктических сусликов // Грызуны. Мат. 6 Всесоюз. совещ. Л., 1984. С. 117-118.
- Мартин В.Э. Суслики, водящиеся в Европейской России // Любитель природы. 1915. С. 193 - 207.
- Никольский А.А., Бродский Л.И., Голикова Т.И., Лыскова Н.Н. Акустическая диагностика малого (*Citellus pygmaeus*) и горного кавказского (*C. musicus*) сусликов // Грызуны. Тез. докл. 7 Всесоюз. совещ. Свердловск, 1988, Т. 1. С. 34-35.
- Оболенский С.И. Грызуны правого берега Нижней Волги // Материалы к познанию фауны Нижнего Поволжья. Вып.1. Саратов, 1927. С. 1-26.
- Огнев С.И. Звери СССР и прилежащих стран. Грызуны. М.-Л.: Изд. АН СССР, 1947, Т.5. 809 с.
- Орлов В.Н., Родова М.А., Котенкова Е.Ю. Хромосомная дифференциация сусликов подрода *Citellus* // Млекопитающие (эволюция, кариология, фаунистика, систематика). Мат. 2 совещ. по млекопитающим. Новосибирск, 1969. С. 48-49.
- Сатунин К.А. Млекопитающие северо-восточного Предкавказья по сбору экспедиции Кавказского музея летом 1906 г // Изв. Кавказск. музея. 1907, Т. 3, Вып. 2-3. С. 94-142.
- Свириденко П.А. Суслик большого Кавказа и происхождение горной степи // Зоол. журн. 1937, Т. 16, Вып. 3. С. 448 - 482.
- Цвирка М.В., Кораблев В.П., Ляпунова Е.А., Воронцов Н.Н. Различия хромосомных характеристик в зонах симпатрии 36-хромосомных сусликов // Систематика и филогения грызунов и зайцеобразных. Сборник статей. М.: ТО РАН, 2000. С. 177-179.
- Цвирка М.В., Кораблев В.П., Челомина Г.Н. Генетическая дифференциация близких видов сусликов *Spermophilus musicus*, *S. pygmaeus*, *S. suslicus* (Rodentia, Sciuridae) // Систематика, филогения и палеонтология мелких млекопитающих. Мат. Международной конф. Санкт-Петербург: ЗИН РАН, 2003. С. 228-230.
- Arrigi F.E. Bergendahl G., Mandel M. Isolation and characterization of DNA from fixed cells and tissues // Exp. Cell. Res. 1968, № 50. P. 47-53.
- Kimura M. A simple method for estimating evolutionary rates of base substitutions through comparative studies of nucleotide sequence // J. Mol. Evol. 1980, V. 16. P. 111-120
- Moritz C., Dowling T.E., Brown W.M. Evolution of animals mitochondrial DNA: relevance for population biology and systematics // Ann. Rev. Ecol. Syst. 1987, V. 18. P. 269-292.
- Tagiev A.F., Surin V.L., Goltsov A.A. et al. The spectrum of beta-thalassemia mutations in Azerbaijan republic // Hum. Mutation. 1993, V. 2. P. 152-154.