

Dynamics of Steppe Regions in Pleistocene and Holocene in Light of Molecular-genetic Variability of Ground Squirrels (Marmotini) in Mongolia

ДИНАМИКА СТЕПНЫХ РЕГИОНОВ В ПЛЕЙСТОЦЕНЕ И ГОЛОЦЕНЕ В СВЕТЕ МОЛЕКУЛЯРНО-ГЕНЕТИЧЕСКОЙ ИЗМЕНЧИВОСТИ НАЗЕМНЫХ БЕЛИЧЬИХ (MARMOTINI) В МОНГОЛИИ

Kapustina S. Yu. (Koltzov Institute of Developmental Biology of Russian Academy of Sciences, Moscow, Russia)

Adiya Ya. (Institute of General and Experimental Biology, Academy of Sciences of Mongolia, Ulaanbaatar, Mongolia)

Brandler O. V. (Koltzov Institute of Developmental Biology of Russian Academy of Sciences, Moscow, Russia)

Капустина С.Ю. (Институт биологии развития им. Н.К. Кольцова РАН, Москва, Россия)

Адья Я. (Институт общей и экспериментальной биологии Академии Наук Монголии, Улан-Батор, Монголия)

Брандлер О.В. (Институт биологии развития им. Н.К. Кольцова РАН, Москва, Россия)

Контакт:

Светлана Ю. Капустина
s.y.kap@mail.ru

Янсанжав Адья
adiya_ya@yahoo.com

Олег В. Брандлер
rusmarmot@yandex.ru

Contact:

Svetlana Yu. Kapustina
s.y.kap@mail.ru

Yansanjav Adiya
adiya_ya@yahoo.com

Oleg V. Brandler
rusmarmot@yandex.ru

Современный ландшафт северо-восточной части Центральной Азии сформировался в конце плиоцена. В Монголии и на сопредельных территориях широко распространены степные биоценозы, гораздо менее нарушенные деятельностью человека, чем европейские степи. Важной составляющей степных экосистем являются роющие млекопитающие, в частности, сурки и суслики.

Для сурков и сусликов характерен ряд особенностей биологии и поведения, которые делают их ключевыми видами в биоценозе. Под влиянием их роющей активности изменяется растительный покров и повышается разнообразие фауны степных экосистем. С другой стороны, сурки и суслики являются основой кормовой базы для ряда хищных птиц и млекопитающих. Представители этой группы являются хорошими индикаторами состояния среды, особенно чувствительными даже к незначительным, как биотическим, так и абиотическим, изменениям степных биоценозов. Изменение распространения и численности сурков и сусликов может оказывать существенное влияние на численность и видовой состав степной фауны, и, в частности, хищных птиц как в настоящее время, так и в прошлом.

Нами была проанализирована филогеографическая структура четырех видов наземных беличьих, которые имеют обширные частично перекрывающиеся ареалы и распространены на большей части Монголии. Внутривидовая молекулярно-генетическая изменчивость была изучена у следующих видов. Длиннохвостый суслик

The present landscape of the north-eastern part of Central Asia was formed at the end of the Pliocene. Steppe biocoenoses are widespread in Mongolia and in adjacent territories. They are much less disturbed by human activities than European steppes. Burrowing mammals, such as marmots and ground squirrels are an important component of the steppe ecosystems.

Several features of biology and behavior make marmots and ground squirrels the key components of the steppes. The vegetation cover changes and the diversity of the steppe ecosystems fauna increase under the influence of their burrowing activity. On the other hand, these mammals are the basis of the fodder base for many birds of prey and predators. Representatives of this group are good indicators of the environmental condition especially sensitive to the minor biotic and abiotic changes in steppe biocoenoses. The change in the distribution and number of marmots and ground squirrels affects the abundance and species composition of the steppe fauna, and in particular of raptor birds both now and in the past.

We analyzed the phylogeographical structure of four Marmotini species, which have extensive overlapping areas and spread over most of Mongolia. Intraspecific molecular-genetic variability was studied in the following species. The long-tailed ground squirrel (*Urocitellus undulatus*) currently has an extensive area consisting of three large parts: the Thian-Shian and Yakut isolates and a central massif located mainly

(*Urocitellus undulatus*) в настоящее время имеет обширный ареал, состоящий из трех больших частей: тьянь-шаньского и якутского изолятов и центрального массива, расположенного в основном на территории Монголии. Монгольский сурок (*Marmota sibirica*) широко распространён на территории Монголии, но его численность в настоящее время значительно снизилась вследствие перепромысла и неблагоприятных климатических факторов (Kolesnikov et al., 2009). Номинативный подвид даурского суслика (*Spermophilus dauricus dauricus*) населяет восточную часть Монголии. Бледнохвостый суслик (*S. pallidicauda*) обитает в наиболее аридных пустынных степях, в отличие от остальных исследованных видов, но, как и два первых вида имеет значительно протяженный с запада на восток ареал.

Для трёх видов, распространённых на большей части Монголии, *M. sibirica*, *S. pallidicauda*, и *U. undulatus*, обнаружена значительная генетическая дивергенция между восточными и западными группами популяций (Капустина и др., 2015). Наибольшие различия проявляются у *U. undulatus*. У этого вида выявлена сложная генетическая структура, которая не полностью согласуется с подвидовым делением. В частности, номинативный подвид представлен восточной и западной, значительно дивергировавшими, филогруппами (Капустина и др., 2014), что согласуется с более ранними исследованиями (Воронцов и др., 1978; Фрисман, Воронцов, 1989). Возможно, валидность и распространение форм этого вида требует ревизии.

Кластеризация филогрупп *M. sibirica* согласуется с выделением двух подвидов: *M. s. sibirica* и *M. s. caliginosus*. Также выявлена генетическая дивергенция между алтайскими и хангайскими популяциями в составе последнего.

Наименьший уровень различий между восточной и западной филогруппами обнаружен у *S. pallidicauda*, ареал которого в восточной части заметно сократился в настоящее время (Брандлер и др., 2015).

Сходная внутривидовая генетическая дифференциация у трех видов, приуроченных к открытым степным или полупустынным ландшафтам, ареалы которых расположены в одной географической области и частично перекрываются, свидетельствует о существовании в прошлом единого для этих видов экологического барьера, например, лесных массивов, послужившего причиной дизъюнкции их

in the territory of Mongolia. The Mongolian marmot (*Marmota sibirica*) is widely distributed in the territory of Mongolia, but its numbers nowadays have been significantly reduced due to overhunting and unfavorable climatic factors (Kolesnikov et al., 2009). The nominative subspecies of the Dahurian ground squirrel (*Spermophilus dauricus dauricus*) is widespread in the eastern part of Mongolia. The pallid ground squirrel (*S. pallidicauda*) inhabits the aridest desert steppes, in contrast to the other studied species, but like the first two species, it has a considerably extended range from west to east.

A significant genetic divergence was found between the eastern and western groups of populations for *M. sibirica*, *S. pallidicauda*, and *U. undulatus*, (Kapustina et al., 2015). The greatest differences are shown in *U. undulatus*. This species has a complex genetic structure that does not quite agree with the subspecies segmentation. In particular, the nominative subspecies is represented by significantly diverging eastern and western phylogroups (Kapustina et al., 2014), which is consistent with earlier studies (Vorontsov et al., 1978; Frisman, Vorontsov, 1989). Possibly the validity and distribution of its subspecies require revision.

Clustering of *M. sibirica* phylogroups is concordant with the identification of its two subspecies: *M. s. sibirica* and *M. s. caliginosus*. Genetic divergence between Altai and Khangai populations in the latter was also revealed.

The lowest level of difference between the eastern and western phylogroups was found in *S. pallidicauda* which area in the Eastern part significantly decrease nowadays (Brandler et al., 2015).

A similar intraspecific genetic differentiation was found in three species confined to open steppe or semi-desert landscapes, which areas locate in the same geographical area and partially overlap, testifies to the existence in the past of a single ecological barrier for these species, forests for example, which caused disjunction of their areas. The location of such a barrier may be linked to the Orkhon-Selenga basin based on our data. The level of genetic distances separating the eastern and western populations of all three species indicates the existence of a paleogeographic barrier in the Middle or Upper Pleistocene. Our data are confirmed by the pattern of genetic differentiation in

ареалов. Расположение этого барьера на основании наших данных может быть привязано к Орхон-Селенгинскому бассейну. Уровень генетических дистанций, разделяющих восточные и западные популяции всех трех видов, указывает на существование палеогеографического барьера в среднем или верхнем плейстоцене. Наши данные подтверждаются характером генетической дифференциации у дзерена *Procapra gutturosa* (Сорокин и др., 2006).

Для *M. sibirica*, *S. pallidicauda* и *U. undulatus* характерна достаточно четкая, географически обусловленная структуризация филогрупп западной части их ареалов. Восточные части ареалов этих видов слабо структурированы, и их структура мало связана с пространственной локализацией. Последнее также справедливо для молекулярно-генетической изменчивости, выявленной нами у *S. d. dauricus*, ареал которого полностью расположен в восточной части Монголии (Капустина и др., 2018). Выявленные особенности свидетельствуют о длительном периоде существования даурского суслика и других исследованных нами видов на территории Монголии восточнее Орхон-Селенгинского бассейна в условиях отсутствия географических барьеров между существующими ныне частично изолированными популяциями.

Генетическая дифференциация исследованных видов, по-видимому, отражает историю формирования их ареалов. Можно предположить, что некогда обширные эоплейстоценовые ареалы были фрагментированы в результате палеоклиматических изменений в среднем плейстоцене, когда степные перигляциальные пространства дробились лесными и водными преградами. Последовавшая затем аридизация Центральной Азии привела к слиянию ранее разрозненных участков их ареалов. Распространение крупных хищных птиц в это историческое время вероятно могло коррелировать с ареалами наземных беличьих, благодаря их тесной связи по типу хищник-жертва.

Авторы благодарят Российско-Монгольскую комплексную биологическую экспедицию РАН и АМН, работа поддержана грантами РФФИ.

the gazelle *Procapra gutturosa* (Sorokin et al., 2006).

M. sibirica, *S. pallidicauda*, and *U. undulatus* have a sufficiently precise, geographically conditioned structures of phylogroups in the western part of their ranges. The eastern parts of them are poorly structured, and their structure is weakly associated with spatial localization. The latter is also true for the molecular-genetic variability found by our group in *S. d. dauricus*, which area is completely located in the Eastern part of Mongolia (Kapustina et al., 2018). The revealed features indicate a long period of existence of the Daurian ground squirrel and other studied species without geographical barriers between the currently partially isolated populations to the East of the Orkhon-Selenga basin in Mongolia.

The genetic differentiation of studied species probably reflects the history of the formation of their areas. It may be assumed that once extensive Eopleistocene areas were fragmented by paleoclimatic changes in the Middle Pleistocene when periglacial steppe areas were fragmented by forest and water barriers. The subsequent aridization of Central Asia led to the joining of previously disparate sections of their areas. The spread of large raptor birds probably could correlate with the areas of Marmotini, due to their close relationship as a predator-prey species during this historical time.

The authors thank the Russian-Mongolian Complex Biological Expedition of the RAS and ASM, the work was supported by grants from the RFBR.



Длиннохвостый суслик (*Urociellus undulatus*).
Фото И. Карякина.

Eversmann's Souslik (*Urociellus undulatus*).
Photo by I. Karyakin.