

INSTITUTE OF ZOOLOGY UZBEK ACADEMY OF SCIENCES
ИНСТИТУТ ЗООЛОГИИ АН РУЗ

UGAM-CHATKAL NATIONAL PARK & CHATKAL STATE BIOSPHERE NATURE
RESERVE
УГАМ-ЧАТКАЛЬСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ ПРИРОДНЫЙ НАЦИОНАЛЬНЫЙ ПАРК
И ЧАТКАЛЬСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ БИОСФЕРНЫЙ ЗАПОВЕДНИК

THE MARMOTS OF EURASIA: ORIGIN AND CURRENT STATUS



СУРКИ ЕВРАЗИИ: ПРОИСХОЖДЕНИЕ И СОВРЕМЕННОЕ СОСТОЯНИЕ

INTERNATIONAL MARMOT NETWORK
МЕЖДУНАРОДНАЯ СЕТЬ ПО ИЗУЧЕНИЮ СУРКОВ

TASHKENT, 2007
ТАШКЕНТ, 2007

The Marmots of Eurasia: Origin and Current Status. Proceedings of the Fifth International Conference on Genus *Marmota*. Tashkent, 2007. 132 pp.

The proceedings include full reports made at the Fifth International Conference on Genus *Marmota*. The presented works are devoted to studies in the sphere of ecology, systematics, phylogenesis, ethology, evolution, morphology, as well as re-introduction and methods of counts of marmots. Besides, marmots are used as the example when considering the questions of ecological education, creation and keeping the bibliography and some aspects of the history of zoology.

This edition is addressed to a wider circle of specialists – zoologists, ecologists, employees of environmental organizations, students etc.

Editorial board:

Esipov A.V.

Bykova E.A.

Brandler O.V.

Ramousse R.

Vashetko E.V.

Reviewers:

Nikol'skii A.A.

Armitage K.B.

Translator:

Khojaev J. (excluding papers sent in both Russian and English)

Сурки Евразии: происхождение и современное состояние. Доклады 5-ой Международной конференции по суркам. Ташкент, 2007. 132 с.

В сборник вошли полные тексты докладов, сделанных на 5 Международной конференции по суркам (2005). Представленные работы посвящены исследованиям в области экологии, систематики, филогенезу, этологии, эволюции, морфологии, а также реакклиматизации и методам учета сурков. Кроме того, на примере сурков рассматриваются вопросы экообразования, создания и ведения библиографии и некоторые аспекты истории зоологии.

Это издание рассчитано на широкий круг специалистов - зоологов и экологов, сотрудников природоохранных организаций, студентов и др.

Редакционная коллегия:

Есипов А.В.

Быкова Е.А.

Брандлер О.В.

Рамюс Р.

Вашетко Э.В.

Рецензенты:

Никольский А.А.

Армитейдж К.Б.

Перевод:

Ходжаев Ж. (за исключением статей, присланных на двух языках)

© Угам-Чаткальский государственный природный национальный парк и
Чаткальский государственный биосферный заповедник

© Международная сеть по изучению сурков

EVOLUTION AND MORPHOLOGY OF MARMOTA (RODENTIA, SCIURIDAE): ONTOGENY AND INTERSPECIFIC COMPARISON OF SKULLS OF ALL LIVING SPECIES

ЭВОЛЮЦИЯ И МОРФОЛОГИЯ MARMOTA (RODENTIA, SCIURIDAE): ОНТОГЕНЕЗ И МЕЖВИДОВОЕ СРАВНЕНИЕ ЧЕРЕПОВ ВСЕХ СОВРЕМЕННЫХ ВИДОВ

Cardini A.^{1,*}, Hoffmann R.S.², O'Higgins P.¹, Sala L.³, Thorington Jr R.W.², Tongiorgi P.⁴

¹Hull York Medical School, Department of Biology, University of York and University of Hull, York, UK; ²Department of Vertebrate Zoology, National Museum of Natural History, Smithsonian Institution, Washington, USA; ³Dipartimento di Biologia Animale, Università di Modena e Reggio Emilia, Modena, Italy; ⁴Dipartimento di Scienze Agrarie, Università di Modena e Reggio Emilia, Modena, Italy; *Correspondence author: (e-mail: alcardini@interfree.it, ac51@york.ac.uk; University of York, Heslington, York YO10 5DD, UK, tel. 0044 01907 321752; fax 0044 01904 321696)

Abstract. No aspect of the biology of a species should be neglected if we are to achieve a comprehensive understanding of its evolutionary history. Marmots have been thoroughly used as model organisms by ecologists interested in the evolution of mammal societies. In contrast, phylogenetic and morphological studies have received less attention and have seldom involved all living species. Over the last few years, several studies have been published, which investigate morphological variation in marmots using modern morphometric techniques. These studies have improved our understanding of marmot evolution, supporting subgeneric classifications based on DNA sequences, suggesting an early occurrence of interspecific differences during ontogeny, showing the importance of allometry in the development of age-specific traits, and revealing an unexpected acceleration in the rate of morphological divergence of the youngest and most endangered marmot species, *M. vanancouverensis*. The aim of this paper is to provide the reader with a synthetic overview of these recent advances in the study of marmot biology.

Резюме. Ни один аспект биологии вида не должен игнорироваться, если мы хотим добиться глубокого понимания истории его эволюции. Сурки всесторонне использовались в качестве модельных видов эко-этологами, изучающими сообщества млекопитающих. Филогенетическим и морфологическим исследованиям, напротив, уделялось меньше внимания, которые к тому же редко включали все существующие виды. В течение последних нескольких лет было опубликовано несколько исследований, изучающих морфологическую изменчивость у сурков на основе морфометрических методик. Эти исследования углубили наше понимание эволюции сурков, на основе подродовой классификации, базирующейся на последовательности ДНК, которая предполагает раннее возникновение межвидовых различий во время онтогенеза, демонстрируя важность аллометрии в развитии возрастных свойств и обнаруживая неожиданное ускорение морфологической дивергенции у самого молодого и угрожаемого вида сурков *M. vanancouverensis*. Цель данной работы – предоставить читателям синтетический обзор последних достижений в исследовании биологии сурков.

Key words: allometry, conservation, cranium, evolution, geometric morphometrics, mandible, morphology, ontogeny, sexual dimorphism.

Ключевые слова: аллометрия, сохранение, череп, эволюция, геометрическая морфометрия, мандибула, морфология, онтогенез, половой диморфизм.

Marmot ecology and behaviour have been thoroughly studied over the last half century (Barash, 1974, 1989; Armitage, 1981, 1999, 2000, 2003; Blumstein and Armitage, 1997; Blumstein, 2003). However, other aspects of their biology have often been neglected. Among these, the comparative study of marmot morphological evolution has received little attention

PHYLOGENETIC LINKS IN THE GENUS *MARMOTA* AND HISTORY OF THE ESTABLISHMENT OF ITS RANGE

ФИЛОГЕНЕТИЧЕСКИЕ СВЯЗИ В РОДЕ *MARMOTA* И ИСТОРИЯ СТАНОВЛЕНИЯ ЕГО АРЕАЛА

Brandler O.V.

N.K. Koltsov Institute of the Biology of Development, Russian Academy of Sciences (Moscow, Russia), marmot@nm.ru

Abstract. On the basis of molecular-genetic and karyological data, and also analysis of the literature the scheme of phylogenesis of Palearctic marmots is offered. It is supposed that, pristine divergence of genus *Marmota* took place in terrain of North America; there were 2 centers of speciation of marmots - primary in North America and secondary in the Central Asia. It is possible to detect two peaks of speciation activity in history of Palearctic marmots - the first took place in the end of Pliocene – the beginning of Pleistocene and has led to isolation *M. caudata* and *M. marmota*, as a result of the second in second half of Pleistocene there was a differentiation of other species. *M. camtschatica* has the Asian origination, a prospective parentage of *M. broweri* from *M. camtschatica* as a result re-emigration is not sustained by molecular-genetic data. Presence only one episode of the American-Asian migration ancestral marmot that was taken place in the end of Pliocene is supposed. The assumption about Late Miocene penetration of primitive marmots into Asia with their subsequent extinction is probable. Repeated migrations of marmots through Beringian bridge in Late Pleistocene, at least, in the American-Asian direction are considered improbable.

Резюме. На основании молекулярно-генетических и кариологических данных, а также анализа литературы предлагается схема филогенеза палеарктических сурков. Предполагается что, первоначальная дивергенция рода *Marmota* проходила на территории Северной Америки; существовало 2 центра видообразования сурков – первичный в Северной Америке и вторичный в Центральной Азии. В истории палеарктических сурков можно выделить два пика видообразовательной активности – первый имел место в конце плиоцена – начале плейстоцена и привел к обособлению *M. caudata* и *M. marmota*, в результате второго во второй половине плейстоцена произошла дифференциация остальных видов. *M. camtschatica* имеет азиатское происхождение, предполагаемое происхождение от него *M. broweri* в результате реэмиграции не поддерживается молекулярно-генетическими данными. Предполагается наличие только одного эпизода американо-азиатской миграции предкового сурка, имевшего место в конце плиоцена. Возможно предположение о позднемиоценовом проникновении примитивных сурков в Азию с последующим их вымиранием. Считаются маловероятными повторные миграции сурков через Берингийский мост в позднем плейстоцене, по крайней мере, в Американо-азиатском направлении.

Key words: phylogenesis, centers of speciation, divergence, migration, *M. caudate*, *M. marmota*, *M. camtschatica*, *M. broweri*.

Ключевые слова: филогенез, центр видообразования, дивергенция, миграция, *M. caudata*, *M. marmota*, *M. camtschatica*, *M. broweri*.

Difficulties in the reconstruction of the evolution and phylogenetic relations in the genus *Marmota* result from the incomplete geological chronicle, unavailability of traits of generalized forms in fossil marmots and differences in the rate of the evolution of various traits (morphological, etological, cytological and molecular-genetic) in various branches of the phylogenetic tree. Besides, the history of marmots as representatives of the Holarctic fauna is closely linked to the evolution of the Bering land bridge, which directly affects transcontinental migrations of animals. One of the major questions arising at the reconstruction of the history of the formation of the range of *Marmota* is the center of origin and formation of this genus. Many investigators addressed this issue many time; however, current viewpoints are often conflicting and opposing one another.

The timing of divergence of the marmot phylum from the tree of terrestrial squirrels dates back to the Miocene, based on both the paleontological (Black, 1963; Gromov *et al.*, 1965) and molecular-genetic (Thomas, Martin, 1993) findings.

V.S. Bazhanov (1947) and V.N. Skalon (1950) believed that the genus of marmots originated in the Miocene in Central Asia. The viewpoint of Central Asia being the center of the origin of *Marmota* is supported by M.A. Erbaeva (Erbaeva, 2003) confirming it by the Miocene findings of N.S. Shevyreva (1968) and data provided by E.V. Devyatkin (1981), who indicated the finding of fossils of Marmotinae with unidentified genus in the area Ulan-Tologoi in Mongolia, which belonged to marmots (M.A. Erbaeva, *pers.com.*).

Discussing in detail the history of marmot formation, D.I. Bibikov (1967, 1989) noted a high possibility of the existence of two centers of the genus formation in the Nearctic and the Palaearctic. He suggests that the montane-Asian center was secondary.

Most researchers support the opinion of the marmot phylum originally diverging from the stem Marmotinae in North America (Hoffmann, Nadler, 1968; Hoffmann *et al.*, 1979; Black, 1972; Koenigswald von, 1990; Rumyantsev *et al.*, 1996; Mein, 1992; Vorontsov, Lyapunova, 1970). The arguments favoring the North American origin of marmots are the higher taxonomic diversity and the number of the Miocene and Pliocene findings of marmots in North America, a more significant morphological and karyological differentiation of the Nearctic species as compared with the Palaearctic species, as well as peculiarities of distribution.

Many investigators noted a poor differentiation of the Palaearctic forms when compared to the Nearctic ones. Using mainly the traits of the cranial and partially post-cranial skeleton, I.M. Gromov notes: "The level of the specific and intra-specific isolation in most modern Palaearctic species is expressed more weakly than in the Nearctic ones..." and "...Pleistocene forms show features of the so-called generalized forms, which witnesses a recent divergence of species, which has not been completed until hitherto..." (Gromov *et al.*, 1965, p. 332). D.I. Bibikov (1967, 1989) supports a similar idea, supporting his concept on the level of closeness of modern forms on the basis of other morphological traits (the structure of pelage, its coloration and tail length), specific cries, parasitological data, as well as the ecological peculiarities of their habitats.

Noting the younger age of Palaearctic marmots when compared to the Nearctic ones, most authors use the arguments of the above-mentioned authors (Hoffmann, Nadler, 1968; Vorontsov, Lyapunova, 1970; Zimina, Gerasimov, 1980 *et al.*). Besides, the sympatric and semi-sympatric character of the distribution of three out of six American species (*M. monax*, *M. flaviventris*, *M. caligata*) is referred to as the sign of a higher differentiation of the American species contrary to the Palaearctic species, whose ranges are allopatric (Vorontsov, Lyapunova, 1970).

Reviewing the history of the formation of modern marmot species, D.I. Bibikov (1967) suggests a migration of the ancestor of *M. marmota* through Beringia and Central Asia to Europe along the ancient early tertiary elevations. Together with the movement of *M. marmota* westwards, *M. menzbieri*, *M. caudata* and *M. himalayana*, which are considered by D.I. Bibikov as the most ancient and primitive forms of the remaining Eurasian marmots, occupied elevations of Central and Middle Asia. The Himalayan marmot is recognized as the progenitor of the marmots of bobak group.

A more distinct picture of historic interrelations of Nearctic and Palaearctic marmots is provided by R. Hoffman with co-authors (Hoffmann, Taber, 1967; Hoffmann, Nadler 1968). According to the concept of these authors, the genus of marmots emerged in the early Pliocene in North America and during the Pliocene the marmots migrated to Eurasia across the Bering land. In their opinion, a primitive North American marmot that migrated to Eurasia had a morphological similarity with *M. monax* and *M. marmota*, and was less specialized ecologically. As a result of migrations in the Pliocene and the early Pleistocene the marmots occupied the territory of modern ranges of *M. marmota*, *M. sibirica*, *M. caudata*, *M. menzbieri* and *M. baibacina*. In the late Pleistocene, the marmots that gave rise to *M. himalayana*,

M. camtschatica and *M. broweri* migrated from the center of distribution of *baibacina* in the late Pleistocene. This scheme, on the whole, holds with Bibikov's construction, showing two peaks of formation in the Pliocene and Pleistocene.

Based on the comparative analysis of species-specific bioacoustic characteristics of marmots, A.A. Nikol'skii (1976) reasons that *M. caudata* was the first to become isolated from the general tree of the Palaearctic marmots, followed by *M. menzbieri* and *M. camtschatica*, while the last ones were marmots of the bobak group.

The most diverse are ideas about the part of the history of marmots that concerns the Palaearctic forms constituting the bobak group. V.S. Bazhanov (1947) considered this group to be the most ancient. Sharing the views of V.S. Bazhanov, V.N. Skalon (1950) reconstructed the history of this group on the basis of the ideas of Western Mongolia being the native land of these marmots. According to this author, the development of the forms similar to marmots took place in eastern Sayan in the late tertiary period. In the quaternary, ancient marmots freely radiated north-eastwardly through the region of modern Sayan, upstream of the River Lena and the Baikal depression. Simultaneously, the marmots migrated in the south and south-western direction as far as the Himalaya Mountains, where the previously isolated and becoming significantly distinct species could emerge" (p. 9). For a long time, the marmots of western Mongolia had a common range with the *M. baibacina* and *M. bobak*, and became separated during the peak of the glaciation.

Contrary to these representatives, most researchers note a more recent history of the part of the Eurasian marmots that they attribute to the *bobak* group. On the basis of paleogeographic findings and comparison of ecological-morphological traits of various forms of marmots, as well as the parasitological materials, D.I. Bibikov (1967) suggest the formation of the most forms of bobak group "somewhere in the mountains of southern Siberia and eastern Tien Shan" (p. 53), from which they migrated in north-eastern and north-western directions. According to these views, *M. baibacina* was the first to become separated from the *M. himalayana* in north-western part of the range. *M. camtschatica*, which had settled in the early Pleistocene, was isolated from *M. sibirica* only in the Holocene.

The time of separation of *M. bobak* in the west of the range of ancient marmots is accepted to take place in mid- or late Pleistocene. D.I. Bibikov shares the opinion expressed by V.I. Kapitonov (1966) about the penetration of *M. bobak* to Central Kazakhstan after the Hvalyn transgression, which brought about the replacement of *M. baibacina* with this species. The forest-steppe marmots of western Siberia are recognized as the relics of the early and mid-Holocene.

Thus, we can see that the existing diversity of concepts about the history of the genus *Marmota* arouses a number of questions. This work is devoted to the attempts to find answers to these questions. This work is based on the studies of karyotypes and polymorphism of proteins and nuclear DNA of marmots (Brandler, 1999; Mezhzherin *et al.*, 1999; Lyapunova *et al.*, 2003; Brandler, Boyeskorov, 2003; Brandler, 2003a, b, c; Brandler, 2005), as well as the analysis of literature devoted to the molecular-genetic, morphological, ecological and other traits of marmots, as well as the paleontological and phylogenetic reconstructions. The following questions were raised:

- Where did the initial divergence of the genus *Marmota* took place – in North America or Eurasia?
- How many centers marmot speciation existed and where?
- What is the origin of trans-Beringia species *M. camtschatica* and *M. broweri*, as well as the numbers and direction of the trans-Beringia migrations of marmots?

The basis for this work is a scheme of phylogenesis of Palaearctic marmots (fig. 1) developed by us and a reconstruction of the formation of their range.

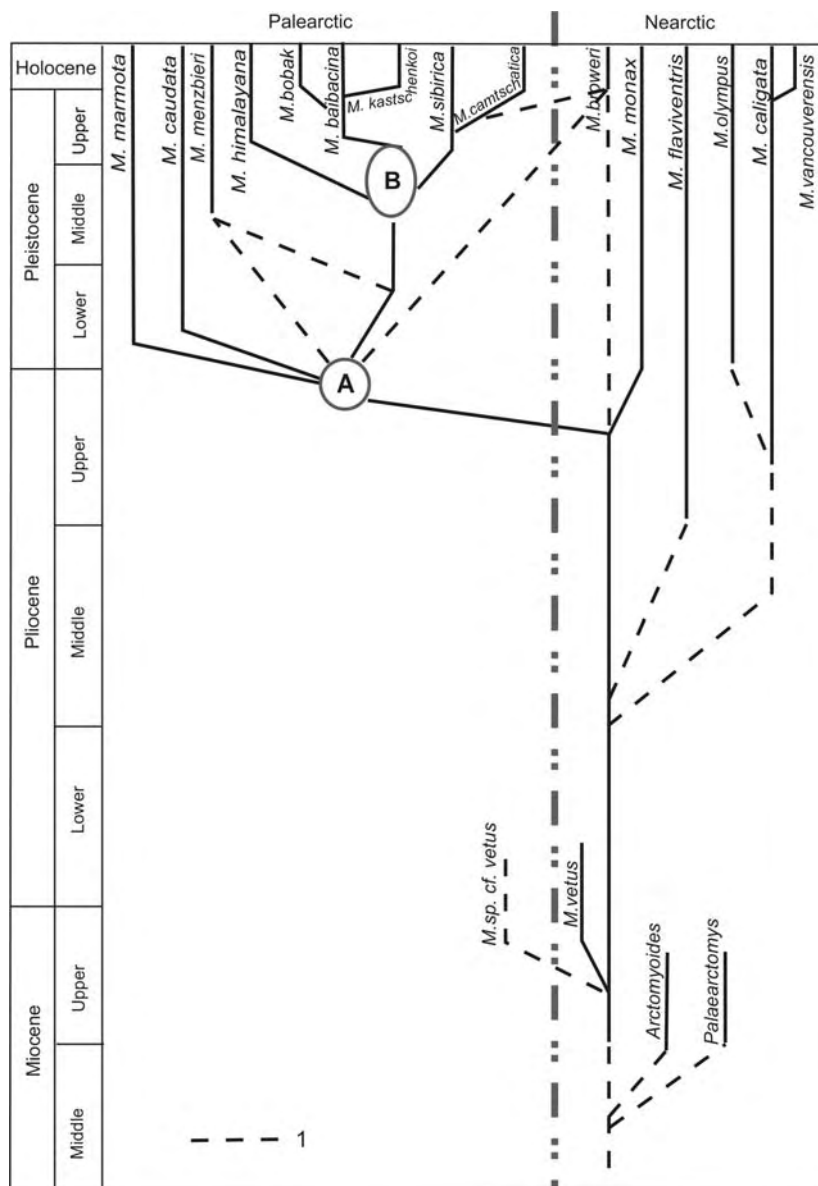


Figure 1. A scheme of phylogeny of *Marmota*: A – the first peak of speciation in Palearctic marmots (the late Pliocene – early Pleistocene); B – the second peak of speciation (the mid- and late Pleistocene); 1 – possible phylogenetic links, the justification of which requires additional proof.

Рисунок 1. Схема филогенеза сурков рода *Marmota*: А - первый пик видообразования палеарктических сурков (конец плиоцена - начало плейстоцена); В - второй пик видообразования (середина - конец плейстоцена); 1 - возможные филогенетические связи, обоснование которых требует дополнительных доказательств.

The findings of Miocene marmots are reported from North America (Black, 1963) and Eurasia (Shevyriova, 1968). The North American findings are more numerous and include these marmot genera *Palaeoarctomys* and *Arctomyoides*, which may be the extinct side branches, and *Marmota* represented by a small marmot, *vetus* (Black, 1963). The finding of an Asian Miocene marmot in the vicinity of Lake Zaisan (Shevyriova, 1968), changes the established concept about the Palearctic marmots as more recent species compared to the Nearctic marmots, significantly

increasing their age. There no detailed description of this finding, but it is believed that the found jaw of an ancient rodent belongs to a marmot close to *M. vetus*.

We assume that the divergence of the *Marmota* branch from the general stem of terrestrial squirrels took place in the mid-Miocene North America. At that period, Asian and American main lands did not separate from each completely and the land connecting them was rather vast (Petrov, 1976). This can serve as the basis for recognition of a large-scale distribution of the ancestor forms of marmots similar to *M. vetus* both in North America and in Asia, where they could have penetrated from the East before the continents became separated, which took place in the late Miocene and the early Pliocene. However, paleogeographic and paleobotanic data witness the prevalence of various forest biocenoses in the territory of the Beringia land in the mid-Miocene (Biske, Baranova, 1976). Besides, comparative-morphological (Gromov *et al.*, 1965; Galkina, 1962; Potapova, Puzachenko, 1998), immune-genetic (Zholnerovskaya *et al.*, 1990), karyological (Vorontsov *et al.*, 1969; Vorontsov, Lyapunova, 1970) and molecular-genetic (Steppan *et al.*, 1999; Kruckenhauser *et al.*, 1999; Brandler, 2003b) findings indicate a more recent age of the Palaearctic species, which excludes the opportunity of drawing a phyletic line from the Asiatic Miocene marmots. If the Miocene finding of marmots in Asia is accepted as true, it will be possible to suggest that in that period the marmots did not inhabit vast areas and had disappeared by the late Miocene, when as a result of the climate warming forest biocenoses expanded and open areas suitable for their habitation had dwindled. (fig. 2).

It is most likely that the initial Pliocene differentiation of marmots took place in America, while in Asia the marmots emerged only in the beginning of the late Pliocene, when a significant fall of temperature resulted in the loss of forests in northern margins of north-eastern Asia and Alaska, which had been connected by a land bridge (Petrov, 1976; Biske, Baranova, 1976; Yurtsev, 1976).

It is possible to assume that a 38-chromosome Caudata-like marmot penetrated Asia in that period. Its relation to the American *M. monax*, which also has $2n=38$, is quite possible. Our analysis of polymorphism of nuclear DNA (IS-PCR) (Brandler, 2003b), the sequencing of the cytochrome b gene (Steppan *et al.*, 1999; Kruckenhauser *et al.*, 1999), immune-genetic (Zholnerovskaya, 2002), comparative-morphological (Gromov *et al.*, 1965) and bio-acoustic (Nikol'skii, 1976) data, as well as the analysis of the adaptive evolution of marmot coloration (Kapitonov, 1991) indicate the older age of the form Caudata among the Eurasian marmots. As noted earlier, marmots, probably, were not numerous in that period (Gromov *et al.*, 1965; Zimina, Gerasimov, 1980; Erbaeva, 2003). The expansion of marmots radiated from north and east to south and west simultaneously with the expansion of forest-free zones from north southwards as a result of the total fall in the climate temperature (Yurtsev, 1976; Biske, Baranova, 1976).

The most probable scenario is the formation of 3 to 4 forms of marmots in Eurasia in the late Pliocene resulting from the rapid colonization of open steppe or savanna areas, as well as the montane steppes. As a result, the ancestor of *M. caudata* colonized the mountain systems of Central Asia. At the same time or a little later, in the early Pleistocene, the isolation of marmots in the far western part of the range caused the formation of *M. marmota* in Europe in the second half of the Pleistocene. Other marmots in the early Pleistocene represented slightly differentiated sibirica- and himalayana-like forms. This is confirmed by a significantly larger divergence of *caudata* and *marmota* from each other and from other Palaearctic forms by the morphological traits (Gromov *et al.*, 1965), data of the analysis of nucleotide sequences of cytochrome b (Steppan *et al.*, 1999; Kruckenhauser *et al.*, 1999) and IS-PCR (Lyapunova *et al.*, 2003; Brandler, 2003b).

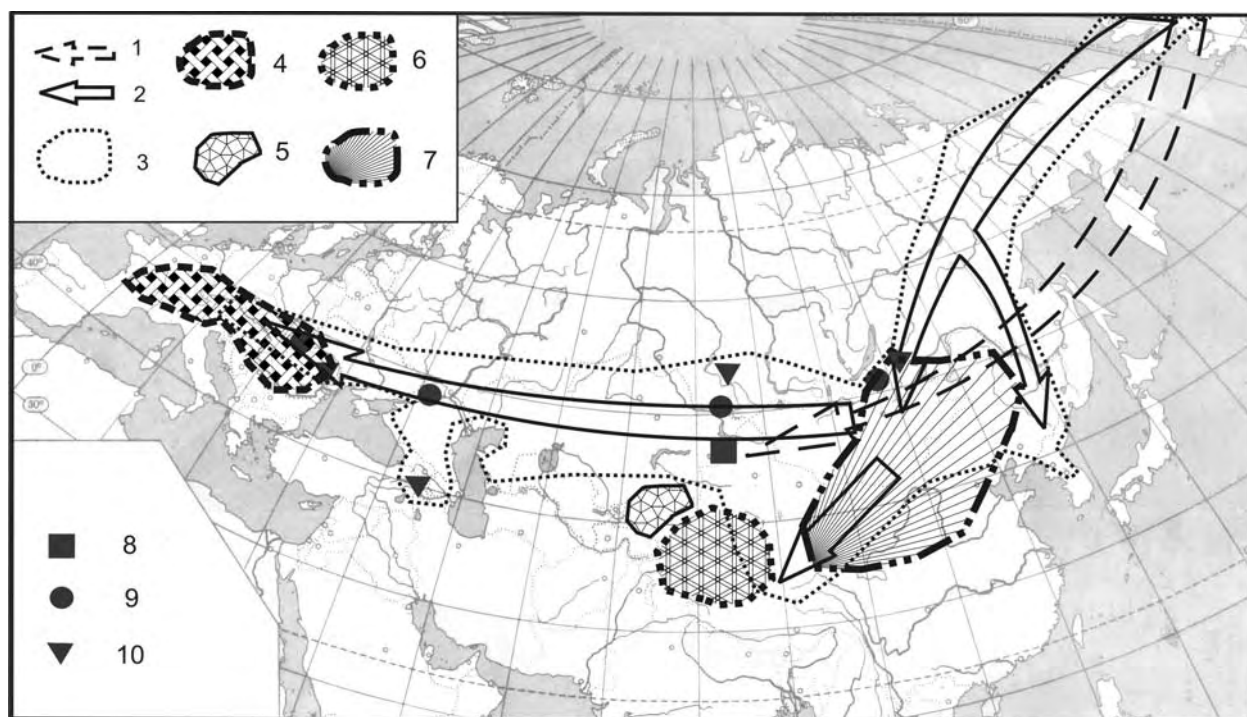


Figure 2. A scheme of migrations and distributions of the ancestors of *Marmota* in the Miocene-Pleistocene: 1 – possible penetration of marmots to Asia in the Miocene (*M. sp. cf. vetus*); 2 – the colonization of marmots in Eurasia in the late Pliocene-early Pleistocene; 3 – a supposed range of marmots in the early Pleistocene; 4-7 – mid-Pleistocene refuges (4, *M. marmota*; 5, *M. menzbieri*; 6, *M. caudata*; 7, Mongolian-Himalayan range of ancestor of *sibirica-himalayana*). Findings of fossil marmots (by Rummyantsev & Markova, 2000): 8, the Miocene; 9, the Pliocene; 10, mid- and early Pleistocene.

Рисунок 2. Схема миграций и распространения предков сурков рода *Marmota* в миоцене - плейстоцене: 1 - возможное проникновение на территорию Азии сурков в миоцене (*M. sp. cf. vetus*); 2 - заселение сурками Евразии в конце плиоцена - начале плейстоцена; 3 - предполагаемый ареал сурков в начале плейстоцена; 4-7 – среднеплейстоценовые рефугиумы (4 - *M. marmota*, 5 - *M. menzbieri*, 6 - *M. caudata*, 7 - монгольско-гималайский ареал предка *sibirica-himalayana*). Находки ископаемых сурков (по Rummyantsev & Markova, 2000): 8 – миоцен; 9 – плиоцен; 10 – средний и ранний плейстоцен.

The ensuing first rise in temperature in the Pleistocene led to the overall expanse of the forest range (Giterman, Golubeva, 1965), which caused marmots to disappear from south-eastern areas of Europe and a significant reduction and fragmentation of the marmot range in Asia. In particular, the marmot had to move from north-eastern areas to central areas of the main land, which preserved vast areas of steppe biocenoses during the entire Tertiary owing to an increased continental climate (Bannikov, 1954) (Fig. 2). It is quite possible that the beginning of differentiation between the forms *himalayana* and *sibirica*, which had had a common habitat for a long time, took place at this period (probably, until mid-Pleistocene).

M. menzbieri can be an early Pleistocene derivative, which differentiated in one of the montane refuges of Central Asia. However, the contradiction of the data obtained as a result of the analysis of morphological and bioacoustic traits, and the polymorphism of mitochondrial and nuclear DNA of marmots prevents from drawing certain conclusions about the timing of the divergence of *M. menzbieri* and its position in the phylogenetic tree. The same is applied to *M. broweri*. On the basis of the sequencing of *b* cytochrome (Steppan *et al.*, 1999), it is possible

to accept the differentiation of *M. broweri* from the general stem of *caudata*-like marmot as a result of its isolation in the Alaska refuge. However, our unpublished data on IS PCR, according to which *M. broweri* is a well differentiated North American species, are in conflict to this.

Another outbreak of species forming activity is connected to the late Pleistocene expanse of marmots, to which a large-scale development of periglacial landscapes during the mid- and late Pleistocene glaciations contributed. This is confirmed by a number of findings of fossil marmots of that period (Zimina, Gerasimov, 1980). Under favorable paleogeographic circumstances, the marmots occupied vast areas of periglacial steppes of Europe in the west to Kamchatka in the East (Zimina, Gerasimov, 1980; Rumyantsev *et al.*, 1996). The advancement of marmots at this stage was most likely to take place from the south and east north- and westwards from the mid-Pleistocene refuge, in the area of which the forms *himalayana* and *sibirica* became differentiated.

The *sibirica*-like form was most likely to be an ancestor of the forms *sibirica* and *camtschatica*, as well as that of the progenitor of *baibacina* and *bobak* (*pro-bobak*). M.A. Erbaeva (2003) suggests that the differentiation of *M. sibirica* and *M. camtschatica* started in the early Pleistocene and originally the form *camtschatica* was confined to plain lands. It was later that due to a gradual rise of the Baikal ridges in the Pleistocene this form acquired the traits of montane inhabitants, which enabled this form to expand over the montane systems of Yakutia and Kamchatka. Data on a larger degree of the differentiation of *M. c. doppelmayeri* from two other subspecies of *M. camtschatica* (Boeskorov *et al.*, 1999) are consistent with this concept.

Another – the western – branch of the *sibirica*-like marmot was *pro-bobak*. A significant closeness of *bobak* and *M. baibacina* in comparison with other marmots is consistent with molecular-genetic findings (Steppan *et al.*, 1999; Brandler, 2003b). We relate the rapid expanse to the second Pleistocene glaciation – the Illinoian (riss) that took place about 100.000-600.000 years ago. In that period, the marmots intensively colonized new territories of periglacial steppes of West Asia and Europe, forming geographic races and showing the traits of general forms (Gromov *et al.*, 1965; Zimina, Gerasimov, 1980).

The Mikulin interglacial period (75.000-130.000 years ago) accompanied with a decreasing continental climate and growing climatic humidity, as well as developing forest biocenoses (Voropai L.I., Kunitsa, 1989) resulted in the dwindling and fragmentation of range of marmots of this group. The beginning of the differentiation of forms *bobak* (in steppes) and *baibacina* (in the mountains of Altai and Tarbagatai) of both the plain land and mountain marmots might have taken place in that time.

The following cyclic changes of the paleogeographic circumstances predetermined by three successive glaciations alternating with interglacial rises in temperatures were most likely to have caused the fluctuations in the ranges of marmots with their temporary fragmentation. The formation of the Great periglacial system of the flow of North Eurasia to the maximum of the last global fall of temperatures, which took place 17.000-21.000 years ago, could have caused a significant fragmentation of the northern part of the marmot ranges to the east of the Volga (Grosval'd, Kotlyakov, 1989). The result was the formation of vast inland water basins in eastern and western Siberia, Turgai spillway and a significant expansion and flooding of the flood-lands of Siberian rivers. The isolation of 36-chromosome form of *kastschenkoi* in western Siberia and the emergence of intraspecific forms *M. bobak* (Brandler, 2003a, b) can be dated back to that period.

Based on the above-mentioned materials, we can provide answers to the questions:

- the primary divergence of speciation of marmots took place in North America;
- there were two centers of marmot speciation – the primary in North America and secondary in Central Asia;
- two peaks of speciation activity are noted in the history of the Palaearctic marmots. The first took place in the late Pliocene-early Pleistocene to result in the differentiation of

M. caudata and *M. marmota*; the second peak resulted in the differentiation of other species (Fig. 1);

- *M. camtschatica* has an Asiatic origin; the supposed descent of *M. broweri* (Vorontsov, Lyapunova, 1976; Hoffmann *et al.*, 1979) from it as a result of the reinvasion is not supported by the analysis of the cytochrome *b* sequencing (Steppan *et al.*, 1999) and IS-PCR (Brandler, 2003b). However, this question requires a further study. The presence of only one episode of the American-Asiatic migration of the ancestor marmot, which took place in the late Pliocene, is suggested. If the finding of the Miocene marmot near Lake Zaisan is recognized as true, it will be possible to suggest the late-Miocene penetration of the primitive marmots to Asia with their subsequent extinction. Similarly to I.M. Gromov (Gromov *et al.*, 1965) we believe repeated migrations of marmots through the Beringia bridge in the late Pleistocene, at least in the American-Asiatic direction, as unlikely.

Acknowledgements

The work was supported by grants RFFI 05-04-49118 and the Program of Fundamental Studies of Russian Academy of Sciences "The dynamics of gene pools of plants, animals and humans."

Трудности в реконструкции эволюции и филогенетических отношений в роде *Marmota* связаны с неполнотой геологической летописи, наличием черт обобщенных форм у ископаемых сурков и различиями в скорости эволюции разных признаков (морфологических, этологических, цитологических и молекулярно-генетических) в разных ветвях филогенетического древа. Кроме того, история сурков, как представителей голарктической фауны, тесно связана с эволюцией Берингийского моста, непосредственно влияющей на трансконтинентальные миграции животных. Одним из основных при реконструкции истории становления ареала рода *Marmota* является вопрос о центре его происхождения и формирования. Многие исследователи неоднократно обращались к этой теме, но существующие точки зрения часто диаметрально противоположны и противоречивы.

Время дивергенции филума сурков от общего ствола наземных беличьих датируется миоценом как по палеонтологическим (Black, 1963; Gromov *et al.*, 1965), так и по молекулярно-генетическим (Thomas, Martin, 1993) данным.

В.С. Бажанов (Bazhanov, 1947) и В.Н. Скалон (Skalon, 1950) считали, что род сурков возник в миоцене в Центральной Азии. Точку зрения на центральную Азию как центр происхождения *Marmota* поддерживает и М.А. Ербаева (Erbaeva, 2003), подтверждая ее миоценовыми находками Н.С. Шевыревой (Shevyriova, 1968) и данными Е.В. Девяткина (Devjatkin, 1981), который указал на обнаружение в миоцене местонахождения Улан-Тологой в Монголии остатков Marmotinae с неопределенной родовой принадлежностью, относящегося, по устному сообщению М.А. Ербаевой, к суркам.

Д.И. Бибилов (Bibikov, 1967, 1989), подробно обсуждая историю формирования сурков, отмечает большую вероятность существования двух центров формообразования рода – в Неарктике и в Палеарктике. При этом он предполагает, что горноазиатский центр имел вторичный характер.

Большинство исследователей поддерживает мнение о том, что филум сурков первоначально дивергировал от ствола Marmotinae на территории Северной Америки (Hoffmann, Nadler, 1968; Hoffmann *et al.*, 1979; Black, 1972; Koenigswald von, 1990; Rumyantsev *et al.*, 1996; Mein, 1992; Vorontsov, Lyapunova, 1970). В качестве аргументов в пользу североамериканского происхождения сурков принимается большее

таксономическое разнообразие и число миоценовых и плиоценовых находок сурков на территории Северной Америки, более значительная морфологическая и кариологическая дифференциация неарктических видов по сравнению с палеарктическими, особенности распространения.

Многие исследователи отмечали слабую дифференциацию палеарктических форм по сравнению с неарктическими. И.М. Громов, используя в основном признаки краниального и частично посткраниального скелета, отмечает: "Степень как видового, так и внутривидового обособления у большинства современных палеарктических видов выражена слабее, чем у неарктических..."; "...плейстоценовые формы обнаруживают черты так называемых обобщенных форм, свидетельствуя о недавнем расхождении современных видов, не закончившемся еще и сейчас" (Gromov *et al.*, 1965). Примерно той же точки зрения придерживается Д.И. Бибиков (Bibikov, 1967, 1989), основывая свои суждения о степени близости современных форм на других морфологических признаках (структуре меха, его окраске, длине хвоста), специфических криках, паразитологических данных, а также экологических особенностях обитания.

В дальнейшем большинство авторов, говоря о большей молодости палеарктических сурков по сравнению с неарктическими, чаще всего обращаются к аргументации вышеназванных авторов (Hoffmann, Nadler, 1968; Vorontsov, Lyapunova, 1970; Zimina, Gerasimov, 1980 *et al.*). Кроме того, как признак большей дифференциации американских видов приводится симпатрический и семисимпатрический характер распространения трех из шести американских видов (*M. monax*, *M. flaviventris*, *M. caligata*), в отличие от палеарктических видов, все ареалы которых аллопатричны (Vorontsov, Lyapunova, 1970).

Рассматривая историю формирования современных видов сурков Д.И. Бибиков (Bibikov, 1967), предполагает миграцию предка *M. marmota* через Берингию и Центральную Азию по древним раннетретичным поднятиям в Европу. Одновременно с продвижением *M. marmota* на запад занимают горные поднятия Центральной и Средней Азии сурок Мензбира, красный и гималайский сурки, которые рассматриваются Д.И. Бибиковым как более древние и более примитивные формы среди остальных евразийских сурков. Гималайский сурок признается родоначальником сурков группы bobak.

Более определенно рисуют картину исторических взаимоотношений неарктических и палеарктических сурков Р. Хоффманн с соавторами (Hoffmann, Taber, 1967; Hoffmann, Nadler, 1968). Согласно представлениям этих авторов род сурков появился в раннем плиоцене в Северной Америке и в течение плиоцена сурки мигрировали в Евразию через Берингскую сушу. По их мнению, примитивный североамериканский сурок, мигрировавший в Евразию, имел морфологическое сходство с *M. monax* и *M. marmota*, и был наименее специализирован экологически. В результате плиоценовых и раннеплейстоценовых миграций сурки заняли территорию современных ареалов *M. marmota*, *M. sibirica*, *M. caudata*, *M. menzbieri* и *M. baibacina*. В позднем плейстоцене из центра распространения *baibacina* мигрировали сурки, давшие начало *M. himalayana*, *M. camtschatica*, *M. broweri*. Эта схема в общих чертах не противоречит построениям Д.И. Бибикова, показывая два пика формообразования – плиоценовый и плейстоценовый.

А.А. Никольский (Nikol'skii, 1976) на основании сравнительного анализа видоспецифических биоакустических характеристик сурков считает что, прежде всех от общего древа палеарктических сурков изолировался *M. caudata*, вслед за ним последовательно отделялись *M. menzbieri* и *M. camtschatica*, последними дифференцировались сурки группы bobak.

Наиболее разнообразны представления о той части истории сурков, которая касается палеарктических форм, составляющих группу bobak. В.С. Бажанов (Bazhanov, 1947) считал эту группу наиболее древней. В.Н. Скалон (Skalon, 1950), разделяя взгляды В.С. Бажанова, реконструировал историю этой группы, исходя из представления о

Западной Монголии как родине этих сурков. Согласно этому автору образование форм подобных суркам происходило на территории Восточных Саян в конце третичного периода. В четвертичном периоде древние сурки беспрепятственно расселялись на северо-восток через область нынешних Саян, верховья Лены и впадину Байкала. Одновременно с этим, сурки мигрировали на юг и юго-запад до Гималаев включительно, где "могли возникнуть ранее обособившиеся, ставшие резко отличными виды" (стр. 9). Дольше всего сурки Западной Монголии сохраняли общий ареал с алтайским сурком и байбаком и были разделены во время максимума оледенения.

В отличие от этих представлений большинство исследователей отмечают большую молодость той части фауны евразийских сурков, которую относят к группе *bobak*. На основании палеогеографических данных, сопоставления эколого-морфологических особенностей различных форм сурков и привлечения паразитологических материалов Д.И. Бибиков (Bibikov, 1967) предполагает становление большинства форм группы *bobak* "где-то в горах Южной Сибири и Восточного Тянь-Шаня" (стр. 53), откуда они мигрировали в северо-восточном и северо-западном направлениях. Согласно этим представлениям ранее всех обособился от гималайского сурка серый сурок в северо-западной части ареала. Черношапочный сурок, расселившийся в раннем плейстоцене, был изолирован от ареала тарбагана только в голоцене. Время дифференцировки байбака на западе ареала древних сурков принимается не ранее середины или конца плейстоцена. Д.И. Бибиков разделяет мнение В.И. Капитонова (Kapitonov, 1966) о проникновении степного сурка в Центральный Казахстан после хвалынской трансгрессии, что сопровождалось замещением им серых сурков. Лесостепные сурки Западной Сибири признаются реликтами раннего и среднего голоцена.

Таким образом, мы видим что, существующее разнообразие представлений об истории рода *Marmota* ставит ряд вопросов. Попыткам найти на них ответы посвящена данная работа. В основе настоящего сообщения лежат наши исследования кариотипов и полиморфизма белков и ядерной ДНК сурков (Brandler, 1999; Mezhhzherin *et al.*, 1999; Lyapunova *et al.*, 2003; Brandler, Boyeskorov, 2003; Brandler, 2003a,b,c; Brandler, 2005), а также анализ литературы, посвященной молекулярно-генетическим, морфологическим, экологическим и другим характеристикам сурков, палеонтологическим и филогенетическим реконструкциям. Были поставлены следующие вопросы:

- где проходила первоначальная дивергенция рода *Marmota* – на территории Северной Америки или Евразии?
- сколько существовало центров видообразования сурков и где они расположены?
- имеют ли палеарктические виды одинаковый возраст или одни старше других?
- каково происхождение трансберингийских видов *M.camtschatica* и *M.broweri*, а также количество и направленность трансберингийских миграций сурков?

В основе настоящего сообщения лежит разработанная нами схема филогенеза палеарктических сурков (рис.1) и реконструкция становления их ареала.

Находки миоценовых сурков известны как из Северной Америки (Black, 1963), так и из Евразии (Shevyriova, 1968). При этом американские находки более многочисленны и включают три рода сурков *Palaearctomys* и *Arctomyoides*, являющихся, по-видимому, боковыми вымершими ветвями и *Marmota*, представленного мелким сурком *M. vetus* (Black, 1963). Находка остатков азиатского миоценового сурка в окрестностях оз. Зайсан (Shevyriova, 1968), меняет сложившееся представление о палеарктических сурках как более молодых видах по сравнению с неарктическими, значительно увеличивая их возраст. Детальное описание этой находки не приводится, но полагается, что найденная челюсть древнего грызуна принадлежит сурку, близкому к *M. vetus*. Мы предполагаем, что отделение ветви *Marmota* от общего ствола наземных беличьих произошло на территории Северной Америки в середине миоцена. В то время Азиатский и Американский материки еще не окончательно разделились и суша, соединяющая их, была довольно обширной

(Petrov, 1976). Это может служить основанием признания широкого распространения предковых форм сурков сходных с *M. vetus* как в Северной Америке, так и в Азии, куда они могли проникнуть с востока перед разделением материков, которое произошло в конце миоцена – начале плиоцена. Однако палеогеографические и палеоботанические данные свидетельствуют о преобладании в середине миоцена на территории Берингийской суши различных лесных биоценозов (Biske, Baranova, 1976). Кроме того, сравнительно-морфологические (Gromov *et al.*, 1965; Galkina, 1962; Potapova, Puzachenko, 1998), иммуногенетические (Zholnerovskaya *et al.*, 1990), кариологические (Vorontsov *et al.*, 1969; Vorontsov, Lyapunova, 1970) и молекулярно-генетические (Steppan *et al.*, 1999; Kruckenhauser *et al.*, 1999; Brandler, 2003b) данные свидетельствуют о большей молодости палеарктических видов, что исключает возможность проведения их филетической линии от азиатских миоценовых сурков. Если признать достоверным миоценовую находку сурков в Азии, то можно предположить, что в то время сурки здесь не имели обширных ареалов и исчезли к концу миоцена, когда вследствие потепления климата широко распространились лесные биоценозы и сократились пригодные для их обитания открытые пространства (рис. 2).

Вероятнее всего первоначальная плиоценовая дифференциация сурков проходила на территории Америки, и в Азии сурки появились только в начале позднего плиоцена, когда в результате существенного похолодания происходило обезлесение северных окраин Северо-Востока Азии и Аляски, соединенных до этого сухопутной связью (Petrov, 1976; Biske, Baranova, 1976; Yurtsev, 1976). Можно предположить, что в то время в Азию проник 38-хромосомный *caudata*-подобный сурок. Весьма вероятна его близость к американскому *M. monax*, также имеющему $2n=38$. На бóльшую древность формы *caudata* среди евразийских сурков указывают наши данные анализа полиморфизма яДНК (IS-PCR) (Brandler, 2003b) и секвенирования гена цитохрома *b* (Steppan *et al.*, 1999; Kruckenhauser *et al.*, 1999), иммуногенетические (Zholnerovskaya, 2002), сравнительно-морфологические (Gromov *et al.*, 1965) и биоакустические (Nicol'skii, 1976) данные, а также анализ адаптивной эволюции окраски сурков (Kapitonov, 1991). Как неоднократно отмечалось ранее, в это время сурки, по-видимому, не были многочисленны (Gromov *et al.*, 1965; Zimina, Gerasimov, 1980; Erbaeva, 2003). Экспансия сурков в тот период шла с севера и востока на юг и запад, одновременно со сдвигом безлесных зон с севера на юг в результате общего похолодания климата (Yurtsev, 1976; Biske, Baranova, 1976).

Наиболее вероятным представляется формирование в Евразии в конце плиоцена трех-четырёх форм сурков в результате быстрого освоения открытых степных или саванных пространств, а также горных степей. В результате этого предок *M. caudata* заселил горные системы Центральной Азии. В это же время или несколько позднее, в начале плейстоцена, изоляция сурков крайней западной части ареала привела к формированию в Европе ко второй половине плейстоцена *M. marmota*. Остальные сурки начала плейстоцена представляли собой слабо дифференцированные *sibirica*- или *himalayana*-подобные формы. Это подтверждается значительно бóльшей дивергенцией *caudata* и *marmota* друг от друга и от всех остальных палеарктических форм по морфологическим признакам (Gromov *et al.*, 1965), данным анализа нуклеотидных последовательностей цитохрома *b* (Steppan *et al.*, 1999; Kruckenhauser *et al.*, 1999) и IS-PCR (Lyapunova *et al.*, 2003; Brandler, 2003b).

Последовавшее за этим первое плейстоценовое потепление привело к повсеместному расширению лесной зоны (Giterman, Golubeva, 1965), что вызвало исчезновение сурков из юго-восточных областей Европы и значительное сокращение и дробление ареала сурков в Азии. В частности сурки были оттеснены с северо-восточных территорий в центральные части материка, которые, благодаря повышенной континентальности климата, сохраняли обширные участки степных биоценозов на протяжении всего третичного периода (Bannikov, 1954) (рис. 2). Вполне вероятно, что к этому периоду относится начало

дифференциации форм *himalayana* и *sibirica*, которые, по-видимому, долгое время имели большой общий ареал (возможно до середины плейстоцена).

Сурок Мензбира может представлять собой раннеплейстоценовый дериват, дифференцировавшийся в одном из горных рефугиумов Средней Азии. Однако противоречие данных анализа морфологических, биоакустических признаков и полиморфизма митохондриальной и ядерной ДНК сурков не позволяет делать определенные выводы о времени дивергенции *M. menzbieri* и положения его на филогенетическом древе. То же самое можно сказать и в отношении *M. broweri*. На основании данных секвенирования цитохрома *b* (Steppan *et al.*, 1999), можно признать дифференциацию *M. broweri* от общего ствола *caudata*-подобного сурка в результате его изоляции в алясканском рефугиуме. Этому противоречат наши неопубликованные данные по IS PCR, согласно которым *M. broweri* является хорошо дифференцированным североамериканским видом.

Следующая вспышка видообразовательной активности связана с позднеплейстоценовой экспансией сурков, которому способствовало широкое развитие перигляциальных ландшафтов во время средне- и позднеплейстоценовых оледенений. Об этом свидетельствуют многочисленные находки ископаемых сурков этого периода (Zimina, Gerasimov, 1980). Воспользовавшись благоприятной палеогеографической ситуацией, сурки оккупировали обширные территории перигляциальных степей от Европы на западе до Камчатки на востоке (Zimina, Gerasimov, 1980; Rumyantsev *et al.*, 1996). Продвижение сурков на этом этапе, вероятнее всего, происходило с юга и востока на север и запад из среднеплейстоценового рефугиума, на территории которого дифференцировались формы *himalayana* и *sibirica*.

Вероятнее всего *sibirica*-подобная форма стала предком для форм *sibirica* и *camtschatica* и предка *baibacina* и *bobak* (пробайбак). Возможно, как это предполагает М.А. Ербаева (Erbaeva, 2003), дифференциация *M. sibirica* и *M. camtschatica* началась в начале плейстоцена и первоначально форма *camtschatica* была равнинной и только позднее в связи с постепенным поднятием прибайкальских хребтов в плейстоцене приобрела черты горных обитателей, что дало ей возможность распространиться по горным системам Якутии и Камчатки. Этому соответствуют данные о большей степени дифференциации *M. c. doppelmayeri* от двух других подвидов черношапочного сурка (Boeskorov *et al.*, 1999).

Другой, западной, ветвью *sibirica*-подобного сурка стал пробайбак. Большая близость байбака и серых сурков по сравнению с остальными поддерживается молекулярно-генетическими данными (Steppan *et al.*, 1999; Brandler, 2003b). Его быстрая экспансия связывается нами со вторым плейстоценовым оледенением – иллинойским (рисс) – около 100–600 тыс. лет назад. В это время сурки интенсивно осваивали новые территории перигляциальных степей Западной Азии и Европы, формируя географические расы, обладающие чертами обобщенных форм (Gromov *et al.*, 1965; Zimina, Gerasimov, 1980).

Микулинское межледниковье (75–130 тыс. л. н.), сопровождавшееся снижением континентальности и увеличением влажности климата, развитием лесных биоценозов (Voropaï, Kunitsa, 1989), привело к сокращению и фрагментации ареала сурков этой группы. К этому времени, вероятно, относится начало дифференциации форм *bobak* (в степях) и *baibacina* (в горах Алтая и Тарбагатай) как равнинных и горных сурков.

Последовавшие вслед за этим циклические изменения палеогеографической обстановки, обусловленные тремя, следующими друг за другом оледенениями, чередующимися межледниковыми потеплениями, вероятнее всего, вызывали пульсации ареалов сурков с их временной фрагментацией. К значительной фрагментации северной части ареалов сурков на восток от Волги могло привести образование Великой приледниковой системы стока Северной Евразии в максимум последнего глобального похолодания 17–21 тыс. лет назад (Grosval'd, Kotlyakov, 1989). Результатом этого процесса

было образование обширных внутренних водных бассейнов на территории Восточной и Западной Сибири, Тургайского спилвея и значительное расширение и обводнение пойм сибирских рек. Этим временем можно датировать изоляцию 36-хромосомной формы *kastschenkoi* в Западной Сибири и возникновение внутривидовых форм *M. bobak* (Brandler, 2003a,b).

На основании вышеизложенного мы даем следующие ответы на поставленные вопросы:

- первоначальная дивергенция рода *Marmota* проходила на территории Северной Америки;

- существовало 2 центра видообразования сурков – первичный в Северной Америке и вторичный в Центральной Азии;

- в истории палеарктических сурков можно выделить два пика видообразовательной активности. Первый имел место в конце плиоцена – начале плейстоцена и привел к обособлению *M. caudata* и *M. marmota*, в результате второго во второй половине плейстоцена произошла дифференциация остальных видов (рис. 1);

- *M. camtschatica* имеет азиатское происхождение, предполагаемое происхождение от него *M. broweri* в результате реэмиграции (Воронцов, Ляпунова, 1976; Hoffmann *et al.*, 1979) не поддерживается данными анализа секвенирования цитохрома b (Steppan *et al.*, 1999) и IS-PCR (Brandler, 2003b). Однако этот вопрос требует дальнейшего исследования. Предполагается наличие только одного эпизода американо-азиатской миграции предкового сурка, имевшего место в конце плиоцена. В случае признания достоверной находки миоценового сурка у оз. Зайсан, возможно предположение о позднемиоценовом проникновении примитивных сурков в Азию с последующим их вымиранием. Вслед за И.М. Громовым (Gromov *et al.*, 1965) мы считаем маловероятным повторные миграции сурков через Берингийский мост в позднем плейстоцене, по крайней мере, в Американо-Азиатском направлении.

Благодарности

Работа поддержана грантами РФФИ 05-04-49118 и Программы фундаментальных исследований РАН "Динамика генофондов растений, животных и человека".

References / Список литературы

Bannikov A.G. 1954. Mammals of the Mongolian National Republic. Moscow, Publishing house of AS USSR, 669 pp. (in Russian).

Bazhanov V.S. 1947. Some questions of a history of Mountainous Asia marmots dispersion. In Proc. of Acad. of Sci. of Kazakh SSR, 36. Series of Zool. Iss. 6.: 65-68. (in Russian).

Bibikov D.I. 1967. Mountain marmots of Central Asia and Kazakhstan. Moscow, Nauka, 198 pp. (in Russian).

Bibikov D.I. 1989. Marmots. Moscow, Agropromizdat, 253 pp. (in Russian).

Biske S.F., Baranova Yu.P. 1976. The basic features of paleogeography of Beringia in Before-Quaternary Cainozoe. In Beringia in Cainozoe. Vladivostok, 121-128. (in Russian).

Black C.C. 1963. A review of the North American Tertiary Sciuridae. In Bulletin Museum Comparative Zoology Harvard Univ. 130(3), 247 pp.

Black C.C. 1972. Holarctic evolution and dispersal for squirrels (Rodentia: Sciuridae). Evolutionary biology, 6: 305–322.

Boeskorov G.G., Zholnerovskaya E.I., Vorontsov N.N. et al. 1999. Intraspecific divergence of black-capped marmot *Marmota camtschatica* (Sciuridae, Marmotinae). Zoologicheskii zhurnal, 78(7): 866-877. (in Russian).

Brandler O. 2005. Chromosomal evolution of Palearctic marmots (*Marmota*, Sciuridae, Rodentia). In "Abstracts of Plenary, Symposium, Poster and Oral Papers presented at Ninth International Mammalogical Congress (IMC 9) Roles of Mammalogy on Coexistence of Wild Mammals and Human. July 31 - August 5, 2005 Sapporo, Hokkaido, Japan". 364-365.

Brandler O.V. 1999. A finding of 36-chromosomal gray marmot *Marmota baibacina* (Rodentia, Sciuridae). Zoologicheskii zhurnal, 78(7): 891-894. (in Russian).

Brandler O.V. 2003a. On species status of the forest-steppe marmot *Marmota kastschenkoi* (Rodentia, Marmotinae). Zoologicheskii Zhurnal, 82, 12: 1498-1506. (in Russian).

Brandler O.V. 2003b. Phylogenetic relationships and systematic of Eurasian marmots (*Marmota*, Rodentia, Sciuridae): cytogenetic and molecular-genetic analysis. Abstract of PhD thesis. Moscow, 25 pp.

Brandler O.V., 2003c. Chromosomal speciation and polymorphism in gray marmots (*Marmota*, Sciuridae, Rodentia). In Adaptive strategies and diversity in marmots. Lyon: IMN. 57-62.

Brandler O.V., Boyeskorov G.G., 2003. Karyotype evolution of some Palearctic species of *Marmota* (Sciuridae, Rodentia). In European Mammalogy 2003. European Congress of Mammalogy, Brno, Czech Republic, July 27 - August 1, 2003. Abstracts. Brno. 72.

Devjatkin E.V. 1981. Cainozoe of Inland Asia. Moscow, Nauka, 192 pp. (in Russian).

Erbaeva M.A. 2003. History, evolutionary development and systematics of marmots (Rodentia, Sciuridae) in Transbaikalia. Russian J. Theriol., 2(1): 33-42.

Galkina L.I. 1962. To taxonomy of South Siberian marmots (genus *Marmota*). Acta of Inst. of Biol., SB AS USSR, 8: 135-155. (in Russian).

Gitterman R.E., Golubeva L.V. 1965. A history of development of green of Eastern Siberia in antropogen. In The basic problems of studying the Quaternary. Moscow, Nauka, 365-375. (in Russian).

Gromov I.M., Bibikov D.I., Kalabukhov N.I. et al. 1965. Fauina of the USSR. Mammals. 3(2). Moscow – Leningrad, Nauka, 453 pp. (in Russian).

Grosval'd M.G., Kotlyakov V.M. 1989. Great near-glacial system of outlet in North Eurasia and its significance for interregional correlations. In Quaternary period. Palaeogeography and lithology. Kishineu, Shtiintsa, 5-13. (in Russian).

Hoffmann R. S., Koeppel J.W., Nadler C. F. 1979. The relationships of the amphiberian marmots (Mammalia: Sciuridae). Oecologia. Pap. Mus. Natur. Hist. Univ. Kans. 83: 1-56.

Hoffmann R. S., Nadler C. F. 1968. Chromosomes and systematics of some North American species of the genus *Marmota* (Rodentia: Sciuridae). Experientia, 24: 740-42.

Hoffmann R.S., Taber R. 1967. Origin and history of Holarctic tundra ecosystems with special reference to their vertebrate faunas. In Arctic and Alpine Environments. Indiana Univer. Press, 143-170.

Kapitonov V.I. 1966. A distribution of marmots in Central Kazakhstan and an outlook for hunting. Acta of Inst. of Zool. of Acad. of Sciences of Kazakh SSR, 26: 94-134. (in Russian).

Kapitonov V.I. 1991. Evolution and adaptive features of a coloration of marmots. In Biology, ecology, conservation and rational use of marmots. Moscow. 45-47. (in Russian).

Koenigswald W. von. 1990. Ein ungewoentliches Schmelzmuster in den Schneidezahnen von *Marmota* (Rodentia, Mammalia). N. Jb. Geol. Palaeont. Abh., 180(1): 53-73. (in German).

Kruckenhauser L., Pinsker W., Haring E. et al. 1999. Marmot phylogeny revisited: molecular evidence for a diphyletic origin of sociality. J. Zool. Syst. Evol. Research, 37: 49-56.

Lyapunova E.A., Brandler O.V., Kramerov D.A., Bannikova A.A., 2003. Remote hybridization and phylogeny of marmots (*Marmota*, Sciuridae, Rodentia) based on IS-PCR data. In European Mammalogy 2003. European Congress of Mammalogy, Brno, Czech Republic, July 27 - August 1, 2003. Abstracts. Brno, 159.

Mein P. 1992. Taxonomy. In 1st Int. Symp. on Alpine Marmot (*Marmota marmota*) and on genus *Marmota*. Aosta, Italy, 6-12.

- Mezhzherin S.V., Brandler O.V., Lyapunova E.A., Morozov-Leonov S.Yu, Vorontsov N.N. 1999. Genetic relationships and differentiation in ground squirrels Marmotinae Pocock, 1923 (Rodentia, Sciuridae) from Palearctics. In: Russian Journal of Genetics, 35(6): 639-646. (in Russian).
- Nikol'skii A.A. 1976. Alarm call of marmots (*Marmota*) as a species specific character. Zoologicheskii zhurnal, 55(8): 1214-1224. (in Russian).
- Petrov O.M. 1976. The geological history of Bering Strait in late Cainozoe. In Beringia in Cainozoe. Vladivostok, 28-30. (in Russian).
- Potapova E.G., Puzachenko A.Yu. 1998. Morphological differentiation of a grey marmot (*Marmota baibacina*) and Siberian marmot (*M. sibirica*) in South Mongolia. Zoologicheskii zhurnal, 77(10): 1177-1190. (in Russian).
- Rumyantsev V.Yu., Bibikov D.I., Dezhkin A.V. et al. 1996. Marmots of Europe: history and recent state. Bulletin Moscow Soc. Nat., s. biol., 101(1): 3-18. (in Russian).
- Rumyantsev V.Yu., Markova A.K. 2000. Geoinformation mapping of prehistoric diffusion of marmots in terrain of the former USSR. In Biology of Palearctic marmots. Moscow, MAKSPress, 117-133. (in Russian).
- Shevyriova N.S. 1968. Rodents and lagomorphs from Neogen of South part of Zajsan depression. Bulletin Moscow Soc. Nat., s. geol., 43(4): 156-157 (in Russian).
- Skalon V.N. 1950. Some notes on marmots history. In Proc. of Irkutsk State Anti plague Institute of Siberia and Far East, 8: 4-13. (in Russian).
- Steppan S. J., Akhverdyan M. R., Lyapunova E. A. et al. 1999. Molecular phylogeny of the marmots (Rodentia: Sciuridae): tests of evolutionary and biogeographic hypotheses. Syst. Biol., 48(4): 715-734.
- Thomas W. K., Martin S. L. 1993. A recent origin of marmots. Molec. Phylogen. and Evol., 2(4): 330-336.
- Vorontsov N.N., E.A. Lyapunova, N.G. Zagoruiko, 1969. The comparative karyology and evolution of isolating mechanisms in the genus *Marmota* (Rodentia, Mammalia). Zoologicheskii Zhurnal, 48(3): 317-334. (in Russian).
- Vorontsov N.N., Lyapunova E.A. 1970. Chromosome numbers and speciation in the terrestrial sciurids (Sciuridae, Xerinae, Marmotinae) of Holarctica. Bulletin Moscow Soc. Nat., s. biol., 75(3): 112-126. (in Russian).
- Vorontsov N.N., Lyapunova E.A. 1976. Genetic Воронцов Н.Н., Ляпунова Е.А. Genetics and problems of trans-beringian relationships of Holarctic mammals. In Beringia in Cainozoe. Vladivostok, 337-353. (in Russian).
- Voropai L.I., Kunitsa N.A. 1989. Paleogeographical boundaries in development of the nature of a southwest of Russian plain in Pleistocene and a Holocene. In Quaternary. Paleogeography and lithology. Kishinev, Shtiinza, 143-148. (in Russian).
- Yurtsev B.A. 1976. Beringia and its biota in late Cainozoe: synthesis. In Beringia in Cainozoe. Vladivostok, 202-212. (in Russian).
- Zholnerovskaya E.I. 2002. Review of immunological study of interspecific and interpopulation differentiation of Eurasian marmots. In: IV Marmot World Conference: Montreux, Switzerland, 15-17 September 2002: Abstracts. International Marmot Network, 142-143.
- Zholnerovskaya E.I., Bibikov D.I., Ermolaev V.I. 1990. Immunogenetic analysis of systematic relations of marmots. Bulletin Moscow Soc. Nat., s. biol., 95(5) 15-24. (in Russian).
- Zimina R.P., Gerasimov I.P. 1980. A History of marmots (*Marmota*) and role of peri-glacial conditions of glacial period in its forming and dispersion. In Marmots. Biocoenotic and practical importance. Moscow, Nauka, 5-23. (in Russian).