

ФЕДЕРАЛЬНОЕ ГОСУДАРСТВЕННОЕ БЮДЖЕТНОЕ УЧРЕЖДЕНИЕ НАУКИ  
ИНСТИТУТ ПРОБЛЕМ ЭКОЛОГИИ И ЭВОЛЮЦИИ ИМ. А.Н. СЕВЕРЦОВА  
РОССИЙСКОЙ АКАДЕМИИ НАУК

*На правах рукописи*

ГУРЕЕВА АННА ВЛАДИМИРОВНА

**ФИЛОГЕОГРАФИЯ И СИСТЕМАТИКА РОДА *ALLOCRICETULUS*  
(RODENTIA, CRICETINAE)**

1.5.12 — зоология

Диссертация  
на соискание ученой степени  
кандидата биологических наук

Научный руководитель:  
д.б.н. Феоктистова Наталья Юрьевна

Москва, 2022

## ОГЛАВЛЕНИЕ

<b>ВВЕДЕНИЕ.....</b>	<b>4</b>
<b>ГЛАВА 1. ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ.....</b>	<b>12</b>
1.1. Проблема вида и подвида в биологии .....	12
1.2. Систематическое положение видов рода <i>Allocricetulus</i> в п/сем. Cricetinae (модельного объекта данного исследования).....	20
1.3. Палеонтологические находки предка рода <i>Allocricetulus</i> .....	25
1.4. История описания видов рода <i>Allocricetulus</i> .....	29
1.5. Морфологические особенности видов рода <i>Allocricetulus</i> .....	34
1.6. Географическое распространение видов рода <i>Allocricetulus</i> .....	36
1.7. Особенности размножения и поведения видов рода <i>Allocricetulus</i> .....	39
1.8. Кариологические особенности видов рода <i>Allocricetulus</i> .....	40
<b>ГЛАВА 2. МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ .....</b>	<b>44</b>
2.1. Выбор методик.....	44
2.2. Морфологический анализ .....	45
2.3. Экспериментальная гибридизация.....	54
2.3.1. <i>Цитогенетический анализ</i> .....	57
2.4. Молекулярно-генетический анализ .....	58
2.4.1. <i>Пробоподготовка и молекулярно-генетический анализ</i> .....	61
2.4.2. <i>Молекулярно-филогенетические методы</i> .....	70
<b>ГЛАВА 3. РЕЗУЛЬТАТЫ .....</b>	<b>74</b>
3.1. Результаты лабораторной гибридизации .....	74
3.1.1. <i>Анализ хромосом гибридов</i> .....	80
3.2. Морфологический анализ .....	83
3.2.1. <i>Анализ стандартных промеров тела</i> .....	83
3.2.2. <i>Краниометрический анализ</i> .....	84
3.3. Филогеографическая структура рода <i>Allocricetulus</i> .....	96
3.3.1. <i>Филогенетический анализ и время дивергенции основных линий мтДНК</i> .....	96
3.3.2. <i>Выделение групп популяций</i> .....	106
3.3.3. <i>Генетическое разнообразие географических популяций и демографический анализ</i> .....	108
3.3.4. <i>Тест Мантеля и AMOVA</i> .....	112
3.4. Изменчивость ядерных маркеров .....	114

<b>ГЛАВА 4. ОБСУЖДЕНИЕ И ЗАКЛЮЧЕНИЕ</b> .....	<b>117</b>
<b>ВЫВОДЫ</b> .....	<b>126</b>
<b>БЛАГОДАРНОСТИ</b> .....	<b>127</b>
<b>СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ</b> .....	<b>128</b>
<b>ПРИЛОЖЕНИЕ</b> .....	<b>153</b>
Приложение 1. История описания видов рода <i>Allocrietulus</i> .....	153
Приложение 2. Внешний вид рода <i>Allocricetulus</i> .....	157
Приложение 3. Биотопы, характерные для хомячков рода <i>Allocricetulus</i> .....	159
Приложение 4. Информация о локалитетах, в которых были отловлены хомячки рода <i>Allocricetulus</i> для анализа .....	161
Приложение 5. Результаты типирования образцов рода <i>Allocricetulus</i> .....	172
Приложение 6. Постэмбриональное развитие хомячков рода <i>Allocricetulus</i> и их гибридов $F_1$ .....	189
Приложение 7. Филогеографическая структура рода <i>Allocricetulus</i> .....	210

## ВВЕДЕНИЕ

### Актуальность исследования

Проблема вида и видообразования до сих пор остается центральной в теории эволюции. В наиболее полной сводке последнего десятилетия описано более 30 концепций вида (Zachos, 2016). В связи с бурным развитием молекулярно-генетических методов, в том числе позволяющих исследовать полные геномы произошло переосмысление эволюции генома и были сформулированы новые концепции вида (Campbell et al., 2018), например, концепция митонуклеарной совместимости (Hill, 2019).

Для изучения проблемы видообразования перспективными являются молодые виды и формы животных, у которых этот процесс еще не полностью завершен или же разделение на виды произошло относительно недавно. Наличие или отсутствие репродуктивной изоляции, защищенность генофонда природных популяций являются ключевыми моментами биологической (Dobzhansky, 1970; Маур, 1942) и генетической (Baker, Vickham, 1986) концепций вида.

Комплексный подход, применяемый в настоящем исследовании к изучению близких видов (анализ эволюционной истории, морфологии, гибридизации, поведения и генетических особенностей) может дать наиболее полный ответ на вопрос о таксономическом статусе и филогенетических взаимоотношениях видов, оценить уровень их дивергенции. Анализ изменчивости митохондриальной ДНК (мтДНК), позволяет восстановить недавнюю эволюционную историю видов и популяций, оценить изменения популяционно-демографических параметров во времени.

В свою очередь результаты, полученные на основе молекулярно-генетических методов, сейчас активно используются для реконструкции истории формирования ареалов видов. И интерес к таким работам, особенно связанным с видами открытых пространств Палеарктики, особенно велик (Petrova et al., 2016; Lv et al., 2017; Nanova et al., 2020; Lebedev et al., 2020, 2021 и др.).

Перспективными объектами для исследования всех этих вопросов у грызунов служат представители подсемейства (п/сем.) хомяковых (Cricetinae) (Flint, 1966; Воронцов, 1982; Neumann et al., 2006, 2017; Феокистова, 2008; Феокистова и др., 2018; Poplavskaya et al., 2012a,b; Lv et al., 2017; Feoktistova et al., 2017; Ding, Liao, 2019; Lebedev et al., 2018a, 2021; Romanenko et al., 2021). К этому п/сем. относится несколько родов, представленных видами с небольшим уровнем морфологических различий, аллопатрическими или парапатрическими ареалами и большими или меньшими различиями в строении и числе хромосом. Малоисследованным среди них оставался род *Allocricetulus*. Аллопатрический характер распространения, разное число (Matthey, 1960) и строение хромосом (Romanenko et al., 2013), морфология *glans penis* предполагали репродуктивную изоляцию видов этого рода (Воронцов, 1982). Следовательно, эти факты позволяли считать монгольского хомячка (*A. curtatus* Allen 1925) и хомячка Эверсмана (*A. evermanni* Brandt 1859) хорошими видами (Musser, Carleton, 2005; Павлинов, 2006). Однако возможность их гибридизации в лабораторных условиях до настоящего времени экспериментально не проверялась, хотя этот метод, в случае положительного результата, позволил бы с большей уверенностью определить степень дивергенции исследуемых видов. Кроме того, у представителей этого рода не был исследован уровень генетических различий, не оценивалась степень дивергенции по морфологическим параметрам (по расширенному набору признаков). Кроме того, не была изучена филогеографическая структура представителей рода и не была реконструирована история расселения видов в Позднем плейстоцене.

Доступные в настоящее время методы анализа позволяют провести подобные комплексные сравнения.

### **Степень разработанности темы исследования**

Для описания внутривидовой таксономической структуры рода эверсманновых хомячков до сих пор использовались преимущественно фенотипические признаки, в частности, цвет шкурки, характеристика черепов по ограниченному ряду измерений (Митина, 1959; Воронцов, 1982), а также данные по кариологии

(Romanenko et al., 2013). Молекулярно-генетические исследования были единичны, и этот род затрагивается вскользь в работах, посвященных систематике п/сем. или иным проблемам (Феоктистова и др., 2018; Neumann et al., 2006; Lebedev et al., 2018a). Отсутствует достоверная информация о степени сформированности репродуктивных барьеров между видами рода (Воронцов, 1982).

Не изучена филогеографическая структура рода и особенности ее исторического формирования, а также таксономическое и филогенетическое положение кариотипической формы «*pseudocurtatus*», которая была описана как подвид *Allocricetulus eversmanni* (Kartavtseva, Vorontsov, 1992). Форма обитает парапатрично на крайнем юго-востоке ареала хомячка Эверсманны.

Все указанные выше пробелы в знаниях о биологии видов рода *Allocricetulus* определили направления данной работы.

### **Цель и задачи работы**

Выявить уровень различий между представителями рода *Allocricetulus* по разным параметрам и установить его соответствие таксономическому статусу; реконструировать эволюционную историю рода.

В рамках поставленной цели сформулированы следующие задачи:

1. Установить степень сформированности репродуктивной изоляции между видами рода *Allocricetulus* с помощью лабораторных опытов по гибридизации.
2. Исследовать морфологическую изменчивость представителей рода по расширенному набору краниометрических признаков.
3. Проанализировать филогенетические отношения внутри рода *Allocricetulus* на основе митохондриальных и ядерных маркеров.
4. Выявить филогеографическую структуру, реконструировать эволюционную историю рода *Allocricetulus* в свете всех полученных данных.

### **Научная новизна**

Несмотря на большое число работ, посвященных проблемам микроэволюции, исследований, в которых параллельно анализировались несколько систем признаков, относительно немного. Впервые с применением

комплексного подхода с использованием молекулярно-генетических, гибридологических, морфологических методов удалось оценить степень сформированности механизмов пре- и пост-копуляционной изоляции у молодых видов рода *Allocricetulus*. Получены новые данные о филогеографической структуре видов исследуемого рода с использованием митохондриальных маркеров (*cytb*, D-loop). Показано наличие зоны интрогрессии между видом *Allocricetulus evermanni* и формой «*pseudocurtatus*» на основе использования как ядерных, так и мтДНК маркеров. Подтвержден видовой статус «молодых» видов рода *Allocricetulus* несмотря на незначительные генетические различия между ними, но существенные краниометрические, цитогенетические и поведенческие различия, а также учитывая степень репродуктивной изоляции.

### **Теоретическая и практическая значимость работы**

Проведенное нами исследование позволило впервые сопоставить уже известный по предыдущим работам уровень кариологической (Romanenko et al., 2013) изменчивости эверсманновых хомячков с генетической и морфологической, а также определить степень сформированности репродуктивной изоляции между видами рода *Allocricetulus*. Показано, что в случае молодых видов при наличии серьезных кариологических, морфологических, поведенческих различий, генетические дистанции между этими видами могут быть малы, при этом гибридизация в лабораторных условиях возможна, но затруднена.

Анализ филогенетических отношений внутри рода позволил реконструировать его историю и адекватно оценить время дивергенции видов. Результаты данного исследования вносят вклад в понимание микроэволюционных процессов.

Виды рода *Allocricetulus* включены в ряд региональных Красных книг или со статусом 3 (редкий) или 4 (численность неизвестна). В частности, монгольский хомячок включен в Красную книгу Республики Тыва со статусом 3 (Красная книга республики Тыва, 2019). Хомячок Эверсмана включен в региональные Красные книги (Самарской области, 2009; Курганской области, 2012; Ульяновской области,

2015; Челябинской области, 2017; Тюменской области, 2020). Следовательно, результаты работы могут быть использованы в практических мероприятиях по сохранению видов данного рода, при составлении кадастров, разработке стратегии и тактики охраны генофондов, проведении экологического мониторинга и т.п.

Полученные результаты могут быть включены в программу спецкурсов биологических вузов и использованы при разработке методических пособий. Исследованные виды, особенно монгольский хомячок, является удобным лабораторным объектом и может быть использован для изучения различных фундаментальных проблем биологии.

Представители рода *Allocricetulus* ранее не содержались в лаборатории, и их поведенческие, молекулярно-генетические и физиологические особенности не были изучены. Мы впервые ввели эти виды в лабораторную практику (виды входят в ЦКП «Живая коллекция диких видов млекопитающих» ИПЭЭ РАН) и разработали методы их содержания и разведения. К настоящему времени виды рода *Allocricetulus* успешно содержатся и разводятся в виварии ИПЭЭ РАН.

На видах рода *Allocricetulus* уже сделан ряд пионерных работ по изучению особенностей химической коммуникации (Кропоткина и др., 2016; Феоктистова и др., 2018; Feoktistova et al., 2017); физиологии спячки (Ушакова и др., 2010; Феоктистова и др., 2013; Кузнецова и др., 2014, 2016; Кузнецова, 2019; Клевезаль и др., 2015); охотничьего поведения (Левенец и др., 2019; Reznikova et al., 2019).

Полученные в данной работе нуклеотидные последовательности мтДНК и яДНК были помещены GenBank (ncbi), что существенно расширило международную базу данных по исследуемой группе.

### **Методы исследования**

Для проведения настоящей работы применялись следующие методы:

1. Сбор и определение материала, его первичная обработка (отлов животных, измерение стандартных промеров тела, консервация тканей для генетического анализа).



2. Молекулярно-генетический анализ: выделение ДНК, амплификация и секвенирование целевых фрагментов мтДНК (*cytb*, D-loop) и ядерных генов (GHR, DBY1). Молекулярно-филогенетический анализ: построение филогенетических деревьев и сетей гаплотипов, оценка времен дивергенции видов.
3. Морфологический анализ: стандартные промеры тела и промеров черепа (по 28 параметрам). Использована коллекция черепов, собранных в разных частях ареала, а также образцов из коллекций ЗИН РАН, Зоологического музея МГУ.
4. Гибридологический анализ: экспериментальная гибридизация видов и форм рода *Allocricetulus*, проверка плодовитости гибридов и исследование гибридных кариотипов

### **Положения, выносимые на защиту**

1. Род *Allocricetulus* состоит из двух молодых видов *A. evermanni* и *A. curtatus* и кариоформы «pseudocurtatus», статус которой в настоящее время не может быть формально определен. Генетические различия между указанными видами очень малы и соответствуют подвидовому статусу последних, однако кариологические, поведенческие, морфологические различия в комплексе подтверждают видовой статус *A. evermanni* и *A. curtatus*. Форма «pseudocurtatus» по морфологическим и цитогенетическим признакам хорошо обособлена как от *A. evermanni*, так и *A. curtatus*, однако сейчас гибридизирует с *A. evermanni* на западе Зайсанской котловины.
2. По митохондриальным данным филогеографическая структура хорошо выражена у *A. evermanni*, а у *A. curtatus* выявляется две слабо дифференцированные филогеографические линии. У формы «pseudocurtatus» филогеографическая структура не выявлена.
3. Дивергенция между видами рода *Allocricetulus* произошла около 120 000 л.н. За этот период между ними сформировались как существенные презиготические (поведенческие, морфологические, физиологические), так и постзиготические механизмы изоляции. Рождение гибридов (в лабораторных условиях) во всех сочетаниях возможно, но ограничено.

4. В случае формирования «молодых» видов (быстрое возникновение репродуктивных барьеров) применение операционального критерия генетической концепции вида (уровень различий по последовательностям ДНК) ограничено.

### **Степень достоверности и апробация результатов**

Основные результаты работы были представлены в докладах на 14 международных и всероссийских конференциях: «Актуальные проблемы экологии и эволюции в исследованиях молодых ученых» (Москва, 2008); 11th «Rodens et Spatium» (Myshkin, Russia, 2008); «Целостность вида у млекопитающих (изолирующие барьеры и гибридизация)» (Петергоф, 2010); 12th «Rodens et Spatium» (Zonguldak, Turkiye, 2010); «Териофауна России и сопредельных территорий» (Москва, 2011; 2016); «Поведение и поведенческая экология млекопитающих» (Черноголовка, 2014); 21st Annual meeting of the International hamster workgroup (Frankfurt and Gelnhausen, Germany, 2014); «Ecosystems of Central Asia Under Current Condition of Socio — Economic Development» (Ulaanbaatar, Mongolia, 2015); «Структура вида у млекопитающих» (Москва, 2015); The 9th International Symposium of Integrative Zoology (Xining, China, 2017); «Современные проблемы биологической эволюции» (Москва, 2017); 6th International conference of rodent biology and managemet and 16–th «Rodens et Spatium» (Potsdam, Germany, 2018); на XI съезде териологического общества при Российской академии наук (Млекопитающие в меняющемся мире: актуальные проблемы териологии) (Москва, 2022). Также результаты обсуждались на объединенном коллоквиуме лаборатории сравнительной этологии и биокоммуникации, лаборатории поведения и поведенческой экологии млекопитающих и межлабораторного кабинета молекулярной диагностики ИПЭЭ РАН (Москва, 30 мая, 2022 г).

### **Публикации**

По теме диссертации опубликовано 5 статей в рецензируемых журналах из списка ВАК и 14 тезисов на Международных и Российских конференциях.

### **Личный вклад соискателя**

Автор участвовала в экспедициях 2008 – 2010 гг. в Саратовскую область и Республику Тыва, где были отловлены животные, в дальнейшем послужившие основой лабораторной колонии этих видов в ИПЭЭ РАН. Адаптировала привезенных животных к содержанию в лаборатории. Лично автором работы был проведен гибридологический, кариологический и молекулярно-генетический анализы. Статистическая обработка полученных результатов были выполнены под руководством научного сотрудника зоологического музея МГУ В.С. Лебедева. Автором были написаны статьи по материалам диссертационной работы.

### **Структура и объем работы**

Диссертация состоит из следующих разделов: введение и 4 глав (обзор литературы, материал и методы; результаты исследования, обсуждение и заключение, выводов), списка использованной литературы и приложений. Работа изложена на 212 страницах машинописного текста, иллюстрирована 19 таблицами, 34 рисунком. Список литературы включает «221» наименований, в том числе «140» на иностранных языках. Приложение содержит 6 таблиц и 88 рисунков.

Работа выполнена при поддержке грантов РФФИ 19-34-90059 и 20- 04- 00102а.

## ГЛАВА 1. ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ

### 1.1. Проблема вида и подвида в биологии

Так как фундаментальной проблемой, в рамках которой проводилась данная работа, является проблема вида и видообразования, то для дальнейшего обсуждения необходимо остановиться на современных взглядах и истории концепций вида, подвида и видообразования, а также определить, что автор работы понимает под этими терминами.

Как мы уже отмечали во введении, проблема вида и видообразования до сих пор остается центральной в теории эволюции (Mayr, 1980; Mayden, 1999; Queiroz, 2007; Павлинов, 2009; Павлинов, Любарский, 2011; Лавренченко, 2013; Zachos, 2016; Grant, 2017; Campbell et al., 2018; Hill, 2019; Баклушинская, 2019 и др.). На сегодняшний день существует множество концепций вида, различающихся по критериям и подходам, которые положены в их основу (Крюков, 2003; Боркин и др., 2004; Harrison et al., 2003; Queiroz, 2007). 20 лет назад наиболее полной считалась классификация Мэйдена (Mayden, 1999), в которой признавалось 24 концепции вида. Однако в наиболее полной сводке последнего десятилетия описано уже более 30 концепций (Zachos, 2016). И это не предел, так как в последние пять лет уже появились новые концепции, связанные с переосмыслением эволюции генома в целом (Campbell et al., 2018). В частности, это концепция митонуклеарной совместимости (Hill, 2017, 2019) (по Баклушинской, 2019). Но уже сейчас есть примеры несоответствия этой концепции, в частности, у ежей рода *Erinaceus* (*E. europaeus* и *E. roumanicus*) (Zolotareva et al., 2021).

Однако, несмотря на представленное разнообразие концепций вида, мы придерживаемся биологической концепции, сформулированной Э. Майром (Mayr, 1957). Она базируется на популяционном аспекте и генетической интегрированности вида. Согласно определению Майра (Mayr, 1942), вид — это группы фактически или потенциально скрещивающихся естественных популяций, которые репродуктивно изолированы от других таких же групп.

Долгое время основным критерием при выделении видов был морфологический. Наличие различий между видами или отсутствие таковых между формами одного вида были основным критерием вида у Дарвина (2001), а также у большинства систематиков второй половины XIX — первой половины XX века. К настоящему времени стало понятно, что одного морфологического критерия недостаточно, так как в природе существуют виды-двойники, не имеющие заметных морфологических различий, но тем не менее не скрещивающиеся между собой. Такие виды носят название «криптических». Особенно значительное число подобных видов было описано в середины XX века, когда активно стали применять цитогенетические методы, позволившие описать ряд видов-двойников грызунов рр. *Microtus*, *Sicista* и *Lasiopodomys (Stenocranius) gregalis* (Petrova et al., 2016).

Многие исследователи применяют филогенетическую концепцию вида (Крюков, 2003). Она включает в себя несколько разновидностей: монофилетическую (Rosen, 1979), диагностическую (Cracraft, 1983; Nixon, Wheeler, 1990) и одновременно диагностическую и монофилитическую. Адекватность использования этой концепции подвергается критике ряда таксономистов (Groves, Grubb, 2011; Zachos, Lovari, 2013; Zachos et al., 2013), так как приводит к чрезмерному увеличению числа видов.

В современной систематике одной из наиболее часто применяемых стала генетическая концепция. При её использовании анализируется степень дивергенции, наличие монофилетических групп, гибридизация и её последствия (Bateson, 1909; Taverner, 1920; Muller, 1939; Simpson, 1943; Nei, 1976; Baker, Bickham, 1986; Masters, Spencer, 1989; Avise, Ball, 1990; Mayden, 1997; Schilthuizen, 2000; Butlin, 2005).

Сейчас наиболее популярна интерпретация генетической концепции по Бейкеру и Бредли (Bradley, Baker, 2001; Baker, Bradley, 2006), в которой используется в качестве критерия для определения таксономического ранга уровень генетических различий. Появление генетической концепции вида привело к резкому увеличению числа исследований с применением только молекулярно-

генетического анализа (Friesen et al., 1996; Lamar, Sasa, 2003; Spitzenberger et al., 2006; González et al., 2010; Pauls et al., 2010; Streicher et al., 2014 и многие другие). Число видов млекопитающих к моменту последнего издания *Mammal species in the world* (Musser, Carleton, 2005) выросло по сравнению с предыдущим изданием (1993) примерно на 20 %. При этом в подобных исследованиях могут быть наоборот упущены из внимания виды, генетические различия между которыми меньше, указанных в работах (Bradley, Baker, 2001; Baker, Bradley, 2006). А такие виды объективно существуют. Например, это виды мышовок *Sicista subtilis* s. str. и *S. severtzovi* (Lebedev et al., 2020), имеющие очень небольшие генетические дистанции и при этом значительные хромосомные перестройки (Kovalskaya et al., 2011). Подобные случаи известны и в других группах млекопитающих. Например, два вида полевков *Microtus (Alexandromys) evoronensis* и *Microtus (Alexandromys) tujanensis* довольно близкие генетически к широко распространенному и полиморфному *Microtus maximowiczii* (р-дистанция 2.4 и 1.7 %, соответственно); однако их кариотипы сильно различаются, а данными гибридизации указывают на бесплодие самцов  $F_1$  (Meyer et al., 1996). У пары видов *Sorex araneus-antinorii* (р-дистанция *cytb* – 2.3 %) (Brünner et al., 2002; Банникова, Лебедев, 2010) исследование гибридной зоны показало, что поток генов между этими двумя хромосомно отличными видами ограничен (Brünner et al., 2002). Следовательно, разделение видов на основе генетического расхождения следует проводить с большей осторожностью в группах с интенсивной хромосомной эволюцией. Кроме того, подход, основанный исключительно на генетических данных, отличается от биологической концепции именно тем, что последний опирается прежде всего на репродуктивную изоляцию. Мы используем в первую очередь биологическую концепцию видов, но применяем при этом интегративный подход и учитываем генетические, морфологические, поведенческие и экологические различия.

Таким образом, памятуя о том, что разнообразие концепций вида крайне велико, тем не менее, ни одна из них по-прежнему не может предложить ни универсального определения вида, ни единых критериев его диагностики (Павлинов, 2009; Баклушинская, 2019), мы снова подчеркиваем, что в своей работе

опираемся на биологическую концепцию вида. Важным фактором эволюции является географическая изоляция. Разрыв ареала между видами может быть вызван геологическими и климатическими процессами. Еще одним, причем основным критерием вида в рамках биологической концепции, является репродуктивная изоляция. Т.е. виды могут скрещиваться между собой с образованием плодовитого потомства, а особи разных видов, обитающих совместно, не скрещиваются между собой, или их потомство бесплодно или имеет сниженную плодовитость. Для изучения репродуктивной изоляции успешно применяется метод экспериментальной гибридизации.

Однако к настоящему времени понятно, что гибридизация в природе все-таки встречается. Более того, сейчас уже нельзя не учитывать роль гибридного видообразования (Лавренченко, 2013). Оно признавалось у растений в течение последнего столетия (Lotsy, 1916), однако его роль у животных сильно недооценивалась (Arnold, 2006). К настоящему времени уже установлена реальность как аллополиплоидного гибридного видообразования, так и гомоплоидного гибридного видообразования у млекопитающих. События гомоплоидного гибридного видообразования (ГГВ) относительно многочисленны и наиболее вероятны в группах млекопитающих, характеризующихся гемохориальной плацентой, которая обеспечивает большой успех беременности при межвидовой гибридизации (Elliot, Crespi, 2006). Как описано в сводке Лавренченко (2013) примеры ГГВ особенно многочисленны среди приматов, встречаются среди грызунов, летучих мышей, копытных, хищных. И предполагается, что количество таких примеров будет только расти (Лавренченко, 2013). При этом виды предполагаемого гибридного происхождения обычно морфологически аберрантны (в пределах своих групп), их ареалы сравнительно малы, они пространственно изолированы от исходных родительских форм и часто занимают краевые местообитания. Соответственно, учитывая специфику исследуемого нами рода *Allocricetulus*, мы должны учитывать возможность интрогрессии мтДНК в процессе видообразования для формы «pseudocurtatus».

Однако общепризнанными являются все-таки два сценария видообразования: традиционное аллопатрическое (Майр, 1974), когда в условиях географической изоляции происходит накопление разнонаправленных изменений, что приводит к образованию видов. Альтернативное — симпатрическое (видообразование на одной территории) (Matute et al., 2010; Moyle, Nakazato, 2010). Также существует модель/правило Добржанского (модель усиления). Согласно которой видообразование начинается в аллопатрии, где возникают зачатки систем распознавания видов, а затем при вторичном контакте происходит усиление презиготической изоляции (Лухтанов, 2010).

Пределы изменчивости близкородственных видов зачастую перекрываются столь сильно, что ни один из признаков сам по себе не является диагностическим. Правильное определение видовой принадлежности «промежуточных» экземпляров возможно лишь при использовании сочетания признаков. Таким образом, полноценное таксономическое исследование, нацеленное на изучение видового разнообразия, должно быть комплексным — учитывать не только генетические различия между таксонами, но и их эволюционную историю, данные по гибридизации, морфологические, хромосомные и поведенческие параметры.

Категория подвида и триноминальная номенклатура в современном ее виде окончательно закрепились в Кодексе зоологической номенклатуры в начале XX века (Ошанин, 1911). Тогда же было дано следующее определение подвида: «...описываем в качестве подвидов географически разделенные формы одного и того же типа, которые, взятые вместе, составляют вид...» (цит. по: Stresemann, 1975, p. 262). В соответствии с логикой дарвинизма Хартерт и Йордан рассматривали подвиды как закономерную ступень видообразования (Mayr, 1955). Для синтетической теории эволюции (СТЭ) существование подвидов — необходимый этап процесса видообразования процесса, который, согласно Майру (1947), идет исключительно аллопатрическим путем за счет образования изолированных популяций или групп популяций, поток генов между которыми пренебрежимо мал или вовсе отсутствует. Сам Майр (1971) оценивал долю политипических видов «в большинстве хорошо изученных групп животных от 40 до 80 %», примерно такую



же величину (75 %) приводит и К.М. Завадский (1968). Но активное выделение подвидов привело также к существенному, часто неоправданному дробительству. Так как не была удовлетворительно решена проблема критериев подвида (рекомендовалось эмпирическое правило «75 %», согласно которому выделение подвидов обосновано в том случае, если 75 % особей в выборке надежно дифференцируются от 99 % особей других подвидов) (Майр, 1947; Amadon, 1949). Произвольная природа этого правила очевидна. В результате, некритическое использование категории подвида привело как к путанице с истинной географической изменчивостью широко ареальных видов, так и к насыщению системы множеством таксономических названий, не имевших под собой реальной основы (Винарский, 2015). Это полностью уничтожало эволюционное содержание категории подвида. И хотя сторонники СТЭ смогли справиться с критикой, выдвинутой консервативными систематиками старой школы (Маур, 1955; Stresemann, 1975), в середине и в конце XX века возникало несколько дискуссий по поводу подвидов. Некоторые исследователи вообще предлагали отказаться от этой категории (Wilson, Brown, 1953), другие высказывали целый ряд аргументов в пользу сохранения категории подвида в систематике (Durrant, 1955; Parkes, 1955; Tilden, 1961; Barrowclough, 1982). Большинство советских зоологов того времени высказалось в пользу сохранения подвидов, хотя ее несовершенство осознавалось многими специалистами (Винарский, 2012).

В последней трети XX века описание подвидов в мировой науке резко сократилось, что заставило некоторых авторов (Шварц, 1980) говорить о кризисе подвидовой систематики. Автор статьи о «Судьбе категории подвида в зоологической систематике» М.В. Винарский (2015) формулирует несколько причин этого кризиса: 1. Разочарование практикующих систематиков конкретными результатами подвидовой систематики. Детальный анализ изменчивости многих подвидов с использованием репрезентативных выборок и современных методов статистики показал их «фантомную» природу (Винарский, 2012). 2. Валидность ранее выделенных подвидов в последние десятилетия активно проверяется молекулярно-генетическими методами. При этом нередко подвиды, выделенные на

основе морфологических данных, оказываются мнимыми (Phillimore, Owens, 2006). В некоторых группах, например, у птиц, доля «фантомных» подвидов, не нашедших подтверждения генетическими методами, может достигать 97 % (Zink, 2004).

3. По С.С. Шварцу (1980), критическим для концепции подвида стало развитие учения о популяциях. Общеизвестно, что все популяции одного вида в той или иной степени различны между собой, поэтому сам по себе факт различий между ними, как бы велики они ни были, не дает оснований для их таксономической формализации (Thorpe, 1987). По мнению В.Е. Берегового (1967), элементарная популяция по своим свойствам принципиально не отличается от «обычных» подвидов. У многих малоподвижных животных обнаружались микрогеографические (локальные) расы, различающиеся между собой как «хорошие» подвиды, но населяющие крайне малые участки пространства (Шилейко, 1984). Конечно, существование микрогеографических рас не отрицает существования очевидных, хорошо обособленных подвидов, таких как гризли, уссурийский тигр, белка-телеутка (Шварц, 1980), но избирательность применения подвидового ранга ставит под сомнение его универсальность.

4. Разработка новых подходов к пониманию сущности вида, в первую очередь — «филогенетической концепции вида», для которой последним таксономическим рангом является видовой, так что для подвидов просто не остается места (Cracraft, 1992). И хотя в принципе подвиды могут быть полезны для изучения географической изменчивости, Крэйкрафт рекомендует избегать их использования. Популярность филогенетической концепции вида в современной науке, особенно на Западе, обусловлена тем, что эта концепция вида хорошо отвечает методологии молекулярной систематики с её «кладограммным мышлением». Биологическая концепция вида, как известно, увязывает реальность видов с их репродуктивной изоляцией (Майр, 1968), но существование такой изоляции трудно вывести путем количественного анализа различий между нуклеотидными последовательностями, поэтому с точки зрения молекулярной систематики BSC неоперациональна (Винарский, 2015).

Наиболее радикальное предложение, которое выдвигается — это отказ не только от категории подвида, но и вообще от употребления таксономических рангов, построив тем самым безранговую систематику, которая, якобы, гораздо лучше согласуется с современной эволюционной теорией, нежели «метафизическая» иерархия Линнея (Benton, 2000). С целью облегчить описание внутривидового разнообразия Ryder (1986) предложил новую категорию — Evolutionarily Significant Unit (ESU). Существует два определения ESU. Первое, сформулированное Моритц (Moritz, 1994; Moritz et al., 1995), подразумевает под ESU группу, монофилетичную на митохондриальном дереве, и значительно отличающуюся по частотам аллелей ядерных генов от других таких групп. В рамках этой точки зрения внутривидовую структуру можно оценить с помощью филогенетических деревьев. Однако возникает вопрос, какой процент отличий считать значимым для проведения границы между двумя эволюционными единицами (Pääbo, 2000). При этом используя мт ДНК для описания филогенетических единиц, нужно иметь в виду, что она может исказить реальную картину за счет материнского типа наследования (Pamilo, Nei, 1988) и возможной интрогрессии. Кроме этого, при использовании филогенетической концепции подвида непонятно, как следует поступать с палеонтологическими остатками, относимыми к одной линии. Где проводить границы между двумя подвидами, если известны находки их общего предка? Другая часть исследователей подразумевает под ESU популяцию или группу популяций, репродуктивно изолированную от соседних (Waples, 1995). В этом случае их выделяют не на основании митохондриальной филогении, а выявляя снижение потока генов между такими группами. Чаще всего для описания внутривидового разнообразия используют термин популяция (Wells, Richmond, 1995), однако и границы популяций могут быть очень размыты — от дема или субпопуляции (Mayr, 1963) до вида в целом (Dobzhansky, 1970). В последнее время чаще используется термин метапопуляция (Hanski, Gilpin, 1997), которая включает популяции, связанные потоком генов. В целом это аналог ESU в его втором понимании. Существует еще термин Management Unit (MU) — обособленная группа популяций, отличающаяся

частотой митохондриальных гаплотипов или аллелей ядерных генов, независимо от их филогении (Moritz, 1994; Moritz et al., 1995). Кроме того, не придумано определение для гибридных форм, несущих в себе мтДНК одного вида, а ядерный геном другого (Лавренченко, 2013).

Как видно из изложенного выше, все эти термины очень сильно пересекаются, но опять же не получается найти универсальный подход к выделению внутривидовых группировок, а это важно при решении целого ряда вопросов видообразования. Поэтому не только мы в данной работе, но и многие наши коллеги (Petrova et al., 2016; Винарский, 2015) считаем необходимым использовать категорию подвида, но критерии ее выделения должны быть комплексными. При этом должны быть использованы как морфологические, так и молекулярно-генетические и гибридологические методы. И уже на основании комплексного результата должна быть подтверждена или отвергнута подвидовая структура, в частности у широкоареальных видов грызунов. Хорошим примером такой подвидовой дифференциации, описанной с помощью комплексного подхода, является дифференциация серого хомячка (Lebedev et al., 2018b) и длиннохвостного хомячка (Lebedev et al., 2021) и др. Продолжением таких работ является наше исследование рода эверсманновых хомячков, также обитающий на территории степей Палеарктической Евразии и подвергшихся позднеплейстоценовой и голоценовой фрагментации ареала. И как следствие этого, демонстрирующего образование молодых форм.

## **1.2. Систематическое положение видов рода *Allocricetulus* в п/сем. *Cricetinae* (модельного объекта данного исследования)**

Для изучения проблемы видообразования перспективными являются виды и формы животных, у которых этот процесс еще не полностью завершен или же разделение на виды произошло относительно недавно. Наличие или отсутствие репродуктивной изоляции, защищенность генофонда природных популяций являются ключевыми моментами биологической (Dobzhansky, 1970; Mayr, 1942) и генетической (Baker, Vickham, 1986) концепций вида. Перспективным материалом

для исследования видообразования у грызунов служат представители подсемейства (п/сем.) Палеарктических хомяков Cricetinae (Flint, 1966; Воронцов, 1982; Neumann et al., 2006; Феоктистова, 2008; Феоктистова и др., 2018; Poplavskaya et al., 2012a,b; Lebedev et al., 2018a, 2021). К этому п/сем. относится несколько родов, представленных видами с небольшим уровнем морфологических различий, аллопатрическими или парапатрическими ареалами и большими или меньшими различиями в строении и числе хромосом. Одним из таких родов является род *Allocricetulus*. До настоящего времени эти виды оставались практически неизученными.

Род *Allocricetulus* входит в состав отряда грызунов (Rodentia); надсемейства мышиных (Muroidea s. lato); семейства хомяковых (Cricetidae Fischer 1817); подсемейства палеарктических хомяков (Cricetinae), которое по последним данным представлено девятью родами (ранее было выделено семь) (Lebedev et al., 2018a) и 18 видами.

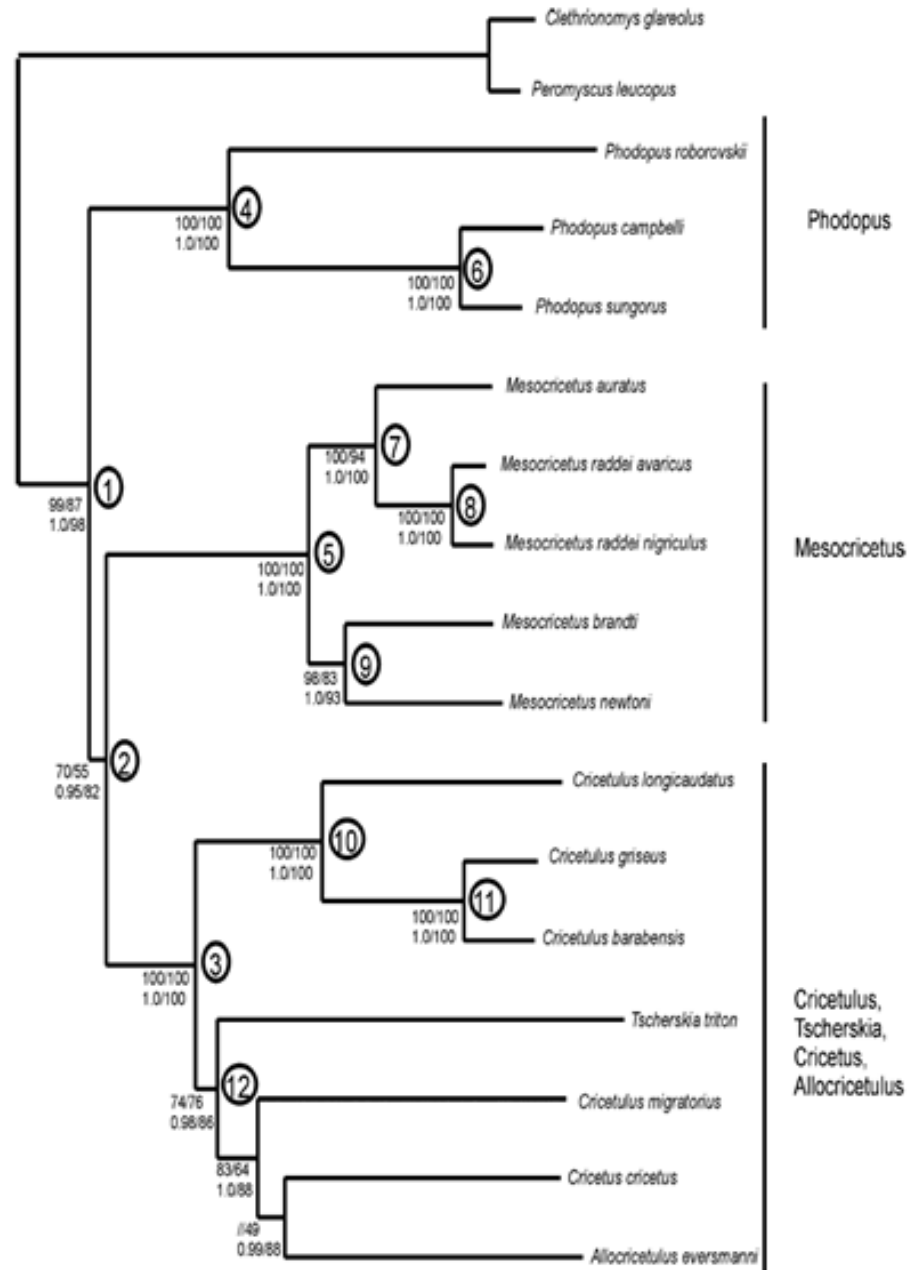
Впервые реконструкция филогении подсемейства Cricetinae молекулярно-генетическими методами была проведена К. Нойманом с соав. (Neumann et al., 2006). Авторами были проанализированы филогенетические отношения внутри п/сем. на основе сравнения нуклеотидных последовательностей двух митохондриальных (цитохрома *b* (*cytb*) и 12S РНК) и одного ядерного — (von Willebrant Factor exon 28) генов (Рис. 1). Было показано, что 15 видов п/сем., относящихся к пяти родам, формируют три филогенетически обособленные клады: *Phodopus*, *Mesocricetus* и кладу, включающую четыре рода: *Cricetus*, *Tscherskia*, *Allocricetulus* и *Cricetulus*. Аналогичные три клады выделялись и при анализе хромосом (Romanenko et al., 2007).

Позднее, в 2018 г., Лебедевым с соавторами была показана несколько иная топология внутри указанных выше клад (использовалось пять ядерных генов) (Рис. 2): р. *Phodopus* объединился в единую кладу с р. *Urocrinetus*, р. *Mesocricetus* остался самостоятельным, а в кладе из четырех родов: *Cricetus*, *Tscherskia*, *Allocricetulus* и *Cricetulus* выделился новый род *Nothocricetulus*. Кроме того, привлечение для анализа дополнительных генов (BRCA1, RAG1, GHR, IRBP) позволило в ряде

случаев изменить или уточнить время дивергенции внутри указанных клад (Lebedev et al., 2018a).

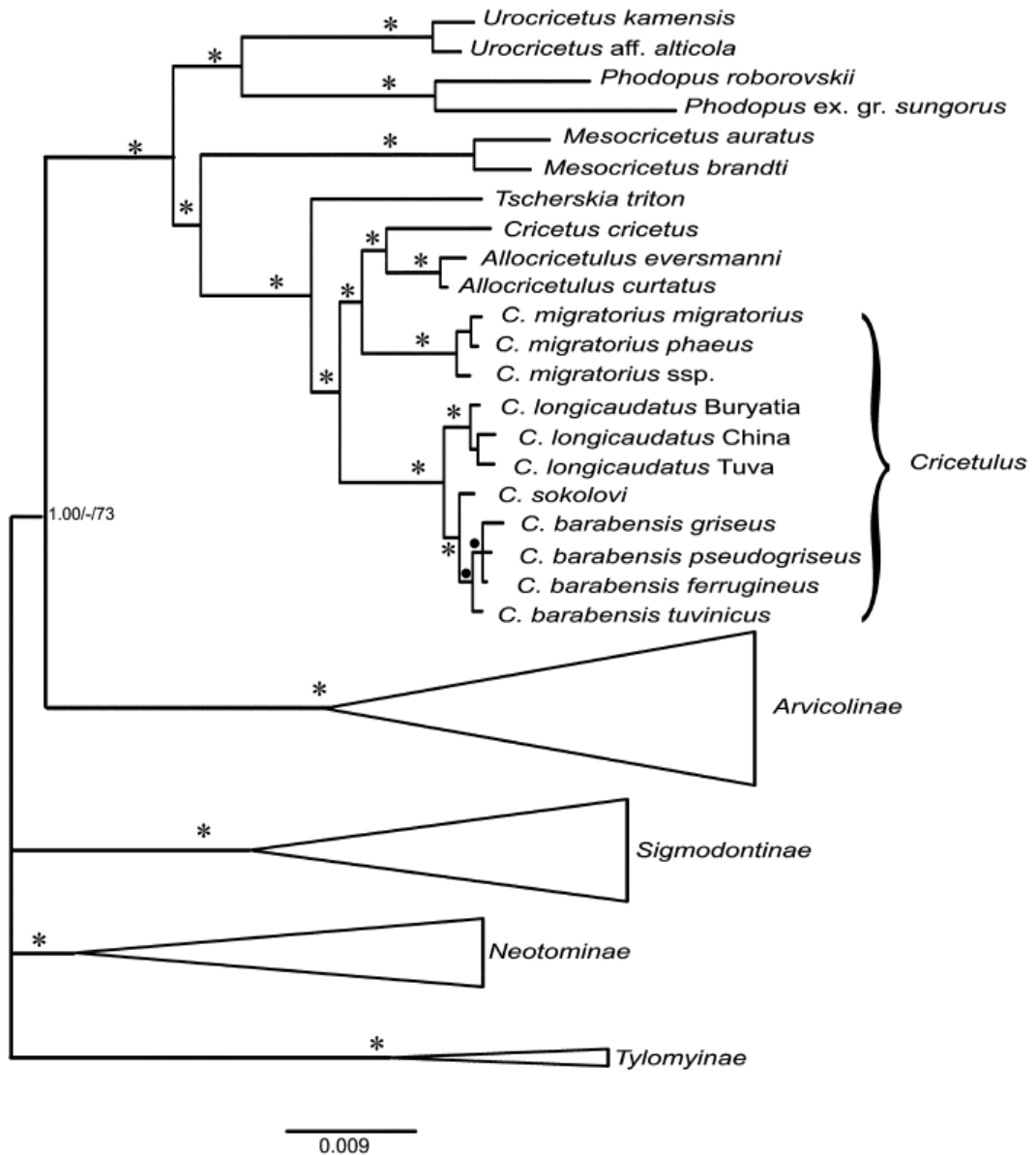
Таким образом, в состав п/сем. Cricetidae входят следующие рода и виды:

- Род *Phodopus* Miller 1910 (*P. campbelli* Thomas 1905 — хомячок Кэмпбелла; *P. roborovskii* Satunin 1903 — хомячок Роборовского; *P. sungorus* Pallas 1773 — джунгарский хомячок);
- Род *Mesocricetus* Nehring 1898 (*M. auratus* Waterhouse 1839 — сирийский хомяк; *M. newtoni* Nehring 1898 — малоазийский хомяк; *M. brandti* Nehring 1898 — закавказский хомяк; *M. raddei* Nehring 1894 — предкавказский хомяк);
- Род *Cricetus* Leske 1779 (*C. cricetus* Linnaeus 1758 — обыкновенный хомяк);
- Род *Allocricetulus* Argyropulo 1932 (*A. curtatus* Allen 1925 — монгольский хомячок; *A. eversmanni* Brandt 1859 — хомячок Эверсмманна);
- Род *Tscherskia* Ognev 1914 (*T. triton* Winton 1899 — крысовидный хомяк);
- Род *Cricetulus* Milne-Edwards 1867 (*C. barabensis* Pallas 1773 — барабинский хомячок; *C. longicaudatus* Milne-Edwards 1867 — длиннохвостый хомячок; *C. sokolovi* Orlov et Malygin 1988 — гобийский хомячок);
- Род *Nothocricetulus* Lebedev 2018 (*N. migratorius* Pallas 1773 — серый хомячок);
- Род *Urocrinetus* Satunin 1903 (*U. alticola* Thomas 1917 — короткохвостый хомячок; *U. kamensis* Satunin 1903 — тибетский хомячок);
- Род *Cansumys* Allen 1928 (*C. canus* Allen 1928 — ганьсуйский хомяк).



**Рисунок 1.** Филогенетическое дерево, построенное по объединенным данным (2559 п.н.) для 15 таксонов. В качестве внешней группы были использованы *Clethrionomys glareolus* и *Peromyscus leucopus*. В узлах указаны индексы поддержки (по: Neumann et al., 2006).

BI/ML/MP



**Рисунок 2.** Филогенетическое дерево Cricetinae, построенное по объединенным данным пяти ядерных генов (*BRCA1*, *IRBP*, *RCA1*, *GHR*, *vWF*) и митохондриального гена 12S. Звездочки обозначают узлы с высокой степенью поддержки во всех анализах (байесовские апостериорные вероятности (BPP) > 0.95, бутстреп поддержка ML и MP > 90%), закрашенными кружками отмечены узлы с умеренной поддержкой (BPP > 0,85, ML > 70% и бутстреп поддержка MP > 65%). В качестве внешней группы были использованы представители подсемейств Arvicolinae, Sigmodontinae, Neotominae и Tylomyinae (по: Lebedev et al., 2018a).

Объект нашего исследования — род *Allocricetulus*, является филогенетически близким к роду *Cricetus*, в составе последнего выделяется единственный вид — *Cricetus cricetus* (обыкновенный хомяк), самый крупный представитель



подсемейства. Время разделения этих двух родов по пяти ядерным генам оценивается около 2.65 млн лет (1.6 – 4.00) и приходится на поздний Плиоцен – ранний Плейстоцен (Lebedev et al., 2018a). Как мы уже отмечали во введении — род *Allocricetulus* по последним данным включает два аллопатрических вида с относительно слабыми внешними различиями: 1. *A. evermanni* Brandt 1859 (хомячок Эверсманны), в составе которого выделяется кариотипически обособленная форма *A. e. pseudocurtatus* (Воронцов, Крюкова, 1969; Romanenko et al., 2013); 2. *A. curtatus* G. Allen 1925 (монгольский хомячок). В настоящее время в сводках по систематике млекопитающих исследователи однозначно рассматривают эти два вида как самостоятельные (Громов, Баранова, 1981; Громов, Ербаева, 1995; Павлинов, Россолимо, 1987, 1998; Павлинов, 2006; Лебедев, 2012; Musser, Carleton, 2005). Разделение на виды было обусловлено аллопатрическим характером их распространения, разным числом (Matthey, 1960) и строением хромосом (Romanenko et al., 2013), особенностями морфологии *glans penis*, которые предполагали репродуктивную изоляцию *A. curtatus* и *A. evermanni* (Воронцов, 1982). В сводке «Mammal species in the world» отмечается, что требуется свежий взгляд на статус этого рода (Musser, Carleton, 2005).

### 1.3. Палеонтологические находки предка рода *Allocricetulus*

Вероятно, ближайший предок современного рода эверсманновых хомячков (*Allocricetulus*) является род *Allocricetus* Schaub 1930 (Громов и др., 1963; Слудский и др., 1977; Громов, Ербаева, 1995), включавший виды: *A. bursae*, *A. teilhardi*, *A. ehiki*, *A. jesreelicus*, *A. anterolophidens*, *A. croaticus*, *A. correzensis* (Janissy, 1986). Ископаемый вид *A. ehiki* останки, которого известны с начала плейстоцена, по мнению Ковальски (Kowalski, 2001) считается предком настоящего хомячка Эверсманны. Также в это время был широко распространен другой вид рода *A. bursae*.

История современного рода *Allocricetulus* и конкретно *Allocricetulus evermanni* происходила в позднем плейстоцене (Kowalski, 2001) (Табл. 1). Поэтому

климатические события этого периода важны для понимания путей расселения видов рода, а также формирования филогеографической структуры внутри видов.

Поздний плейстоцен ознаменовался многочисленными климатическими колебаниями, которые приводили к резким перестройкам ландшафтов. В периоды похолоданий территории, занятые лесами, сокращались, им на смену приходили степные и тундровые сообщества. Такие изменения приводили к резким смещениям границ ареалов животных. Таежные обитатели в периоды похолоданий были смещены далеко на юг, их ареалы фрагментированы на отдельные изолированные лесные рефугиумы, из которых впоследствии они расселялись в периоды потеплений (Ohdachi et al., 2001; Brunhoff et al., 2003; Obolenskaya et al., 2009; Abramson et al., 2012 и др.).

Предполагается, что виды открытых пространств, напротив, должны были расселяться в периоды похолоданий вместе с распространением тундро-степей и сокращать свои ареалы в эпохи потеплений вместе с экспансией лесов. Смещения видовых ареалов и другие популяционные изменения оставляют четкий след в генетической структуре современных популяций, что позволяет использовать молекулярно-генетические данные для реконструкции их истории. В настоящее время очень велик интерес к исследованиям такого рода (Markova, Puzachenko, 2019, Lebedev et al., 2021).

Известны палеонтологические находки современного *Allocricetulus evermanni* с позднего плейстоцена (126 000–17 000 л.н.). Они обнаружены на территории современной Румынии, Молдавии, Украины, Крыма, России (в том числе на территории Алтайского края), т.е. в том числе и за пределами современного ареала вида. В голоцене находки *Allocricetulus evermanni* также отмечаются на территории Молдавии и в России. Для *A. curtatus* палеонтологические находки не описаны.

Интересно, что в Денисовой пещере (Алтайский край), как в центральной ее части, так и в восточной отделе остатки хомячок Эверсмманна обнаруживаются даже в слоях, возраст которых оценивается  $287 \pm 4.1$ ,  $151 \pm 17$  тыс. лет назад, но в незначительном количестве (Zenobia et al., 2019). Однако наиболее частые находки

обнаруживаются в позднеплейстоценовых слоях возрастом от  $70\pm 8$  до  $21\pm 8$  (причем не только в Денисовой пещере, но и пещере Страшная) (Сердюк и др., 2018, Zenobia et al., 2019). Следует отметить, что сейчас этот вид на территории Алтайского края не встречается. Хомячок Эверсмана также был обнаружен в двух позднеледниковых комплексах (17 000–12.400 л.н.) млекопитающих на территории России (Маркова, 2008). Первый — на среднем Урале, в комплексе млекопитающих тундро-лесостепи, характеризующимся высоким видовым богатством, что связано с разнообразными локальными ландшафтами Уральских гор. Второй комплекс — перигляциальные степи на Южном Урале (Маркова, 2008). На Южном Урале остатки этого вида были обнаружены в составе дисгармоничной фауны в Серпиевой пещере в верхнем неоплейстоцене (Yakovlev et al., 2006).

Следующее за позднеледниковьем потепление (бёллинг – аллеред 12.400–10.900 л.н.) привело к широкому распространению открытых ландшафтов в Восточной и Западной Европе. Степные млекопитающие были распространены шире и западнее по сравнению с современными границами их ареалов (Маркова, 2008). Около 10.900–10.200 л.н. началось похолодание (поздний дриас) и виды, характерные для степей, сократили свой ареал по сравнению с предыдущими периодами (Маркова, 2008). Указанные сообщества не имеют аналогов ни в плейстоцене, ни в голоцене и представляют собой переход между ними, неся черты экотона.

Основные современные природные зоны сформировались в раннем голоцене (пребореал – бореал 10.800–8.000 л.н.). *Allocricetulus evermanni* является плейстоценовым реликтом, который пережил переход от позднего дриаса к пребореалу.

**Таблица 1.** Стратиграфический обзор *Allocricetulus evermanni* на основе литературных источников.

Страна, локалитет	Плейстоцен		Голоцен	Источник
	средний	поздний	ранний	
<b>Румыния</b> Gura Dobrogei-4 (44.48° N, 28.52° E) Cheia (44.52° N, 28.43° E)		+		Kowalski, 2001 Kowalski, 2001
<b>Молдавия</b> Единецкий р-н, с. Брынзены (48.08° N, 27.17° E)		+	+	Kowalski, 2001
<b>Респ. Крым</b> пещера Аджи-Коба (44.89° N, 34.52° E) с. Танковое (Suren-1) (44.66° N, 33.81° E)		+		Kowalski, 2001 Kowalski, 2001
<b>Россия</b> Самарская обл., Национальный парк «Самарская лука» (53.34° N, 49.37° E) Респ. Башкортостан, Кармаскалинский р-н, с. Прибельский (54.37° N, 56.44° E) Респ. Башкортостан, Уфимский р-н, с. Горново (54.90° N, 55.88° E) Респ. Башкортостан, Салаватский р-н, д. Идрисово, Пещера Идрисовская (55.04° N, 58.15° E) Респ. Башкортостан, Мелеузовский район, пещера Байслан-Таш 53.04° N, 57.06° E Челябинская обл., Катав-Ивановский р-н, с. Серпиевка, Первая и Вторая Серпиевские пещеры (54.84° N, 57.88° E) Челябинская обл., Катав-Ивановский р-н, с. Серпиевка, Игнатьевская пещера (54.90° N, 57.78° E) Алтайский край, Пещера страшная (51.15° N, 83.02° E) Алтайский край, Денисова пещера (51°23'51"N, 84°40'34"E)		+	+	Kowalski, 2001 Яковлев, 2003 Яковлев, 2003 Смирнов и др., 1990 Yakovlev et al., 2006 Смирнов и др., 1990 Смирнов и др., 1990 Сердюк и др., 2018 Zenobia et al., 2019

#### 1.4. История описания видов рода *Allocricetulus*

Первым из представителей рода *Allocricetulus* был описан хомячок Эверсманны, как *Cricetus evermanni*. Описание внешности принадлежит Э.А. Эверсманну и было сделано по экземпляру, отловленному Крашенниковым в 1847 г. близ г. Оренбурга (конкретно место поимки — Караульная гора (Табл. 2, Прил. 1.1, 1.3), оно было дано им в книге «Естественная история млекопитающих Оренбургского края» (часть вторая), вышедшей в свет в Казани в 1850 г. (Эверсманн, 1850) (Прил. 1.2). Однако Э.А. Эверсманн не определил описанного им зверька как новый вид, а счел его темноокрашенным хомяком *Cricetus* (или *Mus*) *phaeus*, видом, описанным П.С. Палласом (Pallas, 1778, 1811). Но, вероятно, у Э.А. Эверсманны оставались сомнения по поводу описанного им зверька, так как он передал его в Зоологический музей Санкт-Петербурга. В 1859 г. (за год до смерти Э.А. Эверсманны) Ф.Ф. Брандту (Прил. 1.4, 1.5). Ф.Ф. Брандт по этому экземпляру описал новый вид хомячка, с присвоением ему латинского названия *Cricetus evermanni* (nob) (Brandt, 1859).

В 1925 г. С.И. Огнев описал еще один вид *Mesocricetulus microdon*, пойманный около с. Пономаревка (окр. г. Бугуруслана) (Огнев, 1925). Но уже в 1932 г. А.И. Аргиропуло в сводке, посвященной хомякам Палеарктики (Argyropulo, 1932), определил *M. microdon* Ognev 1925 как подвид *Cricetulus evermanni* Brandt 1859 (к такому же выводу пришел Б.А. Кузнецов (1928)). А.И. Аргиропуло в свою очередь описывает новый подвид *Cricetulus evermanni beljaevi* из Зайсанской котловины (Казахстан, Восточно-Казахстанская обл.) (Табл. 2) уточняя, что у последнего «окраска верха тела значительно светлее, чем у типичной формы; грудное пятно также очень светлое... и что подвид *beljaevi* является как бы переходом к монгольскому виду *curtatus*». Также он делает предположение, что «изучение нового материала даст нам основания считать последний за хорошо выраженный, светлый, восточный подвид *evermanni*» (Argyropulo, 1932).

Еще один зверек, получивший название *eversmanni belajevi* (Селевин, 1934), (Прил. 1.6) у которого местом поимки указан Каркаралинский уезд, в отличие от *beljaevi* (Аргиропуло, 1932) — Зайсанская котловина.

В 1925 г. Г. Алленом был описан монгольский хомячок. Ему было присвоено название *Cricetulus migratorius curtatus*. Поимка была сделана в урочище Ирэн-Дабасу (Китай, Внутренняя Монголия, аймак Шилин-Гол, Ирен-Дабасу) (Allen, 1925) (Табл. 2, Прил. 1.7). И уже в 1929 г. А.Н. Формозов выделил его в отдельный вид *Cricetulus curtatus* близкий к *Cricetulus eversmanni* Brandt 1859 (Формозов, 1929) (А.И. Аргиропуло в сводке по хомякам Палеарктики (1932) оставляет его самостоятельным видом). В 1940 г. Г. Аллен сравнил свои экземпляры зверей с экземплярами из «Киргизских степей» и признал описанную им в 1925 г. форму за наиболее светлый подвид *Cricetulus eversmanni* Brandt 1859 (Allen, 1940).

Таким образом, исследователи относили эту группу хомячков к разным родам и под родам:

- «*Cricetus*»: Эверсманн, 1850; Brandt, 1859; Мартино, 1921;
- «*Mesocricetulus*»: Огнев, 1925; Кузнецов, 1928;
- «*Cricetulus*»: Allen, 1925, 1940; Формозов, 1929; Банников, 1954; Митина, 1959;
- «подрод *Allocricetulus* в составе рода *Cricetulus*»: Аргиропуло, 1932; Виноградов и др., 1936; Ellerman, Morrison-Scott, 1951;
- «подрод *Allocricetulus* в составе рода *Cricetus*»: Виноградов, Громов, 1952.

В 1941 г. было предложено вывести группу в отдельный род *Allocricetulus* Аргиропуло 1932 (Виноградов, Аргиропуло, 1941), но оно прижилось только через 30 лет (в 1963 г.), когда окончательно закрепилось выделение хомячка Эверсманна и монгольского в отдельный род *Allocricetulus* (Громов, 1963).

В 30-50-е гг. XX в. авторы также по-разному выделяли количество видов и подвидов в этом роде (Кузнецов, 1944; Виноградов, Громов, 1952) исходя из географической изменчивости окраса тела. Обобщенный взгляд на видовой состав в работах того времени представлен в следующем виде:

– один вид (Кузнецов, 1932, 1944; Селевин, 1934; Ellerman, Morrison-Scott, 1951; Виноградов, Громов, 1952; Банников, 1954; Митина, 1959);

– два вида (Виноградов и др., 1936; Виноградов, Аргиропуло, 1941).

В 1959 г. И.П. Митиной был проведен анализ краниометрических признаков, который не показал отличий внутри этой группы, и, по мнению автора, реальность существования подвидов *Cricetulus evermanni evermanni*, *C. e. beljaevi* и *C. e. curtatus* (*Mesocricetus microdon* рассматривается в составе *Cricetulus evermanni evermanni*) проявляется только в окраске меха (Митина, 1959).

С применением цитогенетических методов в биологии изменился взгляд на таксономию группы. Так Р. Маттей изучил хромосомные наборы хомячков Эверсмманна (Казахстан, Акмолинская обл., г. Кокшетау) и монгольских хомячков (респ. Тува, Россия) показав, что они характеризуются разным числом хромосом в диплоидном наборе ( $2n=26$  и  $2n=20$ , соответственно) (Matthey, 1960) и количеством акроцентрических пар (6 и 1, соответственно).

Полиморфизм окраски хомячков Эверсмманна обитающих на востоке Казахстана, к северу до южных отрогов Чингистая и вокруг оз. Зайсан (граница ареала *A. evermanni*), привели к распространению точки зрения о частичной симпатрии ареалов (Громов, 1963; Flint, 1966) или же о том, что в Зайсанской котловине обитает только монгольский хомячок (Флинт и др., 1970).

В пределах Зайсанской котловины (Казахстан, Восточно-Казахстанская обл.) Н.Н. Воронцовым в 1969 г. были описаны кариотипы для двух форм *Allocricetulus evermanni*: близкий по цвету *A. evermanni evermanni* (Кокпектинский район, с. Кокпекты, 35 км ЮВ, между с. Кокпекты и с. Прохладное) и не отличимый по внешнему виду от *A. curtatus* (Зайсанский район, окр. Майкопчагай, пески Айгыркум и Дала (Воронцов, Крюкова, 1969)). Показано, что обе эти формы эверсмманновых хомячков имеют  $2n=26$ . Дано сравнительное описание кариотипа *A. e. beljaevi* (6 пар акроцентричных хромосом) и *A. curtatus* (одна пара). Первый, из-за параллелизма окраски с *A. curtatus*, был назван *A. evermanni beljaevi pseudocurtatus* natio nov (Воронцов, Крюкова, 1969) (Табл. 2). Это название не может быть использовано в качестве валидного, так как оно подвидовое.

В 1992 г. были более подробно изучены кариотипы у зверей вокруг того же оз. Зайсан (Казахстан) (Kartavtseva, Vorontsov, 1992) и обнаружены отличия между кариотипом *A. e. evermanni* (такой же у *A. e. beljaevi*) и *A. pseudocurtatus*. У первого — VI пара субметацентрики, у второго — акроцентрики, также есть отличие в строении Y-хромосомы: у *A. e. evermanni* она больше, чем у *A. e. pseudocurtatus*. На основании этих данных было сделано предположение уже о подвиговом ранге для *A. e. pseudocurtatus* ssp. nov. (Kartavtseva, Vorontsov, 1992).

Что касается выделенных ранее подвидов *A. evermanni* (*beljaevi* (Argyropulo, 1932), *microdon* (Огнев, 1925), *beljaevi pseudocurtatus* natio nov (Воронцов, Крюкова, 1969), то в сводке Mammal species of the World (Musser, Carleton, 2005) они все обозначены как синонимы *A. evermanni*.



**Таблица 2.** Место происхождения и хранение голотипов хомячков рода *Allocricetulus*.

<b>Название</b> таксономическое / русское	<b>Terra typica</b>	<b>Место хранения и</b> номер в коллекции
<i>A. evermanni</i> хомячок Эверсмманна Brandt 1859	тип из окрестностей г. Оренбурга, Россия	Зоологический музей Зоологического института РАН, Санкт-Петербург, № 4578, добыт Крашенинниковым; на старой этикетке – <i>Cricetus</i> <i>phaeus</i> , Эверсманн, № 2998 (Прил. 1.3)
<i>A. e. microdon</i> Ognev 1925	тип из окрестностей г. Бугуруслана, Россия	Зоологический музей Московского университета, Москва, № 4219, добыт 14.03.1900 А.Н. Карамзиным (Огнев, 1925). В коллекции музея не обнаружен
<i>A. e. beljaevi</i> Argyropulo 1932	тип из Зайсанской котловины, Казахстан	В коллекции ЗИН не обнаружен
<i>A. e. belajevi</i> Селевин 1934	тип из б. Каркаралинского уезда, Казахстан	Зоологический музей Зоологического института РАН, Санкт-Петербург, № 2272, коллектор А. Беляев, добыт 21.08.1928 (Прил. 1.6)
<i>A. e. pseudocurtatus</i> Воронцов, Крюкова 1969	тип из восточной части Зайсанской котловины пески Айгыр-Кум и Дала, Казахстан	Териологическая коллекция Института цитологии и генетики СО РАН, Новосибирск, № 2110, самец (Воронцов, Крюкова, 1969). Не обнаружен
<i>A. curtatus</i> МОНГОЛЬСКИЙ хомячок Allen 1925	тип из урочища Ирэн-Дабасу, Монголия	Американский музей естественной истории, Нью-Йорк, США, № 57873

### 1.5. Морфологические особенности видов рода *Allocricetulus*

Для представителей рода эверсманновых хомячков (*Allocricetulus*) характерны средние размеры тела до 160 мм, и масса до 120 г (наши данные). Притупленная морда, умеренной длины. Глаза крупные, что связано с ночным образом жизни. Уши небольшие, без светлого окаймления, покрытые тонкими волосами. Подошвы лап опушены до мозолей, отрастающие зимой густые короткие волосы могут полностью покрывать их. В отличие от других палеарктических хомячков ноготь на внутреннем пальце передней лапы нередко имеет форму небольшого когтя, а внутренний палец задней лапы сильно укорочен. Хвост равен длине ступни или чуть длиннее, густо опушенный. У его основания растут длинные остевые волосы, которые заходят за половину длины хвоста. мех густой, короткий и бархатистый. Окраска верха тела однотонная от серовато-коричневой до песчано-рыжеватой, брюхо грязно-белое. Между передними лапами бывает желтоватое или бурое пятно, которое не бывает черным. Природных меланистов пока не известно (Виноградов, Громов, 1952; Громов и др., 1963; Слудский и др., 1977; Воронцов, 1982; Громов, Ербаева, 1995; Павлинов и др., 2002; Flint, 1966).

На брюхе, примерно посередине, имеется крупная среднебрюшная железа (glandula abdominalis) (Воронцов, Гуртовой, 1959). Она хорошо развита как у самцов, так и у самок (Воронцов, 1982; Соколов, Чернова, 2001).

Череп с массивным роострумом, короткими зарезцовыми отверстиями (Павлинов и др., 2002). На срединной затылочной кости (basioscapitale) не выражен осевой гребень. Не сильно выражено разделение мышечков на истинные и добавочные. Надмастоидная часть затылочной кости (occipitale) несколько вздута (Воронцов, 1982).

Передние верхние коренные зубы с противолежащими бугорками жевательной поверхности: на нижних они противолежат на М1, но без замкнутых воронкообразных углублений между ними (кроме средней пары бугорков), и чередуются на М2. Небольшая, приблизительно равновеликая передняя пара бугорков М1, расставлена более узко, чем следующая пара и значительно смещена

наружу. В отличие от других палеарктических хомяков и хомячков в основании переднего наружного бугорка M1 нередко имеется небольшой добавочный бугорок в форме зубцеобразного возвышения, далеко не достигающего высоты основного бугра. Передняя пара бугров M1 приблизительно одинаковой величины, и они слабо обособлены друг от друга; M3 составляет около половины M2 (Слудский и др., 1977).

У хомячка Эверсмманна (*A. evermanni*) размеры предельные для рода, длина тела достигает 160 мм. В окраске верха тела преобладают относительно темные, бурые или песчано-охристые тона. На боках туловища проходит резкая граница между темной окраской спины и светлым брюхом. На груди, между передними лапами имеется темное (темно-желтое, бурое) пятно. Лапы белые, хвост белый снизу и темный сверху (Митина, 1959; Громов и др., 1963; Слудский и др., 1977; Громов, Ербаева, 1995; Павлинов и др., 2002). Слуховые барабаны в их передних и внутренних отделах вздуты сравнительно слабо (Громов, Ербаева, 1995).

В пределах вида *A. evermanni* выделяли несколько морфологических форм, различающихся по окраске меха и биотопической приуроченности (Митина, 1959; Воронцов, 1969):

– *A. evermanni evermanni* (= *Mesocricetus microdon*) (типичный хомячок Эверсмманна): обитает в степных ландшафтах от левого берега Волги до Иртыша. На севере — в окрестности Челябинска и Бузулука. Южная граница немного переходит через северную границу Казахстана. Населяет северные районы ареала. Имеет темную буровато-коричневую спину и белое брюшко, с резкой границей между ними. На груди — широкая полоса бурого меха (Прил. 2.1);

– *A. e. beljaevi* (= *A. e. beljaewi*) (пустынный хомячок Эверсмманна): населяют узкую полосу, проходящую через полупустыни и частично пустыни Казахстана от Каспийского моря до Зайсанской котловины. Северная граница немного не доходит до 50°с.ш., за исключением окрестностей г. Семей (Восточно-Казахстанская обл.), где она поднимается немного севернее 50°с.ш. На юге — совпадает с границей ареала вида (Митина, 1959). Окрас спины более светлый,

песчано-палевый, переходящий в белую расцветку брюшка. Имеет желтое пятно на груди (Прил. 1.6);

– *A. e. pseudocurtatus* (*A. evermanni beljaevi pseudocurtatus* nation nov) (Kartavtseva, Vorontsov, 1992) — восток Зайсанской котловины (Казахстан), пески Айгыр-Кум и Дала (Воронцов, Крюкова, 1969). Имеет светло-палевой окрас, без горлового пятна, неотличим по окрасу от монгольского хомячка (Воронцов, Крюкова, 1969; Воронцов, 1982; Kartavtseva, Vorontsov, 1992; Громов, Ербаева, 1995) (Прил. 2.3).

Таким образом, в западной и южной части Зайсанской котловины обитают *A. evermanni beljaevi*, а в восточной и юго-восточной — *A. evermanni pseudocurtatus*.

Второй вид рода — монгольский хомячок (*A. curtatus*) имеет длину тела несколько меньше, чем у хомячка Эверсмманна — до 150 мм. В окраске тела преобладают светло палево-серые тона. Палевые тона в окраске особенно сильно развиты на западе ареала у взрослых хомячков. На востоке – окраска почти чисто серая. Грудное пятно отсутствует (Митина, 1959; Громов и др., 1963; Громов, Ербаева, 1995; Павлинов и др., 2002) (Прил. 2.2). Межтеменная кость черепа очень узкая, вытянутая по краям в длинные отростки. Скуловые дуги широко расставлены, но тонкие. Межглазничный промежуток плоский, без гребня (Банников, 1954). Слуховые барабаны в их передних и внутренних отделах вздуты сильнее, чем у хомячка Эверсмманна, а бугорки жевательной поверхности нижних коренных (кроме передней пары М1) отчетливо чередуются (Громов, Ербаева, 1995).

## **1.6. Географическое распространение видов рода *Allocricetulus***

Хомячок Эверсмманна (*A. evermanni*) широко распространен — от Средней и Нижней Волги на западе до северо-западного Сынцзяна на востоке. Южная граница ареала проходит от северного побережья Каспийского, Аральского морей, оз. Балхаш и до Зайсанской котловины. Северная — доходит до Оренбурга (Рис. 3) (Лебедев, 2012).

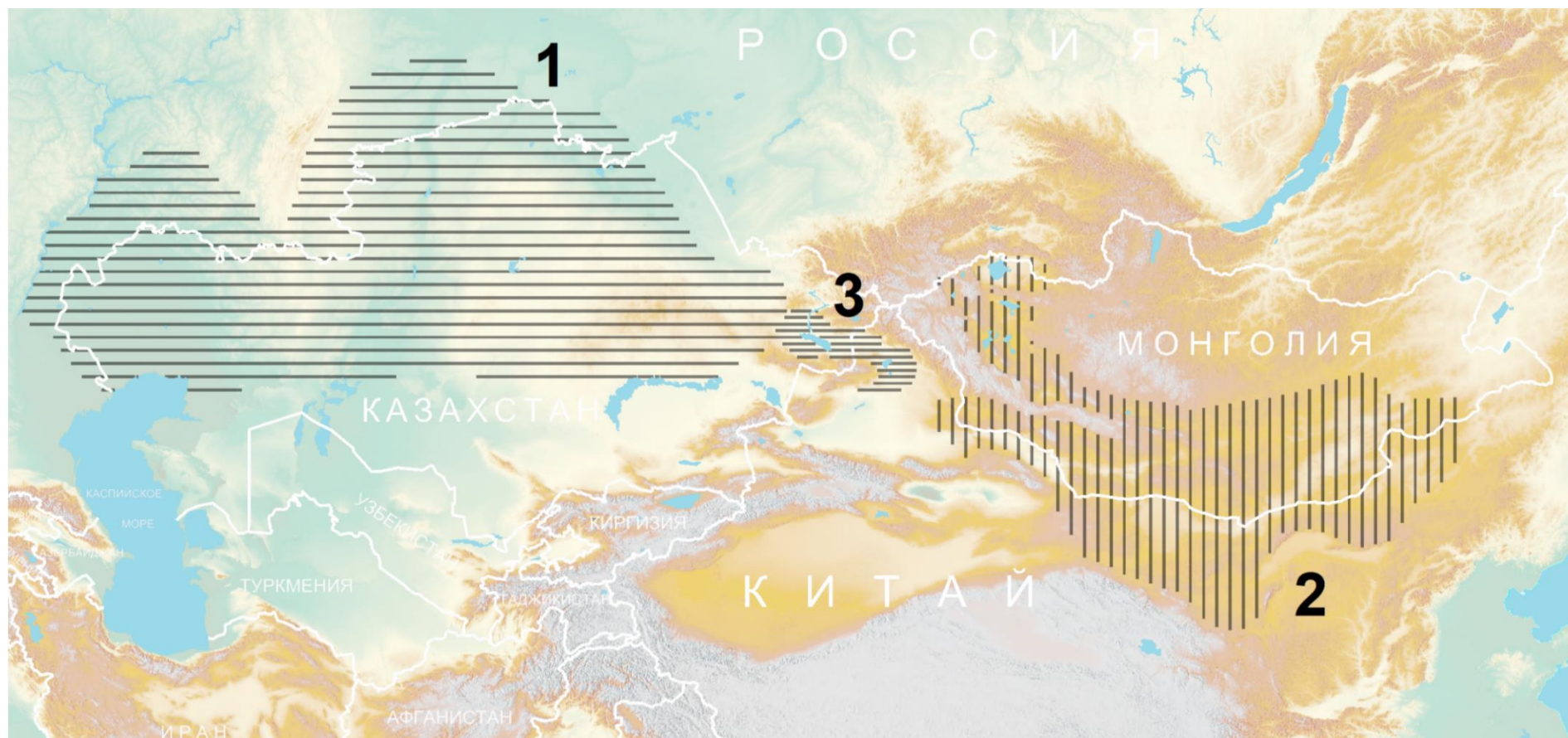
Вид обитает в равнинных степях, полупустынях (в ксерофильных разреженных бурьянистых или кустарниковых зарослях и в местах выхода камней), иногда заходит в пустыни. На севере ареала проникает в лесостепь. Часто селится в агроценозах. В Саратовской области, например, встречается на бахчах. Иногда обнаруживается в постройках человека, вдоль дорог и на пастбищах. В лесопосадках и во всех типах влажных местообитаний практически отсутствует (Рюриков, 2003; Слудский и др., 1977) (Прил. 3.1).

Монгольский хомячок (*A. curtatus*) обитает на востоке аридной части Китая (Внутренняя Монголия, автономные районы Нинся-Хуэйский и Синьцзан, а также провинция Ганьсу) и в Монголии. В России, встречается на юге Респ.Тыва (Рис.3).

Обычно живет в закрепленных песках, а также в солянковых полупустынях (Павлинов и др., 2002). В Республике Тыва этот вид заселяет довольно широкий спектр биотопов (Прил. 3.2). Он встречается в полужакрепленных песках с караганой, в злаково-полынной степи с караганой, в злаково-полынной комплексной степи, в нанофито-лопчатко-полынной комплексной степи, в каменистой степи с караганой и даже на останцах, с выходами коренных пород в степи (Флинт, Головкин, 1961; Флинт и др., 1970). Несколько чаще, монгольские хомячки встречались в полужакрепленных песках с караганой. Но везде численность этого вида стабильно низка (Банников, 1954; Флинт, Головкин, 1961).

Что касается *A. e. pseudocurtatus* то ее ареал ограничивается восточной частью Зайсанской котловины и бассейном Черного Иртыша (Казахстан) (Рис. 3; Прил. 3.3).

Хомячок Эверсмманна и монгольский хомячок обитают аллопатрично, что касается формы *A. e. pseudocurtatus*, то она аллопатрична с *A. curtatus* и частично симпатрична с *A. evermanni* (Рис. 3).



**Рисунок 3.** Ареалы *A. evermanni* (1), *A. curtatus* (2) и *A. e. pseudocurtatus* (3), построенные на основе объединения нескольких литературных источников (Воронцов, 1960; Пантелеев, 1998; Соколов, Орлов, 1980; Musser, Carleton, 2005; Flint, 1966; Smith, Xie, 2008) и собственных данных.

### 1.7. Особенности размножения и поведения видов рода *Allocricetulus*

В природе, самки и самцы хомячка Эверсмманна (*A. evermanni*) живут одиночно, вид полигамный (Слудский и др., 1977). Размножение начинается в апреле на юге ареала и несколько позднее, в мае — на севере. Известны случаи зимнего размножения в разных частях ареала (Щепотьев, 1959; Флинт и др., 1970; Слудский и др., 1977; Громов, Ербаева, 1995). Беременные самки встречаются и в сентябре (Алимбаев, 1965; Слудский и др., 1977).

За период размножения самки могут принести на севере ареала 2–3 помета в год, а на юге 3–4 (Громов, Ербаева, 1995). Часть самок-сеголеток также начинают размножаться в год рождения и дают 1–2 выводка (Слудский и др., 1977; Громов, Ербаева, 1995). Пик размножения приходится на июнь (Слудский и др., 1977).

По литературным данным беременность у хомячка Эверсмманна составляет 19 дней (Слудский и др., 1977). По нашим данным 17 дней.

Число эмбрионов на самку варьирует от 3 до 14 в разных частях ареала и весенние выводки достоверно ( $p < 0.05$ ) крупнее осенних (Картбаева, 2010).

Монгольский хомячок (*A. curtatus*), в отличие от хомячка Эверсмманна, более толерантен к особям своего вида и может жить парами, как в лаборатории (Феоктистова и др., 2013), так и в природе, на что указывает в своей книге А.Г. Банников (Банников, 1954). Размножение начинается в марте для лабораторных животных (Феоктистова и др., 2013).

Самки монгольского хомячка могут приносить 2–3 выводка в год. По данным Флинта, Головкина (1961) самки массой до 30 г в размножении не участвуют. Самки массой от 30 до 42 г — начинают размножаться (у части наблюдалась влагалищная пробка), самки массой более 42 г практически все размножаются или имеют темные пятна беременности на матке. У самцов, достигших веса 37 г, начинается сперматогенез.

Литературные данные о продолжительности беременности монгольского хомячка отсутствуют, по нашим данным составляет 17 дней.

Рацион эверсманновых хомячков состоит из различных частей и семян растений, и значительную долю составляют животные корма (насекомые, ящерицы, мелкие грызуны) (Банников, 1954; Алимбаев, 1965; Флинт, Головкин, 1961; Слудский и др., 1977; Воронцов, 1982; Рюриков, 2003; Картбаева, 2010). В естественных условиях потребность в воде удовлетворяется за счет влаги, содержащейся в пище. Среди хомячков Эверсмманна отмечены случаи каннибализма (Воронцов, 1982; Слудский и др., 1977). При исследовании охотничьего поведения было показано, что монгольский хомячок лучше охотиться на насекомых (Левенец и др., 2019, Reznikova et al., 2019), чем хомячок Эверсмманна. Однако последний гораздо более эффективно охотиться на позвоночных животных, включая мышей (собственные наблюдения).

В лабораторных условиях хомячки Эверсмманна во всех случаях, кроме взаимодействия самца с рецептивной самкой, чрезвычайно агрессивны друг к другу (Рюриков, 2003, Феоктистова и др., 2013), в отличие от монгольского хомячка, которого можно содержать парами (Феоктистова и др., 2013). Соответственно у последнего уровень кортизола в течение всего года в два раза ниже, чем у хомячка Эверсмманна (Феоктистова и др., 2013; Кузнецова, 2019). Обнаруженные поведенческие и физиологические различия говорят о достаточно глубоком разделении исследуемых видов по этим параметрам, принципиально важным для успешного размножения.

### **1.8. Кариологические особенности видов рода *Allocricetulus***

По последним литературным данным (Romanenko et al., 2013; Kartavtseva, Surov, 2005) кариотип монгольского хомячка (*A. curtatus*) (Эрзинский р-н, респ. Тыва, Россия) имеет  $2n=20$ , FN=38. Содержит 7 пар больших и средних аутосом (1–7 пары. 6 пара — субметацентрик) (Рис. 4). 8 пара — маленькие метацентрики; 9 пара — единственная пара акроцентричных хромосом среднего размера. Половые хромосомы: X-хромосома имеет почти метацентрическое строение, Y-хромосома — субметацентрическое. С-окрашивание показало, что, у 4 пары (метацентрик) один гомолог имеет четкий С-диапазон, в то время как другой — очень слабый. 6

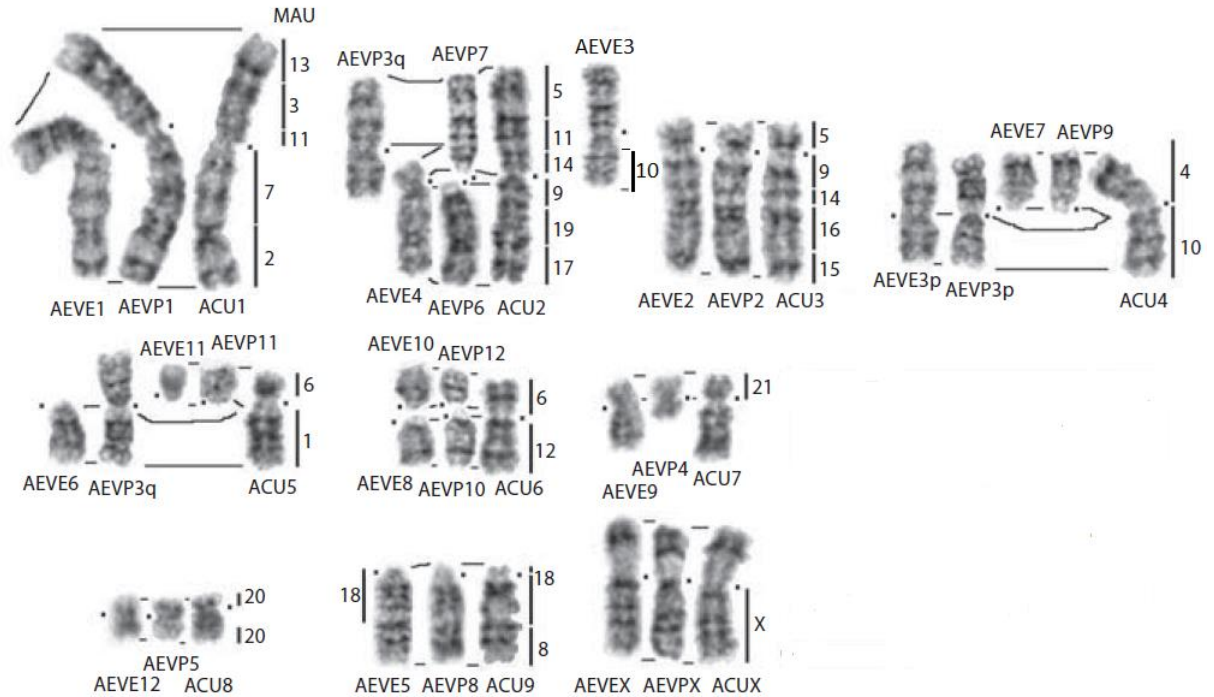


и 9 пары — центромерное С-окрашивание. 7 (маленький субметацентрик) пара гетероморфна: разные размеры и положение С-сегмента на длинном плече (q). X- хромосома имеет С-сегмент в прицентромерной области короткого плеча (p). У Y-хромосомы p-плечо несет С-отрицательные сегменты, а q-плечо имеет большой блок С-гетерохроматина около терминальной области.

Кариотип хомячка Эверсманны (*A. evermanni*) (Саратовская обл., Россия) отличается от монгольского по числу хромосом и плеч  $2n=26$ , FN=40. Он имеет 4 пары больших мета- и субметацентриков (1-4 пары); 6 пар средних (5 пара) и маленьких (6, 7, 8, 10, 11 пары) акроцентриков (в отличие от *A. curtatus*, у которого только одна акроцентричная пара); и 2 пары маленьких субметацентричных аутосом (9 и 12 пары). Половые хромосомы субметацентрики. Центромерный С- сегмент присутствует на всех хромосомах, кроме 2 и 3 пары. С-сегменты на X- хромосоме такие же, как у *A. curtatus*. Присутствует небольшой С- положительный сегмент на p-плече Y-хромосомы и большой участок С- гетерохроматина на q-плече, а также С-отрицательный на дистальном конце q- плеча.

Кариотипы *A. evermanni beljaevi* и *A. evermanni* идентичные по числу хромосом и их морфологии (Kartavtseva, Vorontsov, 1992; Romanenko et al., 2013).

*A. evermanni pseudocurtatus* (Восточный Казахстан) имеет такое же диплоидный набор хромосом ( $2n=26$ ), как и *A. evermanni*, но другое фундаментальное число (FN=38). Также у него 7 акроцентрических пар (у *A. evermanni* 6 пар). Аутосомные пары с 1 по 5 и X-хромосома — мета- и субметацентрики. На всех хромосомах присутствуют различные центромерные С- сегменты.



**Рисунок 4.** Сравнение кариотипов хомячков рода *Allocricetulus*.

AEVE = *A. evermanni*; AEVP = *A. e. pseudocurtatus*; ACU = *A. curtatus*.

(•) — позиция центромеры. (|) — локализация хромосомных сегментов для *M. auratus* (MAU) (по Romanenko et al., 2013).

Используя метод ДНК-гибридизации (Romanenko et al., 2013), было установлено соответствие между кариотипами видов рода *Allocricetulus* (Рис. 4). Показано, что G-окраска 1 пары (MAU13/3/11a/7/2) всех трех форм одинакова и является отличительной чертой этого рода. Также общие для всех следующие хромосомные сегменты MAU5/9/14/16/15 (3 пара у *A. curtatus* и 2 пары у *A. e. evermanni* и *A. e. pseudocurtatus*), MAU8/18 (5 пара у *A. e. evermanni*, 8 — *A. e. pseudocurtatus*, 9 — *A. curtatus*) и MAUX.

Для хомячка Эверсмэнна уникальными являются хромосомные сегменты MAU14/9/19/17 (4 пара) и MAU10/11/15 (3 пара).

У эверсманновых хомячков только для кариотипа *A. e. pseudocurtatus* характерно наличие MAU10/1 (3 пара) также, как и для некоторых других видов (*Cricetulus barabensis* sensu stricto, *C. longicaudatus*, *C. migratorius*, *Cricetus Cricetus*). В кариотипе *A. e. pseudocurtatus* есть гомологичные по G-окраске

хромосомы как для *A. e. evermanni* (6 – 4, 7 – 6, 9 – 7, 9 – 4, соответственно) так и для *A. curtatus* (7 – 2р; 1 – 1, соответственно).

Различия между кариотипами *A. curtatus* и *A. evermanni* определяются не менее чем четырьмя робертсоновскими перестройками (слияниями и транслокациями), а различия между *A. evermanni* s. s. и *A. e. pseudocurtatus* — тремя, что может свидетельствовать о подвидовом статусе последнего.

*A. curtatus*  $2n=20$ , FN=38: 8M + 8SM + 2A, X — M, Y — SM.

*A. evermanni*  $2n=26$ , FN=40: 4M + 8SM + 12A, X — SM, Y — SM.

*A. evermanni pseudocurtatus*  $2n=26$ , FN=38: 4M + 4SM + 2M/SM + 14A, X — M (Romanenko et al., 2013), Y — SM (Kartavtseva, Surov, 2005).

Однако без проведения тщательного молекулярно-генетического, гибридологического и морфологического анализа нельзя было установить истинный характер взаимоотношений внутри рода. Кроме того, в рамках поставленных в работе задач необходимо было оценить время разделения указанных видов и формы и реконструировать возможный сценарий расселения видов рода.

## ГЛАВА 2. МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

### 2.1. Выбор методик

Для проведения комплексного исследования было выбрано три подхода: гибридологический, морфологический и генетический.

Применение гибридологического анализа важно при обосновании видового статуса, особенно для аллопатрических видов, когда скрещиваемость особей можно проверить только экспериментально. Одним из ведущих критериев вида принято считать репродуктивную изоляцию. Из этого следует, что невозможность получения гибридов при скрещивании двух форм/видов или частичная их фертильность, а также повышенная смертность может рассматриваться, как доказательства их видового статуса, и они могут рассматриваться как «хорошие виды». Но плодовитость гибридов не является показателем того, что родительские формы/виды принадлежат к одному виду, так как есть множество природных изолирующих механизмов, которые нарушаются в неволе. По результатам скрещивания можно только косвенно судить о степени репродуктивной изоляции по таким параметрам как плодовитость или стерильность гибридов, их жизнеспособность и др. Этот метод также не универсален, поэтому мы использовали его в сочетании с морфологическим исследованием гибридов.

Исследования кариотипов гибридов  $F_1$  и  $F_b$  дают возможность судить о филогенетических отношениях между близкими видами.

Морфологический анализ до сих пор не утратил своей актуальности для изучения географической изменчивости животных. Эта методика помогает первично разграничить и диагностировать накопленный материал по морфологической изменчивости и различий в строении черепа у разных групп. Но она не имеет абсолютную, по крайней мере, в настоящее время, разрешающую способность и этот метод остается вспомогательным.

В 1959 г. И.П. Митиной была произведена попытка ревизии *A. evermanni*, *A. evermanni beljaevi* и *A. curtatus* (около 240 экз.), которая показала, что реальность существования этих групп проявляется только в окраске меха. Никаких

вариаций в размерах тела, черепа, его структуре обнаружено не было. Мы решили перепроверить эти данные, используя усовершенствованные методы математического анализа и новый материал, накопленный за прошедшие годы.

«Молекулярно-генетический анализ стал сегодня почти необходимой частью любого филогенетического таксономического исследования» (Банникова, 2004). При работе с близкими видами предпочтительнее использовать молекулярные маркеры с высокой скоростью изменчивости, например, гены митохондриальной ДНК (мтДНК) и переменные последовательности ядерной ДНК. Учитывая, что разные участки ДНК имеют не одинаковый темп и характер эволюции, как и другие признаки, в молекулярном анализе следует использовать несколько таких локусов.

## **2.2. Морфологический анализ**

Для морфологического анализа (анализ стандартных промеров тела и краниометрический) были изучены коллекции эверсманновых хомячков Зоологического музея МГУ (ЗМ МГУ), Москва и Зоологического института РАН (ЗИН РАН), Санкт-Петербург.

### *Анализ стандартных промеров тела*

Всего было проанализировано 227 взрослых животных из 78 локалитетов (Табл. 3, Прил. 5).

Для сравнения морфологической изменчивости эверсманновых хомячков были сформированы выборки с полным набором промеров тела (длина тела, длина хвоста, длина задней ступни, длина уха) и вес.

Сравнение выборок по отдельным показателям проводили с помощью двух непараметрических критериев: Краскела-Уоллиса (Kruskal-Wallis test) с последующим post hoc тестом (Dunn's test). Статистические расчеты выполнены в программе Statistica 10.

**Таблица 3.** Материал морфологического анализа эверсманновых хомячков (по материалам ЗМ МГУ и ЗИН РАН). Дополнительная информация указана в приложении 5.

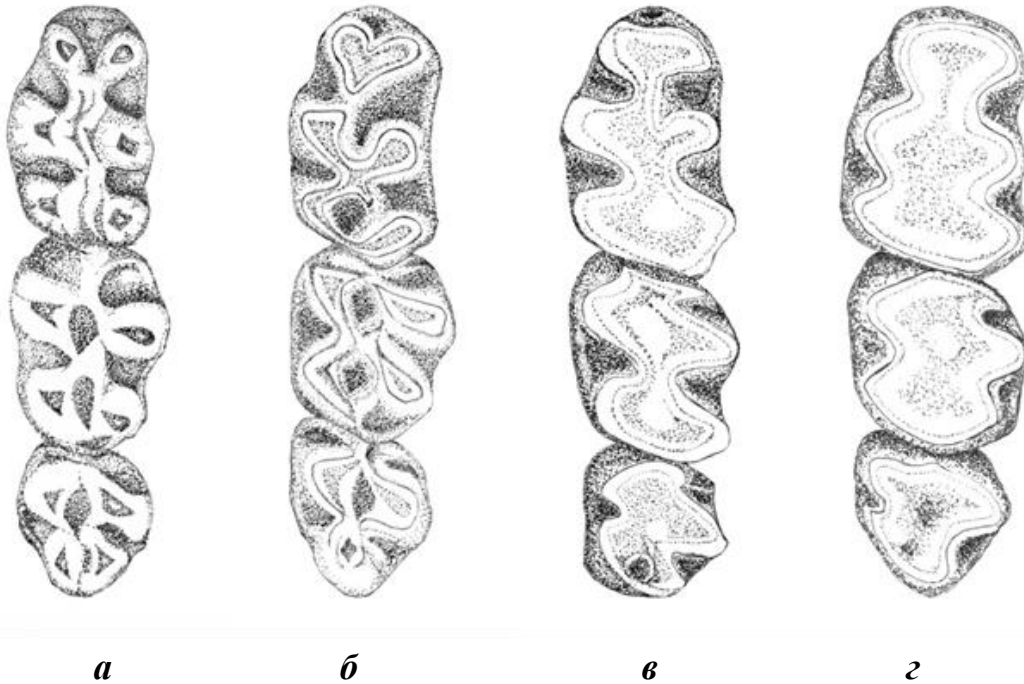
Вид	Количество особей	
	самцы	самки
<i>A. evermanni</i>	37	33
<i>A. e. pseudocurtatus</i>	45	38
<i>A. curtatus</i>	40	34

#### Краниометрический анализ

«Всего было исследовано 160 черепов хомячков рода *Allocricetulus* из 76 локалитетов (Рис. 6, Табл. 4). Для каждого черепа было проведено 28 измерений: кондило-инцизивная длина (CIL), длина костной орбиты (OL), ширина мозговой капсулы в области чешуйчатых костей (BCWS), ширина мозговой капсулы в области мастоидных отростков (BCWM), затылочная высота мозговой капсулы (BCHB), высота мозговой капсулы на уровне М3 (третьего моляра) (BCHP), межглазничная ширина (IOW), ширина рострума в области подглазничных отверстий (ROSW), минимальная высота рострума (ROSH), ширина алисфеноидной области (ASW1), длина резцовых отверстий (IFL), длина неба (PALL), длина базисфеноидного отдела (SPHL), ширина неба (минимальная) (PALW), ширина задненебной вырезки (MESFW), кондило-орбитальная длина (COL), длина верхней диастемы (DIAL), ширина носовых костей (NASW), ширина I1 (по краю альвеол резцов) (INCW), скуловая ширина (ZYGWP), ширина между зубными рядами на уровне М1 (первого моляра) (M1M1), длина слухового барабана (максимальная) (BULL1), длина слухового барабана в области наружного слухового отверстия (BULL2), высота слухового барабана (BULH), длина верхнего зубного ряда (UDRL), длина М1–М2 (первого и второго моляра) (M12LU), длина М1 (первого моляра) (M1U), ширина М1 (первого моляра) (M1W)» (Гуреева и др., 2020).

Были использованы черепа животных разных возрастов с полностью прорезанными коренными зубами. Учитывались 4 возрастные группы (*juvenis*,

subadultus, adultus, senex), выявленные по степени стертости жевательной поверхности коренных зубов (Рис. 5). Измерения проводились с помощью штангенциркуля и стереомикроскопа Leica-MZ6 (точность 0.1 мм). Полученные данные были прологарифмированы.



**Рисунок. 5.** Возрастные изменения жевательной поверхности коренных зубов эверсманновых хомячков. *а* — juvenis (*Allocricetulus evermanni*, ЗМ МГУ, S-34640) *б* — subadultus (*A. evermanni*, ЗМ МГУ, S-34653), *в* — adultus (*A. evermanni*, ЗМ МГУ, S-9448), *з* — senex (*A. curtatus*, ЗМ МГУ, S-131199).

В анализе были использованы канонические оси (рассчитанные с использованием идентификатора географической выборки в качестве группирующей переменной), а не исходные промеры. Используются два альтернативных метода кластеризации: выборочный иерархический кластерный анализ и поэкземплярная кластеризация методом максимального правдоподобия для выяснения количества и состава групп, составляющих генеральную совокупность данных (Лебедев, Лисовский, 2008).

«Были сформированы первичные выборки ( $n=76$ ), включающие экземпляры, добытые в одной географической точке, для проведения кластерного анализа. Так как большие выборки являются дефицитом в музейных коллекциях, мы объединяли малые выборки, путем подсчета географической дистанции

(программа Geographic Distance Matrix Generator v1.2.3.). По матрице географической дистанции был проведен кластерный анализ методом Варда. В качестве объединенных выборок использовали кластеры точек, географическая дистанция внутри которых не превышала 670 км, таких кластеров было 17» (Гуреева и др., 2020) (Рис. 6, Табл. 4).

Для анализа использовали алгоритм невзвешенного среднего (UPGMA) на основании матрицы дистанции Махаланобиса между центроидами выборок ( $n > 4$ ), с поправкой на объем выборки (Marcus, 1993) с учетом только тех канонических осей, которые вносят достоверный вклад в разделение первичных географических выборок (7 осей из 28). В поэкземплярном анализе методом максимального правдоподобия (алгоритм, реализованный в программе mclust (Fraley, Raftery, 1998; 2002)) оценивали количество, форму и состав кластеров. Также оценивали размерность гиперпространства, соответствующего данному набору кластеров, и определяли набор переменных (осей), оптимальных для их описания.

В качестве критерия оптимальности использовали модифицированный Байесов информационный критерий (BIC) (Лебедев, Лисовский, 2008; Nanova et al., 2020).

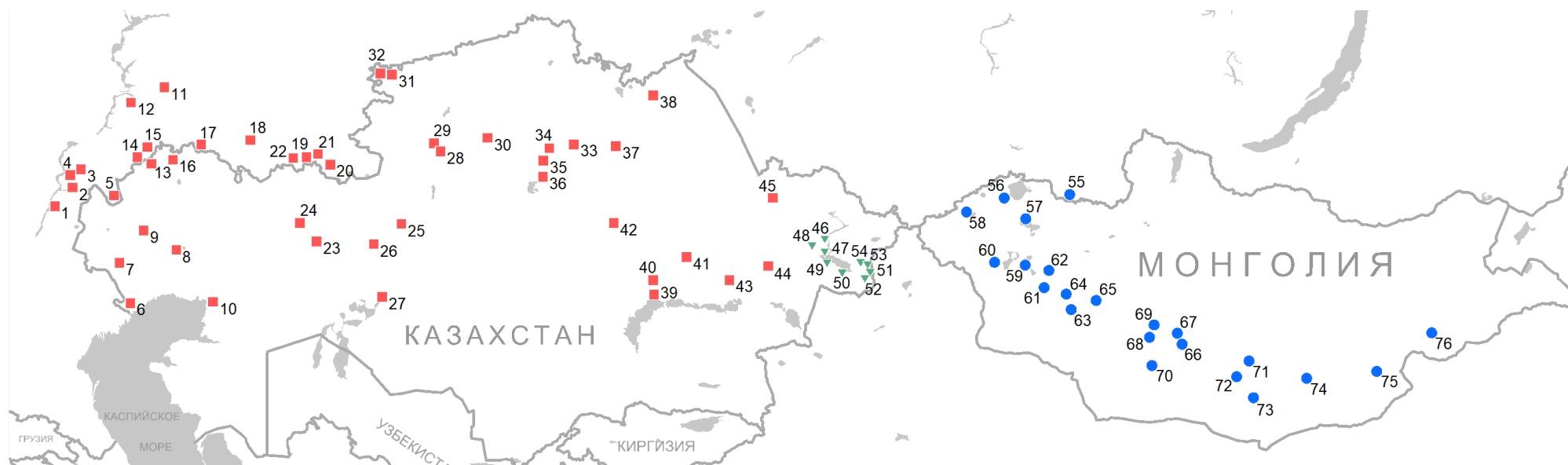
«Исходное пространство было редуцировано до трех компонент после процедуры отбора осей. Отобранная программой mclust модель соответствовала трем гиперсферическим кластерам одинакового объема.

По матрице апостериорных вероятностей (PP) принадлежности к каждому кластеру исследовали состав кластеров. Экземпляр считался достоверно принадлежащим данному кластеру при  $pp > 0.95$ , скорее всего принадлежащим данному кластеру при  $pp > 0.75$ . Ординацию проводили в пространстве канонических осей, где в качестве группирующей переменной выступала географическая выборка с  $n > 4$ .

Сравнение выборок по отдельным промерам проводили с помощью непараметрического критерия Краскела-Уоллиса с последующим post hoc тестом.

Статистические расчеты выполнены в пакетах Statistica 10, mclust (version 2.1-11 for R-language)» (Гуреева и др., 2020).





**Рисунок 6.** Точки сбора материала для краниометрического анализа рода *Allocricetulus*:

■ — *A. evermanni*; ▼ — *A. e. pseudocurtatus*; ● — *A. curtatus*.

Дополнительная информация указана в таблице 4.

**Таблица 4.** Список образцов, использованных для краниологического анализа. Дополнительная информация по локалитетам указана в приложении 4.

Номер группы	Название группы	Локалитет (номер на Рис. 6)	Количество	Ваучер
1	Саратов	Ae_Bikovo (1)	1	85621 ZIN
		Ae_Valyevka (2)	1	36465 ZIN
		Ae_Sar (3)	10	169929 ZMMU
				169936 ZMMU
				169937 ZMMU
				171565 ZMMU
				171566 ZMMU
				171567 ZMMU
				171568 ZMMU
				171569 ZMMU
1	Саратов	Ae_Bizuyk (4)	10	171570 ZMMU
				171571 ZMMU
				171982 ZMMU
				171986 ZMMU
				171987 ZMMU
				172382 ZMMU
				172384 ZMMU
				173464 ZMMU
				173467 ZMMU
				173468 ZMMU
		173469 ZMMU		
		173470 ZMMU		
		25553 ZIN		
2	Каспий	Ae_Al-Gai (5)	1 / <b>23</b>	
		Ae_Ganuyskino (6)	1	15030 ZMMU
		Ae_Yshtagan (7)	2	9013 ZMMU
				15028 ZMMU
		Ae_Esbol (8)	1	60757 ZMMU
		Ae_Zhangala (9)	11	34640 ZMMU
				34641 ZMMU
				34642 ZMMU
				34643 ZMMU
				34645 ZMMU
		34646 ZMMU		
		34649 ZMMU		
		34650 ZMMU		
		34651 ZMMU		
		34653 ZMMU		
		34654 ZMMU		
		9446 ZMMU		
		9448 ZMMU		
3	Урал	Ae_Emba (10)	2 / <b>17</b>	
		Ae_Timashevo (11)	1	36468 ZIN
		Ae_Bezenchuk (12)	1	36500 ZIN
		Ae_Taskala (13)	1	35738 ZIN

Номер группы	Название группы	Локалитет (номер на Рис. 6)	Количество	Ваучер
		Ae_Sinegirskii (14)	1	88118 ZIN
		Ae_Pokrovka (15)	1	171974 ZMMU
		Ae_Uralsk (16)	2	15475 ZMMU 15477 ZMMU
		Ae_Tashla (17)	1 / 8	171977 ZMMU
4	Оренбург – Орск	Ae_gOrn (18)	1	52634 ZIN
		Ae_Novosarinsk (19)	1	15029 ZMMU
		Ae_Achebytak (20)	1	15031 ZMMU
		Ae_Saverovka (21)	4	15033 ZMMU 38427 ZMMU 38429 ZMMU
		Ae_Ilinka (22)	1 / 8	52636 ZIN 61344 ZMMU
5	Арал	Ae_Mygodzharskoe (23)	1	15027 ZMMU
		Ae_Zhyryn (24)	4	35037 ZIN 35199 ZIN 35200 ZIN 52639 ZIN
		Ae_KaraKyl (25)	3	8076 ZMMU 8077 ZMMU 8081 ZMMU
		Ae_Irgiz (26)	2	64375 ZMMU 64438 ZMMU
		Ae_Aralsk (27)	3 / 13	6175 ZMMU 6176 ZMMU 6324 ZMMU
6	Наурызум	Ae_NayrzymZap (28)	3	19787 ZMMU 30524 ZMMU 30526 ZMMU
		Ae_Dokychaevka (29)	1	30523 ZMMU
		Ae_Krasivoe (30)	1	19499 ZIN
		Ae_Voroshilovka (31)	1	25549 ZIN
		Ae_Sasikol (32)	1 / 7	36035 ZIN
7	Ақмола	Ae_Shortandi (33)	1	47064 ZIN
		Ae_Astraxanka (34)	1	61314 ZMMU
		Ae_Stepnoe (35)	2	64376 ZMMU 64377 ZMMU
		Ae_Tengiz (36)	1	64378 ZMMU
		Ae_Erementay (37)	1	61311 ZMMU
		Ae_Grabovo (38)	1 / 7	61308 ZMMU
8	Балхаш	Ae_Balxash (39)	1	25731 ZIN
		Ae_BektayAta (40)	1	60457 ZIN
		Ae_Chabartay (41)	1	61841 ZMMU
		Ae_KrasnayaPolyana (42)	1 / 4	136318 ZMMU
9	Аягоз	Ae_Madeniet (43)	1	148165 ZMMU

Номер группы	Название группы	Локалитет (номер на Рис. 6)	Количество	Ваучер
		Ae_AyagozSE (44)	2	146824 ZMMU 146829 ZMMU
		Ae_Sem (45)	1 / 4	182689 ZMMU
10	Запад Зайсанской котловины	Ap_Bux (46)	3	190827 ZMMU 190829 ZMMU 190830 ZMMU
		Ap_Tas (47)	3	190855 ZMMU 190856 ZMMU 190858 ZMMU
		Ap_Kok (48)	1 / 7	74869 ZIN
11	Юг Зайсанской котловины	Ap_Ajg (49)	10	190831 ZMMU 190833 ZMMU 190840 ZMMU 190841 ZMMU 190842 ZMMU 190846 ZMMU 190847 ZMMU 190848 ZMMU 190849 ZMMU 190851 ZMMU
		Ap_Tygil (50)	1 / 11	46960 ZIN
12	Восток Зайсанской котловины	Ap_MajAig (51)	2	45980 ZIN 74873 ZIN
		Ap_MajZ (52)	2	57134 ZIN 57135 ZIN
		Ap_Dala (53)	1	46090 ZIN
		Ap_Byran (54)	15 / 20	131157 ZMMU 131161 ZMMU 131162 ZMMU 131164 ZMMU 131171 ZMMU 131174 ZMMU 131181 ZMMU 131194 ZMMU 131199 ZMMU 131208 ZMMU 131210 ZMMU 131212 ZMMU 131413 ZMMU 131414 ZMMU 131415 ZMMU
13	Убсунурская котловина	Ac_Tuv (55)	1	188507 ZMMU
		Ac_Ulangom (56)	1	135181 ZMMU
		Ac_Khirgyas-NuurN (57)	1	40067 ZMMU
		Ac_AchitNyr (58)	2 / 5	61755 ZMMU 135180 ZMMU

Номер группы	Название группы	Локалитет (номер на Рис. 6)	Количество	Ваучер
14	Долина озер, Монголия	Ac_XaraNyr (59)	4	119941 ZMMU 119945 ZMMU 119948 ZMMU 121445 ZMMU
		Ac_HovdSE (60)	1	119939 ZMMU
		Ac_Khuysnii-Gobi (61)	2	135177 ZMMU 135178 ZMMU
		Ac_Durbelchzhin (62)	2	135179 ZMMU 170962 ZMMU
		Ac_Dzhirgalang (63)	1	63848 ZMMU
		Ac_BayanY1 (64)	1	63851 ZMMU
		Ac_Tajshir (65)	1 / <b>12</b>	63855 ZMMU
		15	Гобийский Алтай, Монголия	Ac_Orog NuurN (66)
Ac_Zhinst (67)	1			125735 ZMMU
Ac_BonTsagaanNuurS (68)	1			140024 ZMMU
Ac_Taydzhin-Khure (69)	2			52646 ZIN 52647 ZIN
Ac_Shine-Dzhinst40 (70)	2 / <b>8</b>			112679 ZMMU 121766 ZMMU
16	Южная Гоби, Монголия			Ac_MandalOvoo (71)
		Ac_Bylgan (72)	1	164736 ZMMU
		Ac_Xyrmen (73)	1	117143 ZMMU
		Ac_Manlaj (74)	1 / <b>4</b>	133795 ZMMU
17	Юго-восточная Монголия	Ac_Dzhargalant Khuduk (75)	1	140020 ZMMU
		Ac_Ongoln (76)	1 / <b>2</b>	126670 ZMMU

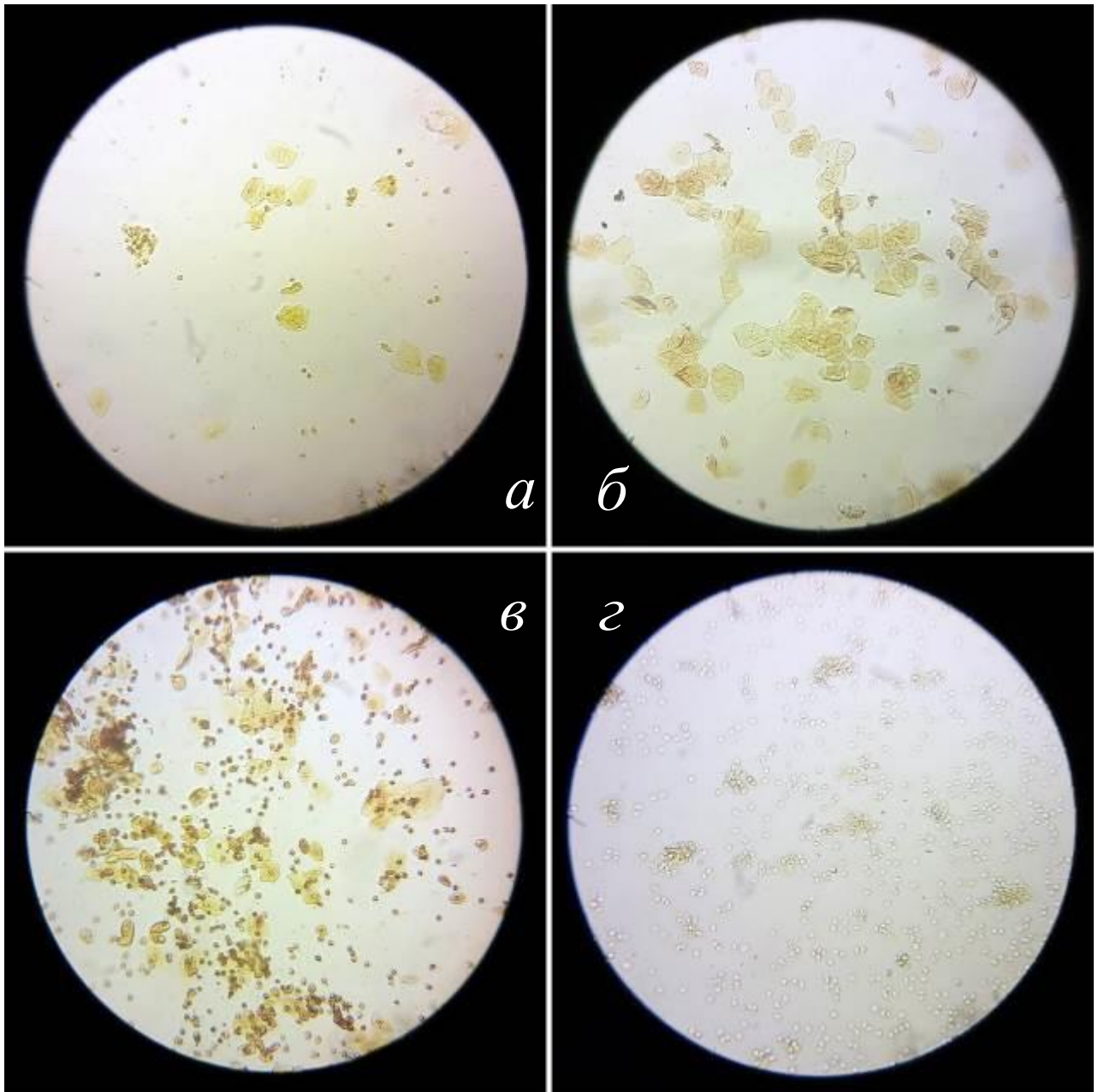
Префикс: Ae\_ — локалитет *A. evermanni*, Ap\_ — локалитет *A. e. pseudocurtatus*,  
Ac\_ — локалитет *A. curtatus*.

### 2.3. Экспериментальная гибридизация

Эксперименты проводили как на животных из природы, так и на 1–2-ом лабораторном поколении. Родительские особи были привезены: монгольский хомячок (*A. curtatus*) — окрестности оз. Торе-Холь, Респ. Тыва, РФ; хомячок Эверсмманна (*A. evermanni*) — вблизи с. Дьяковка, Краснокутский р-н, Саратовская обл., РФ, *A. e. pseudocurtatus* — Зайсанская котловина, бугор Айгыркум, Казахстан.

Работа выполнялась в весенне-летние периоды 2011–2019 гг. на Научно-экспериментальной базе «Черноголовка» ИПЭЭ РАН с использованием животных, входящих в ЦКП «Живая коллекция диких видов млекопитающих». В течение всего времени животных содержали в неотопливаемом помещении при естественном освещении. Возраст особей к началу эксперимента составлял один-два года. Хомячки рода *Allocricetulus* очень агрессивны по отношению к конспецификам, и поэтому их содержали поодиночке в лабораторных клетках размером 26 × 21 × 14 см. В качестве подстилки использовали древесную стружку, для построения гнезда — хлопковую вату. В состав корма входили зерносмесь, комбикорм, овощи, творог, мясо. Все корма давались *ad libitum*.

Опыты проводили в период максимальной активности зверьков в природе (в вечерние часы) на нейтральной территории под наблюдением экспериментатора. Самки ссаживались только в состоянии эструса. Для определения рецептивности ежедневно исследовали вагинальные мазки по методике, описанной для джунгарского хомячка (Яковенко, 1974) (Рис. 7).



**Рисунок 7.** Стадии эстрального цикла самок эверсманновых хомячков (*Allocricetulus*) по вагинальному мазку. *а* – проэструс, *б* – эструс, *в* – метаэструс, *г* – диэструс. Об. 10, ок. 15.

Всего в опытах по гибридизации использовано 14 самок и 15 самцов *A. curtatus*, 17 самок и 4 самца *A. evermanni*, 1 самка *A. e. pseudocurtatus*, а также 5 самок и 4 самца гибридов  $F_1$ , полученных от спаривания самки *A. curtatus* и самца *A. evermanni* (Табл. 5).

**Таблица 5.** Материал для гибридизации в лаборатории. Дополнительная информация по локалитетам указана в приложении 4.

Вид локалитет	Число особей, участвовавших в опытах	
	самки	самцы
<i>A. curtatus</i> — Ac_Tuv	14	15
<i>A. evermanni</i> — Ae_Sar	17	4
<i>A. e. pseudocurtatus</i> — Ap_Ajg	1	—
<b>Лабораторные гибриды 1ого поколения</b>		
$F_1$ (самка <i>A. curtatus</i> × самец <i>A. evermanni</i> )	5	4

Ссаживания проводили следующих сочетаниях (в скобках указаны сокращения):

– конспецифичные (контроль):

[*A. curtatus* × *A. curtatus*] ( $\text{♀AC} \times \text{♂AC}$ ),

[*A. evermanni* × *A. evermanni*] ( $\text{♀AE} \times \text{♂AE}$ );

– гетероспецифичные:

прямые [самка *A. evermanni* × самец *A. curtatus*] ( $\text{♀AE} \times \text{♂AC}$ ),

реципрокные [самка *A. curtatus* × самец *A. evermanni*] ( $\text{♀AC} \times \text{♂AE}$ ),

а также [самка *A. e. pseudocurtatus* × самец *A. curtatus*] ( $\text{♀AP} \times \text{♂AE}$ );

– возвратные:

[самка  $F_1$  (самка *A. curtatus* × самец *A. evermanni*) × самец *A. evermanni*] ( $\text{♀}F_{1(\text{AC} \times \text{AE})} \times \text{♂AE}$ ),

[самка  $F_1$  (самка *A. curtatus* × самец *A. evermanni*) × самец *A. curtatus*] ( $\text{♀}F_{1(\text{AC} \times \text{AE})} \times \text{♂AC}$ ),

[самка *A. curtatus* × самец  $F_1$  (самка *A. curtatus* × самец *A. evermanni*)] ( $\text{♀AC} \times \text{♂}F_{1(\text{AC} \times \text{AE})}$ ),

[самка *A. evermanni* × самец  $F_1$  (самка *A. curtatus* × самец *A. evermanni*)] ( $\text{♀AE} \times \text{♂}F_{1(\text{AC} \times \text{AE})}$ );

– между гибридами первого поколения:



[самка  $F_1$  (самка *A. curtatus* × самец *A. evermanni*) × самец  $F_1$  (самка *A. curtatus* × самец *A. evermanni*)] ( $\text{♀}F_{1(AC \times AE)} \times \text{♂}F_{1(AC \times AE)}$ ).

Полученное потомство, как от родительских видов, так и гибридов, взвешивали, определяли среднюю массу детеныша в помете при рождении, число детенышей, массу особей, достигших половой зрелости, сроки формирования ушной раковины, лап, резцов, открытие глаз, а также длину беременности.

### 2.3.1. Цитогенетический анализ

Исследование кариотипов и анализ хромосом гибридов проводилось в Лаборатории сравнительной этологии и биокommunikации ИПЭЭ РАН. Кариотипированы 2 хомячка-гибрида полученных от прямого и обратного скрещивания *A. evermanni* и *A. curtatus* (Табл. 5).

Метафазные пластины для анализа получали, используя метод высушенных препаратов В.Н. Орлова (Орлов и др., 1976) с незначительными видоизменениями.

Внутрибрюшинно с помощью инсулинового шприца зверькам вводился раствор колхицина (0,04%) из расчета 0,01 мл на 1 г веса. Спустя 40-60 мин животные забивались, извлекали и отчищали от прилегающих мышц бедренные кости и голени. Костный мозг вымывали из костей нагретым до 37°C раствором PBs (фосфатно-солевой буфер), используя инсулиновый шприц. Затем пробирки с вымытым костным мозгом центрифугировали при 1000 об/мин в течение 5 мин.

Следом аккуратно шприцом собирали надосадочную жидкость. К осадку добавляли 5 мл раствора KCl, предварительно нагретого до 37°C, ставили на 15 мин на водяную баню. Далее пробирки ставили в центрифугу на 5 мин при 1000 об/мин, предварительно выровняв объем пробирок раствором KCl.

Надосадочную жидкость собирали шприцом и по стенке пробирки добавляли холодного фиксатора (3:1 метиловый спирт и ледяная уксусная кислота). Выдерживали 15 мин. Центрифугировали 5 мин при 1000 об/мин. Далее сменяли фиксатор на свежий. Эту процедуру повторяли 2 раза, в промежутках между ними осадок ресуспензировали при помощи инсулинового шприца. После последней

открутки и удаления надосадочной жидкости в пробирку доливали 1,5 мл фиксатора.

#### Приготовление метафазных пластин

В фиксаторе осадок ресуспензировали и капали суспензией клеток с высоты ~30 см на холодное предметное стекло несколько раз. Предметное стекло оставляли сохнуть не менее чем на сутки. Перед непосредственным окрашиванием метафазных пластин, стекло помещали на 15 с в раствор трипсина (0,25%), нагретый до 25°C. Далее предметное стекло ополаскивали в 2×SSC-буфере (в 1 л дистиллированной воды растворить 17,53 г хлористого натрия и 8,82 г цитрата натрия). После препарат окрашивали в течение 1 мин красителем Гимза (2% – на 50 мл дистиллированной воды 1 мл красителя Гимза). Предметное стекло ополаскивали в дистиллированной воде и высушивали.

#### Поиск и анализ метафазных пластинок

Для поиска метафазных пластин использовали микроскоп Leica 1000 при увеличении в 100 или 200 раз (объектив ×20 или ×40). Под иммерсионным объективом ×100 проводили анализ и фотографирование пластин (камера DFC 295). Анализировали число хромосом в метафазной пластинке и их форму.

### **2.4. Молекулярно-генетический анализ**

Материалом для данного исследования послужили пробы тканей, собранные во время полевых сезонов 2007–2017 гг. в России (Саратовская обл.), в Республиках Казахстан, Тыва, в том числе автором и в Монгольской Народной республике экспедиционным отрядом в составе Совместной Российско-Монгольской комплексной биологической экспедиции РАН. Из ряда локалитетов (Оренбургская, Омская области) образцы тканей животных были предоставлены коллегами.

Объем исследованного материала составил 142 образца из 25 локалитетов (Рис. 8, Табл. 6, 8, Прил. 4). Перечень всех использованных экземпляров дан в приложение 5.



**Рисунок 8.** Точки сбора материала для молекулярно-генетического анализа рода *Allocricetulus*:

■ — *A. evermanni*; ▼ — *A. e. pseudocurtatus*; ● — *A. curtatus*.

**Таблица 6.** Размер выборок хомячков рода *Allocricetulus*, использованных для анализа митохондриальных генов *cytb*, D-loop и ядерных генов (GHR, DBY1). Дополнительная информация по локалитетам указана в приложении 4.

Карта	Локалитет обозначение	Количество			
		<i>cytb</i>	D-loop	GHR	DBY1
1	Ae_Sar	33	33	36	8
2	Ae_Orn	4	4	4	2
3	Ae_Oms	4	4	4	3
4	Ae_Tyr	6	6	6	5
5	Ae_Shi	3	3	3	2
6	Ae_Kud	3	3	2	-
7	Ae_Sem	3	3	3	2
8	Ap_Kok	3	3	3	-
9	Ap_Bux	5	5	6	-
10	Ap_Tas	9	9	9	5
11	Ap_Ajg	38	38	39	15
12	Ap_Maj	1	1	1	1
13	Ac_Tuv	9	9	9	3
14	Ac_XaraNyr	1	1	2	2
15	Ac_Sharga	3	3	3	2
16	Ac_Biger	1	1	1	1
17	Ac_Delger	1	1	3	2
18	Ac_Baatsagaan	1	1	1	-
19	Ac_Bogd	1	1	1	1
20	Ac_MandalOvoo-Sant	1	1	1	-
21	Ac_Borzhigin	1	1	1	1
22	Ac_Deren	1	1	1	-
23	Ac_Urgun	1	1	1	-
24	Ac_Bayandelger	1	1	1	-
25	Ac_Dariganga	1	1	1	-
	<i>Всего</i>	<i>137</i>	<i>137</i>	<i>142</i>	<i>55</i>

Префикс: Ae\_ — локалитет *A. evermanni*, Ap\_ — локалитет *A. e. pseudocurtatus*,  
Ac\_ — локалитет *A. curtatus*.

### ***2.4.1. Пробоподготовка и молекулярно-генетический анализ***

Молекулярно-генетический анализ проводился на базе Кабинета методов молекулярной диагностики ИПЭЭ им А.Н. Северцова РАН.

#### Выделение ДНК

Выделение ДНК из фиксированных этанолом тканей (ушной хрящ, пальцы, мышцы, печень) проводили либо вручную, используя набор реагентов Diatom™ DNA Pre 200 (ООО “Лаборатория Изоген”, Москва, Россия), либо на процессоре магнитных частиц KingFisher Flex Magnetic Particle Processor (Thermo Scientific, Финляндия) с использованием набора реагентов InviMag tissue DNA Mini Kit/KF96 (Strattec Molecular, Германия) по инструкциям производителей. Растворы ДНК хранили при температуре -18°C.

#### Аmplификация ДНК / Полимеразная цепная реакция (ПЦР)

Для филогенетического анализа мтДНК были амплифицированы фрагменты гена цитохрома *b* — *cytb* (1128 п.н.) и контрольный регион — D-loop (857 п.н.). Анализ ядерной филогении проводился с использованием двух маркеров, включающих частичную последовательность экзона гена рецептора гормона роста — GHR (862 п.н.) и частичную последовательность интрона гена, ответственного за сперматогенез на Y-хромосоме — DBY1 (635 п.н.).

Реакционная смесь общим объемом 20 мкл включала: 4 мкл смеси 5X MasDDTaqMIX-2025 (ЗАО “Диалат Лтд.”, Москва, Россия), 4,5 мкл ДНК-матрицы, 2,5 водные растворы двух праймеров (синтезированны ЗАО “Синтол”, Москва, Россия) и 9 мкл H<sub>2</sub>O. Все опыты выполнены на приборе Biorad DNA Engine Tetrad 2 Peltier Thermal Cycler.

Аmplификация последовательностей *cytb* (1128 п.н.) проводили с комбинацией праймеров L14728 и H15985 (Табл. 7). Условия амплификации:

- 95°C / 3 мин – предварительная денатурация;
  - 95°C / 30 с – денатурация матрицы,
  - 54°C / 1 мин – отжиг праймеров,
  - 72°C / 1 мин 20 с – элонгация цепи;
- } 30x

– 72°C / 5 мин – дополнительная элонгация.

Аmplификацию частичной последовательности D-loop (857 п.н.) проводили с комбинацией праймеров DL2 и H00651 (Табл. 7). Условия амплификации:

- 95°C / 5 мин – предварительная денатурация;
  - 95°C / 45 с – денатурация матрицы,
  - 54°C / 1 мин – отжиг праймеров,
  - 72°C / 1 мин 30 с – элонгация цепи;
  - 72°C / 7 мин – дополнительная элонгация.
- } 35x

Аmplификация частичной последовательности GHR (862 п.н.) проводили с комбинацией праймеров ghr\_cric\_F и ghr\_arvic\_R (Табл. 7). Условия амплификации:

- 94°C / 3 мин – предварительная денатурация;
  - 94°C / 1 мин – денатурация матрицы,
  - 62°C / 1 мин 30 с – отжиг праймеров,
  - 72°C / 2 мин – элонгация цепи;
  - 72°C / 6 мин – дополнительная элонгация.
- } 35x

Аmplификацию частичной последовательности DBY1 (635 п.н.) проводили с комбинацией праймеров CB-DBY1-F2 и DBY1-R (Табл. 7).

Условия амплификации:

- 94°C / 3 мин – предварительная денатурация;
  - 94°C / 30 с – денатурация матрицы,
  - 53°C / 1 мин – отжиг праймеров,
  - 72°C / 1 мин – элонгация цепи;
  - 94°C / 30 с – денатурация матрицы,
  - 57°C / 1 мин – отжиг праймеров,
  - 72°C / 1 мин – элонгация цепи;
  - дополнительная элонгация – 72°C – 6 мин.
- } 15x
- } 20x

Визуализация полученных ПЦР фрагментов выполнялась с помощью электрофореза с добавлением бромистого этидия.

Полученные ПЦР продукты очищали переосаждением в 0,15 М растворе ацетата натрия в 96% этаноле с последующей промывкой 70% этанолом. Контроль результата проводили с помощью электрофореза в 1,5% агарозном геле в присутствии бромистого этидия.

#### Секвенирование

Секвенирование проводилось в обоих направлениях с использованием набора BigDye™ Terminator v. 3.1 (Applied Biosystems, США) по инструкции производителя на приборе ABI 3500 (США).

Нуклеотидные последовательности, полученные в данной работе, были депонированы в GenBank под регистрационными номерами: для *cytb* ON261873– ON261927; для D-loop ON310417– ON310462; для GHR ON310463– ON310496 (Табл. 8).

**Таблица 7.** Праймеры, используемые для амплификации и секвенирования ДНК.

<b>Маркер</b>	<b>Праймер</b>	<b>Последовательность нуклеотидов (5'-3')</b>	<b>Источник</b>
<i>cytb</i>	L14728	GACATGAAAAATCATCGTTGTTATT	Lebedev et al., 2007
	H15985	TAGAATGTCAGCTTTGGGTGCT	Ohdachi et al., 2001
D-loop	DL2	CTCCACCAGCACCCAAAGCTG	Xie, Zhang, 2005
	H00651	ТААСТGCАGААGGCTAGGACСAAACCT	Xie, Zhang, 2005
GHR, ЭКЗОН	ghr_cric_F	GGCATTTCATGATAACTACAAATCTGA	Lebedev et al., 2018a
	ghr_arvic_R	АТАGССACACGAGGAGAGGAACT	Lebedev et al., 2018a
DBY1, интрон	DBY1_F	GGCTGGGCATTGGTGGCA	Hellborg, Ellegren, 2003
	DBY1_R	GAGCATCATAGCCACTTCGACCAT	Hellborg, Ellegren, 2003



**Таблица 8.** Список образцов рода *Allocricetulus*, использованных для молекулярно-генетического анализа. Дополнительная информация по локолитетам указана в приложении 4.

Карта	Локалитет	Номер	Название	Номер в Genbank			DBY1	
				<i>cytb</i>	D-loop	GHR		
1	Ae_Sar	4234	Sar039	<b>ON261873</b>	<b>ON310417</b>	<b>ON310463</b>		
		4235	Sar048	<b>ON261874</b>	<b>ON310418</b>			
		4236	Sar052	ON261874	ON310418	<b>ON310464</b>		
		4263	Sar076	<b>ON261875</b>	<b>ON310419</b>			
		4237	Sar101	<b>ON261876</b>	ON310418	<b>ON310465</b>		
		4238	Sar123	<b>ON261877</b>	ON310418	<b>ON310466</b>		
		P135	Sar135	ON261876	ON310418			Sar135
		4536	Sar156	<b>ON261878</b>	ON310418	<b>ON310467</b>		
		4239	Sar169	ON261876				
		4240	Sar401	ON261876	ON310418			
		4241	Sar402		ON310418	<b>ON310468</b>		
		4242	Sar403	ON261876	ON310418	<b>ON310469</b>		Sar403
		4243	Sar404	ON261876	ON310418			
		406	Sar406	ON261876	ON310418			
		411	Sar411	ON261876	ON310418			
		4244	Sar412					
		4245	Sar413	ON261876	ON310418			
		4246	Sar415	ON261876	ON310418			
		4247	Sar416	<b>ON261879</b>	<b>ON310420</b>			
		4248	Sar417	ON261876	ON310418			
		F418	Sar418	ON261876	ON310418			
		4249	Sar419	ON261876	ON310418	<b>ON310470</b>		
		4250	Sar420	ON261876	ON310418			
		4251	Sar421	ON261876	ON310418	<b>ON310471</b>		
		4252	Sar422	ON261876	ON310418	<b>ON310472</b>		
		4253	Sar423	<b>ON261880</b>	<b>ON310421</b>	<b>ON310473</b>		
		4254	Sar725	<b>ON261881</b>	ON310418		Sar725	

Карта	Локалитет	Номер	Название	Номер в Genbank			DBY1
				<i>cytb</i>	D-loop	GHR	
		4255	Sar727	<b>ON261882</b>	ON310418	<b>ON310474</b>	Sar729 Sar730 Sar731
		4256	Sar728	<b>ON261883</b>	ON310418		
		4257	Sar729	ON261874	ON310418		
		4258	Sar730	ON261876	ON310421		
		4259	Sar731	ON261876	ON310418		
		4260	Sar732	ON261876	<b>ON310422</b>		
		4261	Sar733	ON261876	<b>ON310423</b>		
		4262	Sar734	ON261874	ON310418		
		A293	Sar293				
2	Ae_Orn	4264	Orn00X	<b>ON261884</b>	<b>ON310424</b>	<b>ON310476</b>	Orn061  Orn063
		4265	Orn061	<b>ON261885</b>	<b>ON310425</b>		
		4266	Orn062	<b>ON261886</b>	<b>ON310426</b>		
		4267	Orn063	ON261873	<b>ON310427</b>		
3	Ae_Oms	4268	Oms657	<b>ON261887</b>	<b>ON310428</b>	<b>ON310477</b>	Oms657  Oms807 Oms808
		4269	Oms665	ON261887	ON310428		
		2807	Oms807	<b>ON261888</b>	<b>ON310429</b>		
		2808	Oms808	<b>ON261889</b>	<b>ON310430</b>		
4	Ae_Tyr	3320	Tyr022	<b>ON261890</b>	<b>ON310431</b>	<b>ON310479</b>	Tyr022 Tyr025  Tyr042 Tyr043 Tyr065
		3321	Tyr025	ON261890	ON310431		
		3319	Tyr036	ON261890	ON310431		
		3322	Tyr042	<b>ON261891</b>	<b>ON310432</b>		
		3323	Tyr043	ON261890	ON310431		
		3324	Tyr065	ON261890	ON310431		
5	Ae_Shi	4270	Shi060	<b>ON261892</b>	ON310428		Shi060  Shi081
		4271	Shi071	ON261892	ON310428		
		4272	Shi081	ON261892	ON310428		
6	Ae_Kud	4273	Kud090	<b>ON261893</b>	ON310428	<b>ON310481</b>	
		4274	Kud108	<b>ON261894</b>	<b>ON310433</b>		
		4275	Kud129	ON261893	ON310428		
7	Ae_Sem	4276	Sem072	<b>ON261895</b>	<b>ON310434</b>		

Карта	Локалитет	Номер	Название	Номер в Genbank			DBY1
				<i>cytb</i>	D-loop	GHR	
		4277	Sem092	<b>ON261896</b>	<b>ON310435</b>		Sem092
		4278	Sem099	<b>ON261897</b>	ON310428		Sem099
8	Ap_Kok	3576	Kok576	ON261905	ON310437		
		3577	Kok577	<b>ON261898</b>	<b>ON310436</b>		
		3578	Kok578	<b>ON261899</b>	ON310437		
9	Ap_Bux	4279	Bux005	ON261892	<b>ON310438</b>		
		4280	Bux010	<b>ON261900</b>	ON310437		
		3329	Bux011	ON261900	ON310437		
		4281	Bux012	<b>ON261901</b>	ON310437		
		4282	Bux021	ON261900	ON310437	<b>ON310482</b>	
		4283	Bux028		ON310437		
10	Ap_Tas	3314	Tas010	ON261900	ON310437		Tas010
		3311	Tas014	ON261890	ON310431	<b>ON310483</b>	
		3318	Tas024	ON261892	ON310438		
		3316	Tas033	<b>ON261902</b>	ON310436		
		3310	Tas044	<b>ON261903</b>	<b>ON310439</b>		Tas044
		3315	Tas063	<b>ON261904</b>	ON310437		
		3313	Tas067	ON261901	ON310437		Tas067
		3312	Tas078	ON261900	ON310437		Tas078
		3317	Tas079	ON261905	ON310437		Tas079
11	Ap_Ajg	3308	Ajg005	<b>ON261905</b>	<b>ON310437</b>	<b>ON310484</b>	
		3289	Ajg021	<b>ON261906</b>	<b>ON310440</b>		Ajg021
		3286	Ajg023	<b>ON261907</b>	ON310437		
		3291	Ajg030	ON261905	ON310437		
		3304	Ajg032	<b>ON261908</b>	ON310437		
		3297	Ajg034	ON261908	ON310437		
		3299	Ajg040	ON261907	ON310437		
		3300	Ajg041	ON261905	ON310437		Ajg041
		3301	Ajg047	ON261905	ON310437	<b>ON310485</b>	
		3296	Ajg049	ON261907	ON310437		

Карта	Локалитет	Номер	Название	Номер в Genbank			DBY1
				<i>cytb</i>	D-loop	GHR	
		3305	Ajg052	ON261905	ON310437		Ajg052
		3298	Ajg054	ON261908	ON310437		
		3309	Ajg064	<b>ON261909</b>	<b>ON310441</b>		Ajg064
		3306	Ajg068	ON261908	ON310437		Ajg068
		3290	Ajg069	ON261905	ON310437		
		3307	Ajg070	ON261905	ON310437		Ajg070
		3302	Ajg071	ON261908	ON310437		Ajg071
		3285	Ajg075	ON261906	<b>ON310442</b>		Ajg075
		3292	Ajg080	ON261905	ON310437		
		3303	Ajg081	ON261905	ON310437		
		3293	Ajg083	ON261905	ON310437		
		3294	Ajg084	ON261905	ON310437		
		3295	Ajg088	ON261907	ON310437		
		3287	Ajg091	ON261905	ON310437		
		3288	Ajg094	ON261895	<b>ON310443</b>		Ajg094
		4232	Ajg232	ON261907	ON310437		
		4284	Zai001	ON261905	ON310437		
		4285	Zai003	ON261906	ON310440		Zai003
		4286	Zai016		ON310437	<b>ON310486</b>	
		4287	Zai041	ON261905	ON310437		
		4288	Zai067	ON261905	ON310437		Zai067
		4289	Zai078	ON261905	ON310437		Zai078
		4290	Zai079	ON261905	ON310437	<b>ON310487</b>	
		4291	Zai087	ON261905	ON310437		Zai087
		4292	Zai107	ON261905	ON310437		
		4293	Zai109	ON261905	ON310437		Zai109
		4294	Zai114	ON261905	ON310437		Zai114
		4295	Zai120	ON261905	ON310437		
		4296	Zai121	ON261905	ON310437	<b>ON310488</b>	
12	Ap_Maj	3575	Maj575	<b>ON261910</b>	<b>ON310444</b>	<b>ON310489</b>	Maj575

Карта	Локалитет	Номер	Название	Номер в Genbank			DBY1
				<i>cytb</i>	D-loop	GHR	
13	Ac_Tuv	4297	Tuv003	<b>ON261911</b>	<b>ON310445</b>	<b>ON310490</b>	Tuv009  Tuv012 Tuv014
		4298	Tuv007	ON261911	<b>ON310446</b>	<b>ON310491</b>	
		4299	Tuv009	ON261911	ON310446		
		4300	Tuv011	<b>ON261912</b>	<b>ON310447</b>		
		4301	Tuv012	<b>ON261913</b>	<b>ON310448</b>		
		4302	Tuv014	ON261912	<b>ON310449</b>		
		4303	Tuv015	ON261912	ON310446		
		4304	Tuv071	ON261913	<b>ON310450</b>		
		4305	Tuv736	<b>ON261914</b>	ON310449		
14	Ac_XaraNyr	A178	MNR178				MNR178
		4306	MNR179	<b>ON261915</b>	<b>ON310451</b>	<b>ON310492</b>	MNR179
15	Ac_Sharga	2817	MNR817	<b>ON261916</b>	<b>ON310452</b>	<b>ON310493</b>	MNR818 MNR819
		2818	MNR818	<b>ON261917</b>	<b>ON310453</b>		
		2819	MNR819	<b>ON261918</b>	<b>ON310454</b>		
16	Ac_Biger	4307	MNR016	<b>ON261919</b>	<b>ON310455</b>		MNR016
17	Ac_Delger	4309	MNR140	<b>ON261920</b>	ON310449		MNR820 MNR821
		2820	MNR820			<b>ON310494</b>	
		2821	MNR821			<b>ON310495</b>	
18	Ac_Baatsagaan	4509	MNR509	<b>ON261921</b>	<b>ON310456</b>		
19	Ac_Bogd	2816	MNR816	<b>ON261922</b>	ON310457		MNR816
20	Ac_MandalOvoo-Sant	4308	MNR038	ON261922	<b>ON310457</b>		
21	Ac_Borzhigin	4537	MNR537	<b>ON261923</b>	<b>ON310458</b>	<b>ON310496</b>	MNR581
		3581	MNR581				
22	Ac_Deren	4538	MNR538	<b>ON261924</b>	<b>ON310459</b>		
23	Ac_Urgun	4539	MNR539	<b>ON261925</b>	<b>ON310460</b>		
24	Ac_Bayandelger	3663	MNR663	<b>ON261926</b>	<b>ON310461</b>		
25	Ac_Dariganga	3662	MNR662	<b>ON261927</b>	<b>ON310462</b>		

Жирным шрифтом отмечены образцы, депонированные в Genbank.

## 2.4.2. Молекулярно-филогенетические методы

### Филогенетический анализ

Филогенетический анализ проводился на объединенной последовательности митохондриальных генов *cytb* и D-loop (1985 п.н.) и на двух ядерных генах: GHR (862 п.н.) и DBY1 (ген Y-хромосомы) (635 п.н.). Совмещение полученных индивидуальных последовательностей и их выравнивание (алгоритм ClustalW) проводили с помощью программы BioEdit v7.2.5 (Hall, 1999) с коррекцией вручную.

Для филогенетических построений на основе объединенной последовательности *cytb* и D-loop использовали 134 образца хомячков рода *Allocricetulus*. Медианные сети для гаплотипов объединенной последовательности *cytb* и D-loop были построены с использованием программы PopArt 1.7 методом Median Joining (Leigh, Bryant, 2015). Список встречающихся в выборке гаплотипов был составлен на основании данных программы PopArt. Также в дополнение были построены деревья отношений между гаплотипами методом связывания ближайшего соседа (NJ) (Saitou, Nei, 1987) по p-расстояниям в программе Mega 11 (Tamura et al., 2021) и рассчитаны бутстрэп-поддержки ветвей (1000 реплик) (Felsenstein, 1985).

Филогенетические отношения между гаплотипами объединенной последовательности генов *cytb* и D-loop реконструировали с помощью методов максимального правдоподобия (ML) с использованием программы IQ-TREE2 (Minh et al., 2020). Было получено оптимальное дерево и определено оптимальное разбиение последовательности *cytb* на партиции, а также определены оптимальные модели эволюции для этих партиции. Решение задач проходило на основании критерия BIC с использованием алгоритма ModelFinder (Kalyaanamoorthy et al., 17). Использованные модели: для *cytb* 1, 2, 3 позиции — TNe+I, HKY+F+I, TIM2+F+G4, соответственно и для D-loop — HKY+F+I+G4. Поддержка клад (ветвлений) определялась с помощью метода UltraFast Bootstrap (Minh et al., 2013) на основании 10000 повторностей.

Также филогетические деревья строили с помощью Байесова анализа с использованием МСМС алгоритма, реализованного в программе MrBayes 3.2.7 (Ronquist et al., 2012). Для каждой позиции кодона использовалась своя модель, соответствовавшая ML анализу (для *cytb* позиции 1, 2, 3: nst=6 rates=propinv (GTR+I), nst=2 rates=propinv (HKY+I), nst=6 rates=gamma (GTR+G) и для D-loop: nst=2 rates=invgamma (HKY+I+G)). Длина цепи была 3 млн шагов. Для исследования сходимости использовали Tracer 1.7 (Rambaut, Drummond, 2018).

#### Расчет времен дивергенции

Дополнительный анализ был проведен в \*BEAST 1.8.4 (Drummond et al. 2012). Выбор модели и разделение на партиции был как в ML анализе. Длина цепи 50 млн. Использовалась модель нестрогих часов (relaxed clock). Распределение скоростей эволюции было логнормальным. Большинство априорных распределений оставляли по умолчанию. Априорное распределение для длин ветвей дерева соответствовало модели death-birth. Калибровочная информация не использовалась (lkz скорость для *cytb* 10.7, sd = 0.036). Для исследования сходимости использовали Tracer 1.7. Из анализа исключались первые 10% генераций (burnin); при этом эффективный размер выборки (ESS) для всех параметров был больше 200.

Финальное дерево с поддержками для клад (апостериорные вероятности) реконструировали в TreeAnnotator 1.8.4 входящей в пакет Beast.

Деревья визуализировали в программе FigTree 1.4. (<http://tree.bio.ed.ac.uk/software/figtree/>).

В качестве внешней группы использовались последовательности *Cricetus cricetus* и *Nothocricetulus migratorius*, которые, как было показано ранее образуют единую кладу с родом *Allocricetulus* (Lebedev et al., 2018a,b; Neuman et al., 2006).

Предварительный анализ показал, что использование отдельных последовательностей приводит к неустойчивой структуре дерева из-за тенденции внешней группы объединяться с гаплотипами внутри хорошо поддержанных клад, что разрушает их монофилию и противоречит ожиданиям исходя из принципов молекулярных часов. Вероятно, подобный результат объясняется высоким уровнем различий между родами вследствие высокой скорости эволюции

митохондриальных последовательностей и связанным с этим насыщением. Поэтому чтобы уменьшить эффект насыщения и учесть изменчивость внутри внешних групп, мы использовали в качестве искусственной внешней группы конценсусы отдельно для *Cricetus cricetus* и *Nothocricetulus migratorius*, в которых быстро насыщаемые третьи позиции кодона *cytb* были перекодированы в R/Y, что устраняет из сравнения различия по транзициям между родом *Allocricetulus* и внешней группой. Для D-loop также создали конценсус отдельно для *Cricetus cricetus* и *Nothocricetulus migratorius*, при этом перекодировав всю последовательность в R/Y, что позволило устранить влияние переменных доменов.

Уровень генетических различий для митохондриальных данных, основанный на  $p$ -дистанциях и K2P (Kimura, 1980), оценивался также в программе MEGA 11 (Tamura et al., 2021).

#### Индексы внутривидового генетического разнообразия

Число попарных различий между парами гаплотипов ( $\rho_i$ ) и нуклеотидное разнообразие ( $h_d$ ) оценивали с помощью Arlequin 3.11 (Excoffier et al., 2005) для групп где  $n \geq 5$ .

#### Генетическая структура популяции

Пространственный анализ молекулярной дисперсии (SAMOVA) был проведен с помощью SAMOVA 1.0. (Duranloup et al., 2002). Этот подход определяет группы популяций, географически однородных и максимально дифференцированных друг от друга.

Анализ молекулярной дисперсии (AMOVA) (Excoffier et al., 1992) для оценки вклада группировок разного ранга в существующее разнообразие, проводили с использованием Arlequin 3.11.

Тест Мантеля (Mantel, 1967) был проведен для проверки гипотезы об изоляции расстоянием. Этот тест проведен для *A. evermanni* и *A. curtatus* с помощью Arlequin 3.11.



### Демографическая история

Статистики нейтральности Tajima's D (Tajima, 1989), Fu's Fs (Fu, 1997) были рассчитаны для проверки гипотезы о стабильности популяций ( $n \geq 5$ ), расчеты проводили в Arlequin 3.11.

Для двух ядерных генов GHR и DBY1 были построены медианные сети в программе PopArt 1.7 методом Median Joining (Leigh, Bryant, 2015).

## ГЛАВА 3. РЕЗУЛЬТАТЫ

### 3.1. Результаты лабораторной гибридизации

Аллопатричность ареалов хомячка Эверсманны и монгольского хомячка, разное число (Matthey, 1960) и строение хромосом (Romanenko et al., 2013), особенности морфологии *glans penis*, предполагали сформировавшуюся репродуктивную изоляцию между этими видами (Воронцов, 1982). Относительно *A. e. pseudocurtatus* никаких предположений о возможной гибридизации с *A. evermanni* или с *A. curtatus* ранее не выдвигалось.

В рамках решения первой задачи диссертационной работы нами впервые были проведены опыты по экспериментальной гибридизации видов эверсманновых хомячков (*A. evermanni*, *A. curtatus*) в обоих сочетаниях, а также *A. e. pseudocurtatus* в комбинации ♀ *A. e. pseudocurtatus* × ♂ *A. curtatus* (Табл. 9).

Показано, что процент успешных спариваний (доля спариваний, за которыми следовала беременность) от общего числа ссаживаний самцов с рецессивными самками и количество детенышей в выводке отличались от аналогичных показателей родительских видов (Табл. 9).

При скрещивании в комбинации ♀ *A. evermanni* × ♂ *A. curtatus* получено 2 выводка (1 и 4 детеныша) на 28 ссаживаний. В то время как при реципрокном скрещивании ♀ *A. curtatus* × ♂ *A. evermanni* было получено 3 выводка по 4 детеныша в каждом. При ссаживании ♀ *A. e. pseudocurtatus* × ♂ *A. curtatus* был получен один выводок с рекордным числом детенышей — 9.

Были также получены единичные выводки ( $F_b$ ) между  $F_1$  (♀ *A. curtatus* × ♂ *A. evermanni*) и родительскими видами во всех сочетаниях. Отмечена сложность получения гибридного потомства от пары ♀  $F_1$  (♀ *A. curtatus* × ♂ *A. evermanni*) × ♂ *A. evermanni*: на 26 ссаживаний получен один выводок с одним детенышем, который погиб на вторые сутки жизни.

В случае, когда оба родителя были гибридами ( $F_1$ (♀ *A. curtatus* × ♂ *A. evermanni*)), потомства получено не было (Табл. 9).

Масса тела взрослых особей хомячка Эверсмманна меньше, чем у монгольского, при этом гибридные особи мельче обоих родительских видов на 15–35% (Гуреева и др., 2015). Наличие только одного выводка между ♀ *A. e. pseudocurtatus* × ♂ *A. curtatus* не позволило получить достоверные данные для сравнения с родительскими видами.

Нами впервые были изучены особенности постнатального развития эверсмманновых хомячков (*A. evermanni*, *A. curtatus* и *A. e. pseudocurtatus*) и их гибридов ( $F_1$ ,  $F_b$ ) при содержании в условиях естественного светового и температурного режимов для выяснения становления признаков в онтогенезе и степени их различий. Результаты экспериментальной гибридизации отражены в таблице 10 и приложении 6.1, 6.2, 6.3.

Было изученно 10 выводков монгольского и 8 выводков хомячка Эверсмманна. Среднее число детенышей в выводках — 4. Также изучено 40 детенышей из 11 гибридных выводков. Число детенышей в гибридных выводках  $F_1$  колебалось от 1 до 9, в  $F_b$  — от 1 до 4.

Был установлен точный срок беременности эверсмманновых хомячков и их гибридов ( $F_1$ ), который составляет 17 дней. Только в сочетании ♀ *A. evermanni* × ♂ *A. curtatus* составляет — 18, также как и у гибридов  $F_b$  преимущественно 18 дней (Табл. 10).

У монгольских хомячков ранее было частично прослежено постэмбриональное развитие только одного выводка, который погиб на 14 день жизни (Флинт, Головкин, 1961). В нашей работе мы проследили постнатальное развитие детенышей как монгольского хомячка (10 выводков), так и хомячка Эверсмманна (10 выводков). В приложении 6.1 приводятся параметры развития детенышей с первого по 16 день жизни.

Наши данные свидетельствуют о том, что постнатальное развитие эверсмманновых хомячков и их гибридов происходит в разные сроки (Табл. 10). Так, наиболее быстро прозревают хомячки  $F_b$  (♀ *A. curtatus* × ♂  $F_1$  (♀ *A. curtatus* × ♂ *A. evermanni*)) — 14 дней и последними (16 дней) — хомячки  $F_1$  (♀ *A. curtatus* × ♂ *A. evermanni*). Формирование «взрослых» резцов происходит у всех животных в

одни и те же сроки. Расхождение пальцев на передних и задних конечностях у  $F_1$  происходит с 5 по 12, а у  $F_b$  — с 4 по 11 день.

Хомячки рода *Allocricetulus* и их гибриды развиваются быстро, и фактически к 18 дню жизни становятся полностью самостоятельными, что сходно с другими представителями подсемейства, в частности, с более мелкими хомячками рода *Phodopus* (Феоктистова, 2008).

Таким образом, результаты наших экспериментов показали, что хомячки Эверсмманна и монгольский, несмотря на различия в числе и строении хромосом, а также в морфологии строения *glans penis*, в лаборатории способны давать гибридное потомство. Самки и самцы  $F_1$  фертильны (Табл. 9), но плодовитость самцов-гибридов по сравнению с самцами конспецифических пар снижена.

Проведенный С.Н. Матвеевским анализ СК показал, что у исследованных гибридов между *A. curtatus* и *A. evermanni* выявлялись признаки пахитенного ареста (Гуреева и др., 2015). Тем не менее, в семенниках гибридов сперматозоиды были обнаружены. По-видимому, в некоторых сперматоцитах хромосомы все-таки успешно расходятся из СК-пентавалента, и такие сперматоциты развиваются до образования сперматозоидов. И таким образом гибридные самцы могут давать потомство, что и подтверждается рождением гибридов  $F_b$ .

Сама возможность получения гибридов в лаборатории между формами с разным числом хромосом может свидетельствовать об относительно недавней дивергенции этих видов (что и подтверждается оценкой времени дивергенции по молекулярно-генетическим данным). Однако, наличие затруднений при гибридизации уже говорит о формировании репродуктивных барьеров. Сценарий развития событий, в случае возникновения вторичной зоны симпатрии у эверсманновых хомячков при расширении ареалов прогнозировать сложно. Однако наличие гибридов (причем с самым большим из известных нам для рода *Allocricetulus*) числом детенышей между хромосомной *A. e. pseudocurtatus* и *A. curtatus* говорит в пользу того, что при расширении ареалов в зонах вторичного контакта гибридизация может происходить вполне успешно. Такая ситуация

показана, например, для гибридной зоны при вторичном контакте у двух видов ежей рода *Erinaceus* (*E. europaeus* и *E. roumanicus*) (Zolotareva et al., 2021).

Таблица 9. Данные по гибридизации эверсманновых хомячков (*Allocricetulus*) в лабораторных условиях.

Тип спаривания	Число спариваний	Число выводков	Число детенышей в выводке	Масса тела новорожденных, г	Масса тела взрослых самцов, г	Масса тела взрослых самок, г
Контрольные спаривания						
<i>A. curtatus</i> × <i>A. curtatus</i>	11	10	3–7	2.1±0.05 (n=15)	93.3±5.6 (n=10)	80.5±3.5 (n=10)
<i>A. evermanni</i> × <i>A. evermanni</i>	9	8	4–7	2.1±0.05 (n=10)	71.0±4.4 (n=10)	53.6±2.3 (n=9)
Гибридные спаривания						
Самка <i>A. curtatus</i> × самец <i>A. evermanni</i>	11	3	4	–	58.6±4.4 (n=3)	46.1±1.6 (n=3)
Самка <i>A. evermanni</i> × самец <i>A. curtatus</i>	28	2	1 и 4	–	67.18 (n=1)	52.1±3.1 (n=3)
Самка <i>A. e. pseudocurtatus</i> × самец <i>A. curtatus</i>	–	1	9	–	51.6±7.5 (n=3)	50.3±7.9 (n=3)
Спаривания с участием гибридов первого поколения						
Самка $F_1$ (самка <i>A. curtatus</i> × самец <i>A. evermanni</i> ) × самец <i>A. evermanni</i>	26	1	1	2.2 (n=1)	–	–
Самка $F_1$ (самка <i>A. curtatus</i> × самец <i>A. evermanni</i> ) × самец <i>A. curtatus</i>	3	1	4	2.6±0.05 (n=4)	50.9 (n=1)	43.0 (n=1)
Самка <i>A. curtatus</i> × самец $F_1$ (самка <i>A. curtatus</i> × самец <i>A. evermanni</i> )	9	1	2	–	61.7 (n=1)	–
Самка <i>A. evermanni</i> × самец $F_1$ (самка <i>A. curtatus</i> × самец <i>A. evermanni</i> )	10	2	3–4	2.1±0.1 (n=7)	37.9±3.5 (n=2)	46.4±1.5 (n=2)
Самка $F_1$ (самка <i>A. curtatus</i> × самец <i>A. evermanni</i> ) × самец $F_1$ (самка <i>A. curtatus</i> × самец <i>A. evermanni</i> )	7	–	–	–	–	–

n — число особей.

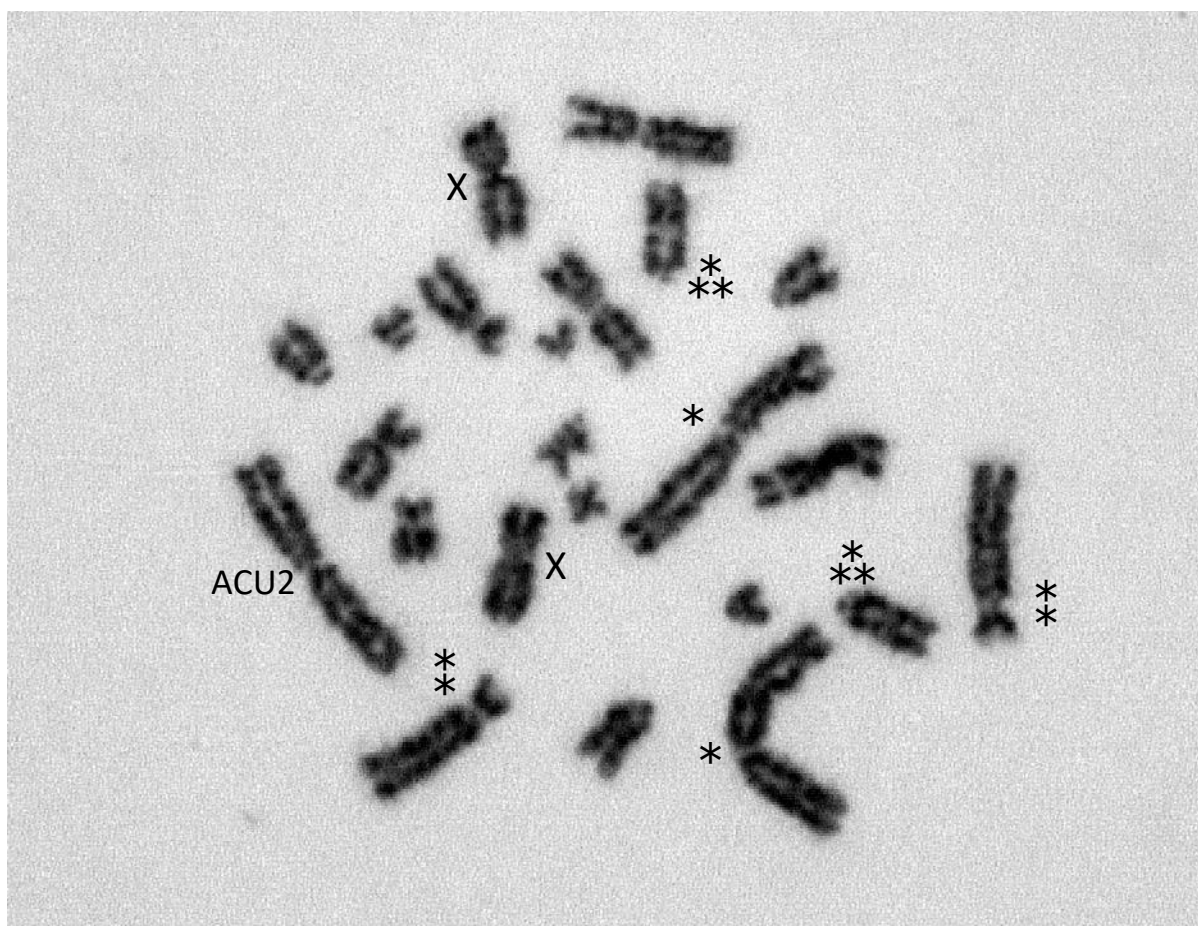
**Таблица 10.** Постнатальное развитие эверсманновых хомячков (*Allocricetulus*) и их гибридов (с первого по 15 день).

Тип спаривания	Длина беременности	«Отлипание» ушной раковины	Формирование «взрослых» резцов	Прозревание	Формирование пальцев на передних конечностях		Формирование пальцев на задних конечностях	
					начало расхождения	полностью разошлись	начало расхождения	полностью разошлись
Контрольные спаривания								
<i>A. curtatus</i> × <i>A. curtatus</i>	17	4	10	15	5	8	6	11
<i>A. evermanni</i> × <i>A. evermanni</i>	17	5	–	15	6–7	9	8	11
Гибридные спаривания								
Самка <i>A. curtatus</i> × самец <i>A. evermanni</i>	17	5	11	16	5	10	7	12
Самка <i>A. evermanni</i> × самец <i>A. curtatus</i>	18	4	10	15	5	9	7	11
Самка <i>A. e. pseudocurtatus</i> × самец <i>A. curtatus</i> *	17	–	–	14–15	–	8	8	10
Спаривания с участием гибридов первого поколения								
Самка $F_1$ (самка <i>A. curtatus</i> × самец <i>A. evermanni</i> ) × самец <i>A. evermanni</i> **	18	–	–	–	–	–	–	–
Самка $F_1$ (самка <i>A. curtatus</i> × самец <i>A. evermanni</i> ) × самец <i>A. curtatus</i>	18	3	10	15	4	8	6	11
Самка <i>A. curtatus</i> × самец $F_1$ (самка <i>A. curtatus</i> × самец <i>A. evermanni</i> )	18	4	10	14	6	10	8	11
Самка <i>A. evermanni</i> × самец $F_1$ (самка <i>A. curtatus</i> × самец <i>A. evermanni</i> )	17	4	10	15	5	10	6	11

Прочерк — отсутствие данных. \* — наблюдение с 8-го дня от рождения; \*\* — выводок погиб на вторые сутки.

### 3.1.1. Анализ хромосом гибридов

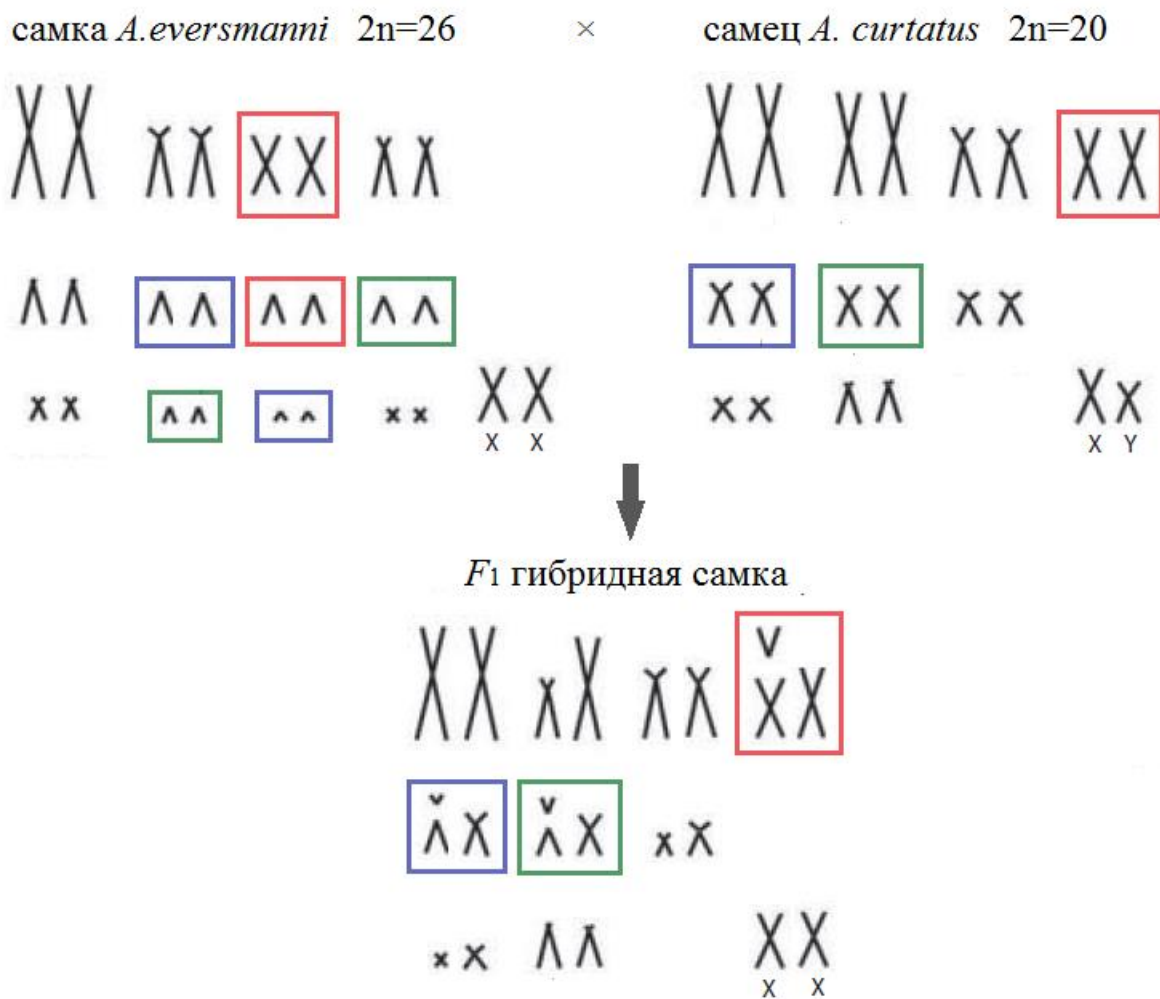
На рисунке 9 представлен кариотип самки  $F_1$  ( $2n=23$ ), родившейся от самки *A. evermanni* ( $2n=26$ ) и самца *A. curtatus* ( $2n=20$ ), содержит семь акроцентриков, пять субметацентриков и 11 метацентриков. От матери гибрид унаследовал метацентрическую X-хромосому (Рис. 10), пять непарных акроцентрических, по одной метацентрической и субметацентрической хромосомы. От отца — метацентрическую X-хромосому, три непарных метацентрических и одну субметацентрическую хромосомы.



**Рисунок 9.** Метафазная пластинка гибридной самки  $F_1$  (самка *A. evermanni* × самец *A. curtatus*), G-окраска. Номенклатура хромосом приводится для *A. evermanni* по Romanenko et al., 2007 и для *A. curtatus* по Sablina et al., 2006.

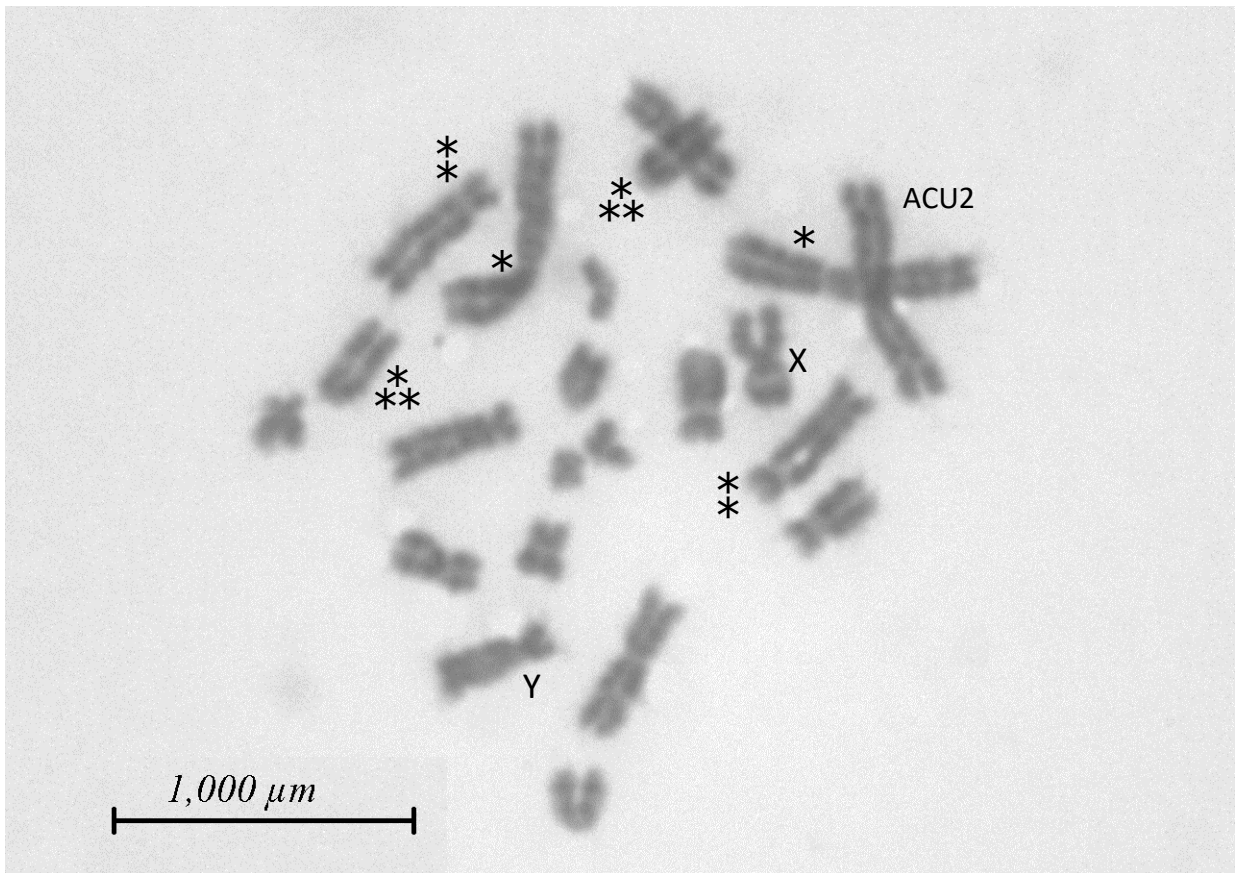
\* — AEVE1=ACU1, \* — AEVE2=ACU3, \*\* — AEVE5=ACU9,  
X — AEVEX=ACUX.





**Рисунок 10.** Идиограмма наследования родительских хромосом у гибридной самки  $F_1$  (самка *A. evermanni* × самец *A. curtatus*).

В кариотипе гибридного самца (Рис. 11), полученного от возвратного скрещивания самки гибрида (самка *A. curtatus* × самец *A. evermanni*) и самца *A. curtatus* представлено 22 хромосомы. От матери  $F_b$  унаследовал метацентрическую X-хромосому, четыре непарных акроцентрика и один субметацентрик, а от отца — субметацентрическую Y-хромосому, чуть меньшую по размеру, чем X-хромосома, две непарных метацентрических и одну субметацентрическую хромосомы.



**Рисунок 11.** Метафазная пластинка возвратного гибрида  $F_b$  (самец) от гибридной самки  $F_1$  (самка *A. curtatus* × самец *A. evermanni*) и самца *A. curtatus*, G-окраска. Номенклатура хромосом приводится для *A. evermanni* по Romanenko et al., 2007 и для *A. curtatus* по Sablina et al., 2006.

\* —  $F_{b1}$ =ACU1, \* —  $F_{b2}$ =ACU3, \*\* —  $F_{b5}$ =ACU9, X —  $F_b$ X (предположительно), Y — ACUY (предположительно).

## 3.2. Морфологический анализ

### 3.2.1. Анализ стандартных промеров тела

В работе был проведен сравнительный анализ массы, длины и стандартных промеров тела взрослых особей хомячков рода *Allocricetulus* из разных частей ареала.

Результаты анализа (Н-тест Краскела-Уоллиса) показали (Табл. 11), что длина тела у взрослых *A. evermanni* достоверно больше, чем у *A. curtatus* ( $H=7.48$ ,  $p=0.02$ ), а длина уха самая маленькая по сравнению как с монгольскими хомячками, так — *A. e. pseudocurtatus* ( $H=30.63$ ,  $p=0.00$ ). У особей *A. e. pseudocurtatus* достоверно более длинный хвост ( $H=54.09$ ,  $p=0.00$ ) по сравнению с обоими исследованными видами эверсманновых хомячков. Таким образом, даже по стандартным промерам тела два вида и форма отличаются между собой.

**Таблица 11.** Средняя масса и размеры взрослых особей эверсманновых хомячков (по материалам Зоологического музея МГУ и Зоологического института РАН), ( $X \pm SE$ , min–max).

Вид	Масса тела, г	Длина, мм			
		тела (L)	хвоста (C)	ступни (Pl)	уха (Au)
<i>A. evermanni</i> ( $n=70$ )	47.60±1.51 (22.1–80.0)	117.57±1.38 <sup>#</sup> (93.1–145.0)	19.64±0.45 (12.0–31.0)	17.02±0.19 (11.3–20.0)	14.36±0.28* (8.9–24.0)
<i>A. e. pseudocurtatus</i> ( $n=83$ )	47.49±1.80 (19.6–92.9)	114.67±1.56 (80.0–152.0)	24.01±0.33* (14.0–33.0)	17.26±0.11 (15.0–20.0)	16.01±0.16 (12.0–18.0)
<i>A. curtatus</i> ( $n=74$ )	43.04±1.93 (20.0–71.0)	112.07±1.24 <sup>#</sup> (89.0–136.0)	20.45±0.39 (10.0–26.0)	17.00±0.14 (12.0–20.0)	15.57±0.19 (11.0–20.0)

\* – данные достоверно различаются от других в столбце;

# – данные достоверно различаются внутри одного столбца (между собой);  
достоверность отличий ( $p < 0.05$ );

$n$  – количество образцов.

Масса тела и промеры взрослых особей самцов и самок внутри своих групп у эверсманновых хомячков достоверно не отличалась (Табл. 12), что позволило их объединить.

**Таблица 12.** Средняя масса и размеры взрослых самцов и самок эверсманновых хомячков (по материалам Зоологического музея МГУ и Зоологического института РАН), ( $X \pm SE$ , min–max).

Вид	Пол	Масса тела, г	Длина, мм			
			тела (L)	хвоста (C)	ступни (Pl)	уха (Au)
<i>A. evermanni</i>	самцы (n=37)	48.24±2.28 (22.1–80.0)	118.26±2.09 (93.1–145.0)	18.84±0.58 (13.0–28.0)	17.18±0.29 (12.0–20.0)	14.6±0.45 (8.9–24.0)
	самки (n=33)	46.89±11.26 (33.8–76.7)	116.78±1.77 (95.4–135.0)	20.54±0.67 (12.0–31.0)	16.83±0.25 (11.3–20.0)	14.09±0.31 (13.0–28.0)
<i>A. e. pseudocurtatus</i>	самцы (n=45)	51.05±2.48 (19.6–87.7)	117.42±2.24 (80.0–152.0)	23.80±0.40 (14.0–29.0)	17.34±0.15 (15.0–20.0)	16.25±0.20 (12.0–18.5)
	самки (n=38)	43.28±2.49 (21.5–92.9)	111.42±2.06 (83.0–144.0)	24.26±0.55 (19.0–33.0)	17.17±0.15 (15.0–19.0)	15.73±0.24 (12.0–18.0)
<i>A. curtatus</i>	самцы (n=40)	43.16±1.70 (20.0–65.0)	112.22±1.66 (89.0–135.0)	20.36±0.45 (14.0–26.0)	17.10±0.21 (12.0–19.0)	15.86±0.27 (11.0–20.0)
	самки (n=34)	42.91±2.27 (24.5–71.0)	111.90±1.89 (93.0–136.0)	20.54±0.69 (10.0–26.0)	16.88±0.17 (15.0–20.0)	15.25±0.26 (11.0–18.0)

*n* – количество образцов.

### 3.2.2. Краниометрический анализ

Факторный анализ стандартных промеров черепа показал, что области, занимаемые исследованными формами в пространстве первых двух канонических осей, незначительно перекрываются (Рис. 12). По результатам *mclust* выделяются три группы, которые можно поставить в соответствии с *A. curtatus*, *A. evermanni* и *A. e. pseudocurtatus*. Некоторые образцы (7 шт.) классифицированы не были (Рис. 13, Прил. 5).

Хомячки рода *Allocricetulus* образуют два больших кластера на дендрограмме (Рис. 14), соответствующих *A. evermanni* (включая *A. e. pseudocurtatus*) и *A. curtatus* построенной по дистанциям Махаланобиса методом UPGMA.

Выборки из восточной части Зайсанской котловины (юг и восток Зайсанской котловины), — типовое местообитание *A. e. pseudocurtatus* (Воронцов, Крюкова, 1969), а также образцы из западной части, по результатам иерархического кластерного анализа занимают обособленное, но не базальное положение, в пределах кластера *A. evermanni sensu lato*. Дистанция до остальных выборок

группы в полтора раза превышает среднюю межвыборочную дистанцию внутри совокупности остальных выборок *A. evermanni*.

Согласно процедуре *mclust* в одну группу с *A. evermanni* попадает экземпляр добытый Недалеко от с. Кокпекты, Восточно-Казахстанская обл., а монгольские хомячки из окрестностей оз. Тере-Холь, Республика Тыва, и недалеко от оз. Ачит-Нуур, северо-западная Монголия были классифицированы как форма *A. e. pseudocurtatus*.

*A. e. pseudocurtatus* достоверно отличается от остальных (критерий Краскел-Уоллиса) размером мозговой коробки (Табл. 13) (BCWS  $H=32.34$ ,  $p=0.00$ , BCWM  $H=15.14$ ,  $p=0.00$ , BCNB  $H=12.50$ ,  $p=0.00$ , BCNP  $H=9.72$ ,  $p=0.00$ , SPHL  $H=13.88$ ,  $p=0.00$ ), длиной слуховой капсулы (BULL1  $H=10.86$ ,  $p=0.00$ ), высотой и шириной роострума (ROSW  $H=23.64$ ,  $p=0.00$ , ROSH  $H=13.11$ ,  $p=0.00$ ) и скуловой шириной (ZYGWP  $H=22.73$ ,  $p=0.00$ ). По сравнению с другими видами рода *A. e. pseudocurtatus* имеет самые крупные щечные зубы (M1W  $H=15.12$ ,  $p=0.00$ ) и более узкие резцы (INCW  $H=29.07$ ,  $p=0.00$ ).

Для *A. curtatus* характерны более широкий череп (IOW  $H=84.20$ ,  $p=0.00$ , ZYGWP  $H=22.73$ ,  $p=0.00$ , ROSW  $H=23.64$ ,  $p=0.00$ , BCWS  $H=32.34$ ,  $p=0.00$ ), широкая слуховая капсула (BULH  $H=9.68$ ,  $p=0.00$ , BULL2  $H=61.38$ ,  $p=0.00$ ), широкое твердое нёбо (PALW  $H=35.51$ ,  $p=0.00$ , M1M1  $H=8.63$ ,  $p=0.00$ ) и наименьшая длина зубного ряда (UDRL  $H=22.48$ ,  $p=0.00$ , M12LU  $H=14.73$ ,  $p=0.00$ ). *A. evermanni* занимает промежуточное положение между формой *A. e. pseudocurtatus* и *A. curtatus* по ряду значений промеров черепа (ZYGWP  $H=22.73$ ,  $p=0.00$ , BCWS  $H=32.34$ ,  $p=0.00$ , BULL2  $H=61.38$ ,  $p=0.00$ , ROSW  $H=23.64$ ,  $p=0.00$ ). Его отличительными чертами являются длинный череп (CIL  $H=11.98$ ,  $p=0.00$ , OL  $H=29.36$ ,  $p=0.00$ , DIAL  $H=24.09$ ,  $p=0.00$ , COL  $H=15.37$ ,  $p=0.00$ ) и широкие резцы (INCW  $H=29.07$ ,  $p=0.00$ ).

Внутри общей выборки экземпляров, морфологически/географически определенных как *A. evermanni* (по UPGMA), выделяется ряд кластеров (Рис. 14): 1 – выборка из Волгоградской, Саратовской, Оренбургской (между г. Оренбург и г. Орск), Самарской обл. и г. Уральск, западный Казахстан. С ними объединяются

выборки с северного берега Каспийского (Атырауская и Западно-Казахстанская обл.) и Аральского морей (Кызылординская и Актюбинская обл.), выборка из Акмолинской обл. и до г. Иртышск, север Павлодарской обл., восточный Казахстан;

2 – выборка южнее г. Караганды, северный берег оз. Балхаш от г. Аягоз до г. Семей, ВосточноКазахстанская обл.;

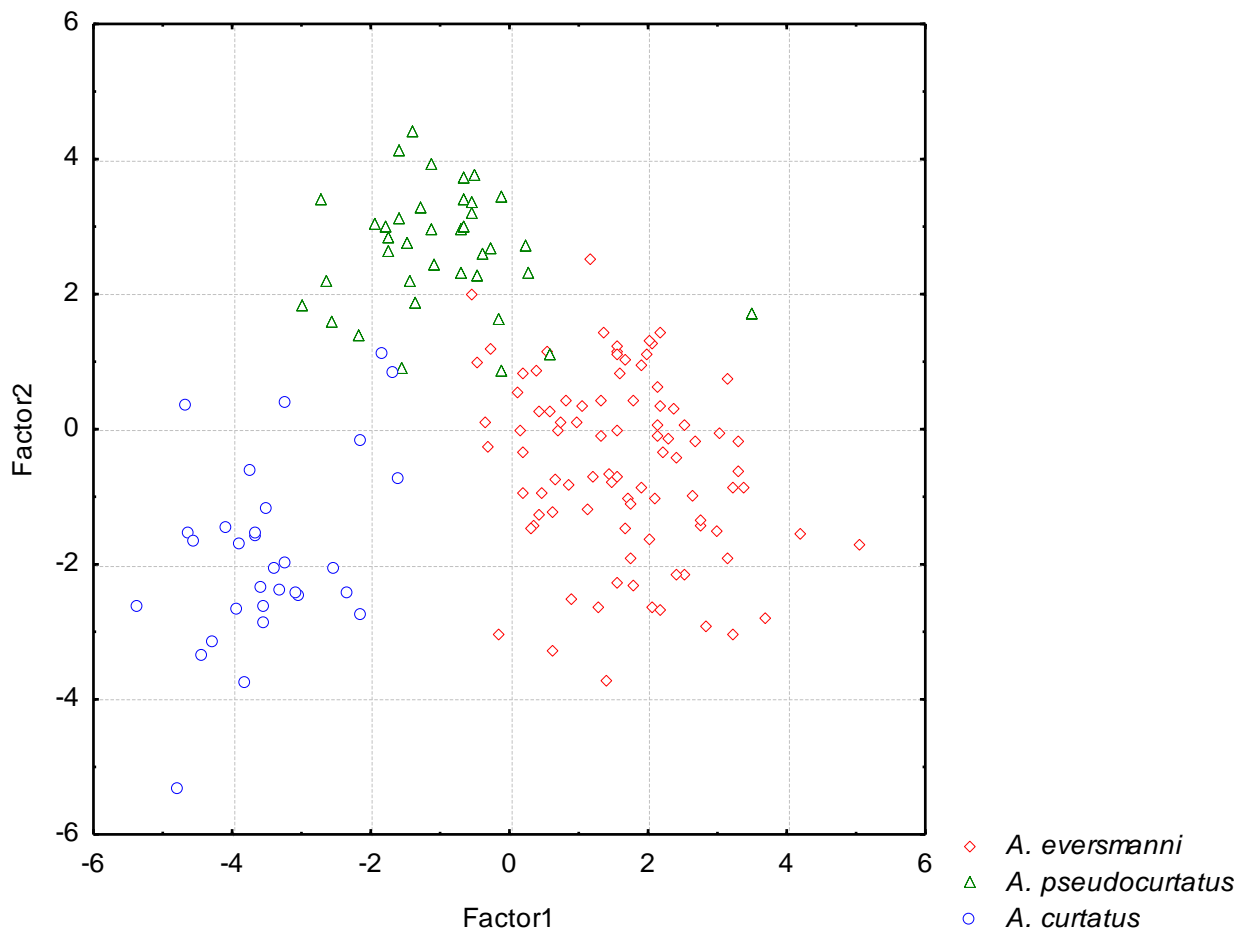
3 – выборка из Наурзумского государственного природного заповедника и г. Карабалык, Костанайская обл., северный Казахстан.

Согласно результатам иерархического кластерного анализа (Рис. 14) ближайшими оказываются первый и второй кластеры, более далеким — третий, фактический внешний как для *A. evermanni*, так и для хомячков *A. e. pseudocurtatus*.

Результаты ординации (Рис.15) в целом соответствуют иерархическому кластерному анализу. Выборка из Балхаша занимает промежуточное положение между *A. e. pseudocurtatus* и *A. evermanni*. Зверьки из Наурзумского государственного природного заповедника обособлены, но находятся ближе к *A. evermanni*.

Следует отметить, что краниометрические различия между кластерами *A. evermanni* невелики и не позволяют однозначно определять единичные экземпляры (Табл. 14). Различия между кластерами *A. evermanni* достоверны, но они не формализуются в виде простых правил дискриминации на основе значений небольшого числа промеров черепа, т.к. в исследуемых выборках присутствует широкая возрастная изменчивость. Тем не менее, можно указать на наиболее достоверные различия по конкретным признакам. Кластер два отличается от двух других меньшей высотой мозговой капсулы (BCNB  $H=13.43$ ,  $p=0.00$ , BCNP  $H=8.65$ ,  $p=0.01$ ). В свою очередь хомячки кластера три отличаются от кластеров один и два меньшей длиной верхнего зубного ряда (UDRL  $H=10.63$ ,  $p=0.00$ ), длиной M1M2 (M12LU  $H=10.19$ ,  $p=0.00$ ), длиной M1 (M1U  $H=9.70$ ,  $p=0.00$ ) и шириной мозговой капсулы (BCWS  $H=7.89$ ,  $p=0.01$ ).

Таким образом, можно сделать вывод, что как по стандартным морфологическим промерам тела, так и по промерам черепа (по результатам *mclust*) два вида эверсманновых хомячков и *A. e. pseudocurtatus* достоверно различаются между собой, хотя эти различия и не велики. Кроме того, внутри кластерами *A. evermanni* выделяется ряд близких подкластеров.



**Рисунок 12.** Распределение образцов эверсманновых хомячков в пространстве главных компонент.



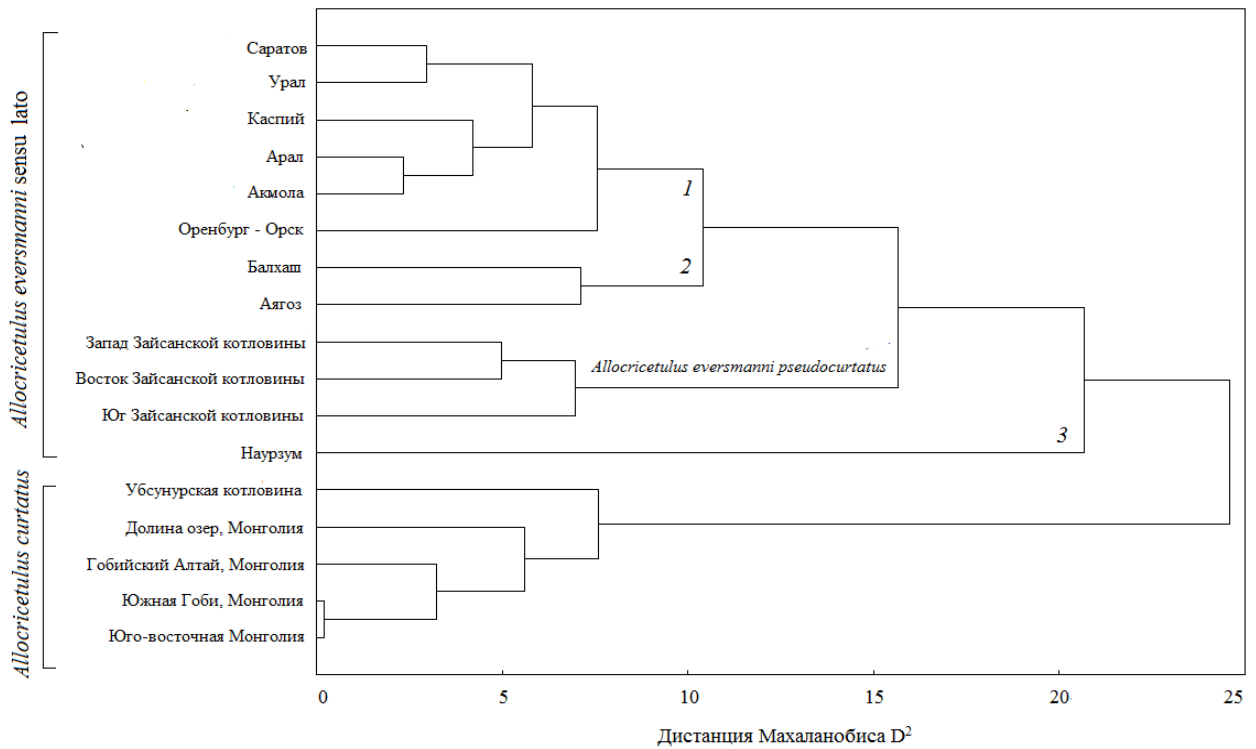
**Рисунок 13.** Географическая изменчивость хомячков рода *Allocricetulus* по результатам mclust:

Красным цветом — *A. evermanni*, зеленым — *A. e. pseudocurtatus*, синим — *A. curtatus*, ○ — не классифицирован.

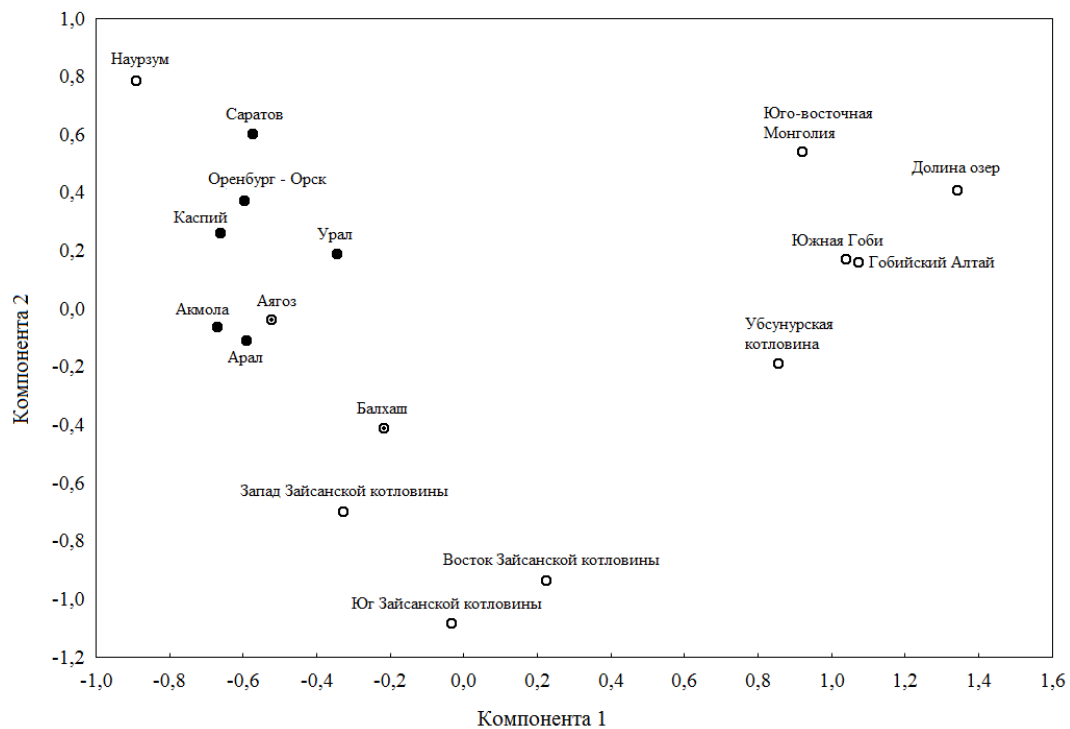
Размер (•) отображает количество образцов.

Кластер Саратов соответствует точкам 1–5, Каспий 6–10, Урал 11–17, Оренбург – Орск 18–22, Арал 23–27, Наурзум 28–32, Акмола 33–38, Балхаш 39–42, Аягоз 43–45, Запад Зайсанской котловины 46–48, Юг Зайсанской котловины 49–50, Восток Зайсанской котловины 51–54, Убсунурская котловина 55–58, Долина озер 59–65, Гобийский Алтай 66–70, Южная Гоби 71–74, Юго-восточная Монголия 75–76.





**Рисунок 14.** Дендрограмма сходства между эверсманновыми хомячками, построенная по дистанциям Махаланобиса методом UPGMA.



**Рисунок 15.** Изменчивость хомячков рода *Allocricetulus* по результатам анализа главных компонент на основе краниометрических данных.

Обозначены принадлежность к кластеру 1 (●) и к кластеру 2 (○) по результатам иерархического кластерного анализа.

Таблица 13. Стандартные промеры черепа эверсманновых хомячков, ( $X \pm SE$ , min–max).

№	Название промера		<i>A. evermanni</i> n=91	<i>A. e. pseudocurtatus</i> n=38	<i>A. curtatus</i> n=31
1	CIL	кондило-инцизивная длина	28.08±0.18 <sup>#</sup> (24.56–31.33)	26.93±0.29 <sup>#</sup> (24.14–30.07)	27.47±0.17 (25.31–29.47)
2	OL	длина костной орбиты	11.58±0.07* (10.39–12.96)	10.88±0.11 (9.75–12.36)	11.07±0.06 (10.35–11.73)
3	IOW	межглазничная ширина	<b>4.50±0.02</b> <b>(4.01–4.84)</b>	<b>4.73±0.03</b> <b>(4.07–5.17)</b>	<b>4.93±0.03</b> <b>(4.57–5.23)</b>
4	ZYGWP	скуловая ширина	<b>8.18±0.05</b> <b>(7.30–9.20)</b>	<b>7.93±0.06</b> <b>(7.10–8.75)</b>	<b>8.42±0.05</b> <b>(7.50–8.80)</b>
5	BCWS	ширина мозговой капсулы в области чешуйчатых костей	<b>12.46±0.04</b> <b>(11.80–13.66)</b>	<b>12.25±0.05</b> <b>(11.67–13.05)</b>	<b>12.80±0.06</b> <b>(12.17–13.40)</b>
6	BCWM	ширина мозговой капсулы в области мастоидных отростков	11.37±0.04 (10.67–12.20)	11.16±0.06* (10.60–12.07)	11.54±0.07 (10.95–12.42)
7	BCHB	затылочная высота мозговой капсулы	9.34±0.05 (8.51–10.85)	9.08±0.04* (8.50–9.59)	9.37±0.06 (8.86–9.99)
8	BCHP	высота мозговой капсулы на уровне M3	9.10±0.04 <sup>#</sup> (8.30–10.08)	8.87±0.05 <sup>#</sup> (8.30–9.53)	9.04±0.04 (8.52–9.55)
9	COL	кондило-орбитальная длина	11.28±0.06 <sup>#</sup> (9.83–12.94)	10.81±0.09 <sup>#</sup> (9.80–12.15)	11.05±0.07 (10.20–11.95)
10	ASW1	ширина алисфеноидной области	5.86±0.03* (5.20–6.80)	6.18±0.05 (5.40–6.90)	6.14±0.04 (5.70–6.50)
11	SPHL	длина базисфеноидного отдела	6.42±0.06 (5.40–7.70)	6.04±0.09* (5.00–7.20)	6.50±0.07 (5.60–7.50)
12	MESFW	ширина задненебной вырезки	1.52±0.01 (1.25–1.95)	1.56±0.02 (1.23–1.85)	1.51±0.02 (1.30–1.75)

№	Название промера		<i>A. evermanni</i> n=91	<i>A. e. pseudocurtatus</i> n=38	<i>A. curtatus</i> n=31
13	ROSW	ширина рострума в области подглазничных отверстий	<b>6.17±0.04</b> <b>(5.46–7.13)</b>	<b>6.00±0.05</b> <b>(5.54–6.63)</b>	<b>6.42±0.05</b> <b>(5.53–7.04)</b>
14	ROSH	минимальная высота рострума	4.76±0.04 (4.00–5.60)	4.58±0.05* (4.10–5.20)	4.83±0.04 (4.40–5.20)
15	NASW	ширина носовых костей	3.04±0.03 (2.50–3.65)	3.04±0.04 (2.55–3.60)	3.12±0.04 (2.55–3.60)
16	INCW	ширина I1	3.54±0.03* (2.95–4.40)	3.26±0.04 (2.80–3.85)	3.39±0.03 (3.20–3.90)
17	IFL	длина резцовых отверстий	4.93±0.04 (4.25–6.10)	4.77±0.06 (3.90–5.80)	4.85±0.04 (4.20–5.20)
18	DIAL	длина верхней диастемы	8.99±0.08* (7.45–10.35)	8.29±0.11 (7.20–9.75)	8.61±0.08 (7.90–9.50)
19	PALL	длина неба	6.34±0.05 (5.40–7.80)	6.15±0.08 (5.05–7.20)	6.17±0.05 (5.55–6.60)
20	PALW	ширина неба (минимальная)	4.03±0.02 (3.55–4.60)	4.06±0.04 (3.65–4.70)	4.34±0.04* (3.90–4.75)
21	M1M1	ширина между зубными рядами на уровне M1	5.55±0.03# (4.90–6.10)	5.58±0.04 (5.10–6.20)	5.67±0.03# (5.20–6.10)
22	UDRL	длина верхнего зубного ряда	<b>4.41±0.02</b> <b>(4.10–4.75)</b>	<b>4.49±0.02</b> <b>(4.25–4.70)</b>	<b>4.32±0.02</b> <b>(4.13–4.50)</b>
23	M12LU	длина M1-M2	3.37±0.01 (3.15–3.58)	3.41±0.02 (3.23–3.58)	3.31±0.01* (3.18–3.48)
24	M1U	длина M1	2.01±0.01 (1.85–2.15)	2.01±0.01 (1.90–2.15)	2.01±0.01 (1.95–2.13)
25	M1W	ширина M1	1.26±0.01 (1.13–1.39)	1.28±0.01* (1.20–1.36)	1.23±0.01 (1.13–1.34)

№	Название промера		<i>A. evermanni</i> n=91	<i>A. e. pseudocurtatus</i> n=38	<i>A. curtatus</i> n=31
26	BULL1	длина слухового барабана (максимальная)	6.53±0.03 (6.00–7.20)	6.37±0.04 (5.85–7.10)	6.57±0.04 (6.00–7.05)
27	BULL2	длина слухового барабана в области наружного слухового отверстия	<b>3.76±0.02</b> <b>(3.35–4.15)</b>	<b>3.89±0.03</b> <b>(3.55–4.25)</b>	<b>4.10±0.03</b> <b>(3.75–4.35)</b>
28	BULH	ширина слухового барабана	4.76±0.02 (4.22–5.25)	4.77±0.04 (4.41–5.44)	4.86±0.02* (4.59–5.09)

\* – данные достоверно различаются от других в ряду;

# – данные достоверно различаются внутри одной строки (между собой);

жирный шрифт – достоверно различаются все между собой внутри одной строки;

достоверность отличий ( $p < 0.05$ );

n – количество образцов.

**Таблица 14.** Стандартные промеры черепа кластеров *A. evermanni*, ( $X \pm SE$ , min–max).

№	Название промера		<i>A. evermanni</i> , n=91		
			Кластер 1, n=76	Кластер 2, n=8	Кластер 3, n=7
1	CIL	кондило-инцизивная длина	28.05±0.19 (24.61–31.33)	27.87±0.38 (26.58–29.52)	28.64±0.87 (24.56–30.54)
2	OL	длина костной орбиты	11.57±0.07 (10.42–12.96)	11.24±0.14 (10.65–11.80)	12.12±0.36 (10.39–12.93)
3	IOW	межглазничная ширина	4.50±0.02 (4.07–4.84)	4.60±0.04 (4.37–4.75)	4.35±0.10 (4.01–4.60)
4	ZYGWP	скуловая ширина	8.16±0.05 (7.30–9.20)	8.07±0.10 (7.65–8.40)	8.43±0.21 (7.40–8.90)
5	BCWS	ширина мозговой капсулы в области чешуйчатых костей	12.44±0.04 (11.80–13.24)	12.27±0.08 (11.90–12.66)	12.92±0.20* (12.09–13.66)
6	BCWM	ширина мозговой капсулы в области мастоидных отростков	11.36±0.04 (10.67–12.20)	11.24±0.08 (10.85–11.61)	11.62±0.17 (10.89–12.13)
7	BCHB	затылочная высота мозговой капсулы	9.34±0.05 (8.51–10.85)	8.88±0.10* (8.52–9.47)	9.81±0.23 (8.82–10.40)
8	BCHP	высота мозговой капсулы на уровне МЗ	9.10±0.04 (8.30–10.08)	8.75±0.07* (8.54–9.13)	9.37±0.22 (8.47–10.08)
9	COL	кондило-орбитальная длина	11.29±0.07 (10.15–12.94)	11.14±0.13 (10.60–11.75)	11.33±0.32 (9.83–12.05)
10	ASW1	ширина алисфеноидной области	5.87±0.03 (5.30–6.80)	5.80±0.12 (5.40–6.40)	5.81±0.13 (5.20–6.30)
11	SPHL	длина базисфеноидного отдела	6.41±0.06 (5.40–7.70)	6.04±0.15 (6.00–7.10)	6.57±0.24 (5.50–7.30)
12	MESFW	ширина заднечелюстной вырезки	1.51±0.02 (1.25–1.95)	1.58±0.03 (1.45–1.70)	1.45±0.04 (1.25–1.55)

№	Название промера		<i>A. evermanni</i> , n=91		
			Кластер 1, n=76	Кластер 2, n=8	Кластер 3, n=7
13	ROSW	ширина рострума в области подглазничных отверстий	6.17±0.04 (5.46–7.13)	6.19±0.05 (5.96–6.38)	6.23±0.14 (5.53–6.58)
14	ROSH	минимальная высота рострума	4.78±0.04 (4.20–5.60)	4.56±0.11 (4.20–5.10)	4.83±0.17 (4.00–5.30)
15	NASW	ширина носовых костей	3.04±0.03 (2.50–3.65)	2.97±0.07 (2.70–3.25)	3.09±0.09 (2.75–3.40)
16	INCW	ширина I1	3.55±0.03 (2.95–4.40)	3.36±0.07 (3.15–3.80)	3.63±0.11 (3.05–3.90)
17	IFL	длина резцовых отверстий	4.90±0.04 (4.25–6.10)	5.07±0.13 (4.60–5.80)	5.12±0.16 (4.50–5.70)
18	DIAL	длина верхней диастемы	8.97±0.08 (7.45–10.35)	8.79±0.19 (8.10–9.55)	9.38±0.35 (7.90–10.35)
19	PALL	длина неба	6.37±0.06 (5.40–7.80)	6.11±0.13 (5.70–6.70)	6.18±0.15 (5.50–6.60)
20	PALW	ширина неба (минимальная)	4.04±0.02 (3.55–4.60)	4.04±0.04 (3.85–4.15)	3.89±0.10 (3.60–4.25)
21	M1M1	ширина между зубными рядами на уровне M1	5.55±0.03 (5.10–6.10)	5.42±0.08 (4.90–5.70)	5.66±0.12 (5.10–6.00)
22	UDRL	длина верхнего зубного ряда	4.41±0.02 (4.10–4.73)	4.53±0.04 (4.38–4.75)	4.27±0.03* (4.13–4.40)
23	M12LU	длина M1-M2	3.37±0.01 (3.15–3.58)	3.44±0.03 (3.30–3.55)	3.27±0.03* (3.18–3.38)
24	M1U	длина M1	2.01±0.01 (1.85–2.15)	2.04±0.02 (1.98–2.13)	1.94±0.02* (1.88–2.03)
25	M1W	ширина M1	1.26±0.01 (1.13–1.39)	1.27±0.02 (1.21–1.35)	1.21±0.02 (1.13–1.25)

№	Название промера		<i>A. evermanni</i> , <i>n</i> =91		
			Кластер 1, <i>n</i> =76	Кластер 2, <i>n</i> =8	Кластер 3, <i>n</i> =7
26	BULL1	длина слухового барабана (максимальная)	6.52±0.03 (6.00–7.20)	6.52±0.05 (6.30–6.70)	6.68±0.13 (6.05–7.20)
27	BULL2	длина слухового барабана в области наружного слухового отверстия	3.75±0.02 (3.35–4.15)	3.85±0.04 (3.68–4.00)	3.72±0.08 (3.38–4.00)
28	BULH	ширина слухового барабана	4.75±0.02 (4.22–5.25)	4.76±0.04 (4.56–4.94)	4.84±0.09 (4.50–5.09)

\* – данные достоверно различаются от других в ряду;

достоверность отличий ( $p < 0.05$ );

*n* – количество образцов.

### 3.3. Филогеографическая структура рода *Allocricetulus*

Анализ проводили на объединенной последовательности *cytb* и D-loop мтДНК и двух ядерных генах (GHR, DBY1).

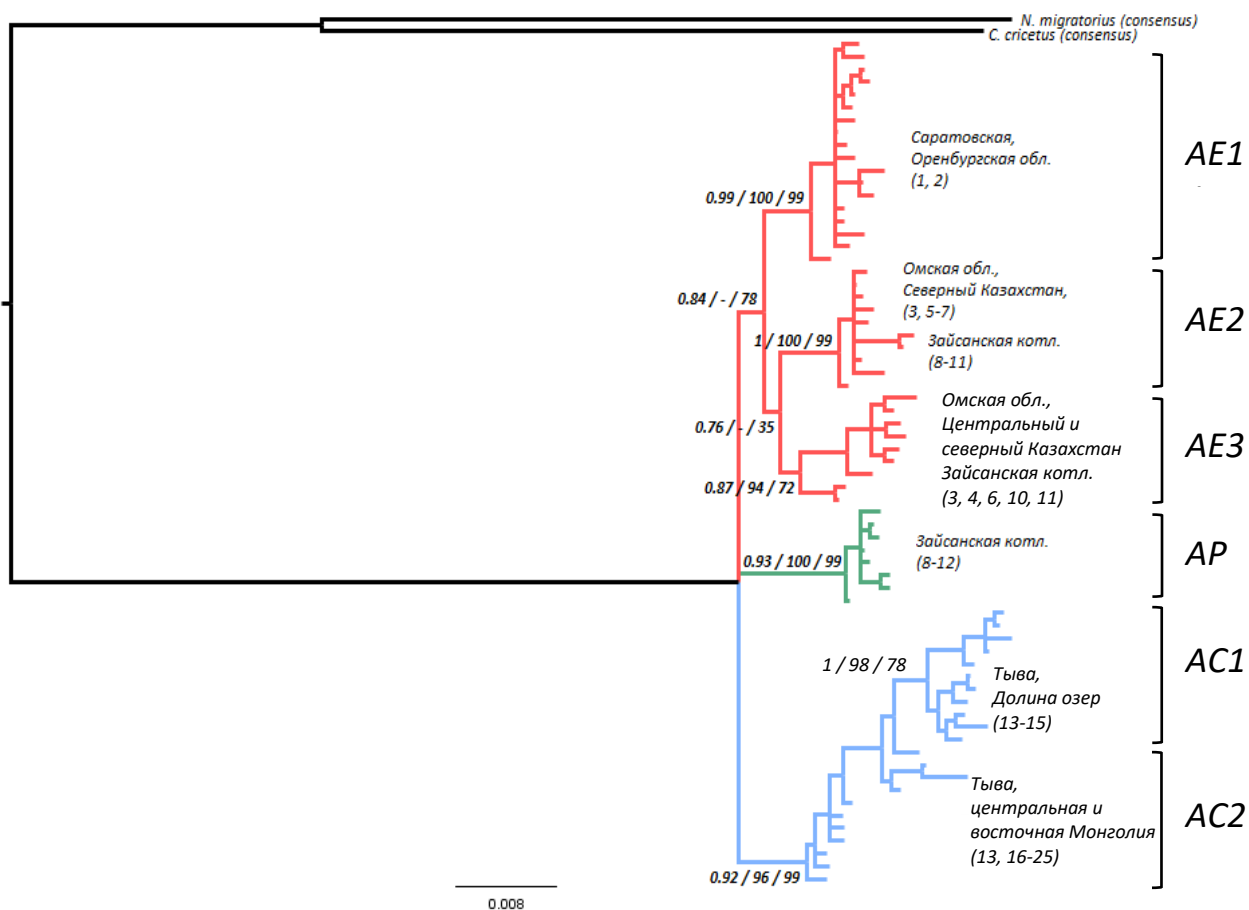
Общая длина выравнивания объединенных последовательностей *cytb* и D-loop составила 1985 п.н. Среди 134 образцов рода *Allocricetulus* было обнаружено 67 гаплотипов (Табл. 17). Длина частичной последовательности *cytb* — 1128 п.н., 134 образца, 55 гаплотипов. Для D-loop — 857 п.н., 134 образца, 46 гаплотипов. Для GHR — 862 п. н., 142 образца: для DBY1 — 635 п.н., 55 образца.

#### 3.3.1. Филогенетический анализ и время дивергенции основных линий мтДНК

Анализ объединенной последовательности *cytb* и D-loop (Рис. 16) показывает четкое деление на три основные клады, с высокой поддержкой, соответствующие группам *A. evermanni*, *A. curtatus* и *A. e. pseudocurtatus*. Деревья гаплотипов, построенные методами BI, ML и NJ (Прил. 7.1, 7.2) демонстрируют аналогичное деление на три основные клады с высокими поддержками, но с разным порядком ветвления.

- Клада *A. evermanni* (AE) — включает образцы, собранные в саратовском Заволжье и под г. Оренбургом, а также под г. Омском, в центральном и на севере Казахстана, и в западной части Зайсанской котловины (Рис. 16);
- Клада *A. e. pseudocurtatus* (AP) — включает образцы, собранные на всей территории Зайсанской котловины;
- Клада *A. curtatus* (AC) — включает образцы, собранные на территории Тывы и Монголии.





**Рисунок 16.** Филогенетическое дерево, построенное на основе анализа объединенных последовательностей *cytb* и D-loop (1985 п.н.). Топология показана в соответствии с деревом VI, поддержки узлов даны в следующем порядке: VI / ML / NJ. В скобках отмечены номера локалитетов на рисунке 8.

Наибольшее разнообразие (средняя внутригрупповая дистанция) составляет 1% у *A. eversmanni* (Табл. 15), а наименьшим разнообразием характеризуется *A. e. pseudocurtatus* — всего 0.2%. Средняя генетическая дистанция между кладами невелика и составляет наибольшую величину между *A. curtatus* и *A. e. pseudocurtatus* (2.3%), а наименьшую между *A. eversmanni* — *A. e. pseudocurtatus* и *A. eversmanni* — *A. curtatus* (2.0%). *A. curtatus* аллопатричен по отношению к двум остальным. Также было посчитаны генетические дистанции с помощью K2P (Табл. 15), но мы их не обсуждаем, так как они практически не отличаются.

Для сравнения уровня дивергенции с другими грызунами по: Bradley, Baker (2001), нами также была измерена генетическая дистанция (K2P), рассчитанная только по *cytb*, и она совпала с уровнем различий, посчитанным для объединенной

последовательности *cytb* и D-loop. Такой уровень отличий (2.0–2.3%) незначителен и не соответствует видовому статусу для млекопитающих по Bradley, Baker (2001).

**Таблица 15.** Дистанции между кладами и внутри них у хомячков рода *Allocricetulus* по данным анализа объединенного участка *cytb* и D-loop. Под диагональю указаны средние некорректированные межгрупповые *p*-дистанции, над – K2P, по диагонали – некорректированные внутригрупповые *p*-дистанции.

	AE	AP	AC	AE1	AE2	AE3	AC1	AC2
<i>A. evermanni</i> (AE)	0.010	0.020	0.021				0.022	0.019
<i>A. e. pseudocurtatus</i> (AP)	0.020	0.002	0.023	0.020	0.020	0.020	0.025	0.021
<i>A. curtatus</i> (AC)	0.020	0.023	0.008	0.020	0.022	0.020		
AE1		0.020	0.020	0.003	0.014	0.014	0.021	0.018
AE2		0.020	0.021	0.014	0.003	0.014	0.023	0.019
AE3		0.020	0.020	0.014	0.014	0.006	0.021	0.019
AC1	0.022	0.025		0.022	0.023	0.021	0.005	0.010
AC2	0.018	0.021		0.018	0.019	0.019	0.010	0.006

Все отличия достоверны при  $p < 0.00$ .

В свою очередь клада *A. evermanni* делится на клады более низкого порядка с высокой поддержкой (87–100%). Первая (AE1) включает образцы, собранные в саратовском Заволжье (Ae\_Sar) и под г. Оренбургом (Ae\_Orn). Вторая (AE2) и третья (AE3) — образцы, собранные в Омской области (Ae\_Oms), в центральном (Ae\_Tyr), северном (Ae\_Shi, Ae\_Kud) и восточном (Ae\_Sem) Казахстане, а также в Зайсанской котловине (Ap\_Kok, Ap\_Vux, Ap\_Tas, Ap\_Ajg). Разнообразие (средняя внутригрупповая дистанция) внутри каждой из этих подклад составляет: по 0.3% в AE1 и AE2 (Табл. 15) и 0.6% в AE3. Генетические дистанции между ними составляют всего 1.4%, но это и не удивительно, так как представители филогрупп AE2 и AE3 обитают симпатрично на территории северного и восточного Казахстана (Рис. 8, точки 3–7).

*A. curtatus* также образует 2 клады: первая (AC1) включает в себя образцы, собранные в Тыве (Ac\_Tuv), в Долине озер, Монголия (Ac\_XaraNyr, Ac\_Sharga). Вторая (AC2) — образцы, собранные в Тыве, в центральной и восточной части Монголии. Разнообразие (средняя внутригрупповая дистанция) внутри каждой из этих подклад составляет: по 0.5% в AC1 (Табл. 15) и 0.6% в AC2. Генетические дистанции между ними составляют всего 1.0% (Рис. 8, точки 13–25).

Время дивергенции основных линий

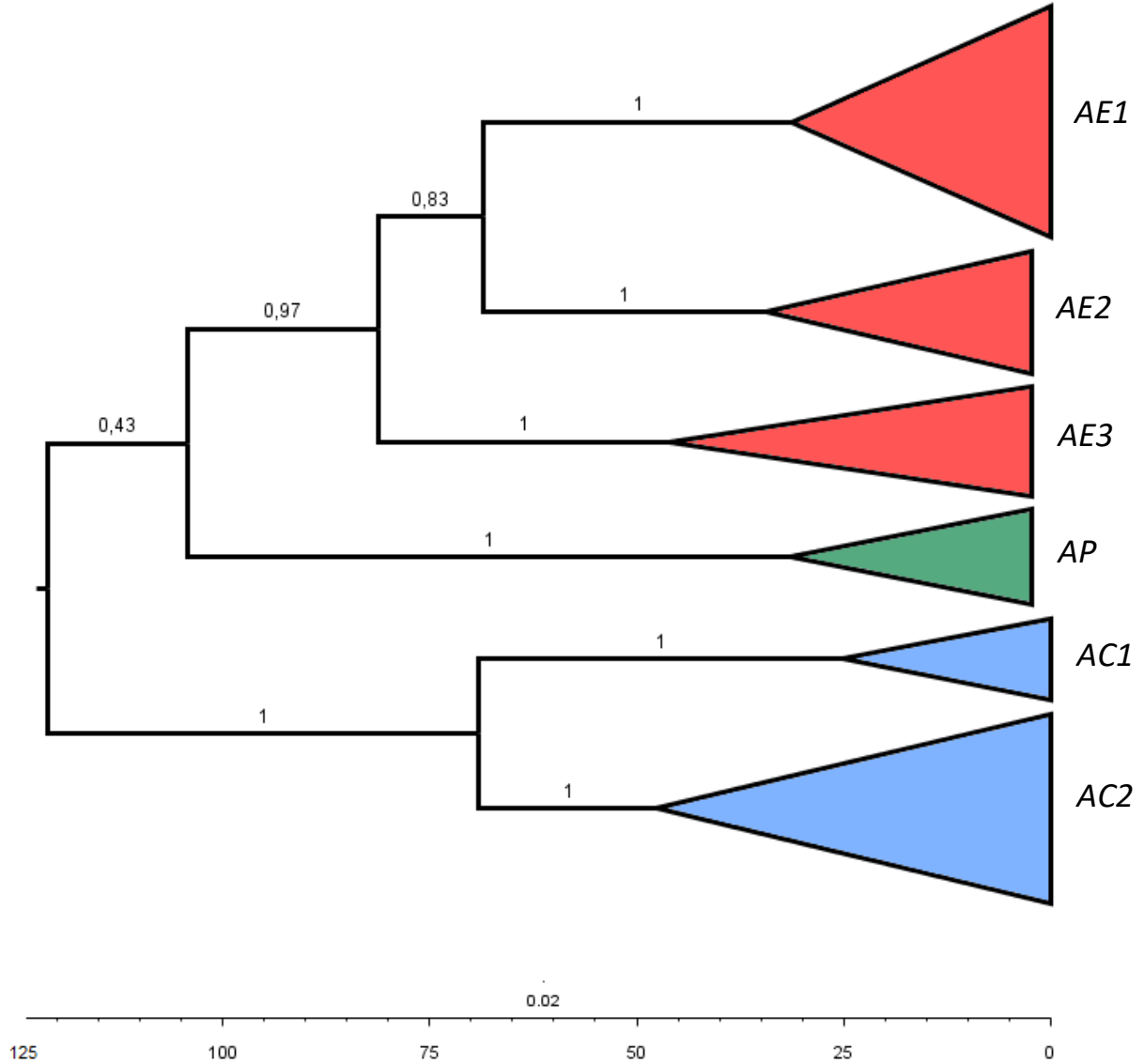
**Таблица 16.** Время существования последнего общего предка (TMRCA) у основных клад и подклад представителей рода *Allocricetulus* оцененное по результатам анализа различий в последовательностях *cytb*.

Клада	Поддержка	TMRCA (median) 95% HPD (тыс. лет)
AE / AC	1	120.2 (212.0 – 49.7)
AE / AP	0.43	102 (175.6 – 37.6)
AE3 / (AE1+AE2)	0.97	79.1 (142.0 – 30.0)
AP	1	29.2 (60.3 – 10.3)
AE1 / AE2	0.83	66.5 (122.5 – 28.0)
AC1 / AC2	1	69.0 (131.0 – 30.0)
AC1	1	47.5 (89 – 19.4)
AC2	1	25.1 (52.9 – 7.6)
AE1	1	29.0 (43.5 – 10.5)
AE2	1	32.2 (62.1 – 10.8)
AE3	1	43.9 (84.0 – 17.9)

Как видно из таблицы 16 и рисунка 17, разделение единой предковой формы на две основные филогруппы (предковой для *A. evermanni* s. lato — AE и предковой для *A. curtatus* — AC) произошло до около 120 000 л.н., а несколько позже произошло обособление формы, предковой для *A. e. pseudocurtatus* (AP) (~ 102 000 л.н.). По мтДНК эта форма обособилась от ветви AE. Следующим по времени событием явилось разделение внутри филогрупп хомячков Эверсмманна и монгольского. Внутри первой наиболее рано (~ 79 000 л.н.) отделилась восточноказахстанская клада (AE3), а линия монгольского хомячка внутри второй примерно 69 000 л.н. разделилась на клады AC1 и AC2. А чуть позже (~ 67 000 л.н.) у хомячка Эверсмманна произошло разделение линии AE1 / AE2 на две соответствующие группы. Таким образом начало времени дивергенции клад AE1, AE2, AE3 и AC1, AC2 приходится на период 48 000–25 000 л.н., т.е. до начала последнего ледникового максимума (LGM). В этот же период (~29 000 л.н.) начинается дивергенция группы AP. Дальнейшая дивергенция митохондриальных

линий представителей рода *Allocricetulus* и формирование их современного разнообразия в основном приходится на время после окончания LGM.

**Рисунок 17.** Филогенетические отношения *Allocricetulus*, основанные на байесовском анализе гаплотипов *cytb* мтДНК (BEAST). Над ветвями показаны апостериорные вероятности. Временная шкала в тыс. лет.



### Медианная сеть

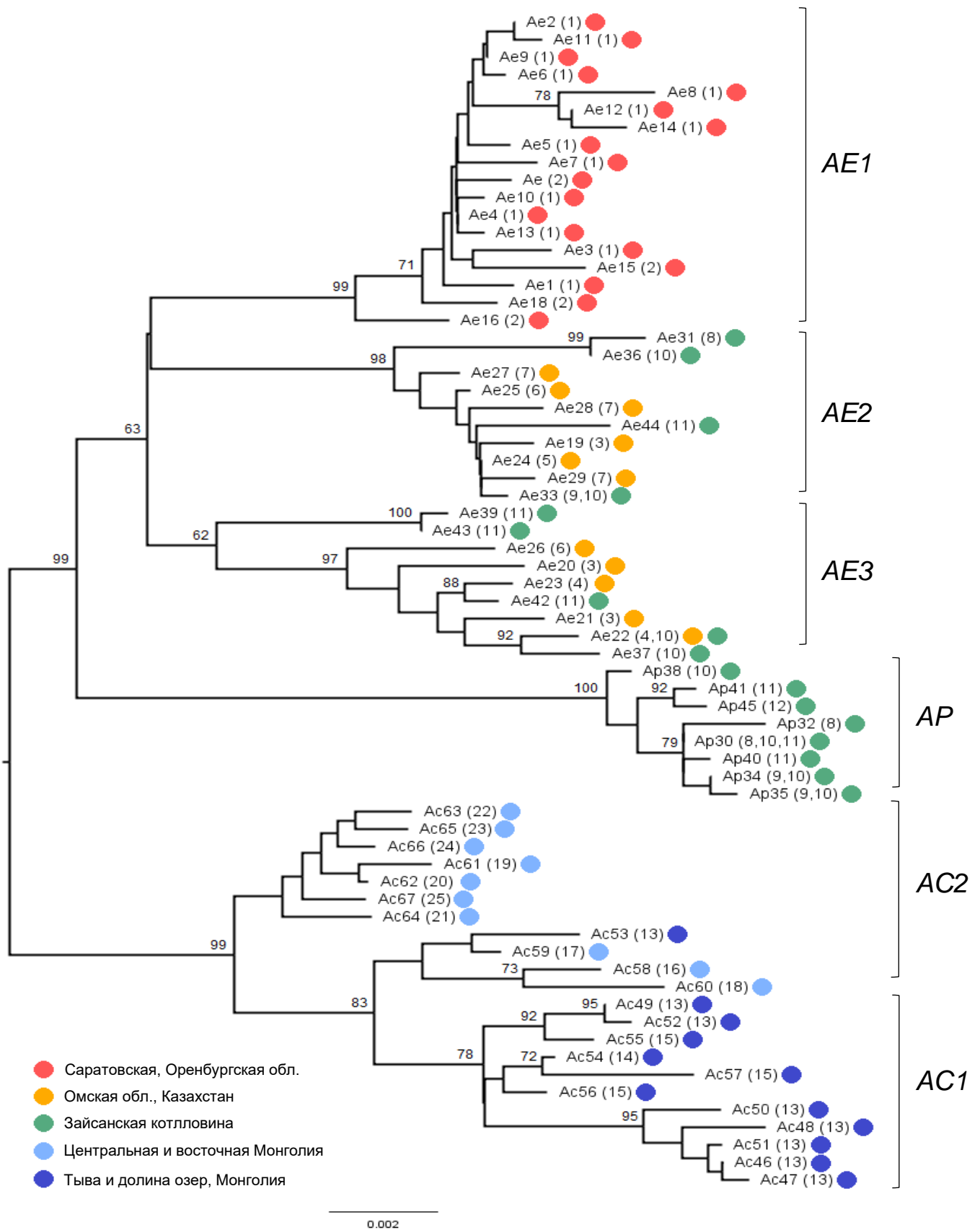
На рисунках 18 и 19 показаны взаимосвязи между гаплотипами внутри митохондриальных линий хомячков рода *Allocricetulus*. В таблице 17 приведены списки гаплотипов и их распределение по географическим локалитетам.

У *A. evermanni* (AE) можно выделить три обособленные ветви: AE1, AE2 и AE3, которые соответствуют результатам филогенетического анализа BI, ML и NJ. Филогруппа AE1 показывает распределение гаплотипов из двух географических локалитетов саратовское Заволжье (Ae\_Sar) и окрестности г. Оренбург (Ae\_Orn) в одну ветвь и не имеет общих гаплотипов с филогруппами AE2 и AE3. Стоит отметить, что их представители обитают симпатрично на территории Омской области (Ae\_Oms), центрального (Ae\_Tyr), северного (Ae\_Shi, Ae\_Kud) и восточного Казахстана (Ae\_Sem) (Рис. 20).

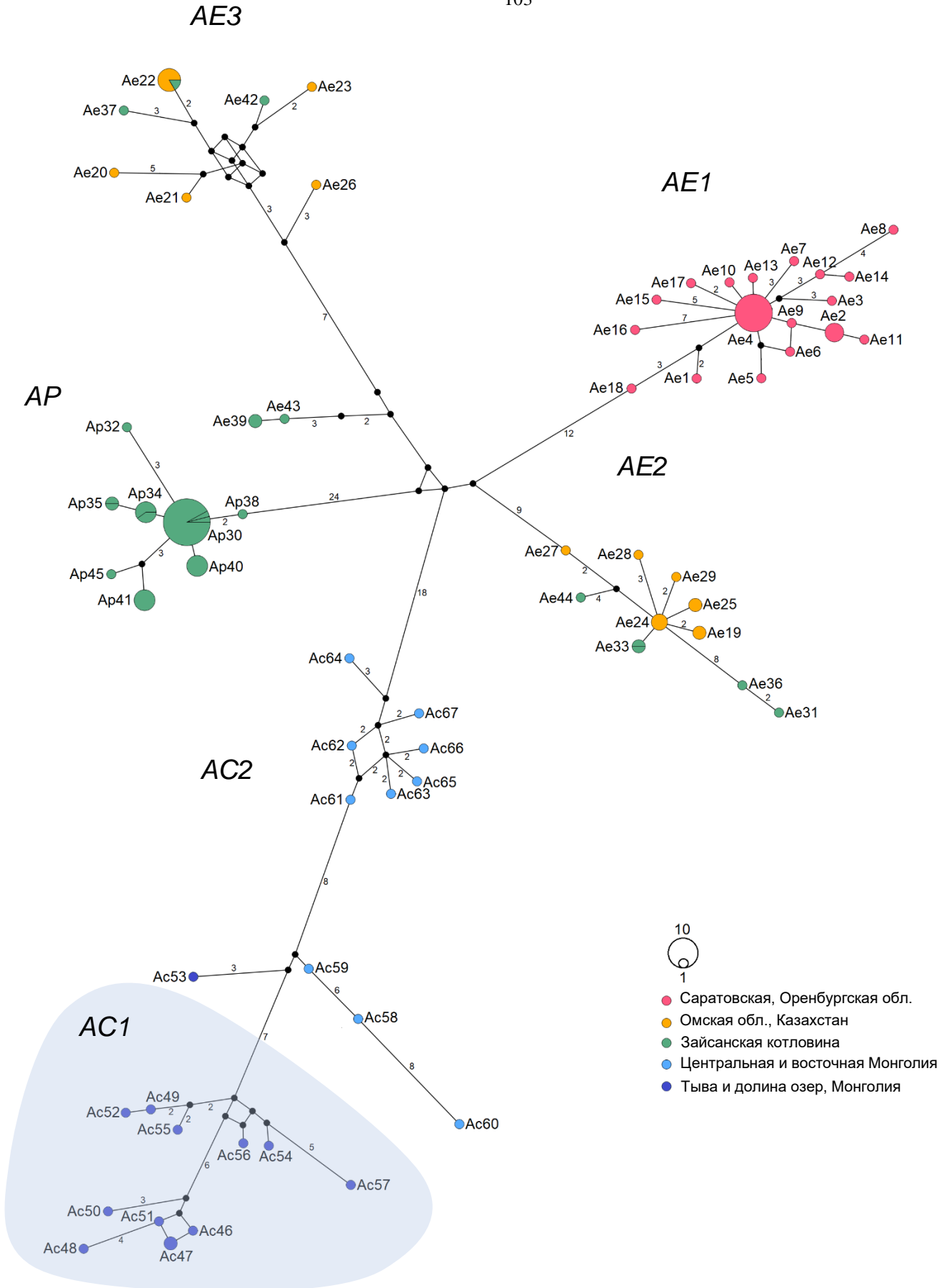
*A. e. pseudocurtatus* (AP) образует одну филогруппу, сильно отличающуюся от остальных. Показатели генетического разнообразия внутри этой филогруппы очень низкие — 8 гаплотипов на 45 образцов, но они были собраны с ограниченной территории Зайсанской котловины (Рис. 20, Прил. 5). Важно отметить, что ряд особей, обитающих на территории Зайсанской котловины, имеют гаплотипы относящиеся к филогруппам AE2 и AE3: из 56 особей *A. e. pseudocurtatus* 11 имело мтДНК *A. evermanni*.

Два гаплотипа *A. evermanni* (Ae39 и Ae43), как по результатам BI, ML, NJ, так и при построении медианной сети, относятся к группе AE3, но образуют в пределах нее отдельную ветвь. Возможно, это связано с высоким предковым разнообразием группы.

*A. curtatus* (AC) образует единую ветвь с высоким гаплотипическим разнообразием, но можно обнаружить тенденцию к группировке гаплотипов: филогруппы AC1 из Тывы (Ac\_Tuv) и долины озер в Монголии (Ac\_XaraNyr, Ac\_Sharga).



**Рисунок 18.** Филогенетические отношения между гаплотипами объединенной последовательности *cytb* и D-loop (1985 п.н.) рода *Allocricetulus* (NJ-дерево).

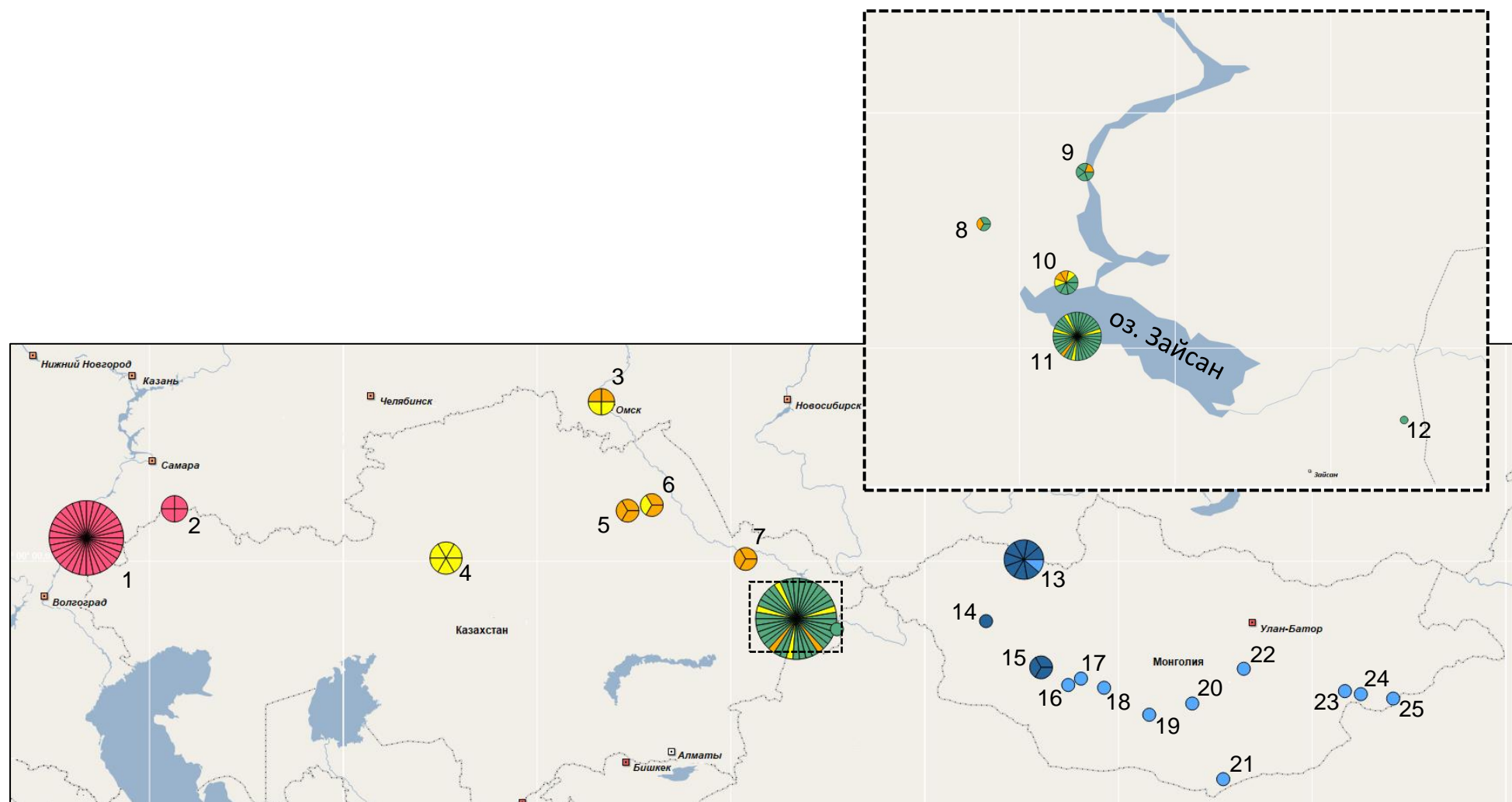


**Рисунок 19.** Медианная сеть гаплотипов объединенной последовательности *cytb* и D-loop (1985 п.н.) хомячков рода *Allocricetulus*. Размер кружков пропорционален распространенности гаплотипа.

**Таблица 17.** Гаплотипы объединенных последовательностей *cytb* и D-loop (1985 п.н.) хомячков рода *Allocricetulus*. Филогруппа АЕ1 выделена красным цветом, АЕ2 — оранжевым, АЕ3 — желтым, АР — зеленым, АС1 — фиолетовым, АС2 — синим.

Гаплотип	Локалитет / число экземпляров	Гаплотип	Локалитет / число экземпляров
Ae1	Ae_Sar / 1	Ap34	Ap_Bux / 3; Ap_Tas / 2
Ae2	Ae_Sar / 4	Ap35	Ap_Bux / 1; Ap_Tas / 1
Ae3	Ae_Sar / 1	Ae36	Ap_Tas / 1
Ae4	Ae_Sar / 16	Ae37	Ap_Tas / 1
Ae5	Ae_Sar / 1	Ap38	Ap_Tas / 1
Ae6	Ae_Sar / 1	Ae39	Ap_Ajg / 2
Ae7	Ae_Sar / 1	Ap40	Ap_Ajg / 5
Ae8	Ae_Sar / 1	Ap41	Ap_Ajg / 5
Ae9	Ae_Sar / 1	Ae42	Ap_Ajg / 1
Ae10	Ae_Sar / 1	Ae43	Ap_Ajg / 1
Ae11	Ae_Sar / 1	Ae44	Ap_Ajg / 1
Ae12	Ae_Sar / 1	Ap45	Ap_Maj / 1
Ae13	Ae_Sar / 1	Ac46	Ac_Tuv / 1
Ae14	Ae_Sar / 1	Ac47	Ac_Tuv / 2
Ae15	Ae_Orn / 1	Ac48	Ac_Tuv / 1
Ae16	Ae_Orn / 1	Ac49	Ac_Tuv / 1
Ae17	Ae_Orn / 1	Ac50	Ac_Tuv / 1
Ae18	Ae_Orn / 1	Ac51	Ac_Tuv / 1
Ae19	Ae_Oms / 2	Ac52	Ac_Tuv / 1
Ae20	Ae_Oms / 1	Ac53	Ac_Tuv / 1
Ae21	Ae_Oms / 1	Ac54	Ac_XaraNyr
Ae22	Ae_Tyr / 5; Ap_Tas / 1	Ac55	Ac_Sharga
Ae23	Ae_Tyr / 1	Ac56	Ac_Sharga
Ae24	Ae_Shi / 3;	Ac57	Ac_Sharga
Ae25	Ae_Kud / 2	Ac58	Ac_Biger
Ae26	Ae_Kud / 1	Ac59	Ac_Delger
Ae27	Ae_Sem / 1	Ac60	Ac_Baatsagaan
Ae28	Ae_Sem / 1	Ac61	Ac_Bogd
Ae29	Ae_Sem / 1	Ac62	Ac_MandalOvoo-Sant
Ap30	Ap_Kok / 1; Ap_Tas / 1; Ap_Ajg / 23	Ac63	Ac_Deren
		Ac64	Ac_Borzhighin
Ae31	Ap_Kok / 1	Ac65	Ac_Urgun
Ap32	Ap_Kok / 1	Ac66	Ac_Bayandelger
Ae33	Ap_Bux / 1; Ap_Tas / 1	Ac67	Ac_Dariganga

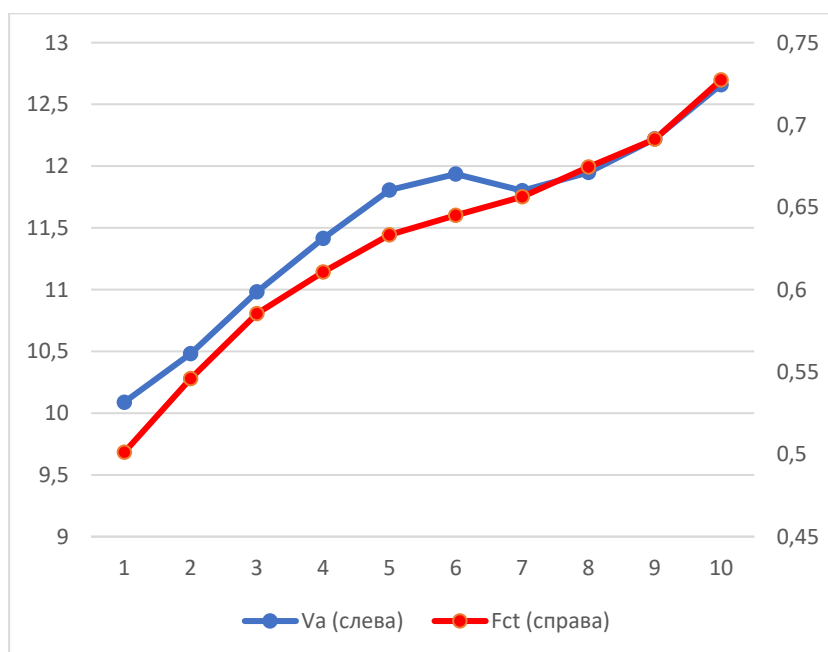




**Рисунок 20.** Распространение гаплотипов филогрупп рода *Allocricetulus* на основе объединенной последовательности *cytb* и D-loop. Красным цветом — AE1, оранжевым — AE2, желтым — AE3, зеленым — AP, синим — AC1, голубым — AC2. Каждый сегмент круга — отдельная особь. Номера локалитетов соответствуют рисунку 8, таблице 6.

### 3.3.2 Выделение групп популяций

Был проведен анализ (Samova), основанный на значениях межгрупповой дисперсии ( $V_a$ ). Значение  $F_{CT}$  (0.61) было самым высоким для  $K=6$  (Рис. 21), и при таком разбиении группа с одной популяцией не была сформированна. Таким образом, было сформированно 6 популяционных выборок (групп) на основе объединенной последовательности *cytb* и D-loop (Табл. 18, Рис. 22). Результат Amova с использованием такого набора популяций в группах показал, что большая молекулярной дисперсии обнаружена между группами — 68% ( $p < 0.000$ ).

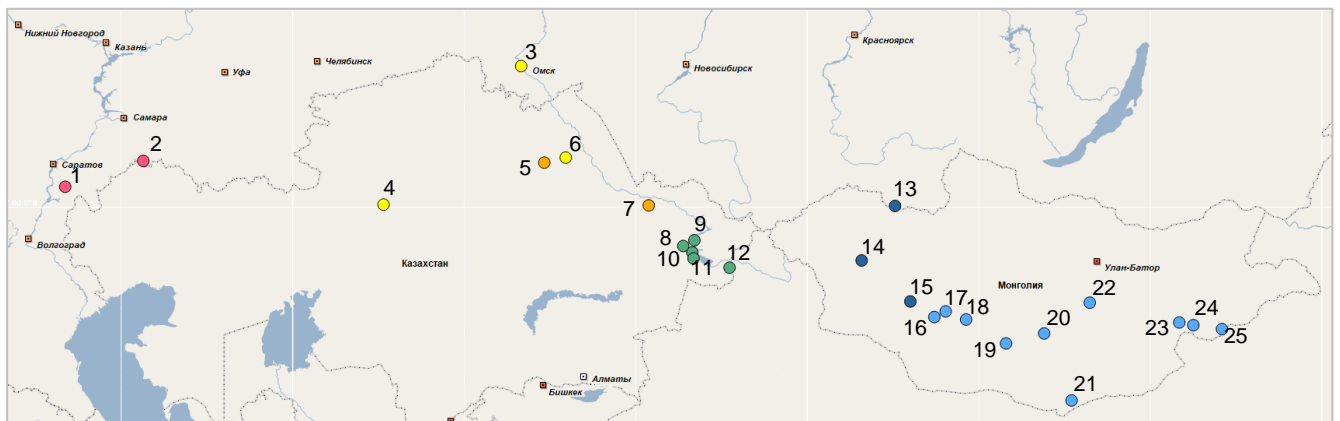


**Рисунок 21.** График зависимости  $V_a$  и  $F_{CT}$  от количества групп (результат Samova).

**Таблица 18.** Результаты SAMOVA по объединенной последовательности *cytb* и D-loop.

Название группы	Локалитеты	Компоненты изменчивости	% вариации	Индекс фиксации
AE1	Ae_Sar+Ae_Orn	Между группами	68.26	$F_{CT} = 0.68^*$
AE2	Ae_Shi+Ae_Sem	Между популяциями внутри групп	6.38	$F_{ST} = 0.20^*$
AE3	Ae_Oms+Ae_Tyr+Ae_Kud			
AP	Ap_Kok+Ap_Bux+Ap_Tas+Ap_Ajg+Ap_Maj	Внутри популяции	25.37	$F_{ST} = 0.75^*$
AC1	Ac_Tuv+Ac_XaraNyr+Ac_Sharga			
AC2	Ac_Biger+Ac_Delger+Ac_Baatsagaan+Ac_Bogd+Ac_MandalOvoo-Sant+Ac_Borzhigin+Ac_Deren+Ac_Urgun+Ac_Bayandelger+Ac_Daridanga			

\* $p < 0.000$ .



**Рисунок 22.** Группы популяций рода *Allocricetulus* на основе объединенной последовательности *cytb* и D-loop. Красным цветом — AE1, оранжевым — AE2, желтым — AE3, зеленым — AP, синим — AC1, голубым — AC2. Номера локалитетов соответствуют рисунку 8, таблице 6.

### 3.3.3. Генетическое разнообразие географических популяций и демографический анализ

Уровень гаплотипического разнообразия ( $h_d$ ) в крупных выборках (виды и популяционные выборки — выделенные при помощи *Samova*) оказался достаточно высоким (0.800–1.000) (Табл. 19, Рис. 23), за исключением *A. e. pseudocurtatus*, где он составил 0.784.

Уровень нуклеотидного разнообразия ( $\pi$ ) в крупных выборках самым низким оказался в выборке АЕЗ из центрального, восточного Казахстана и Омской обл. (0.001), но для всей выборки *A. evermanni*  $\pi$  существенно выше — 0.008.

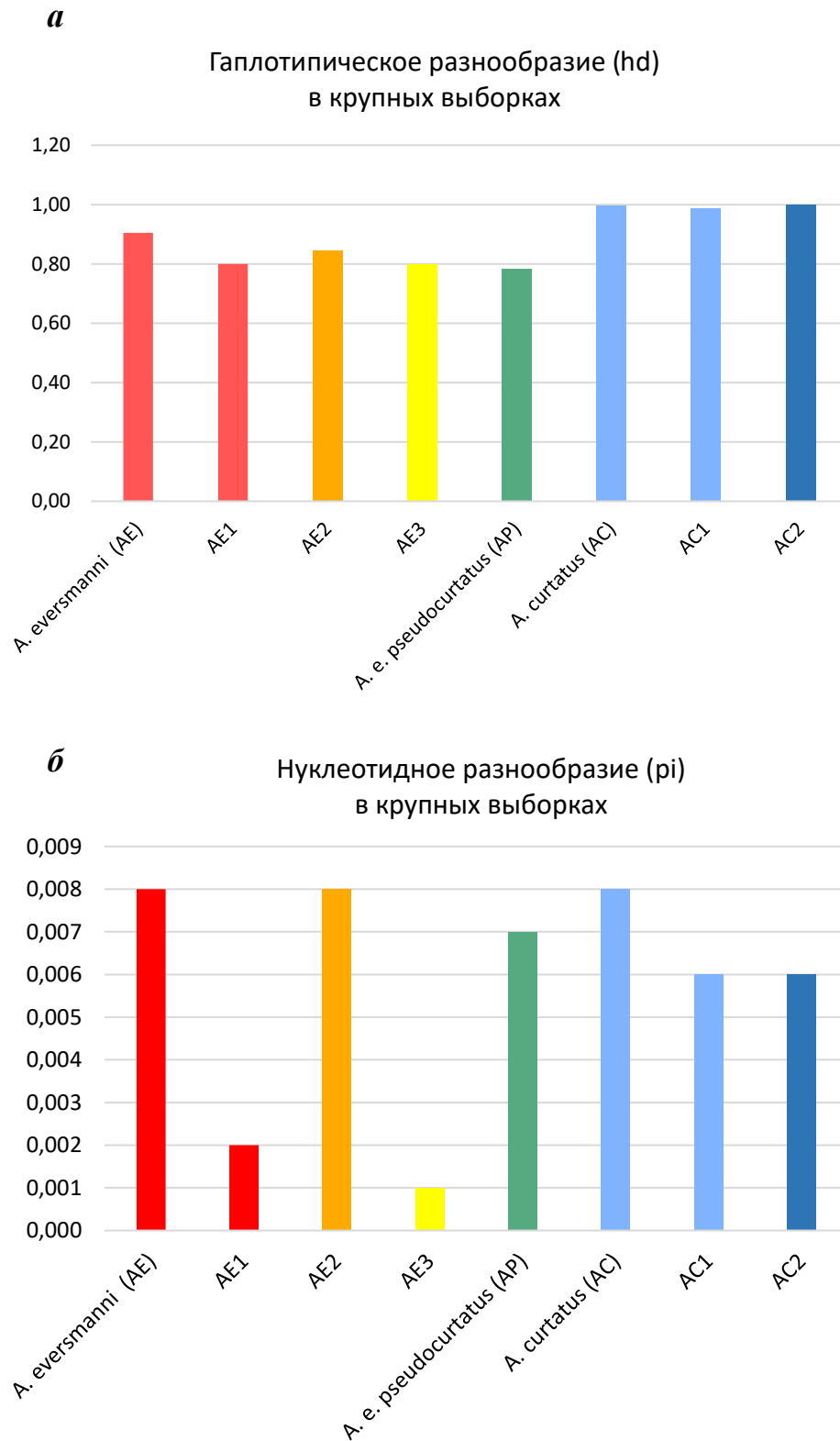
Среди локальных популяций наибольшее  $h_d$  отличает популяции – Тассай (Ar\_Tas) и Тува (Ac\_Tuv) (Табл. 19, Рис. 24), наибольшее  $\pi$  обнаружено для Тассай (Ar\_Tas). Также следует отметить низкие показатели  $h_d$  и  $\pi$  для популяций Тургай (Ae\_Tur) из центрального Казахстана и бугор Айгыркум (Ar\_Ajg) с территории Зайсанской котловины.

Показатели статистик нейтральности (Табл. 19) Tajima's D и Fu's Fs имеют достоверно отрицательное значение для АЕ1 (и локальная выборка из саратовского Заволжья, Ae\_Sar), что указывает на ее недавнюю экспансию. Tajima's D достоверно отрицательна ( $p < 0.05$ ) для АЕЗ (и локальная выборка из центрального Казахстана, Тургай, Ae\_Tur) и для выборки из Зайсанской котловины, Бухтарминское водохранилище (Ar\_Bux). Fu's Fs достоверно отрицательна ( $p < 0.05$ ) для *A. curtatus* и выборки из центральной и восточной Монголии (AC2).

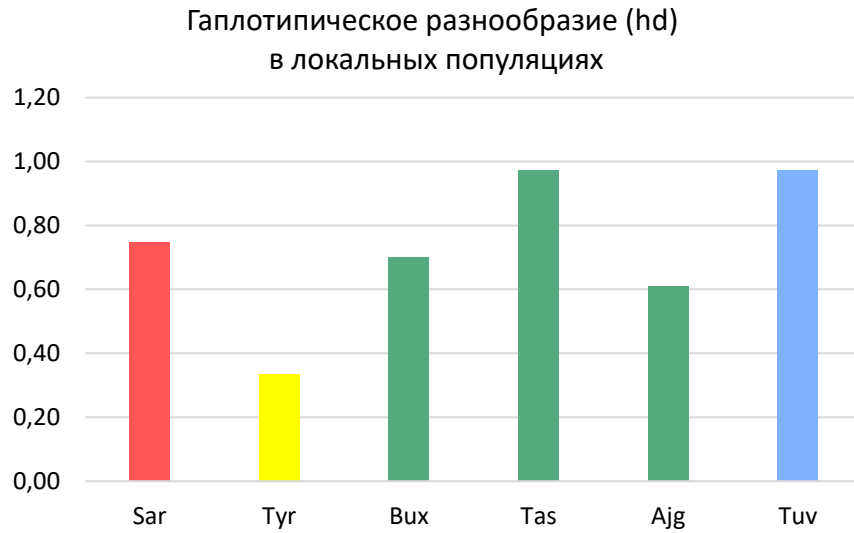
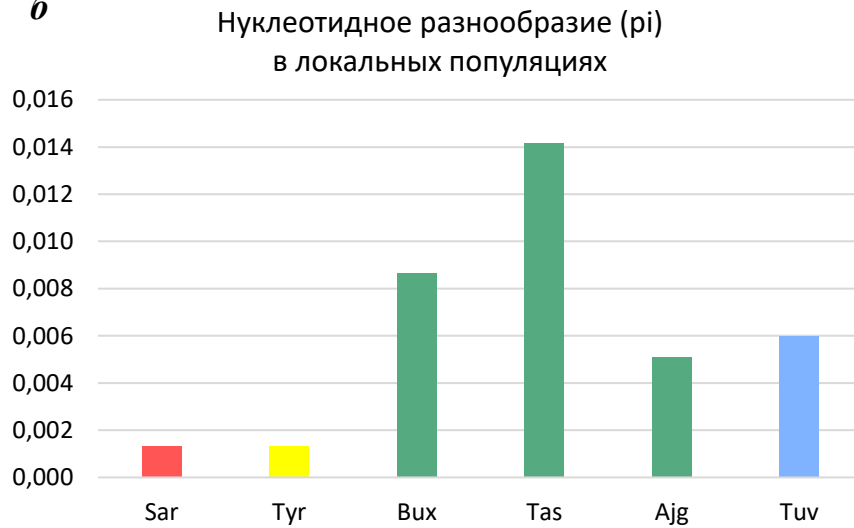
**Таблица 19.** Генетическое разнообразие внутри основных филогрупп (гаплогрупп), показатели статистик нейтральности.

Географические выборки / локальные популяции	n	H	hd ± SD	pi ± SD	Tajima's D	Tajima's D p-value	Fu's Fs	Fu's Fs p-value
<i>A. evermanni</i> (AE)	55	29	0.905 ± 0.032	0.008 ± 0.004	-0.408	0.373	-1.940	0.310
AE1	36	18	0.800 ± 0.068	0.002 ± 0.001	<b>-2.254</b>	<b>0.001</b>	<b>-8.585</b>	<b>0.000</b>
Ae_Sar	32	14	0.746 ± 0.081	0.001 ± 0.001	<b>-1.874</b>	<b>0.017</b>	<b>-5.921</b>	<b>0.002</b>
AE2	13	7	0.846 ± 0.085	0.008 ± 0.005	1.293	0.917	4.147	0.953
AE3	6	4	0.800 ± 0.172	0.001 ± 0.001	<b>-1.408</b>	<b>0.036</b>	0.022	0.440
Ae_Tyr	6	2	0.333 ± 0.215	0.001 ± 0.001	<b>-1.408</b>	<b>0.037</b>	3.696	0.950
<i>A. e. pseudocurtatus</i> (AP)	57	17	0.784 ± 0.053	0.007 ± 0.004	-0.691	0.294	4.099	0.908
Ap_Bux	5	3	0.700 ± 0.218	0.009 ± 0.006	<b>-1.254</b>	<b>0.007</b>	5.126	0.978
Ap_Tas	9	8	0.972 ± 0.064	0.014 ± 0.008	0.845	0.854	0.892	0.564
Ap_Ajg	38	7	0.610 ± 0.082	0.005 ± 0.003	-1.252	0.094	9.299	0.988
<i>A. curtatus</i> (AC)	23	22	0.996 ± 0.014	0.008 ± 0.004	-0.614	0.276	<b>-8.306</b>	<b>0.001</b>
AC1	13	12	0.987 ± 0.035	0.006 ± 0.003	-0.516	0.310	-3.083	0.076
Ac_Tuv	9	8	0.972 ± 0.064	0.006 ± 0.003	0.005	0.537	-0.897	0.256
AC2	10	10	1.000 ± 0.045	0.006 ± 0.003	-0.656	0.262	<b>-2.965</b>	<b>0.050</b>

n – размер выборки; H – количество гаплотипов; hd – гаплотипическое разнообразие; pi – нуклеотидное разнообразие; SD – стандартное отклонение; Fs – Fu's Fs; D – Tajima's D. Значимые величины статистик нейтральности выделены жирным шрифтом.



**Рисунок 23.** Гаплотипическое (**a**) и нуклеотидное (**б**) разнообразие в крупных выборках по данным изменчивости объединенных последовательностей *cytb* и D- loop хомячков рода *Allocricetulus*.

***a******б***

**Рисунок 24.** Гаплотипическое (***a***) и нуклеотидное (***б***) разнообразие в локальных популяциях ( $n \geq 5$ ) по данным изменчивости объединенных последовательностей *cytb* и D-loop хомячков рода *Allocricetulus*.

### 3.3.4. Тест Мантеля и AMOVA

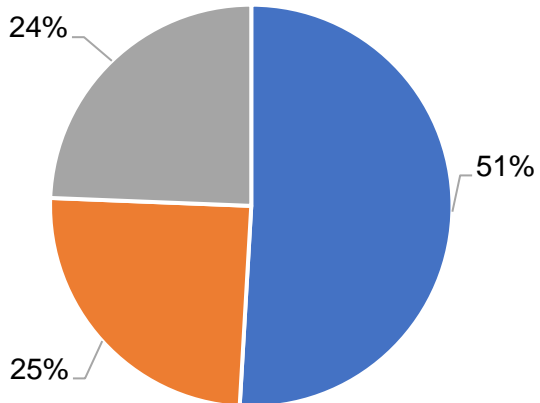
Результаты теста Мантеля проведенный для *A. evermanni* и *A. curtatus* показали достоверную корреляцию между географической и генетической дистанциями только для *A. evermanni* по данным изменчивости объединенной последовательности *cytb* и D-loop (для *A. evermanni*  $r=0.39$ ,  $p=0.02$ ; для *A. curtatus*  $r=0.0001$ ,  $p=0.52$ ), что может указывать на наличие географической структуры у *A. evermanni*.

Произведена оценка компонент изменчивости для выявления генетической структуры по объединенной последовательности *cytb* и D-loop при помощи AMOVA (Рис. 25, Прил. 7.3).

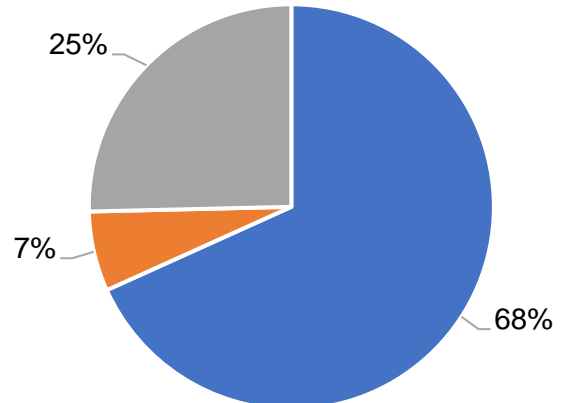
При разделении всей выборки на три группы: *A. evermanni*, *A. e. pseudocurtatus* и *A. curtatus* показатели вклада изменчивости между и внутри популяций оказались почти равны (Рис. 25а). При разделении всей выборки на 6 групп на основании Samova наибольший вклад вносит дисперсия между группами (Рис. 25б). При делении *A. curtatus* на AC1 и AC2 наибольший вклад вносят различия внутри популяций (Рис. 25в), что может говорить о слабой географической структуре, в отличие от *A. evermanni* (AE1, AE2, AE3) (Рис. 25г).



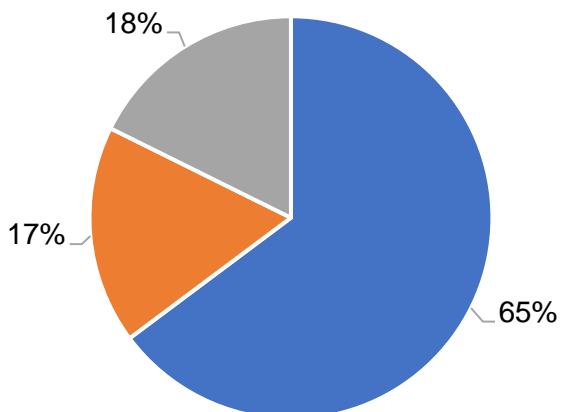
**a** 3 группы: *A. eversmanni*,  
*A. e. pseudocurtatus*, *A. curtatus*



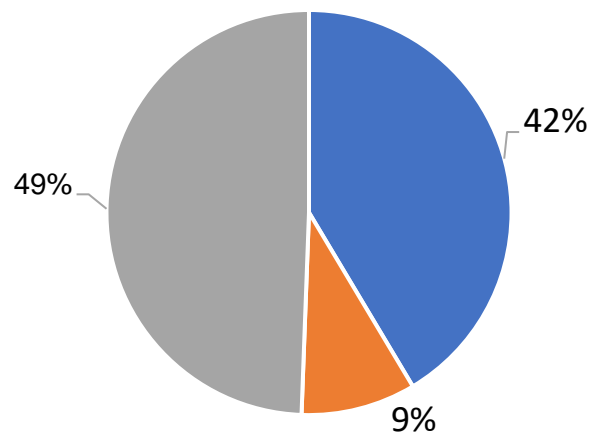
**б** 6 групп:  
AE1 AE2 AE3 AP AC1 AC2



**в** Группы вида *A. eversmanni*:  
AE1 AE2 AE3



**г** Группы вида *A. curtatus*:  
AC1 AC2



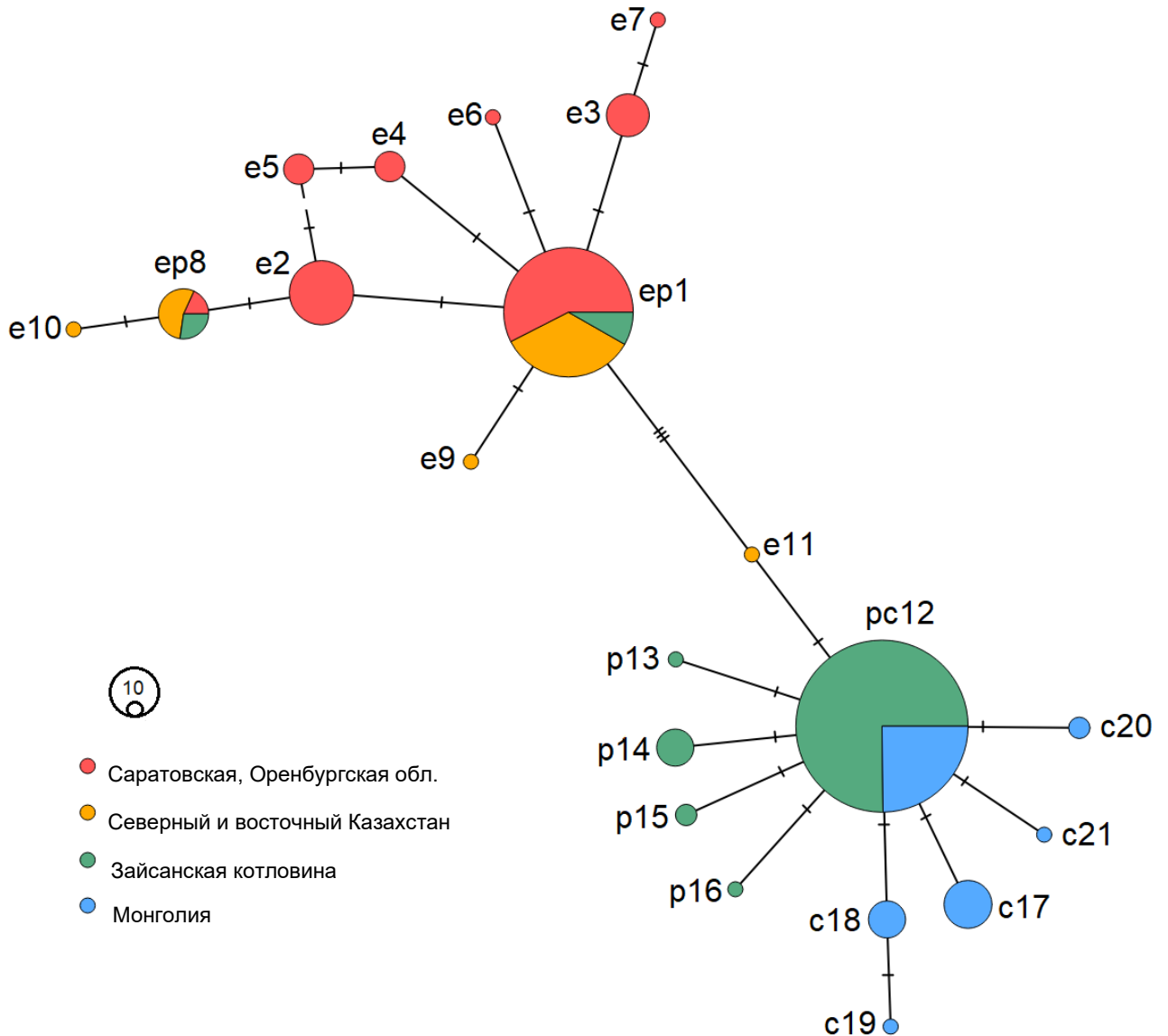
- между группами
- между популяциями внутри группы
- внутри популяции

**Рисунок 25.** Результаты анализа компонент изменчивости объединенной последовательности *cytb* и D-loop (AMOVA).

### 3.4. Изменчивость ядерных маркеров

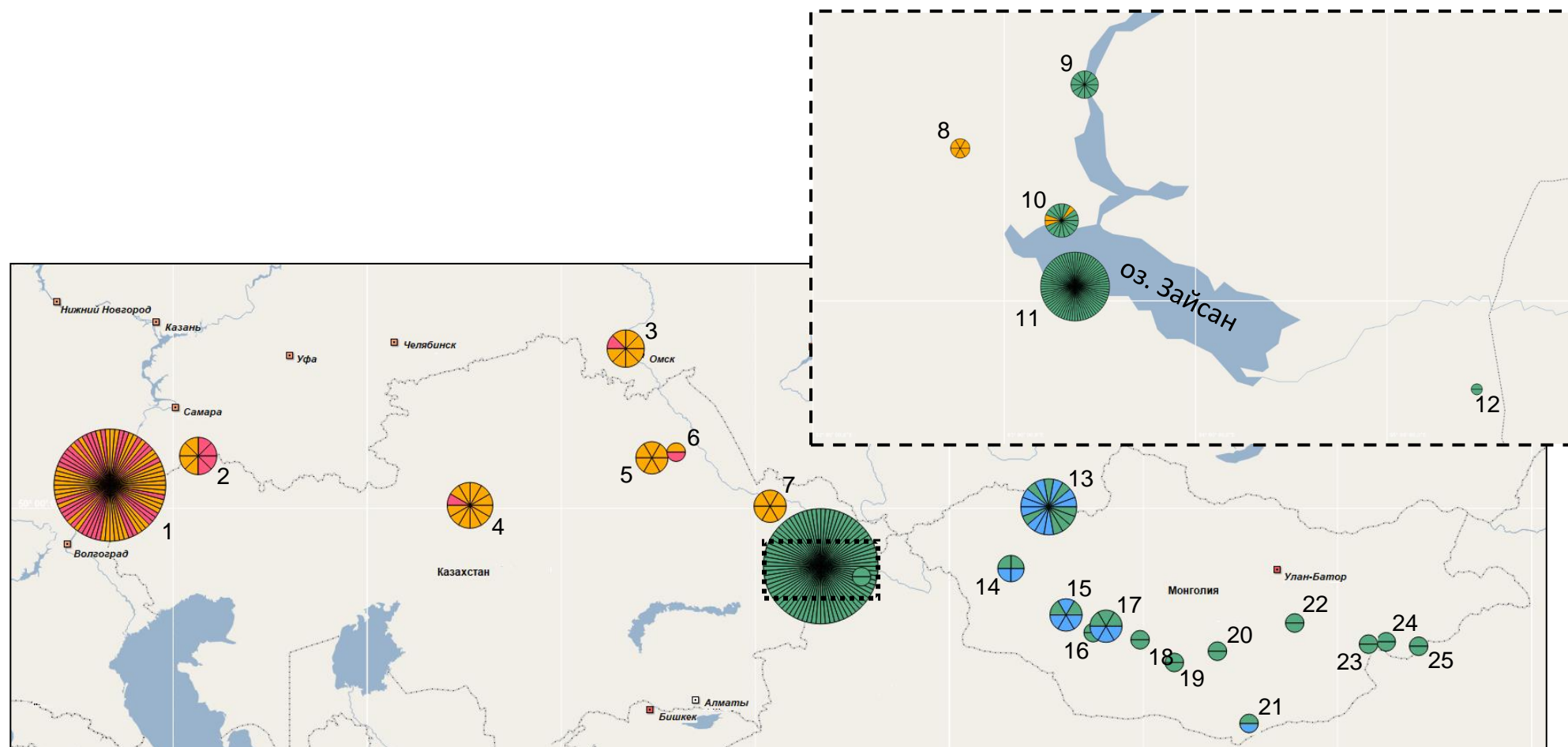
Для объективной оценки событий, которые происходили внутри рода *Allocricetulus* мы также проанализировали два ядерных гена GHR и DBY1 (ген Y-хромосомы).

Анализ медианной сети, построенной по гену GHR (Рис. 26, Прил. 5), показал, что существуют значительные различия между *A. evermanni* и *A. curtatus*. Причем *A. e. pseudocurtatus* в большинстве случаев объединяются с *A. curtatus*.



**Рисунок 26.** Медианная сеть аллелей гена GHR хомячков рода *Allocricetulus*. Размер кружков пропорционален распространенности гаплотипа.

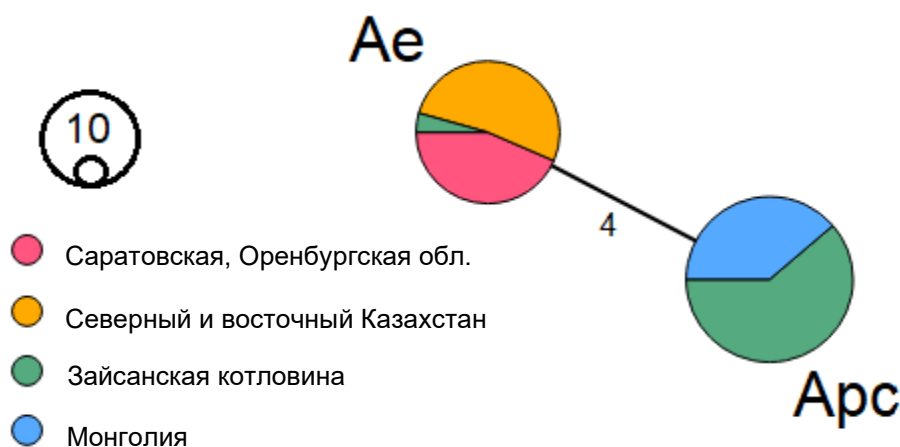
На западе Зайсанской котловины обнаруживаются особи с ядерным геномом характерным как для *A. evermanni*, так и для *A. e. pseudocurtatus* (Рис. 27), что может говорить о наличии процесса интрогрессии в этой области.



**Рисунок 27.** Распространение аллелей гена GHR хомячков рода *Allocricetulus*. Каждый сегмент круга — аллель. Номера локалитетов соответствуют рисунку 8, таблице 6.

Аллели ер1, ер8 (окрашены в оранжевый цвет), обнаружены как у особей с ареала *A. evermanni*, так и у четырех особей на западе Зайсанской котловины. Аллель рс12 (зеленый) обнаружен у *A. curtatus* и у подавляющего большинства *A. e. pseudocurtatus*. Аллели характерные только для *A. evermanni* и *A. curtatus* окрашены в красный и синий цвет, соответственно.

Анализ одного из генов Y-хромосомы DBY1 (Рис. 28) также показал, что существуют четкие различия между хомячками *A. evermanni* и *A. curtatus*. При этом гаплотипы *A. e. pseudocurtatus* в большинстве случаев объединяются опять же с *A. curtatus*, как и в случае с геном GHR. Было обнаружено всего 2 аллели DBY1: «Арс» — у *A. curtatus* и *A. e. pseudocurtatus* и «Ае» — у *A. evermanni*. Среди особей, пойманных на западе Зайсанской котловины, был обнаружен всего один зверек с аллелью «Ае», характерной для *A. evermanni* (Рис. 8. точка 10).



**Рисунок 28.** Медианная сеть аллелей гена DBY1 хомячков рода *Allocricetulus*. Размер кружков пропорционален распространенности гаплотипа.

Таким образом, следует отметить, что если по ядерной ДНК *A. e. pseudocurtatus* объединяется с *A. curtatus*, то по мтДНК образует собственную кладу с хорошей поддержкой. Однако на западе Зайсанской котловины встречается значительное количество особей с ядерной ДНК хомячка Эверсмманна и мтДНК *A. e. pseudocurtatus* и некоторое количество особей с аллелями ядерной ДНК *A. e. pseudocurtatus* и мтДНК хомячка Эверсмманна (Рис. 20, 27). Следовательно, это территория, на которой происходила интрогрессии между *A. evermanni* и *A. e. pseudocurtatus*. Возможно, взаимная интрогрессия происходит и сейчас, так как в настоящее время ареалы хомячка Эверсмманна и *A. e. pseudocurtatus* частично симпатричны.

#### ГЛАВА 4. ОБСУЖДЕНИЕ И ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Считается, что для возникновения нового вида у позвоночных в среднем требуется около 2 млн. лет (Avice et al., 1998), а генетическая дистанция по гену *cytb* в диапазоне от 2 до 11 % может демонстрировать как внутри, так и межвидовую дистанцию (Bradley, Baker, 2001). Оценка генетической дистанции (модель K2P) по гену *cytb* мтДНК между монгольским и хомячком Эверсмманна составляет 2.0% (см. таблицу 15). Время дивергенции — около 120 000 л.н. (см таблицу 16). За такой непродолжительный временной период чаще всего отмечается формирование филогеографической структуры внутри вида, чем образования новых видов. Действительно, за аналогичный период у многих европейских и азиатских видов млекопитающих сформировались обособленные филогеографические линии (Lister, 2004). Это справедливо, например, для единственного дожившего до наших дней ближайшего родственника эверсманновых хомячков — обыкновенного хомяка (*Cricetus cricetus*) (Neumann et al., 2005; Feoktistova et al., 2017) или для длиннохвостого хомячка (*Cricetulus longicaudatus*), филогеографическая структура которого сформировалась за последние 160 000–200 000 лет (Lebedev et al., 2021). Аналогичные оценки времени дивергенции отмечаются также у ближайших родственников *C. longicaudatus* — барабинских хомячков, относящихся к комплексу видов *Cricetulus barabensis sensu lato* (Poplavskaya et al., 2019), а также выделенного недавно в самостоятельный род *Nothocricetulus* (Lebedev et al., 2018a) хомячка *Cricetulus migratorius* (Lebedev et al., 2018b).

Однако комплексный анализ, выполненный в данной работе, позволяет принимать в расчет не только время дивергенции видов и генетические дистанции между ними, но и особенности гибридизации, а также характер хромосомных перестроек. Кроме того, показано, что для целого ряда видов, что малые генетические дистанции не могут быть единственным аргументом в пользу объединения или разделения видов. В частности, небольшие генетические дистанции отмечаются, например, у двух видов степных мышовок *Sicista subtilis* s. str. и *S. severtzovi* (Lebedev et al., 2020). При этом данные «молодые» виды характеризуются значительными хромосомными перестройками (Kovalskaya et al.,

2011). Подобные случаи известны и у других млекопитающих. Например, у полевок *Microtus (Alexandromys) evoronensis* и *Microtus (Alexandromys) mujanensis* генетически близких к широко распространенному и полиморфному *Microtus maximowiczii* (р-дистанция 2.4 и 1.7%, соответственно). Однако их кариотипы сильно различаются, а данные гибридизации указывают на стерильность самцов  $F_1$  (Meyer et al. 1996).

У пары видов *Sorex araneus* и *S. antinorii* (р-дистанция *cytb* — 2.3%, Brünner et al., 2002; Банникова и Лебедев, 2010) исследование гибридной зоны показало, что поток генов между этими видами-двойниками ограничен (Brünner et al. 2002). Хочется ещё раз подчеркнуть, что в группах с интенсивной хромосомной эволюцией разделение видов на основе генетического расхождения следует проводить с большей осторожностью.

Два вида хомячков рода *Allocricetulus* относятся именно к таким «молодым» видам со значительными хромосомными перестройками. Напомним, что, как указано в литературном обзоре, различия между кариотипами *A. curtatus* и *A. evermanni* определяются не менее чем четырьмя робертсоновскими перестройками (слияниями и транслокациями). В кариотипе монгольского хомячка  $2n=20$  хромосом, а хомячка Эверсмана — 26 хромосом. В работе также удалось показать усложнение получения гибридов от скрещивания самки *A. evermanni* и самца *A. curtatus*. «При анализе синаптонемного комплекса в профазе I мейоза у гибридов от скрещивания самки *A. curtatus* и самца *A. evermanni* показано, что значительная часть клеток подвергается аресту и селекции на этой стадии. Тем не менее, часть сперматоцитов все же формирует сперматозоиды» (Гуреева и др., 2015). Таким образом, сама возможность получения гибридов в лаборатории между формами с разным числом хромосом хотя и свидетельствует об относительно недавнем времени их расхождения, но говорит в пользу наличия уже определенных барьеров для гибридизации (Гуреева и др., 2015; Феоктистова и др., 2018).

Н.Н. Воронцов (1968) предполагал, что даже незначительное снижение плодовитости гибридных форм ведет к отбору на генетическую изоляцию. Результатом такого отбора является объединение поведенческих и генетических

механизмов изоляции друг с другом и создание дублирующих изолирующих механизмов. Необходимо подчеркнуть, что в нашем эксперименте по гибридизации участвовали особи из удаленных частей ареалов (Саратовская обл. и Республика Тыва), а репродуктивные барьеры более эффективно действуют именно в зонах контакта (Лавренченко, 2013).

Однако степень сформированности постзиготических механизмов у этих видов уже очевидна. Кроме того, выявленный в работе уровень краниологических различий также свидетельствует о видовой самостоятельности рассматриваемых видов *A. evermanni* и *A. curtatus*.

Что касается *A. e. pseudocurtatus*, чье таксономическое и филогенетическое положение четко не определено, по результатам нашего исследования мы считаем, что более верно называть его формой «*pseudocurtatus*», которая по митохондриальным маркерам несколько (но не сильно) ближе к *A. evermanni*, а по ядерным объединяется с *A. curtatus* (см. главу 3). В настоящее время эта форма парapatрична с *A. evermanni*, и, по-видимому, аллопатрична с *A. curtatus*.

Генетическая дистанция между формой «*pseudocurtatus*» и *A. evermanni* по мтДНК маркерам составляет всего около 2.0% а между формой «*pseudocurtatus*» с *A. curtatus* — 2.3%. Однако форма «*pseudocurtatus*» отличается от *A. curtatus* и *A. evermanni* серьезными хромосомными перестройками. И хотя у формы «*pseudocurtatus*» имеется такой же диплоидный набор хромосом ( $2n=26$ ), как *A. evermanni*, но с другим фундаментальным числом (FN=38), при этом форма «*pseudocurtatus*» от *A. evermanni* отличается тремя Робертсоновскими перестройками (слияниями и транслокациями), что может свидетельствовать о довольно долгой самостоятельной эволюции формы «*pseudocurtatus*», которая могла проходить в период, когда эта форма существовали в аллопатрии. За этот сценарий говорит и наличие морфологических (краниометрических) различий между формой «*pseudocurtatus*» и *A. evermanni* и *A. curtatus*. Однако в настоящее время форма «*pseudocurtatus*» парapatрична с хомячком Эверсмана, и мы отмечаем как следы современной, так и исторической гибридизации. Исходя из полученных генетических данных можно предположить: на западе Зайсанской котловины в

зоне гибридизации встречаются как особи с преобладанием генов *A. evermanni*, так и особи с преобладанием генов формы «*pseudocurtatus*», равно как и собственно гибридные особи  $F_1$  (Прил. 5). В связи с этим необходимо обсудить статус *A. e. beljaevi* Argуropulo 1932, который может быть старшим синонимом зайсанской формы хомячков. К сожалению, голотип этого подвида в коллекциях не сохранился. Также неизвестно его точное географическое происхождение, однако из приведенных морфологических характеристик («Окраска верха тела значительно светлее, чем у типичной формы; грудное пятно также очень светлое») можно предположить, что он происходит с запада или юга Зайсанской котловины. В первом случае нельзя сказать, какой из двух контактирующих форм он был ближе и более того, если это была особь гибридного происхождения, то название «*beljaevi*» не может быть использовано согласно Положениям Международного кодекса зоологической номенклатуры (МКЗН) (Landry, 2005). Разрешение этого вопроса выходит за рамки данной работы.

В свете всего вышесказанного интересно построить возможный сценарий формирования структуры рода *Allocricetulus*. Благодаря помощи Г.И. Шенброта в программе MAXENT 3.4.4 (Phillips et al., 2006) были созданы палеоклиматические реконструкции ареалов исследуемых видов за последние 200 000 лет (Рис. 29). И по ним можно гипотетически проследить флуктуации ареалов этих видов в те или иные исторические периоды.

В соответствии с палеонтологическими находками (см. Литературный обзор Палеонтология) можно предположить, что предки современного рода *Allocricetulus* жили на обширном ареале, превосходящем по площади ныне существующий более 200 000 л.н. (Рис. 29).

Время разделения единой предковой формы на две основные филогруппы, соответствующие ныне существующим видам *A. curtatus* и *A. evermanni*, произошло около 120 000 л.н. в период межледниковья (Рис. 30), а несколько позже произошло обособление формы, предковой для формы «*pseudocurtatus*» (AP). По мтДНК эта форма обособилась от ветви предковой для *A. evermanni* (AE).

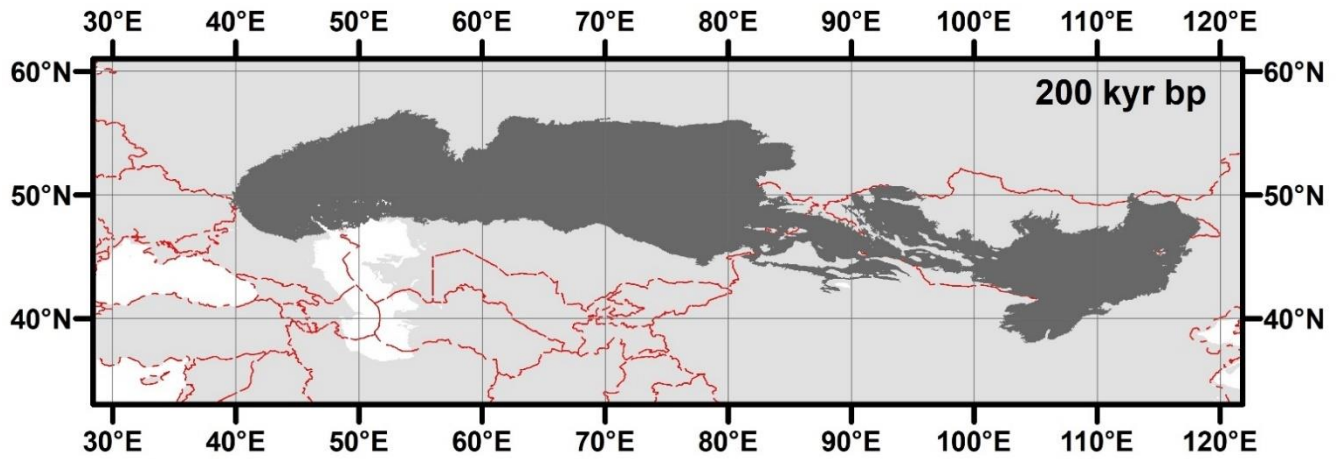


Биотопы межледниковья, оптимальные для обитания видов рода, возможно, в этот период существовали на территориях, выходящих за пределы современного ареала рода. Так палеонтологические находки хомячка Эверсмманна в отложениях этого времени были обнаружены на территории Восточной Европы, Молдавии, Украины, а также Крымского полуострова, Самарской Луки, на Южном Урале и на Алтае (в Денисовой пещере и пещере «Страшная») (см. литературный обзор Палеонтология). Но, дальше (за пределы указанных точек) вид не распространился, так как в этот период была широко распространена лесная зона, особенно в западной Европе, которая несомненно препятствовала продвижению ареала вида на север и на запад (Markova, Puzachenko, 2019).

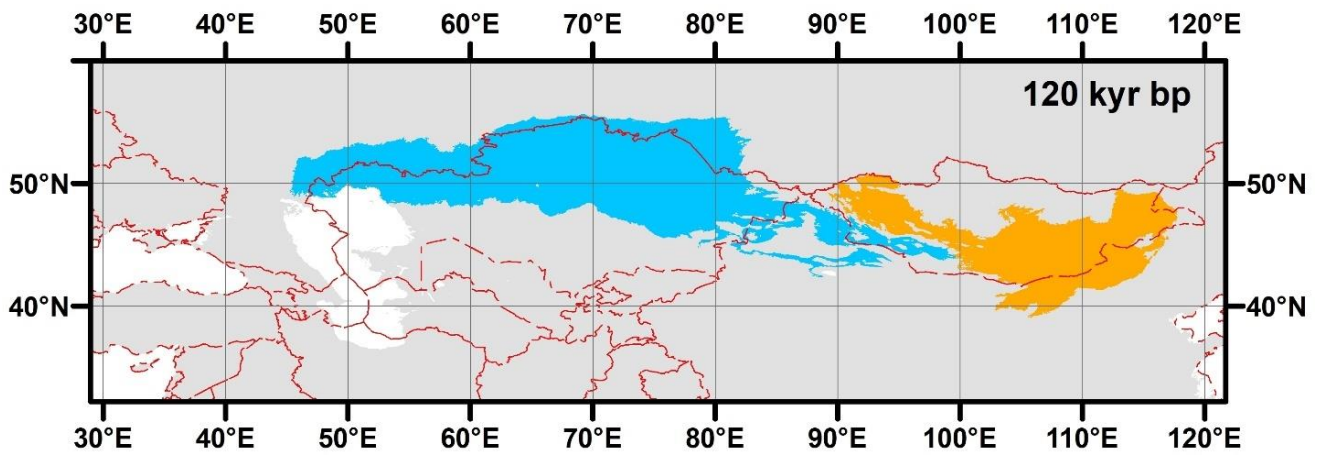
После максимального потепления начались периоды похолоданий и площадь ареала как *A. evermanni*, так и *A. curtatus* начала сокращаться (с 70 000 л.н.) (Рис. 31) до максимального сокращения в LGM, 20 000 л.н. (Рис. 33). В течение этого достаточно продолжительного периода формировались и отдельные ныне существующие филогруппы как хомячка Эверсмманна (AE1, AE2, AE3), так и монгольского хомячка (AC1, AC2). Таким образом, начало времени дивергенции клад AE1, AE2, AE3, C1 и C2 приходится на период 48 000–25 000 л.н., т.е. до начала последнего ледникового максимума (LGM) (Рис.32). В этот же период (~ 29 000 л.н.) начинается дивергенция группы предковой для формы «pseudocurtatus» (AP). Дальнейшая дивергенция митохондриальных линий представителей рода *Allocricetulus* и формирование их современного разнообразия в основном приходится на время после окончания LGM (см. таблицу 16). Как мы уже отметили выше, максимальное сокращение ареалов современных видов и формы произошло примерно 20 000 л.н. во время последнего ледникового максимума (МИС-2) (Рис. 33). В это период палеонтологическая летопись хомячка эверсмманна также становится гораздо более бедной (см. литературный обзор Палеонтология). А с окончанием LGM и началом потепления ареалы видов начал резко расширяться, распространившись на максимальную площадь вовремя или ближе к концу температурного оптимума голоцена (Рис. 34). Ареалы *A. evermanni*

и формы «pseudocurtatus» объединились и между ними стала возможна интрогрессия мтДНК, которая возможно продолжается и в настоящее время.

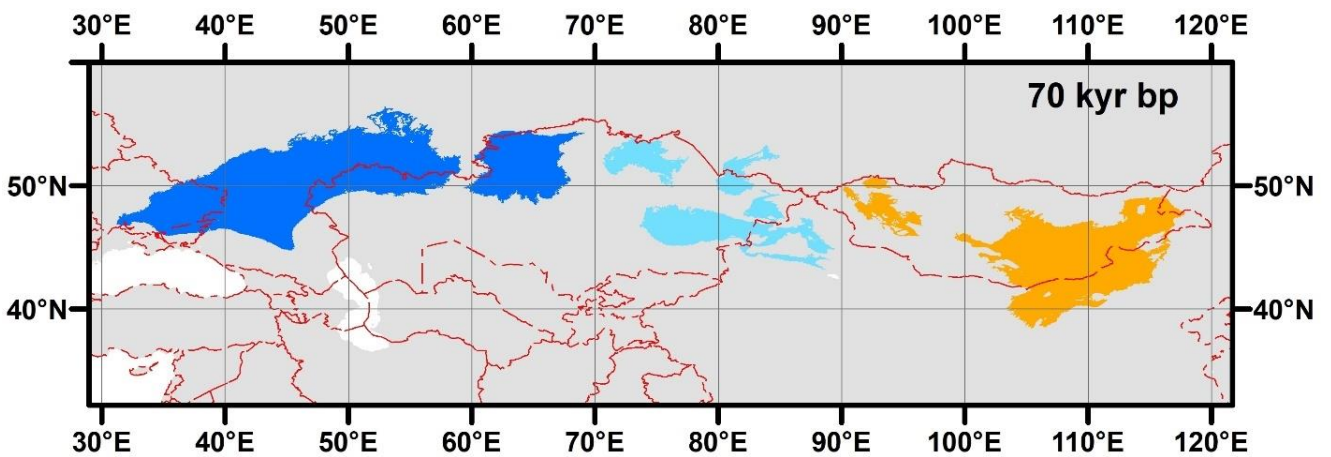
Судя по результатам моделирования исторического ареала, настоящее время является благоприятным периодом для хомячков Эверсмманна. Статистики Tajima и Fu, определенные для отдельных филогрупп (в частности, для западной — AE1 и одной из восточных — AE3) хомячка Эверсмманна и монгольского, имеют отрицательные значения и в большинстве случаев достоверны, что соответствует состоянию роста численности. Однако иная картина прослеживается для другой восточной филогруппы *A. evermanni* (AE2) и формы «pseudocurtatus», что свидетельствует об отсутствии роста численности. Такое состояние хомячка Эверсмманна (так и формы «pseudocurtatus») в естественных биотопах может свидетельствовать о сильном антропогенном влиянии на территории Казахстана, в частности выпас скота. Сейчас этот вид занесен в 5 региональных Красных книг как редкий вид или вид с неизвестной численностью.



**Рисунок 29.** Модель ареала для 200 тыс. лет.



**Рисунок 30.** Модель ареала для 120 тыс. лет.



**Рисунок 31.** Модель ареала для 70 тыс. лет.

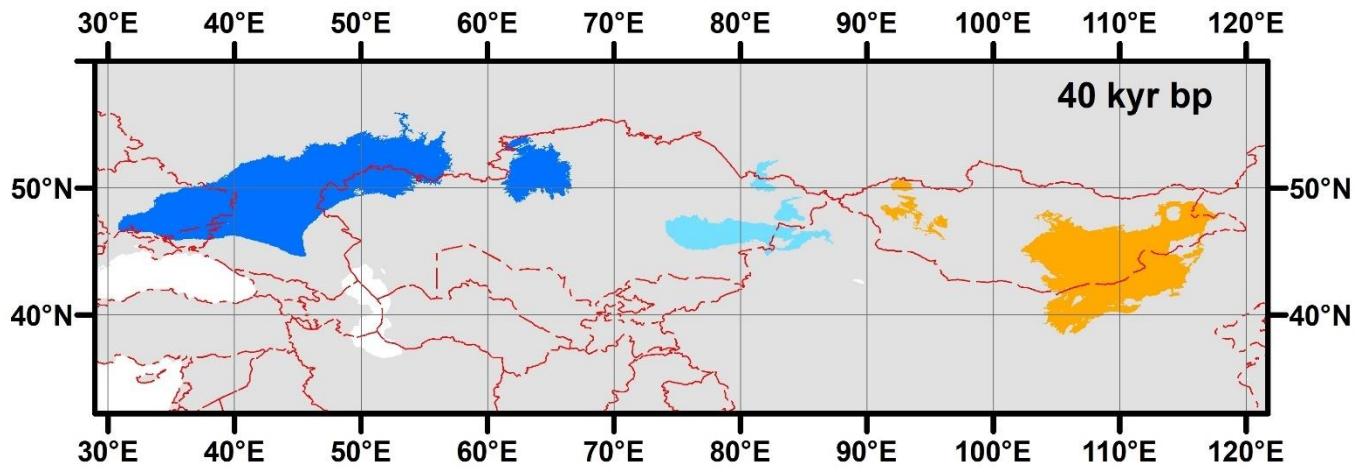


Рисунок 32. Модель ареала для 40 тыс. лет.

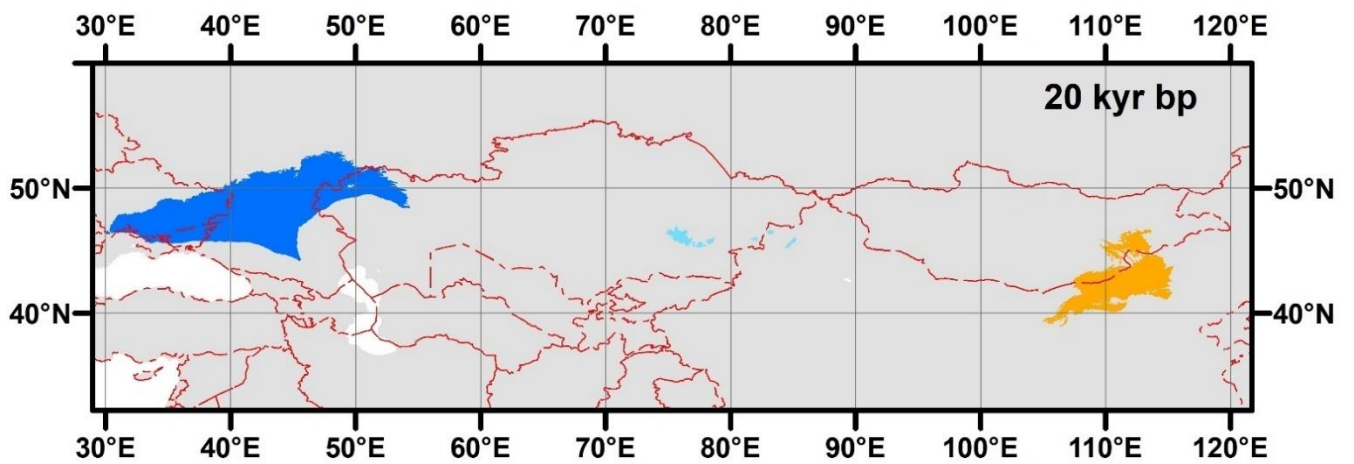


Рисунок 33. Модель ареала для 20 тыс. лет.

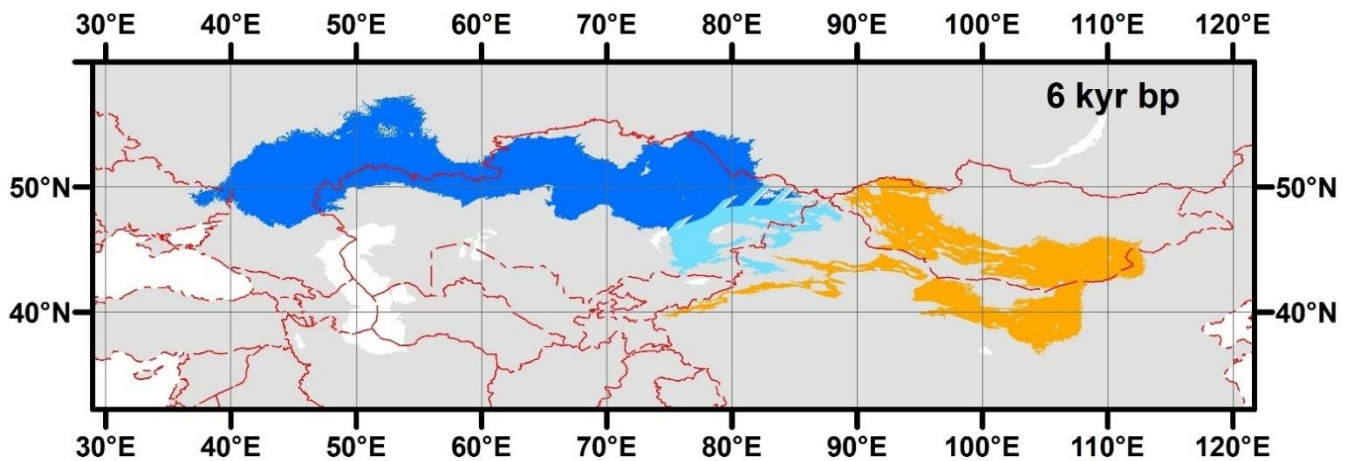


Рисунок 34. Модель ареала для 6 тыс. лет.

### **Перспективы дальнейшей разработки темы**

Данное исследование может быть расширено и дополнено полногеномным анализом всех представителей рода, а также интересные результаты могут быть получены при анализе генов, отвечающих за различные адаптации. Актуальным представляется уточнение южной границы ареала монгольского хомячка и формы «*pseudocurtatus*». Интерес представляет изучение коллекций в Национальном зоологическом музее Китая, Пекин. По теме диссертации планируется написание монографии, посвященной роду *Allocricetulus*.

## ВЫВОДЫ

1. Гибридологический анализ свидетельствует об относительно недавнем разделении исследованных форм рода *Allocricetulus*. Получение гибридов во всех вариантах скрещивания возможно, хотя и затруднено, особенно в сочетании самец *A. curtatus* × самка *A. evermanni*. Фертильность самцов-гибридов снижена.
2. Краниометрические данные свидетельствуют о морфологической обособленности как видов *A. curtatus* и *A. evermanni*, так и формы «*pseudocurtatus*».
3. Незначительные генетические дистанции между *A. curtatus* и *A. evermanni* как по мтДНК, так и по ядерной ДНК, свидетельствуют скорее о подвидовом статусе рассматриваемых форм. Однако, принимая во внимание характер хромосомных перестроек, особенности гибридизации и морфологические и поведенческие различия, эти формы могут быть охарактеризованы как молодые виды.
4. Эволюционный сценарий предполагает, что расширение ареалов исследуемых видов проходило в периоды межледниковий, тогда как «сжатие» в рефугиумы в периоды ледниковий. Обособление *A. curtatus* и *A. evermanni* произошло около 120 000 л.н. Основное формирование внутривидовой филогеографической структуры пришлось на период 70 000–20 000 л.н. (перед LGM).
5. Форма «*pseudocurtatus*» возник в аллопатрии, но затем в периоды расширения ареалов в позднем плейстоцене и в голоцене происходила взаимная интрогрессия мтДНК между *A. evermanni* к форме «*pseudocurtatus*».

## БЛАГОДАРНОСТИ

Мне повезло работать на протяжении многих лет с умными, творческими и щедрыми личностями. Эти люди не только хорошие исследователи, но и мои друзья. Благодаря им смогла состояться эта работа. Любые ошибки и неточности остаются на моей совести.

Выражаю искреннюю признательность своему научному руководителю Наталье Юрьевне Феоктистовой за безмерное терпение, мудрые советы, доброжелательность и светлые годы совместной работы и за то, что помогли не опустить руки и продолжить научную работу. Огромное спасибо Владимиру Святославовичу Лебедеву, настоящему ангелу-хранителю этой работы. Многие этапы моего исследования были бы невозможны без помощи Ильи Григорьевича Мещерского, Алексея Васильевича Сурова, Марины Владимировны Холодовой, Павла Леонидовича Богомолова, Светланы Владимировны Павловой и Георгия Иссидоровича Шенброта.

И спасибо моему супругу, Гурееву Сергею Юрьевичу. Без него я бы не справилась.

**СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ**

1. Abramson, N.I. Phylogeography of the gray red-backed vole *Craseomys rufocanus* (Rodentia: Cricetidae) across the distribution range inferred from nonrecombining molecular markers / N.I. Abramson, T.V. Petrova, N.E. Dokuchaev, E.V. Obolenskaya, A.A. Lissovsky // Russian journal of Theriology. – 2012. – V. 11. – № 2. – P. 137–156. DOI: 10.15298/rusjtheriol.11.2.04
2. Musser, G. Family Muridae / G. Musser, M. Carleton // eds. D. Wilson, D. Reeder // Mammal Species of the World. Washington, DC: Smithsonian Institution Press. – 1993. – P. 501–753.
3. Allen, G.M. Hamsters collected by the American Museum Asiatic expeditions / G.M. Allen // Amer. Mus. Novitates. – 1925. – № 179. – P. 1–7.
4. Allen, G.M. The mammals of China and Mongolia. Natural History of Central Asia. Central Asiatic Expeditions of the American Museum of Natural History / G.M. Allen. – N.Y., 1940. – V. XI. – Part 2. – P. 621–1350.
5. Amadon, D. The seventy-five per cent rule for subspecies / D. Amadon // The Condor. – 1949. – V. 51. – № 6. – P. 250–258
6. Argyropulo, A.I., 1932. Die Gattungen und Arten der Hamster (*Cricetinae*, Murray, 1866) der Paläarctik / A.I. Argyropulo. – Zeitschrift für Säugetierkunde. V. 8. № 3. P. 129–149.
7. Arnold, M.L. Evolution through genetic exchange / M.L. Arnold. – Oxford: Oxford Univ. Press., 2006. – 272 p.
8. Avise, J.C. Principles of genealogical concordance in species concepts and biological taxonomy / J.C. Avise, R.M. Ball // Oxford Surv. Evol. Biol. – 1990. – V. 7. – P. 45–67.
9. Avise, J.C. Speciation durations and Pleistocene effects on vertebrate phylogeography / J.C. Avise, D. Walker, G.C. Johns // Proc. R. Soc. London. – 1998. – V. 265. – P. 1707–1712.



10. Baker, R.J. Speciation by monobrachial centric fusions / R.J. Baker, J.W. Bickham // Proceedings of the National Academy of Science. – 1986. – V. 83. – P. 8245–8248.
11. Baker, R.J. Speciation in mammals and the genetic species concept / R.J. Baker, R.D. Bradley // J. Mammal. – 2006. – V. 87. – № 4. – P. 643–662.
12. Barrowclough, G.F. Geographic variation, predictiveness, and subspecies / G.F. Barrowclough // The Auk. – 1982. – V. 99. – № 3. – P. 601–603.
13. Bateson, W. Mendel's Principles of Heredity: [Facsimile edition published 1990 by Classics of Medicine Library]. – Cambridge: Cambridge University Press, 1909.
14. Benton, M. Stems, nodes, crown clades, and rank free lists: is Linnaeus dead? / M. Benton // Biol. Rev. – 2000. – V. 75. – P. 633–648.
15. Bescos, C.B. *Allocricetus* (Cricetidae, Rodentia, Mammalia) from the Pleistocene. A phylogenetical approach / C.B. Bescos // Coloquios de Paleontologia. – 2003. – V. 1. – P. 95–113.
16. Bradley, R.D. A test of the Genetic Species Concept: cytochrome-b sequences and mammals / R.D. Bradley, R.J. Baker // J. of Mammalogy. – 2001. – V. 82. – № 4. – P. 960–973.
17. Brandt, J.F. Quelques remarques sur les especes du genre *Cricetus* de la Faune de Russie / J.F. Brandt // Melanges biologiques tires du bulletin physico-mathematique St.-Petersbourg: l'Academie Imperiale des Sciences – 1859. – V. 3. – P. 210.
18. Brunhoff, C. Holarctic phylogeography of the root vole (*Microtus oeconomus*): implications for late Quaternary biogeography of high latitudes / C. Brunhoff, K. E. Galbreath, V.B. Fedorov, J.A. Cook, M. Jaarola // Molecular Ecology. – 2003. – V. 12. – P. 957–968.
19. Brünner, H. A taxonomical re-evaluation of the Valais chromosome race of the common shrew *Sorex araneus* (Insectivora: Soricidae) / H. Brünner, N. Lugon-Moulin, F. Balloux, L. Fumagalli, J. Hausser // Acta Theriol. – 2002. – V. 47. – P. 245–275.

20. Butlin, R.K. Recombination and speciation / R.K. Butlin // *Molecular Ecology*. – 2005. – V. 14. – P. 2621–2635.
21. Campbell, C.R. What is speciation genomics? The roles of ecology, gene flow, and genomic architecture in the formation of species / C.R. Campbell, J.W. Poelstra, A.D. Yoder // *Biological J. the Linnean Society*. – 2018. – V. 124. – № 4. – P. 561–583.
22. Cracraft, J. Species concepts and speciation analysis / J. Cracraft // *Curr. Ornithol.* – 1983. – № 1. – P. 159–187.
23. Cracraft, J. Species concepts and speciation debates / J. Cracraft // Ed. Ereshefsky M. *The units of evolution: essays of the nature of species*. – Cambridge (MA)-L.: The MIT Press., 1992. – P. 93–120.
24. Ding, L. Phylogeography of the Tibetan hamster *Cricetulus kamensis* in response to uplift and environmental change in the Qinghai–Tibet Plateau / L. Ding, J. Liao // *Ecol Evol.* – 2019. – V. 9. – P. 7291–7306. doi.org/10.1002/ece3.5301
25. Dobzhansky, T. *Genetics of the evolutionary process* / T. Dobzhansky // Columbia University Press, New York, New York, USA. – 1970.
26. Drummond, A.J. Bayesian phylogenetics with BEAUti and the BEAST 1.7 / A.J. Drummond, M.A. Suchard, D. Xie, A. Rambaut // *Molecular Biology and Evolution*. – 2012. – V. 29. – P. 1969–1973.
27. Dupanloup, I. A simulated annealing approach to define the genetic structure of populations / I. Dupanloup, S. Schneider, L. Excoffier // *Mol. Ecol.* – 2002. – V. 1. – P. 2571–2581.
28. Durrant, S.D. In defense of the subspecies / S.D. Durrant // *Syst. Zool.* – 1955. – V. 4. – P. 186–190.
29. Ellerman, J.R. *Checklist of Palearctic and Indian Mammals, 1758 to 1946* / J.R. Ellerman, T.S.S. Morrison-Scott. – London: British Museum Natural History, 1951. – 810 p.

30. Elliot, M.G. Placental invasiveness mediates the evolution of hybrid inviability in mammals / M.G. Elliot, B.J. Crespi // *Am. Nat.* – 2006. – V. 168. – № 1. – P. 114–120.
31. Excoffier, L. Analysis of molecular variance inferred from metric distances among DNA haplotypes: Application to human mitochondrial DNA restriction data / L. Excoffier, P.E. Smouse, J.M. Quattro // *Genetics.* – 1992. – V. 131(2). – P. 479–491.
32. Excoffier, L. Arlequin ver. 3.0: an integrated software package for population genetics data analysis / L. Excoffier, G. Laval, S. Schneider // *Evolutionary Bioinformatics Online.* – 2005. – V. 1. – P. 47–50.
33. Felsenstein, J. Confidence limits on phylogenies: An approach using the bootstrap / J. Felsenstein // *Evolution.* – 1985. – № 39. – P. 783–791.
34. Feoktistova, N.Yu. Phylogeographic structure of the Common hamster (*Cricetus cricetus* L.): Late Pleistocene connections between Caucasus and Western European populations / N.Yu. Feoktistova, I.G. Meschersky, P.L. Bogomolov, A.S. Sayan, N.S. Poplavskaya, A.V. Surov // *Plos One.* – 2017. – V. 11. – P. 1–19. doi.org/10.1371/journal.pone.0187527
35. Flint, W.E. Die Zwerghamster der Palaarktischen fauna / W.E. Flint. – Wittenberg: A. Ziemsen Verlag, 1966. – P. 1–99.
36. Fraley, C. How Many Clusters? Which Clustering Method? Answer Via Model-Based Cluster Analysis / C. Fraley, A.E. Raftery // *The computer journal.* – 1998. – V. 41. – № 8. – P. 578–588.
37. Fraley, C. Mclust: Software for Model Based Clustering, Density Estimation and Discriminant Analysis / C. Fraley, A.E. Raftery // Technical report № 415. Department of Statis. – 2002.
38. Friesen, V.L. Evidence from cytochrome b sequences and allozymes for a ‘new’ species of alcid: the long-billed murrelet (*Brachyramphus pendix*) / V.L. Friesen, J.F. Piatt, A.J. Baker // *The Condor.* – 1996. – V. 98. – № 4. – P. 681–690.

39. Fu, X. Statistical tests of neutrality of mutations against population growth, hitchhiking and background selection / X. Fu // *Genetics*. – 1997. – V. 147. – P. 915–925.
40. González, P. Variation in cytochrome-b haplotypes suggests a new species of *Zygodontomys* (Rodentia: Cricetidae) endemic to Isla Coiba, Panama / P. González, E.S. Yadéeh, M. Avila, A.G. Armién, B. Armién, J.A. Cook // *Zoologia*. – 2010. – V. 27. – № 4. – P. 660–665.
41. Grant, B.R. Watching speciation in action / P.R. Grant // *Science*. – 2017. – V. 355. – № 6328. – P. 910–911.
42. Groves, C. Ungulate Taxonomy / C. Groves, P. Grubb // Baltimore, Maryland, Johns Hopkins University Press, 2011. – 317 p.
43. Hall, T.A. BioEdit: a user-friendly biological sequence alignment editor and analysis program for Windows 95/98/NT / T.A. Hall // *Nucl. Acids. Symp.* – 1999. – Ser. 41. – P. 95–98.
44. Hanksi, I.A. Metapopulation biology, ecology, genetics, and evolution / I.A. Hanksi, M.E. Gilpin // Academic Press, San Diego, California, USA. – 1997.
45. Harrison, R.G. Phylogeny and evolutionary history of the ground squirrels (Rodentia: Marmotinae) / R.G. Harrison, S.M. Bogdanowicz, R.S. Hoffmann, E. Yensen, P.W. Sherman // *J. Mammalian Evolution*. – 2003. – V. 10. – P. 249–276.
46. Hellborg, L. Y chromosome conserved anchored tagged sequences (YCATS) for the analysis of mammalian male-specific DNA / L. Hellborg, H. Ellegren // *Mol Ecol*. – 2003. – V. 12(1). – P. 283–291.
47. Hill, G.E. Mitonuclear ecology / G.E. Hill // Oxford University Press, 2019.
48. Hill, G.E. The mitonuclear compatibility species concept / G.E. Hill // *The Auk*. – 2017. – V. 134. – P. 393–409.
49. Janissy, D. Pleistocene vertebrate faunas of Hungary / D. Janissy. – Budapest and Amsterdam: Akademiai Kiado and Elsevier, 1986. – 209 p.

50. Kalyaanamoorthy, S. ModelFinder: fast model selection for accurate phylogenetic estimates / S. Kalyaanamoorthy, B.Q. Minh, T.K.F. Wong, A. von Haeseler, L.S. Jermin // *Nature Methods*. – 2017. – V. 14. – P. 587–589.
51. Kartavtseva, I.V. Chromosome differences among subspecies of hamster *Allocricetulus evermanni* (Rodentia, Cricetidae) and the new taxon of subspecific rank description / I.V. Kartavtseva, N.N. Vorontsov // *CIS*. – 1992. – № 53. – P. 8–10.
52. Kartavtseva, I.V. G-, C-, and NOR-stained karyotype of the Eversmann's hamster *Allocricetulus evermanni* and comparison with the karyotype of *Cricetulus* species (Rodentia: Cricetidae) / I.V. Kartavtseva, A.V. Surov // *Mammal Study*. – 2005. – № 30. – P. 1–3.
53. Kimura, M. A simple method for estimating evolutionary rate of base substitutions through comparative studies of nucleotide sequences / M. Kimura // *Journal of Molecular Evolution*. – 1980. – V. 16. – P. 111–120. doi. org/10.1007/BF01731581
54. Kovalskaya, Y.M. Karyotype reorganisation in the subtilis group of birch mice (Rodentia, Dipodidae, *Sicista*): unexpected taxonomic diversity within a limited distribution / Y.M. Kovalskaya, V.M. Aniskin, P.L. Bogomolov, A.V. Surov, I.A. Tikhonov, G.N. Tikhonova, T.J. Robinson, V.T. Volobouev // *Cytogenet. Genome Res.* – 2011. – V. 132. – P. 271–288. DOI 10.1159/000322823.
55. Kowalski, K. Pleistocene rodents of Europe / K. Kowalski. – Krakow: *Folia Quaternaria*, 2001. – № 72. – P. 3–389.
56. Lamar, W.W. A new species of hognose pitviper, genus *Porthidium*, from the southwestern Pacific of Costa Rica (Serpentes: Viperidae) / W.W. Lamar, M. Sasa // *Revista de Biología Tropical*. – 2003. – V. 51. – № 3–4. – P. 797–804.
57. Landry, S.O. What constitutes a proper description? / S.O. Landry // *Science*. – 2005. – V. 309. – 2164 p.

58. Lebedev, V. Genetic differentiation in *Cricetulus migratorius* Pallas, 1773 (Rodentia, Cricetidae) / V. Lebedev, N. Poplavskaya, A. Bannikova, G. Ryurikov, A. Surov // *Mammalian Biology*. – 2018b. – V. 92. – P. 115–119.
59. Lebedev, V. Genetic variation in the *Sicista subtilis* (Pallas, 1773) species group (Rodentia, Sminthidae), as compared to karyotype differentiation / V. Lebedev, N. Poplavskaya, A. Bannikova, M. Rusin, A. Surov, Yu. Kovalskaya // *Mammalia*. – 2020. – V. 84. – № 2. – P. 185–194. DOI 10.1515/mammalia-2018-0216.
60. Lebedev, V.S. Molecular phylogenetics and taxonomy of dwarf hamsters *Cricetulus* Milne-Edwards, 1867 (Cricetidae, Rodentia): description of a new genus and reinstatement of another / V.S. Lebedev, A.A. Bannikova, K. Neumann, M.V. Ushakova, N.V. Ivanova, A.V. Surov // *Zootaxa*. – 2018a. – V. 4387. – 2. – P. 331–349.
61. Lebedev, V.S. Molecular phylogeny of the genus *Alticola* (Cricetidae, Rodentia) as inferred from the sequence of the cytochrome b gene / V.S. Lebedev, A.A. Bannikova, A.S. Tesakov, N.I. Abramson // *Zoologica scripta*. – 2007. – V. 36. – P. 547–563.
62. Lebedev, V.S. Pylogeographic pattern and Pleistocene range reconstruction in the long-tailed hamster *Cricetulus longicaudatus* (Rodentia, Cricetidae) support its Tibetan origin / V.S. Lebedev, N.S. Maslova (Poplavskaya), A.A. Lisenkova, A.A. Bannikova, B.I. Sheftel, N.Yu. Feoktystova, Qu Japeng, Zhu Yongke, Yun Fang, Yuehua Sun, A.V. Surov, G.I. Shenbrot // *Mammal Research*. – 2021. – V. 66. – P. 635–648.
63. Leigh, W.J. Popart: full-feature software for haplotype network construction / W.J. Leigh, D. Bryant // *Methods in Ecology and Evolution*. – 2015. – V. 6. – P. 1110–1116.
64. Lister, A.M. The impact of Quaternary Ice Ages on mammalian evolution / A.M. Lister // *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*. – 2004. – V. 359. – № 1442. – P. 221–241.

65. Lotsy, J.P. Evolution by means of hybridization / J.P. Lotsy// Hague: Martinus Nijhoff. – 1916. – 166 p.
66. Lv, X. Continental refugium in the Mongolian Plateau during Quaternary glacial oscillations: phylogeography and niche modelling of the endemic desert hamster, *Phodopus roborovskii* / X. Lv, L. Xia, D. Ge, Z. Wen, Y. Qu, L. Lu, Q. Yang, // PLoS One. – 2016. – V. 11. – № 2. e0148182
67. Mantel, N. The detection of disease clustering and a generalized regression approach / N. Mantel // Cancer Research. – 1967. – V. 27. – P. 209–220.
68. Marcus, L. Some aspects of multivariate statistics for morphometrics / L. Marcus // Contribution to morphometrics. Madrid: C.S.I. P. – 1993. – P. 98–130.
69. Markova, A. Preliminary analysis of European small mammal faunas of the eemian interglacial: species composition and species diversity at a regional scale / A. Markova, A. Puzachenko // Quaternary. – 2019. – V. 1. – P. 1–21. <https://doi.org/10.3390/quat1020009>
70. Masters, J.C. Why we need a new Genetic Species Concept / J.C. Masters, H.G. Spencer // Systematic Zoology. – 1989. – V. 38. – P. 270–279.
71. Matthey, R. Chromosomes, heterochromosomes et cytologie comparee des Cricetinae palearctiques (Rodentia) / R. Matthey // Caryologia. – 1960. – V. 13. – № 1. – P. 199–223.
72. Matute, D.R. A test of the snowball theory for the rate of evolution of hybrid incompatibilities / D.R. Matute, I.A. Butler, D.A. Turissini., J.A. Coyne // Science. – 2010. – V. 329. – P. 1518–1521.
73. Mayden, R.L. A hierarchy of species concepts: the denouement in the saga of the species problem / R.L. Mayden // Species: The Units of Biodiversity / Ed. Claridge M.F., Dawah H.A., Wilson M.R.L.: Chapman and Hall. – 1997. – P. 381–424.

74. Mayden, R.L. Consilience and a hierarchy of species concepts: Advances toward closure on the species puzzle / R.L. Mayden // *J. Nematol.* – 1999. – V. 31. – P. 95–116.
75. Mayr, E. *Animal species and evolution* / E. Mayr // Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts, USA. – 1963. – 797 p.
76. Mayr, E. Karl Jordan's contribution to current concepts of in systematics and evolution / E. Mayr // *Trans. Roy. Entomol. Soc. Lond.* – 1955. – V. 107. – P. 45–66.
77. Mayr, E. *Principles of Systematic Zoology* / E. Mayr // Reprint, New Delhi: Ed. TMH, 1980. – P. 41–43.
78. Mayr, E. *Species concepts and definitions* / E. Mayr // *The species problem*. Publ. 50. American Association for the Advancement of Science, Washington, D. C., 1957.
79. Mayr, E. *Systematics and the Origin of Species* / E. Mayr // – New York: Columbia University Press, 1942.
80. Meyer, M.N. Voles (subgenus *Microtus* Schrank, 1798) of Russia and adjacent territories / M.N. Meyer, F.N. Golenishchev, S.I. Radjably, O.V. Sablina. – In *Proc. Zool. Inst. St. Petersburg*, 1996. – V. 232. – 320 p.
81. Minh, B.Q. IQ-TREE 2: New models and efficient methods for phylogenetic inference in the genomic era / B.Q. Minh, H.A. Schmidt, O. Chernomor, D. Schrempf, M.D. Woodhams, A. von Haeseler, R. Lanfear // *Mol. Biol. Evol.* – 2020. – V. 37. – P. 1530–1534. <https://doi.org/10.1093/molbev/msaa015>
82. Minh, B.Q. Ultrafast approximation for phylogenetic bootstrap / M.A.T. Nguyen, A. von Haeseler // *Mol. Biol. Evol.* – 2013. – V. 30. – № 5. – P. 1188–1195. <https://doi.org/10.1093/molbev/mst024>
83. Moritz, C. Applications of mitochondrial DNA analysis in conservation: a critical review / C. Moritz // *Molecular Ecology*. – 1994. – V. 3. – P. 401–411.



84. Moritz, C. Using allele frequency and phylogeny to define units for conservation and management / C. Moritz, S. Lavery, R. Slade // American Fisheries Society Symposium. – 1995. – V. 17. – P. 249–262.
85. Moyle, L.C. Hybrid incompatibility “snowballs” between *Solanum* species / L.C. Moyle, T. Nakazato // Science. – 2010. – V. 329. – P. 1521–1523.
86. Muller, H.J. Reversibility in evolution considered from the standpoint of genetics / H.J. Muller // Biol. Rev. Camb. Philos. SOC. – 1939. – V. 14. – P. 261–280.
87. Musser, G. Superfamily Muroidea / G. Musser, M. Carleton // eds. D. Wilson, D. Reeder // Mammal Species of the World. Washington, D.C.: Smithsonian Institution Press, 2005. – 2142 p.
88. Nanova, O.G. Phylogeography, phylogeny, and taxonomical revision of the Midday jird (*Meriones meridianus*) species complex from Dzungaria / O.G. Nanova, V.S. Lebedev, V.A. Matrosova, Ya. Adiya, E. Undrakhbayar, A.V. Surov, G.I. Shenbrot // J. Zool. Syst. Evol. Res. – 2020. – P. 1–24. doi: 10.1111/jzs.12372
89. Nei, M. Mathematical models of speciation and genetic distance / M. Nei // Population genetics and ecology / Ed. by S. Karlin, E. Nevo. – New York: Academic Press, 1976. – Chapter 5.3. – P. 95–107.
90. Neumann, K. Genetic spatial structure of European common hamsters (*Cricetus cricetus*) — a result of repeated range expansion and demographic bottlenecks / K. Neumann, J.R. Michaux, S. Maak, H.A. Jansman, A. Kayser, G. Mundt, R. Gattermann // Mol Ecol. – 2005. – V. 14. – № 5. – P. 1473– 483. doi:10.1111/j.1365-294X.2005.02519.x
91. Neumann, K. Genetic structure of the Turkish hamster (*Mesocricetus brandti*) K. Neumann, N. Yigit, P. Fritzsche, N. Feoktistova, A. Surov, J. Michaux // Mammalian Biology. – 2017. – V. 86. – P. 84–91.
92. Neumann, K. Molecular phylogeny of the Cricetinae subfamily based on the mitochondrial cytochrome b and 12S rRNA genes and the nuclear vWF gene / K. Neumann, S. Neumann, R. Gattermann, J. Michaux, V. Lebedev, N. Yigit, E. Colak,

- N. Ivanova, A. Poltoraus, A. Surov, G. Markov, S. Maak // *Molecular Phylogenetics and Evolution*. – 2006. – V. 39. – № 1. – P. 135–148.
93. Nixon, K. C. An amplification of the phylogenetic species concept / K. C. Nixon, Q. D. Wheeler // *Cladistics*. – 1990. – V. 6. – P. 211–223.
94. Obolenskaya, E.V. Diversity of Palaearctic chipmunks (*Tamias*, *Sciuridae*) / E.V. Obolenskaya, M-Y. Lee, N.E. Dokuchaev, T. Oshida, M-S. Lee, H. Lee, A.A. Lissovsky // *Mammalia*. – 2009. – Vol. 73. – P. 281–298.
95. Ohdachi, S.D. Intraspecific phylogeny and geographical variation of six species of northeastern Asiatic *Sorex* shrews based on the mitochondrial cytochrome b sequences / S.D. Ohdachi, N.E. Dokuchaev, M. Hasegawa, R. Masuda // *Mol. Ecol.* – 2001. – V. 10. – P. 2199–2213.
96. Pääbo, S. Of bears, conservation genetics, and the value of time travel / S. Pääbo // *Proceedings of the National Academy of Science USA*. – 2000. – V. 97. – P. 1320–1321.
97. Pallas, P.S. *Novae species quadrupedum e Glirum ordine, cum illustrationibus variis complurium ex hoc ordine Animalium* / P.S. Pallas // – 1778.
98. Pallas, P.S. *Zoographia Rosso-Asiatica: sistems omnim animalis in extensor Imperio Rossico, et adjacentibus maribus observatorum recensionem, domicilia, mores et desriptiones, anatomen atque icones plurimorum* / P.S. Pallas // *Petropoli*, 1811. – V. 1. – 296 p.
99. Pamillo, P. Relationships between gene trees and species trees / P. Pamillo, M. Nei // *Molecular Biology and Evolution*. –1988. – Vol. 5. – P. 568–583.
100. Parkes, K.C. Sympatry, allopatry, and the subspecies in birds / K.C. Parkes // *Syst. Zool.* – 1955. – V. 4. – P. 35–39.
101. Pauls, S.U. DNA barcode data confirm new species and reveal cryptic diversity in Chilean *Smicridea* (*Smicridea*) (*Trichoptera: Hydropsychidae*) / S.U. Pauls, R.J.

- Blahnik, X. Zhou, C.T. Wardwell, R.W. Holzenthal // Journal of the North American Benthological Society. – 2010. – V. 29. – № 3. – P. 1058–1074.
102. Petrova, T.V. Cryptic speciation in the narrow-headed vole *Lasiopodomys (Stenocranius) gregalis* (Rodentia: Cricetidae) / T.V. Petrova, A.S. Tesakov, Y.M. Kowalskaya, N.I. Abramson // Zoologica Scripta. – 2016. – V. 45(6). – P. 618-629. doi.org/10.1111/zsc.12176
103. Phillimore, A.B. Are subspecies useful in evolutionary and conservation biology? / A.B. Phillimore, I.P.F. Owens // Proc. R. Soc. Lond. Series B. – 2006. – V. 273. – P. 1049–1053.
104. Phillips, S.J. Maximum entropy modeling of species geographic distributions / S.J. Phillips, R.P. Anderson, R.E. Schapire // Ecological Modelling. – 2006. – V. 190. – № 3–4. – P. 231–259.
105. Poplavskaya, N.S. New data on the distribution of chromosomal races in the supraspecies complex *Cricetulus barabensis* sensu lato (Rodentia, Cricetidae) and analysis of reproductive barriers among them / N.S. Poplavskaya, V.S. Lebedev, V.M. Malygin, A.V. Surov // Biology Bulletin Reviews. – 2012b. – V. 39. № – 9. – P. 759–767.
106. Poplavskaya, N.S. Superspecies complex *Cricetulus barabensis* sensu lato: Karyotype divergence and interrelation in natural contact zones / N.S. Poplavskaya, V.S. Lebedev, A.A. Bannikova, I.G. Meshcherskii, A.V. Surov // Biology Bulletin Reviews. – 2012a. – V. 3. – № 1. – P. 73–83.
107. Queiroz, K. Species concepts and species delimitation / K. de Queiroz // Systematic Biology. – 2007. – V. 56. – № 6. – P. 879–886.
108. Rambaut, A. Posterior summarisation in Bayesian phylogenetics using Tracer 1.7 / A. Rambaut, A.J. Drummond, D. Xie, G. Baele, M.A. Suchard // Systematic Biology. – 2018. Available from: doi:10.1093/sysbio/syy032

109. Reznikova, Z. Using the data-compression method for studying hunting behavior in small mammals / Z. Reznikova, J. Levenets, S. Panteleeva, A. Novikovskaya, B. Ryabko, N. Feoktistova, A. Gureeva, A. Surov // *Entropy*. – 2019. – V. 21. – P. 368–381.
110. Romanenko, S.A. Comparative cytogenetics of hamsters of the genus *Allocricetulus* Argyropulo 1932 (Cricetidae, Rodentia) / S.A. Romanenko, V.S. Lebedev, N.A. Serdukova, N.Y. Feoktistova, A.V. Surov, A.S. Graphodatsky // *Cytogenet genome res.* – 2013. – V. 139. – P. 258–266.
111. Romanenko, S.A. Karyotype evolution and phylogenetic relationships of hamsters (Cricetidae, Muroidea, Rodentia) inferred from chromosomal painting and banding comparison / S.A. Romanenko, V.T. Volobouev, P.L. Perelman, V.S. Lebedev, N.A. Serdukova et al. // *Chromosome res.* – 2007. – V. 15. – P. 283–297.
112. Romanenko, S.A. Karyotypic and molecular evidence supports the endemic Tibetan Hamsters as a separate divergent lineage of Cricetinae / S.A. Romanenko, V.S. Lebedev, A.A. Bannikova, S.V. Pavlova, N.A. Serdykova, N.Yu. Feoktistova, Qu Jiapeng, Sun Yuehua, A.V. Surov, A.S. Graphodatsky // *Scientific Reports*. – 2021. – V. 11: 10557. doi: 10.1038/s41598-021-89890-1
113. Ronquist, F. MrBayes 3.2: efficient Bayesian phylogenetic inference and model choice across a large model space / F. Ronquist, M. Teslenko, P. Van Der Mark, D.L. Ayres, A. Darling, S. Höhna, B. Larget, L. Liu, M.A. Suchard, J.P. Huelsenbeck // *Systematic Biology*. – 2012. – V. 61(3). – P. 539–542. DOI 10.1093/sysbio/sys029
114. Rosen, D.E. Fishes from the uplands and intermontane basins of Guatemala: revisionary studies and comparative geography / D.E. Rosen // *Bull. Am. Nat. Hist.* – 1979. – V. 162. – P. 267–376.
115. Ryder, O.A. Species conservation and systematics: the dilemma of Subspecies / O.A. Ryder // *Trends in Ecology and Evolution*. – 1986. – V. 1. – № 1. – P. 9–10.

116. Sablina, O.V. Selected karyotypes / O.V. Sablina, S.I. Radjabli, A.S. Graphodatsky // Atlas of mammalian karyotypes / Ed. O'Brien S.J., Nash W.G., Menninger J.S. Hoboken. – 2006. – P. 207–208.
117. Saitou, N. The neighbor-joining method: a new method for reconstructing phylogenetic trees / N. Saitou, M. Nei // Mol. Biol. Evol. – 1987. – V. 4. – P. 406–425.
118. Schaub, S. Quartäre und Jungteriäre Hamster / S. Schaub // Abh. Schw. Pal. ges. – 1930. – V. II. – P. 1–49.
119. Schilthuizen, M. Dualism and conflicts in understanding speciation / M. Schilthuizen // Bioessays. – 2000. – V. 22. – № 12. – P. 1134–1141.
120. Simpson, G.G. Criteria for genera, species, and subspecies in zoology and paleontology / G.G. Simpson // Annals of the New York Academy of Sciences. – 1943. – V. 44. – P. 145–178.
121. Smith, A.T. A Guide to the Mammals of China / A.T. Smith, Y. Xie (edited). – United Kingdom: Princeton University Press, 2008. – P. 240.
122. Spitzenberger, F. A preliminary revision of the genus *Plecotus* (Chiroptera, Vespertilionidae) based on genetic and morphological results / F. Spitzenberger, P. P. Strelkov, H. Winkler, E. Haring // Zoologica Scripta. – 2006. – V. 35. – P. 187–230.
123. Streicher, J. W. Mitochondrial DNA reveals a new species of parachuting frog (Rhacophoridae: *Rhacophorus*) from Sumatra / J. W. Streicher, A. Hamidy, M. B. Harvey, B. Anders, K. J. Shaney, N. Kurniawan, R. N. Smith // Zootaxa. – 2014. – V. 3878. – № 4. – P. 351–365.
124. Stresemann, E. Ornithology from Aristotle to the present / E. Stresemann // Cambridge (MA)-London: Harvard Univ. Press. – 1975. – 432 p.
125. Tajima, F. Statistical method for testing the neutral mutation hypothesis by DNA polymorphism / F. Tajima // Genetics. – 1989. – V. 123. – P. 585–595.

126. Tamura, K. MEGA11: Molecular Evolutionary Genetics Analysis version 11 / K. Tamura, G. Stecher, S. Kumar // *Molecular Biology and Evolution*. – 2021. doi.org/10.1093/molbev/msab120
127. Taverner, P. A. The Test of the Subspecies / P. A. Taverner // *Journal of Mammalogy*. – 1920. – V. 1(3). – P. 124–127.
128. Thorpe, R. S. Geographic variation: a synthesis of cause, data, pattern and congruence in relation to subspecies, multivariate analysis and phylogenesis / R. S. Thorpe // *Boll. Zool.* – 1987. – V. 54. – P. 3–11.
129. Tilden, J. W. Certain comments on the subspecies problem / J. W. Tilden // *Syst. Zool.* – 1961. – V. 10. – P. 17–23.
130. Waples, R. S. Evolutionarily Significant Units and the conservation of biological diversity under the Endangered Species Act / R. S. Waples // *American Fisheries Society Symposium*. – 1995. – V. 17. – P. 8–27.
131. Wells, J. V. Populations, metapopulations, and species populations: what are they and who should care? / J. V. Wells, M. E. Richmond // *Wildlife Society Bulletin*. – 1995. – Vol. 23. – P. 458–462.
132. Wilson, E. O. The subspecies concept and its taxonomic applications / E. O. Wilson, W. L. Brown // *Systematic Zoology*. – 1953. – V. 2. – P. 97–111.
133. Xie, J. Mitochondrial DNA phylogeography of populations of *Cricetulus triton* in the north China plain / J. Xie, Z. Zhang // *J. Mammal.* – 2005. – V. 86. – № 4. – P. 833–840.
134. Yakovlev, A. Biostratigraphy of the Late Palaeolithic site of «Bajslan-Tash cave» (the Southern Urals) / A. Yakovlev, G. Danukalova, P. Kosintcev et al. // *Quaternary International*. – 2006. – V. 149, Issue 1. – P. 115–121.
135. Zachos, F.E. Species concepts in biology. Historical Development, Theoretical Foundations and Practical Relevance / F.E. Zachos // Switzerland: Springer, 2016. – 227 p.

136. Zachos, F.E. Species splitting puts conservation at risk / F.E. Zachos, T.H. Clutton-Brock, M. Festa-Bianchet, S. Lovari, D.W. Macdonald, G.B. Schaller // *Nature*. – 2013. – V. 494. – P. 35.
137. Zachos, F.E. Taxonomic inflation and the poverty of the Phylogenetic Species Concept – a reply to Gippoliti and Groves / F.E. Zachos, S. Lovari // *Hystrix*, 2013.
138. Zenobia, J. Timing of archaic hominin occupation of Denisova Cave in southern Siberia / J. Zenobia, Bo Li, M.V. Shunkov, M.B. Kozlikin, N.S. Bolikhovskaya, A.K. Agadjanian, V.A. Uliyanov, S.K. Vasiliev, K. O’Gorman, A.P. Derevianko, R.G. Roberts // *Nature*. – 2019. – V. 565. – P. 594–600.
139. Zink, R.M. The role of subspecies in obscuring avian biological diversity and misleading conservation policy / R.M. Zink // *Proceedings of the Royal Society of London, Series B*, 2004. – V. 271. – P. 561–564.
140. Zolotareva, K.I. Genetic diversity and structure of the hedgehogs *Erinaceus europaeus* and *Erinaceus roumanicus*: evidence for ongoing hybridization in Eastern Europe / K.I. Zolotareva, M.M. Belokon, Y.S. Belokon, M.V. Rutovskaya, L.A. Hlyap, V.P. Starykov, D.V. Politov, V.S. Lebedev, A.A. Bannikova // *Biological Journal of the Linnean Society*. – 2021. – V. 132. – P. 174–195.
141. Алимбаев, Р.А. К экологии хомячка Эверсмманна в Кустанайской области / Р.А. Алимбаев // *Вестник сельскохозяйственной науки*. – 1965. – № 7.
142. Баклушинская, И.Ю. Наследие Дарвина: бесконечная эволюция концепции вида // *Онтогенез*. – 2019. – Т. 50. – № 6. – С. 364–367.
143. Банников, А.Г. Млекопитающие Монгольской народной республики / А.Г. Банников. – М.: Издательство АН СССР, 1954. – 669 с.
144. Банникова, А.А. Молекулярная филогенетика и современная систематика млекопитающих / А.А. Банникова // *Журнал общей биологии*. – 2004. – Т. 65. – № 4. – С. 278–305.

145. Банникова, А.А. Генетическая неоднородность кавказской землеройки-бурозубки *Sorex satunini* Ognev, 1922 как возможный результат древней гибридизации / А.А. Банникова, В.С. Лебедев, // Материалы конференции «Целостность вида у млекопитающих (изолирующие барьеры и гибридизация)». – М.: Т-во научных изданий КМК. – Петергоф. – 2010. – С. 8
146. Береговой, В.Е. Проблема вида и популяции полиморфных видов / В.Е. Береговой // Журн. общ. биологии. – 1967. – Т. 28. – № 1. – С. 50–63.
147. Боркин, Л.Я. О криптических видах (на примере амфибий) / Л.Я. Боркин, С.Н. Литвинчук, Ю.М. Розанов, Д.В. Скоринов // Зоологический журнал. – 2004. – Т. 83. – С. 936–960.
148. Винарский, М.В. Географическая изменчивость пресноводных моллюсков / М.В. Винарский // Журн. общ. биологии. – 2012. – Т. 73. – № 1. – С. 125–137.
149. Винарский, М.В. Судьба категории подвида в зоологической систематике / М.В. Винарский // Журн. общ. биологии. – 2015. – Т. 76. – № 1. – С. 3–14.
150. Виноградов, Б.С. Грызуны средней Азии / Б.С. Виноградов, А.И. Аргиропуло, В.Г. Гептнер. – М.–Л.: Издательство АН СССР, 1936. – С. 119–120.
151. Виноградов, Б.С. Грызуны фауны СССР / Б.С. Виноградов, И.М. Громов. – М.–Л.: Издательство АН СССР, 1952. – С. 205–207.
152. Виноградов, Б.С. Фауна СССР. Млекопитающие. Определитель грызунов / Б.С. Виноградов, А.И. Аргиропуло; гл. ред. акад. С.А. Зернов. – М.–Л.: Издательство АН СССР, 1941. – С. 168–169.
153. Воронцов, Н.Н. Виды хомяков Палеарктики *in statu nascendi* / Н.Н. Воронцов // Доклады АН СССР. – 1960. – Т. 132. – № 6. – С. 1448–1451.
154. Воронцов, Н.Н. Низшие хомякообразные (*Cricetidae*) мировой фауны. Часть 1 – морфология и экология. Фауна СССР. Млекопитающие / Н.Н. Воронцов. – Л.: Наука, 1982. – Т. 3. – 451 с.



155. Воронцов, Н.Н. Строение среднебрюшной железы настоящих хомяков / Н.Н. Воронцов, Н.Н. Гуртовой // Доклады АН СССР. – 1959. – Т. 125. – № 3. – С. 673–676.
156. Воронцов, Н.Н. Хромосомы и систематическое положение хомячков рода *Allocricetulus* из Зайсанской котловины и описание новой формы / Н.Н. Воронцов, Е.П. Крюкова. – Млекопитающие, эволюция, кариология, фаунистика, систематика. II всесоюзн. совещ. по млекопитающим: тезисы докл. Новосибирск, 1969. – С. 98–100.
157. Громов, И.М. Каталог млекопитающих СССР. Плиоцен – современность / И.М. Громов, Г.И. Баранова. – Л.: Наука, 1981. – С. 153–154.
158. Громов, И.М. Млекопитающие фауны России и сопредельных территорий. Зайцеобразные и грызуны: определитель / И.М. Громов, М.А. Ербаева //СПб: Наука, 1995. – 524 с.
159. Громов, И.М. Млекопитающие фауны СССР. Часть 1 / И.М. Громов, А.А. Гуреев, Г.А. Новиков, И.И. Соколов, П.П. Стрелков, К.К. Чапский; под общ. рук. И.И. Соколова. – М.: Изд-во АН СССР, 1963. – С. 503–507.
160. Гуреева, А.В. Географическая изменчивость краниологических признаков у эверсманновых хомячков и таксономическая структура рода *Allocricetulus* (Cricetidae) / А.В. Гуреева, В.С. Лебедев, Н.Ю. Феоктистова, А.В. Суров // Зоологический журнал. – 2020. – Т. 99. – № 12. – С. 1424–1433.
161. Гуреева, А.В. Дифференциация видов эверсманновых хомячков (*Allocricetulus*, Cricetinae): экспериментальная гибридизация / А.В. Гуреева, Н.Ю. Феоктистова, С.Н. Матвеевский, О.Л. Коломиец, А.В. Суров // Зоологический журнал. – 2015. – Т. 94. – № 5. – С. 614–620.
162. Дарвин, Ч. Происхождение видов путем естественного отбора / Ч. Дарвин. СПб.: Наука, 2001. – 568 с.

163. Завадский, К.М. Вид и видообразование / К.М. Завадский // Л.: Наука, 1968. – 396 с.
164. Картбаева, Г.Т. Сравнительная экология хомячков (Cricetidae) Центрального Казахстана: автореф. дис. ... канд. биол. наук: 03.00.08 / Картбаева Гульназ Толымбековна. – Алматы, 2010. – 22 с.
165. Клевезаль, Г.А. Особенности записи зимней спячки на поверхности резцов хомячков рода *Allocricetulus* / Г.А. Клевезаль, Н.Ю. Феоктистова, Д.В. Щепоткин, А.В. Суров // Зоологический журнал. – 2015. – Т. 94. – № 2. – С. 259–272.
166. Красная книга Курганской области / под ред. В.Н. Большакова и др. –Курган: Изд-во Курганского гос. ун-та, 2012. – 448 с.
167. Красная книга Республики Тыва (животные, растения и грибы). – 2-е изд., перераб. / отв. ред. С.О. Ондар, Д.Н. Шауло. – Воронеж, 2019. – 560 с.
168. Красная книга Самарской области. Т. 2. Редкие виды животных / Под ред. чл.-корр. РАН Г.С. Розенберга и проф. С.В. Саксонова. – Тольятти: ИЭВБ РАН; Кассандра, 2009. – 332 с.
169. Красная книга Тюменской области: Животные, растения, грибы. / Отв. ред. О.А. Петрова. Изд. 2-е. – Кемерово: ООО «ТЕХНОПРИНТ», 2020. – 460 с.
170. Красная книга Ульяновской области / Под науч. ред. Е.А. Артемьевой, А.В. Масленникова, М.В. Корепова; Правительство Ульяновской области. – М.: Изд-во Буки Веди, 2015. – 550 с.
171. Красная книга Челябинской области: Животные, растения, грибы / отв. ред. А.В. Лагунов. – 2-е изд. – М.: Реарт, 2017. – 504 с.
172. Кропоткина, М.В. Сезонные особенности гормонального ответа самцов хомячка Эверсмана (*Allocricetulus evermanni*, Cricetinae, Rodentia) на обонятельные сигналы самок-конспецификов / М.В. Кропоткина, Е.В.

- Кузнецова, Н.Ю. Феоктистова // Поволжский экологический журнал. – 2016. – № 3. – С. 263–270.
173. Крюков, А.П. Современные концепции вида и роль российских биологов в их разработке. Проблемы эволюции / А.П. Крюков. – Владивосток: Дальнаука, 2003. – Т. 5. – С. 31–39.
174. Кузнецов, Б.А. Грызуны Семипалатинского округа Казахстана / Б.А. Кузнецов // Бюллетень Московского общества испытателей природы, отдел биологический. — 1932. – Т. 41. – № 1–2. – С. 94–95.
175. Кузнецов, Б.А. Млекопитающие степной полосы южного Урала / Б.А. Кузнецов // Бюллетень Московского общества испытателей природы, отдел биологический. — 1928. – Т. 37. – № 3–4. – С. 250–310.
176. Кузнецов, Б.А. Отдел грызуны. Определитель млекопитающих СССР / Под ред. Н.А. Бобринского. – М.: Советская наука, 1944. – С. 321–322.
177. Кузнецова, Е.В. Сезонные изменения массы тела, уровня половых стероидов и кортизола у самцов хомячков рода *Allocricetulus* / Е.В. Кузнецова, М.В. Кропоткина, Н.Ю. Феоктистова, А.В. Суров // Поволжский экологический журнал. – 2014. – № 4. – С. 529–536.
178. Кузнецова, Е.В. Сезонные изменения показателей крови у монгольского хомячка (*Allocricetulus curtatus*) / Е.В. Кузнецова, С.В. Найденко, А.В. Суров, Н.Б. Тихонова, Ю.Е. Козловский, Н.Ю. Феоктистова // Известия РАН. Серия биологическая. – 2016. – № 4. – С. 405–411.
179. Кузнецова, Е.В. Эколого-физиологические адаптации представителей подсемейства Cricetinae к осенне-зимним условиям: дис. ... канд. биол. наук: 03.02.04 / Кузнецова Екатерина Владимировна. – М., 2019. – 141 с.
180. Лавренченко, Л.А. Гибридогенное видообразование у млекопитающих: иллюзия или реальность? / Л.А. Лавренченко // Журнал общей биологии. – 2013. – Т. 74. – № 4. – С. 253–267.

181. Лебедев, В.С. Географическая изменчивость метрических признаков черепа и таксономическая структура хомячков *Cricetulus* группы *barabensis* (Rodentia, Cricetidae) / В.С. Лебедев, А.А. Лисовский // Зоологический журнал. – 2008. – Т. 87. – № 3. – С. 361–374.
182. Лебедев, В.С. Подсемейство Cricetinae. Млекопитающие России: систематико-географический справочник. (Сборник трудов Зоологического музея МГУ. Т. 52.) / В.С. Лебедев; под ред. И.Я. Павлинов, А.А. Лисовский. – М.: Т-во научных изданий КМК, 2012. – С. 215–216.
183. Левенец, Я.В. Экспериментальный сравнительный анализ охотничьего поведения четырех видов хомячков подсемейства Cricetinae / Я.В. Левенец, С.Н. Пантелеева, Ж.И. Резникова, А.В. Гуреева, Н.Ю. Феоктистова, А.В. Суров // Зоологический журнал. – 2019. – Т. 98. – № 6. – С. 673–683.
184. Лухтанов, В.А. Правило Добжанского и видообразование путем усиления презиготической репродуктивной изоляции в зоне вторичного контакта популяций / В.А. Лухтанов // Журнал Общей биологии. – 2010. – Т. 71. – № 5. – С. 372–385.
185. Майр, Э. Зоологический вид и эволюция / Э. Майр. – М.: Мир, 1968. – 597 с.
186. Майр, Э. Популяции, виды, эволюция / Э. Майр. – М.: Мир, 1974. – 460 с.
187. Майр, Э. Принципы зоологической систематики / Э. Майр // Под ред. В.Г. Гептнера // – М.: Мир, 1971.
188. Майр, Э. Систематика и происхождение видов (с точки зрения зоолога) / Э. Майр. – М.: Изд-во иностр. лит., 1947. – 504 с.
189. Маркова, А.К. Эволюция экосистем Европы при переходе от плейстоцена к голоцену (24 – 8 тыс. л. н.) / Отв. ред. А.К. Маркова, Т. ван Кольфсхотен. – М.: Т-во научн. изданий КМК, 2008. – 556 с.
190. Мартино, Э.В. Ежегодник Зоологического Музея академии Наук СССР / Э.В. Мартино. – 1921.

191. Митина, И.П. Географическая изменчивость хомячка *Cricetulus eversmani* Br. (Mammalia, Glires) / И.П. Митина // Зоологический журнал. – 1959. – Т. 38. – № 12. – С. 1869–1875.
192. Огнев, С.И. Млекопитающие Самарской губернии и Уральской области / С.И. Огнев // Бюллетень Московского общества испытателей природы, отдел биологический. — 1925. – Т. 33. – № 1–2. – С. 13–15.
193. Орлов, В.Н. Исследование хромосомных наборов млекопитающих / В.Н. Орлов, Г.А. Чудиновская, Е.П. Крюкова. – М.: Наука, 1976. – 34 с.
194. Ошанин, В.Ф. Кодексы международных правил зоологической номенклатуры / В.Ф. Ошанин. – СПб: Кюгельген, Глич и Ко, 1911. – 54 с.
195. Павлинов, И.Я. Биологическая систематика: Эволюция идей. Сборник трудов Зоологического музея МГУ. Том 51 / И.Я. Павлинов, Г.Ю. Люборский. Москва: Т-во книжных изданий КМК, 2011. – 671 с.
196. Павлинов, И.Я. Наземные звери России. Справочник-определитель / И.Я. Павлинов, С.В. Крускоп, А.А. Варшавский, А.В. Борисенко. – М.: Т-во научных изданий КМК, 2002. – С. 176–178.
197. Павлинов, И.Я. Проблема вида в биологии – ещё один взгляд // Вид и видообразование. Анализ новых взглядов и тенденций (Тр. ЗИН РАН, Приложение № 1) / Под ред. Алимова А.Ф., Степаньянц С.Д. – 2009. – С. 259–271.
198. Павлинов, И.Я. Систематика млекопитающих СССР. / И.Я. Павлинов, О.Л. Россолимо. – М.: Изд-во МГУ, 1987. – 253 с.
199. Павлинов, И.Я. Систематика млекопитающих СССР. Дополнения / И.Я. Павлинов, О.Л. Россолимо. – М.: Изд-во МГУ, 1998. – 190 с.
200. Павлинов, И.Я. Систематика современных млекопитающих / И.Я. Павлинов. – М.: Изд-во МГУ, 2006. – 287 с.

201. Пантелеев, П.А. Грызуны Палеарктики: состав и ареалы / П.А. Пантелеев. – М.: Наука, 1998. – 117 с/
202. Рюриков, Г.Б. Хомячок Эверсмана (*Allocricetulus evermanni*) в саратовском Заволжье: экология и поведение в природе / Г.Б. Рюриков, А.В. Суров, И.А. Тихонов // Поволжский экологический журнал. – 2003. – № 3. – С. 251–258.
203. Селевин, В.А. Предварительное описание новых форм грызунов из Казахстана / В.А. Селевин // Бюллетень Среднеазиатского Государственного университета. – 1934. – Т. 19. – С. 77.
204. Сердюк, Н.В. Обзор ископаемых мелких млекопитающих из нижней пачки отложений Страшной пещеры, Северо-Западный Алтай (по данным 2018 года) / А.А. Анойкин, А.В. Шалагина, Н.Е. Белоусова, Г.И. Марковский / Проблемы археологии, этнографии, антропологии Сибири и сопредельных территорий. – Новосибирск: Изд-во ИАЭТ СО РАН, 2018. – Т.24. – С. 160-164. DOI: 10.17746/2658-6193.2018.24.160-164
205. Слудский, А.А. Млекопитающие Казахстана. Т. 1, Ч. 2. / А.А. Слудский, А. Бекенов, В.А. Борисенко, Ю.А. Грачев, М.И. Исмагилов, В.И. Капитонов, Е.И. Страутман, А.К. Федосенко, И.Г. Шубин. – Алма-Ата: Изд-во Наука Казахской ССР, 1977. – 536 с.
206. Смирнов, Н.Г. Историческая экология животных гор Южного Урала / Н.Г. Смирнов, В.Н. Большаков, П.А. Косинцев, Н.К. Панова, Ю.И. Коробейников, В.Н. Ольшванг, Н.Г. Ерохин, Г.В. Быкова. Свердловск: УрО Ан СССР, 1990. – 242 с.
207. Соколов, В.Е. Кожные железы млекопитающих / В.Е. Соколов, О.Ф. Чернова. – М.: ГЕОС, 2001. – 646 с.
208. Соколов, В.Е. Определитель млекопитающих Монгольской Народной Республики / В.Е. Соколов, В.Н. Орлов. – М.: Наука, 1980. – 351 с.

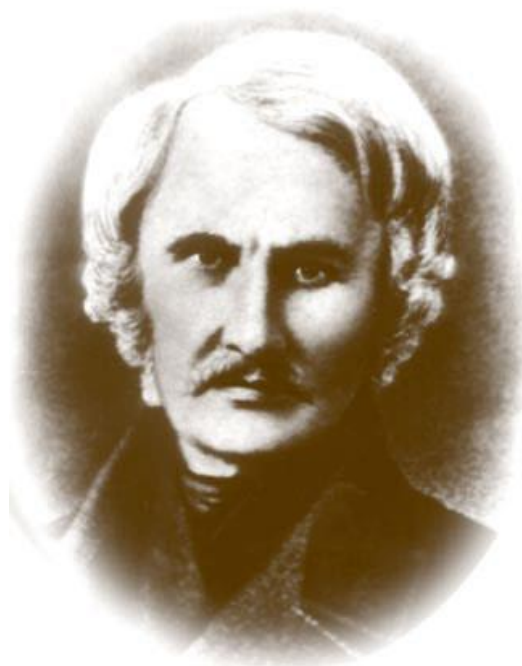
209. Ушакова, М.В. Особенности зимней спячки хомячка Эверсмана (*Allocricetulus evermanni* Brandt, 1859) из Саратовского Заволжья / М.В. Ушакова, Н.Ю. Феоктистова, Д.В. Петровский, А.В. Гуреева, С.В. Найденко, А.В. Суров // Поволжский экологический журнал. – 2010. – № 4. – С. 415–422.
210. Феоктистова, Н.Ю. Видообразование у аллопатрических видов хомячков подсемейства Cricetinae (Rodentia, Cricetidae) / Н.Ю. Феоктистова, М.В. Кропоткина, Е.В. Поташникова, А.В. Гуреева, Е.В. Кузнецова, А.В. Суров // Журнал общей биологии. – 2018. – Т. 79. – № 4. – С. 262–276.
211. Феоктистова, Н.Ю. Хомячки рода *Phodopus*. Систематика, филогеография, экология, физиология, поведение, химическая коммуникация / Н.Ю. Феоктистова. – М.: Т-во науч. изд. КМК, 2008. – 413 с.
212. Феоктистова, Н.Ю. Эколого-физиологические особенности сезонной биологии монгольского хомячка (*Allocricetulus curtatus*, Allan 1940, Cricetinae, Rodentia) / Н.Ю. Феоктистова, С.В. Найденко, А.В. Суров, К.В. Менчинский // Экология. – 2013 – № 1. – С. 60–64.
213. Флинт, В.Е. Млекопитающие СССР / В.Е. Флинт, Ю.Д. Чугаев, В.М. Смирин; отв. ред. А.Н. Формозов – М.: Мысль, 1970. – С. 342–343.
214. Флинт, В.Е. Очерк сравнительной экологии хомячков Тувы / В.Е. Флинт, А.Н. Головкин // Бюллетень Московского общества испытателей природы, отдел биологический. — 1961. – Т. 66. – Вып. 5. – С. 57–75.
215. Формозов, А.Н. Млекопитающие Северной Монголии по сборам экспедиции 1926 года / А.Н. Формозов // Материалы комиссии по исследованию Монгольской – Танну-Тувинской Народной Республики и Бурят-Монгольской АССР. Ленинград, 1929. – Т. 3. – 144 с.
216. Шварц, С.С. Экологические закономерности эволюции / С.С. Шварц. – М.: Наука, 1980. – 280 с.

217. Шилейко, А.А. Наземные моллюски подотряда Pupillina фауны СССР (Gastropoda, Pulmonata, Geophila). Фауна СССР. Моллюски Т. 3. Вып. 3 / А.А. Шилейко. – Л.: Наука, 1984. – 399 с.
218. Щепотьев, Н.В. О зимней активности хомячка Эверсмана / Н.В. Щепотьев // Природа. – 1959. – № 7. – С. 113.
219. Эверсманн, Э. Естественная история млекопитающих Оренбургского края. Ч. 2. / Э. Эверсманн. – Казань: в типографии императорского казанского университета, 1850. – С. 146–147.
220. Яковенко, В.В. Эстральный цикл джунгарского хомячка / В.В. Яковенко // Архив анатомии, гистологии и эмбриологии. – 1974. – № 4. – С. 32–35.
221. Яковлев, А.Г. Микропалеотериологические исследования неоплейстоцена и голоцена Южного Предуралья и западного макросклона Южного Урала / А.Г. Яковлев. – Четвертичная палеозоология на Урале: Сб. научных трудов. – Екатеринбург. Изд-во Уральского университета, 2003. – С. 116–122.

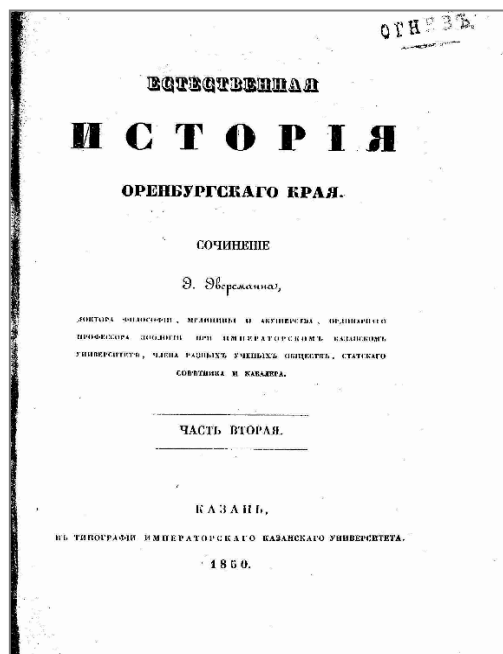


## ПРИЛОЖЕНИЕ

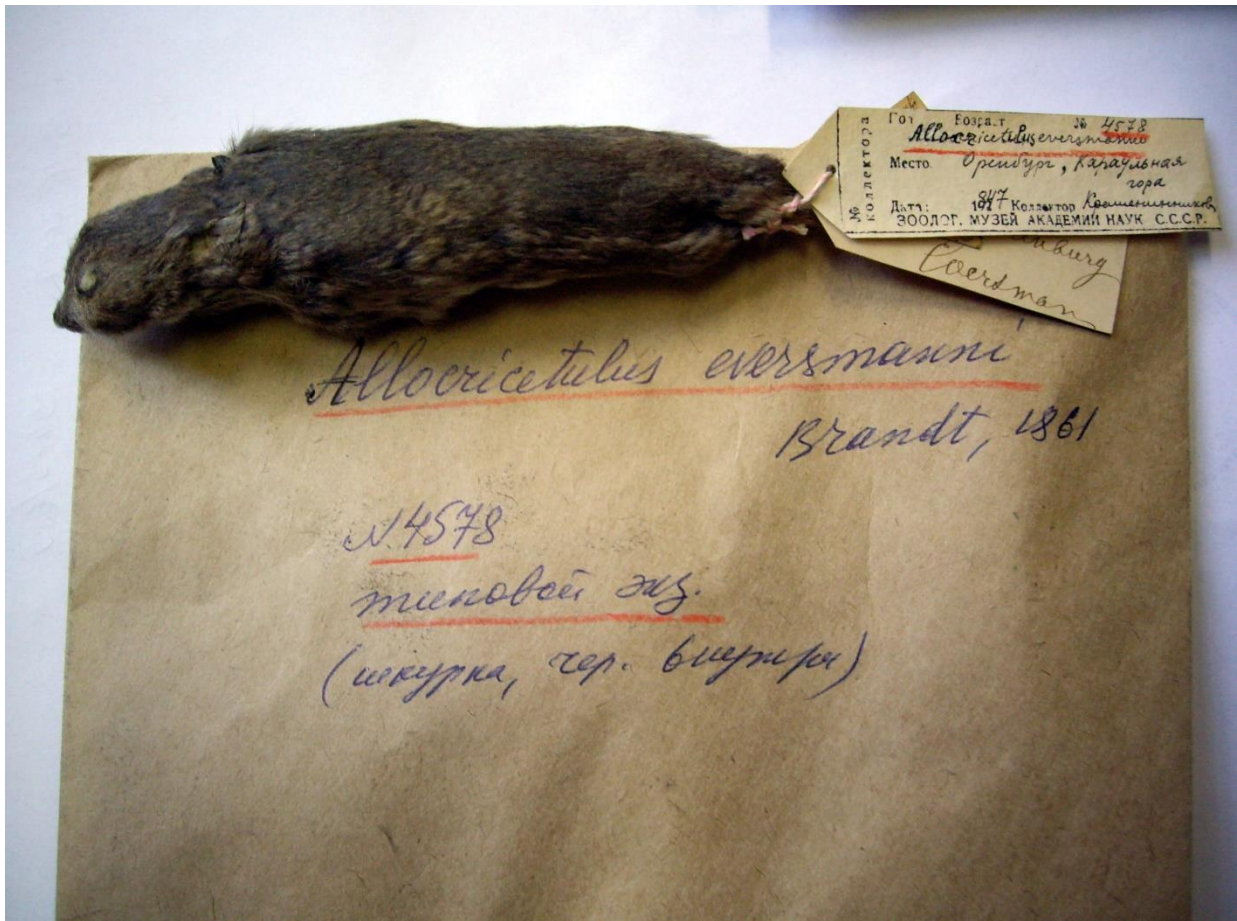
### Приложение 1. История описания видов рода *Allocrietulus*



**Приложение 1.1.** Эдуард Александрович Эверсманн (1794 – 1860) — российский натуралист, зоолог, энтомолог и лепидоптеролог, профессор Казанского университета, член-корреспондент Императорской академии наук по разряду зоологии Отделения физико-математических наук (с 3 декабря 1842 г.), член МОИП, Русского географического общ-ва, Штетинского энтомологического о-ва, Академии общепользных знаний в Эрфурте, Любителей естествознания в Берлине и ряда других заграничных обществ.



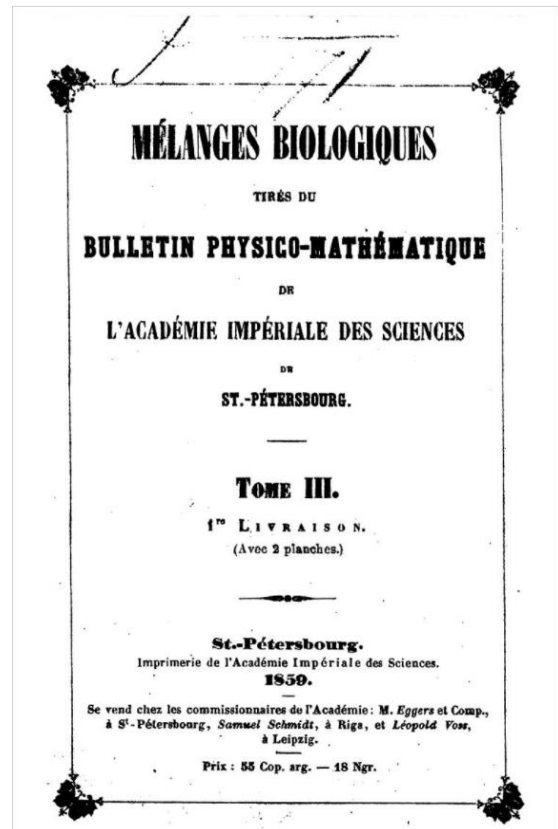
**Приложение 1.2.** Обложка книги Э.А. Эверсманна «Естественная история млекопитающих Оренбургского края» (часть вторая), вышедшая в Казани в 1850 году.



**Приложение 1.3.** Голотип и этикетка *Allocrietulus evermanni* с указанием места поимки и фамилии коллектора (Голотип, ЗИН РАН, № 4578, Крашенинников, 1847) (фото А. В. Гуреева).



**Приложение 1.4.** Федор Федорович (Иоганн-Фридрих) Брандт (1802 – 1879), выдающийся зоолог, директор Зоологического музея в Санкт-Петербурге, благодаря усилиям которого Зоологический музей Академии Наук, преобразованный им из кунсткамеры, стал одной из богатейших коллекций Европы.



**Приложение 1.5.** Обложка книги *Melanges biologiques* tires du bulletin physico-mathématique за 1859 г. в которой дано первописание *Allocricetulus evermanni*.



**Приложение 1.6.** Внешний вид *Allocricetulus evermanni belajevi* (Голотип, ЗИН РАН, № 2272. Место поимки: долина р. Токрау, Актогайский район, Карагандинская обл., Казахстан) (фото А. В. Гуреева).



**Приложение 1.7.** Гловер Моррилл Аллен (Glover Morrill Allen) (1879 – 1942) — американский зоолог и орнитолог, в Гарварде читал лекции по зоологии и куратор по млекопитающим в Музее сравнительной зоологии, член Американской академии искусств и наук.

*Glover M. Allen*

**Приложение 2. Внешний вид рода *Allocricetulus***

**Приложение 2.1.** Внешний вид хомячка Эверсмманна (*A. evermanni*) (Место поимки: окрестности с. Дьяковка, Краснокутский район, Саратовская обл.) (фото М. Кабанова).



**Приложение 2.2.** Внешний вид монгольского хомячка (*A. curtatus*) (Место поимки: окрестности оз. Торе-Холь, Эрзинский район, респ. Тыва) (фото М. Кабанова).



**Приложение 2.3.** Внешний вид *A. e. pseudocurtatus* (Место поимки: бугор Айгыркум, оз. Зайсан, Восточно-Казахстанская обл., Казахстан) (фото М. Кабанова).

**Приложение 3. Биотопы, характерные для хомячков рода *Allocricetulus***



**Приложение 3.1.** Типичный биотоп *Allocricetulus evermanni* (окрестности с. Дьяковка, Краснокутский район, Саратовская обл.) (фото А.В. Гуреевой).



**Приложение 3.2.** Типичный биотоп *Allocricetulus curtatus* (окрестности оз. Торе-Холь, Эрзинский район, респ. Тыва) (фото Н.Ю. Феоктистовой).



**Приложение 3.3.** Типичный биотоп хомячка *Allocricetulus evermanni pseudocurtaus* (бугор Айгыркум, оз. Зайсан, Восточно-Казахстанская обл., Казахстан) (фото А.В. Сурова).



#### Приложение 4. Информация о локалитетах, в которых были отловлены хомячки рода *Allocricetulus* для анализа

В описаниях локалитетов используются сокращения: С- север, В – восток, Ю – юг, З – запад.

	Локалитет	Latitude	Longitude	Название локалитета	Источник
	РФ, Волгоградская обл., Быковский р-н, пос. Быково	49.7677	45.4175	Ae_Vikovo Быково	Семенов Н., 1930
	РФ, Волгоградская обл., Старополтавский р-н, с. Валуевка	50.3467	46.4187	Ae_Valyevka Валуевка	Строганова А., 1949
	РФ, Саратовская обл., Ровенский р-н, р. Бизюк	50.7503	46.4517	Ae_Bizuyk Бизюк	Тихонов И.А., 2001, 2002
	РФ, Саратовская обл., Краснокутский р-н, 12 км С от с. Дьяковка	50.87	46.75	Ae_Sar Дьяковка	Тихонов И.А., 2000; Суров А.В., 2000; Феоктистова Н.Ю., 2008
	РФ, Саратовская обл., Краснопартизанский р-н, пос. Октябрьский	51.4089	48.3972	Ae_OktyabrskiiSar ОктябрьскийСаратов	Тихонов И.А., Опарин М.Л., 2005
	РФ, Саратовская обл., Александрово-Гайский р-н, с. Александров Гай	50.1441	48.5357	Ae_Al-Gai Александров Гай	Владимирский М., 1930
	РФ, Саратовская обл., Озерский р-н, пос. Синегорский	51.3321	49.9072	Ae_Sinegirskii Синегорский	Владимирский М., 1930
	РФ, Саратовская обл., Перелюбский р-н, 6 км Ю от с. Нижняя Покровка	51.6073	50.1208	Ae_Pokrovka Нижняя Покровка	Тихонов И.А., 2001
	РФ, Самарская обл., Безенчукский р-н, пос. Безенчук	52.9712	49.3858	Ae_Bezenchuk Безенчук	Строганова А., 1951
	РФ, Самарская обл., Кинель-Черкасский р-н, с. Тимашево	53.3448	51.1445	Ae_Timashevo Тимашево	Строганова А., 1950
	РФ, Оренбургская обл., Ташлинский р-н, 20 км Ю с. Ташла, р. Иртек	51.5909	52.6894	Ae_Tashla Ташла	Тихонов И.А., 2001

	<b>Локалитет</b>	<b>Latitude</b>	<b>Longitude</b>	<b>Название локалитета</b>	<b>Источник</b>
	РФ, Оренбургская обл., с. Шапошниково	51.70	51.29	Ae_Orn Шапошниково	–, 2005
	РФ, Оренбургская обл., окр. г. Оренбург	51.8221	55.1898	Ae_gOrn Оренбург	Беляев А., 1924
	РФ, Оренбургская обл., Кувандыкский р-н, с. Ильинка	51.2261	57.3605	Ae_Pinka Ильинка	Карасева Е., 1957
	РФ, Оренбургская обл., Кувандыкский р-н, пос. Новосаринск	51.3818	57.8141	Ae_Novosarinsk Новосаринск	Кириков С., 1934
	РФ, Оренбургская обл., Гайский р-н, пос. Саверовка	51.3876	58.4483	Ae_Saverovka Саверовка	Кузнецов Б., 1926
	РФ, Оренбургская обл., Соль-Илецкий гор. округ, с. Ащебутак	51.0456	59.1351	Ae_Achebytak Ащебутак	Кузнецов Б., 1926
	РФ, Оренбургская обл., Беляевский р-н, с. Днепровка	51.4237	56.3693	Ae_Dneprovka Днепровка	ЗИН (Бажанов В., 1931; Самородов А., 1932)
	РФ, Омская обл., г. Омск	54.9651	73.3381	Ae_Oms Омск	Богданов А., 2011
	РФ, Омская обл., Павлоградский р-н, пос. Павлоградка	54.2197	73.6167	Ae_Pavlogradka Павлоградка	Титова В., 1975
	РФ, Омская обл., Москаленский р-н, 12 км СЗ пос. Москаленко в ложбине древнего стока Камышловский Лог	54.9608	71.7508	Ae_Moskalenko Москаленко	Центр гигиены и эпидемиологии, 2008
	РФ, Курганская обл., Звериноголовский р-н, с. Озерное	54.4075	64.6565	Ae_Ozernoe Озерное	-
	Казахстан, Атырауская обл., Курмангазинский р-н, окр. с. Уштаган	47.9159	48.8049	Ae_Yshtagan Уштаган	Ралль Ю., 1934; Флегонтова А., 1932
	Казахстан, Атырауская обл., Курмангазинский р-н, окр. с. Ганюшкино	46.6157	49.2715	Ae_Ganuushkino Ганюшкино	Шибанов Н., 1928

	<b>Локалитет</b>	<b>Latitude</b>	<b>Longitude</b>	<b>Название локалитета</b>	<b>Источник</b>
	Казахстан, Атырауская обл., Индерский р-н, окр. с. Есбол (Кулагино)	48.3731	51.5332	Ае_Esbol Есбол	Сердюк, 1955
	Казахстан, Атырауская обл., Жылыойский р-н, устье р. Эмбы	46.6366	53.3418	Ае_Eмба Эмба	Колосов А., 1934
	Казахстан, Западно-Казахстанская обл., Жангалинский р-н	49.01	49.91	Ае_Zhangala Жангала	–
	Казахстан, Западно-Казахстанская обл., Таскалинский р-н, с. Таскала (Каменка)	51.1142	50.2647	Ае_Taskala Таскала	Парфенова Н., 1949
	Казахстан, Западно-Казахстанская обл., окр г. Уральск	51.2738	51.5157	Ае_Uralsk Уральск	Кузнецов Б., 1927
	Казахстан, Актюбинская обл., Мугалжарский р-н, с. Джурун	49.2471	57.5738	Ае_Zhyryn Джурун	Мартино В., 1914
	Казахстан, Актюбинская обл., Шалкарский р-н, с. Мугоджарское	48.5995	58.4573	Ае_Mygodzharskoe Мугоджарское	Кудякин А., 1932
	Казахстан, Актюбинская обл., Иргизский р-н, окр. с. Иргиз	48.6151	61.2515	Ае_Irgiz Иргиз	Карасева Е., 1956, 1958
	Казахстан, Кызылординская обл., окр. г. Аральск	46.7952	61.5938	Ае_Aralsk Аральск	Никольский Г., 1932
	Казахстан, Костанайская обл., Карабалыкский р-н, окр. оз. Сасыкколь	53.7492	61.6191	Ае_Sasikol Сасыкколь	УФАН СССР, 1950
	Казахстан, Костанайская обл., Карабалыкский р-н, с. Ворошиловка	53.8189	62.0746	Ае_Voroshilovka Ворошиловка	Львова, 1930
	Казахстан, Костанайская обл., Джангельдинской район, окр. оз. Кара-Куль	49.21	62.57	Ае_KaraKul Кара-Куль	Никольский Г., 1929
	Казахстан, Костанайская обл., Наурзумский р-н, с. Докучаевка	51.6703	64.2511	Ае_Dokuchaevka Докучаевка	–, 1938

	<b>Локалитет</b>	<b>Latitude</b>	<b>Longitude</b>	<b>Название локалитета</b>	<b>Источник</b>
	Казахстан, Костанайская обл., Наурзумский р-н, Наурзумский заповедник	51.508	64.4412	Ae_NayrzumZap Наурзумский зап.	–, 1938
	Казахстан, Костанайская обл., Фёдоровский р-н, с. Федоровка (оз. Жарколь)	53.6108	62.6919	Ae_Fedorovka Федоровка	Флинт В., 1956; Карасева Е., 1957
	Казахстан, Акмолинская обл., Есильский р-н, окр. с. Красивое	51.8804	66.8251	Ae_Krasivoe Красивое	Белов В., 1928
	Казахстан, Акмолинская обл., Астраханский р-н, с. Степное	51.2139	69.5337	Ae_Stepnoe Степное	Карасева Е., 1958
	Казахстан, Акмолинская обл., Егиндыкольский р-н, окр. оз Тенгиз	50.7055	69.5427	Ae_Tengiz Тенгиз	Карасева Е., 1958
	Казахстан, Акмолинская обл., Астраханский р-н, с. Астраханка	51.5139	69.8306	Ae_Astraxanka Астраханка	Карасева Е., 1957
	Казахстан, Акмолинская обл., Шортандинский р-н, пос. Шортанды	51.7003	71.0316	Ae_Shortandi Шортанды	Гончаров А., 1957
	Казахстан, Акмолинская обл., Ерейментауский р-н, с. Тургай	50.10	65.30	Ae_Tur Тургай	ИПЭЭ РАН, 2012
	Казахстан, Акмолинская обл., Ерейментауский рн, окр. с. Ерейментау	51.6401	73.0692	Ae_Erementau Ерейментау	Карасева Е., 1957
	Казахстан, Акмолинская обл., Астраханский р-н, с. Булакты (Красногвардейское)	51.4147	69.2861	Ae_Bylakti Булакты	Карасева Е., 1957, 1959
	Казахстан, Акмолинская обл., Жаксынский р-н, с. Ишимское	51.4001	67.1063	Ae_Ishimskoe Ишимское	Карасева Е., 1957
	Казахстан, Акмолинская обл., Есильский р-н, с. Интернациональное (свх. им. Маяковского)	51.6345	65.8596	Ae_Ae_Internacionaln ое Интернациональное	Карасева Е., 1957

	<b>Локалитет</b>	<b>Latitude</b>	<b>Longitude</b>	<b>Название локалитета</b>	<b>Источник</b>
	Казахстан, Карагандинская обл., г. Балхаш, мыс Бертыс	46.8081	74.9538	Ae_Valxash Балхаш	Афанасьев А., 1936
	Казахстан, Карагандинская обл., Шетский р-н, урочище Бектау-Ата	47.4046	74.7711	Ae_BektauAta Бектау-Ата	Сапаров А., 1973
	Казахстан, Карагандинская обл., Шетский р-н, с. Красная Поляна	49.2474	73.0432	Ae_KrasnayaPolyana Красная Поляна	Титова В., 1974
	Казахстан, Карагандинская обл., Актогайский р-н, 27 км 3 с. Айыртас (Чабартау)	48.0887	76.5009	Ae_Chabartay Чабартау	Кучерук В., 1957
	Казахстан, Карагандинская обл., Каркаралинский р-н, окр. г. Каркаралинск	49.4161	75.5263	Ae_Karkaralinsk Каркаралинск	Кучерук В., 1957
	Казахстан, Павлодарская обл., Иртышский р-н, пос. Грабово	53.1144	74.8989	Ae_Grabovo Грабово	Карасева Е., 1957
	Казахстан, Павлодарская обл., 7.5 км Ю от пос. Шидерты	51.6391	74.6687	Ae_Shi Шидерты	Суров А.В., Тихонов И.А., Феоктистова Н.Ю., 2007
	Казахстан, Павлодарская обл., с. Кудайколь, окр. оз. Кудайколь	51.8219	75.9194	Ae_Kud Кудайколь	Суров А.В., Тихонов И.А., Феоктистова Н.Ю., 2007
	Казахстан, Восточно-Казахстанская обл., Аягоской р-н, 15 км ВЮВ от Жиланды (45 км Ю от с. Мадениет)	47.4334	78.6125	Ae_Madeniet Мадениет	Шенброт Г.И., 1989
	Казахстан, Восточно-Казахстанская обл., 12 км ЮВ от г. Аягос	47.8607	80.5312	Ae_AyagozSE АягосЮВ	Яхонтов Е., 1988
	Казахстан, Восточно-Казахстанская обл., Жарминский р-н, 4 км ЮЗ от с. Терсекенбалы	50.0695	80.7629	Ae_Sem Терсекенбалы	Суров А.В., Тихонов И.А., Феоктистова Н.Ю., 2007

	<b>Локалитет</b>	<b>Latitude</b>	<b>Longitude</b>	<b>Название локалитета</b>	<b>Источник</b>
	Казахстан, Восточно-Казахстанская обл., Кокпектинский р-н, 35 км ЮВ от с. Кокпекты, между с. Кокпекты и с. Прохладное	48.5378	82.6606	Ар_Кок Кокпекты	Крюкова, 1970; ИПЭЭ РАН, 2013
	Казахстан, Восточно-Казахстанская обл., Кокпектинский р-н, 34 км В от пос. Тассай	48.2846	83.2996	Ар_Тас Тассай	ИПЭЭ РАН, 2012
	Казахстан, Восточно-Казахстанская обл., Тарбагатайский р-н, оз. Зайсан, бугор Айгыркум	48.0481	83.3792	Ар_Ajg бугор Айгыркум	ИПЭЭ РАН, 2007, 2012, 2017
	Казахстан, Восточно-Казахстанская обл., Кокпектинский р-н, 3 берег Бухтарминского вдхр.	48.7542	83.4161	Ар_Вух Бухтарминское вдхр	Суров А.В., Феоктистова Н.Ю., 2010; ПЭЭ РАН, 2012
	Казахстан, Восточно-Казахстанская обл., Тарбагатайский р-н, 2-4 км ЮЗ от с. Тугыл (Тополев Мыс)	47.7065	84.1762	Ар_Tygil Тугыл	Зайсанская эксп. ЗИН, 1961
	Казахстан, Восточно-Казахстанская обл. Куршимский р-н, окр. с. Буран	48.0202	85.2056	Ар_Буран Буран	Прокопов, 1966, 1967
	Казахстан, Восточно-Казахстанская обл. Зайсанский р-н, восток Зайсанской котловины, пески Дала	47.9647	85.3535	Ар_Dala пески Дала	Зайсанская эксп. ЗИН, 1961
	Казахстан, Восточно-Казахстанская обл., Зайсанский р-н, 15 км З от Майкопчагая	47.5	85.41	Ар_MajZ Майкапчигай запад	Зайсанская эксп. ЗИН, 1970
	Казахстан, Восточно-Казахстанская обл., Зайсанский р-н, 13 км на СЗ от Майкапчигай	47.6092	85.4669	Ар_Maj Майкапчигай	ИПЭЭ РАН, 2013
	Казахстан, Восточно-Казахстанская обл., Зайсанский р-н, окр. Майкопчагай	47.7014	85.5133	Ар_MajAig пески Айгыркум	Зайсанская эксп. ЗИН, 1961; Крюкова, Воронцов, 1970
	Казахстан, Западно-Казахстанская обл., Зеленовский р-н, 10 км С с. Январцево	51.5325	52.2591	Ае_Yanvarcevo Январцево	Парфенова Н., 1949; Фоканов В., 1949

	<b>Локалитет</b>	<b>Latitude</b>	<b>Longitude</b>	<b>Название локалитета</b>	<b>Источник</b>
	Казахстан, Восточно-Казахстанская обл., Жарминский р-н, окр. ж/с Енрекей	48.3571	80.4808	Ае_Енрекей Енрекей	Шенброт Г.И., 1987
	Казахстан, Восточно-Казахстанская обл., ЮВ предг. Чингизтау, 5 км З Жангизсу, 32 км ЮВ п. Журекидыр	48.3299	79.9029	Ае_Zhyrekadir Журекадыр	Шенброт Г.И., 1989
	Казахстан, Восточно-Казахстанская обл., Абайский р-н, 3 склон г. Ордатас	49.1512	79.5164	Ае_Ordatas Ордатас	Шенброт Г.И., 1989
	Казахстан, Восточно-Казахстанская обл., урочище Кабыргаталь	47.7172	82.8541	Ар_Kabirgatal Кабыргаталь	Бибииков, 1956 псевдо
	Респ. Тыва, Эрзинский р-н, оз. Торе-Холь	50.0667	94.9667	Ас_Tuv Торе-Холь	Суров А.В., 2010
	Монголия, Увс, ЮЗ берег оз. Ачит Нуур	49.4688	90.6731	Ас_AchitNyr Ачит-Нуур	Тарасов, 1947; Подтяжкин О., Шенброт Г., 1984
	Монголия, Ховд, 15 км ЮВ от г. Ховд	47.9243	91.8118	Ас_HovdSE ХовдЮВ	Подтяжкин О., 1978
	Монголия, Увс, 12 км ЮВ от сомона Улаангом	49.8916	92.1741	Ас_Ulangom Улаангом	Шенброт Г., 1984
	Монголия, Увс, С берег оз. Хяргас-Нуур	49.3388	93.1029	Ас_Khirgyas-NuurN Хяргас-НуурС	Банников А., 1944
	Монголия, Ховд, ЮЗ берег оз. Хара-нуур	47.9693	93.1634	Ас_XaraNyr Хара-Нуур	Подтяжкин О., 1978; Суров А.В., Тихонов И.А., 2006
	Монголия, Ховд, западная часть Хасын-Гоби	47.17	94	Ас_Khuysnii-Gobi Хасын-Гоби	Подтяжкин О., Шенброт Г., 1984
	Монголия, Завхан, 40 км З от сомона Дурвелжин	47.67	94.3333	Ас_Durbelchzhin Дурвелжин	Подтяжкин О., Шенброт Г., 1984
	Монголия, Говь-Алтай, сомон Хасагту Джиргаланг	46.40	95.37	Ас_Dzhirgalang	Чигунов, Ю. 1956

	<b>Локалитет</b>	<b>Latitude</b>	<b>Longitude</b>	<b>Название локалитета</b>	<b>Источник</b>
	Монголия, Говь-Алтай, сомон Баян-Уул	47.0008	95.2115	Ac_BayanUl Баян-Уул	–
	Монголия, Говь-Алтай, 20 км З сомона Шарга	46.35	96.01	Ac_Sharga Шарга	Суров А.В., Феоктистова Н.Ю., Мещерский И.Г., 2011
	Монголия, Говь-Алтай, северный хр. Тайшир	46.3153	96.5308	Ac_Tajshir Тайшир	–
	Монголия, Говь-Алтай, окр. сомона Бигэр, р. Мякгай	45.7228	97.4061	Ac_Biger Бигэр	Суров А.В., Тихонов И.А., 2005
	Монголия, Говь-Алтай, 50 км ЮЗ от сомона Бууцагаан	45.9514	98.0747	Ac_Delger Бууцагаан	Лебедев В.С., Банникова А.А., Рюриков Г.Б., 2010
	Монголия, Говь-Алтай, сомон Шара-Булак, 25 км Ю Цаган-Олом	46.4945	96.5405	Ac_Shara-Bulak Шара-Булак	Bannikov 1954
	Монголия, Говь-Алтай, окр. сомона Бугат, родник Гун Тамга (Гун-Тамга-Булак)	45.2514	93.6643	Ac_GunTamga Гун Тамга	Лобачев С.В., 1978
	Монголия, Сухэ-Батор, окр. сомона Онгол, пески Онгол-Элс	45.67	113.00	Ac_Ongon Онгол	–
	Монголия, Сухэ-Батор, 3 сомона Онгон	45.3908	112.5086	Ac_Bayandelger Онгон3	Суров А.В, 2014
	Монголия, Сухэ-Батор, В сомона Дарьганга	45.2281	114.1772	Ac_Dariganga Дарьганга	Суров А.В, 2014
	Монголия, Сухэ-Батор, сомон Дарьганга	45.2902	113.8572	Ac_Darganga Дарьганга	Bannikov 1954 Банников А., 1944; Смирин Ю., 1983



	<b>Локалитет</b>	<b>Latitude</b>	<b>Longitude</b>	<b>Название локалитета</b>	<b>Источник</b>
	Монголия, Баянхонгор, Ю берег оз. Бооне-Цагаан-Нуур	45.5008	99.1997	Ac_VonTsagaanNuur S Бооне-Цагаан-НуурЮ	Шенброт Г., 1986
	Монголия, Баянхонгор, В берег оз. Бооне-Цагаан-Нуур, 1316 м	45.616667	99.262222	Ac_Vaatsagaan Бооне-Цагаан-Нуур	ИПЭЭ РАН, 2019
	Монголия, Баянхонгор, 40 км Ю сомона Шинэ-Джинста	44.1939	99.2043	Ac_Shine-Dzhinst40 Шинэ-Джинста40	Куликов В., 1977; Кудряшова Н.И., 1978
	Монголия, Баянхонгор, Тайджин-Хурэ	45.8723	99.3178	Ac_Taydzhin-Khure Тайджин-Хурэ	Формозов А.Н., 1926
	Монголия, Баянхонгор, 15 км С от сомона Жинст	45.5453	100.5794	Ac_Zhinst Жинст	–
	Монголия, Баянхонгор, С часть долины оз. Орог-Нуур	45.0782	100.7605	Ac_Orog NuurN Орог-НуурС	Формозов А.Н., 1926; Орлов В.Н., 1976
	Монголия, Баянхонгор, Ю склон гор. Бага-Богд-уул	44.6436	101.5872	Ac_Bogd Бага-Богд-уул	Лебедев В.С., Банникова А.А., 2011
	Монголия, Баянхонгор, 55 км Ю г. Баянхонгор	45.6987	100.6597	Ac_Bayanxongor Баянхонгор	Орлов В.Н., 1976
	Монголия, Баянхонгор, 70 км В сомона Баянлинг	44.5299	101.7097	Ac_Bayanling Баянлинг	Неронов В.В., 1995
	Монголия, Умнеговь, 30 км СЗ сомона Булган	44.2892	103.2837	Ac_Bulgan Булган	Неронов В.В., 1995
	Монголия, Умнеговь, окр. Сант	45.05	103.81	Ac_MandalOvoo-Sant Сант	Суров А.В., Тихонов И.А., 2006
	Монголия, Умнеговь, С часть долины оз. Улаан-Нуур	44.65	104.06	Ac_MandalOvo Улаан-Нуур	–

	<b>Локалитет</b>	<b>Latitude</b>	<b>Longitude</b>	<b>Название локалитета</b>	<b>Источник</b>
	Монголия, Умнеговь, 30 км ЮВ сомона Хурмэн	43.1306	104.3562	Ac_Хурмен Хурмэн	–
	Монголия, Умнеговь, Говийн бага "А" ДНЦ	42.2319	105.4128	Ac_Borzhigin Боржигин-Гоби	Суров А.В., 2013
	Монголия, Умнеговь, 60 км Ю сомона Манлай	43.5545	107.0387	Ac_Manlaj Манлай	–
	Монголия, Умнеговь, Южно-гобийский аймак, 25 км к ЮВ от Далан-Дзадагад	43.5768	104.4911	Ac_Dalanzadgad Далан-Дзадагад	Орлов В.Н., 1974
	Монголия, Баян-Улгий, р. Бухи-Мирен Ногооннуур	49.7147	90.2198	Ac_Bukhu-Muren Бухи-Мирен	Bannikov 1954
	Монголия, Завхан, сомон Шилуустэй	46.8087	97.2029	Ac_Shiluustei Шилуустэй	Кузнецов Б., 1947
	Монголия, Завхан, Хунту-Нур, ЮВ от Хяргас-Нуур	48.5755	94.3923	Ac_Khuntu-Nur Хунту-Нур	Bannikov 1954
	Монголия, Дундговь, С сомона Дэлгэрцогт	46.2998	106.4689	Ac_Deren Дэлгэрцогт	Суров А.В, 2013
	Монголия, Дорноговь, 20, км ЮВ сомона Урген	43.4564	108.3579	Ac_YrgenSE Урген	Шенброт Г., 1986
	Монголия, Дорноговь, Восточ. Гоби, 16 км СЗ от Сайн-Щанда	45.0073	110.0101	Ac_Sain-Shand Сайн-Щанд	Банников А., 1943; Рютин, 1945
	Монголия, Дорноговь, 25 км ССВ сомона Хувсгел	43.8142	109.7651	Ac_Xyvsgel Хувсгел	Неронов В., Лущекина А., 1982
	Монголия, Дорноговь, сомон Суланхэрээ	42.95	109.343	Ac_Sylanxere Суланхэрээ	Кучерук В., 1976
	Монголия, Дорноговь, 25 км к З сомона Мандах	44.3941	107.9388	Ac_Mandax Мандах	Кучерук В., 1976; Неронов В., Лущекина А., 1982

	<b>Локалитет</b>	<b>Latitude</b>	<b>Longitude</b>	<b>Название локалитета</b>	<b>Источник</b>
	Монголия, Дорноговь, окр. сумма Хатанбулаг, Хутаг-Ула	43.0888	110.0028	Ac_Xytag-Yla Хутаг-Ула	Лобачев В., 1977
	Монголия, Дорноговь, Шандани Худук, 12 км СЗ Байшинту	45.7241	112.6917	Ac_Baishinty Байшинту	Банников А., 1944 ZM MU
	Монголия, Дорноговь, 50 км ЮВ сомона Дэлгэрэх	45.4982	111.6883	Ac_Delgerex Дэлгэрэх	Подтяжкин О., 1978
	Монголия, Дорноговь айм., к ЮВ от Дэлгэрэх	45.285833	111.80194	Ac_Urgun Делгерех	Лебедев В.Л., .2018
	Монголия, Дорноговь, г. Саайншанд, 60 км С сомона Улаанбадрах, Джаралант Худук	44.2469	110.4223	Ac_DzhargalantKhud uk Джаралант Худук	Шенброт Г., 1986

### Приложение 5. Результаты типирования образцов рода *Allocricetulus*

по гаплотипам объединенной последовательности *cytb*, D-loop; по аллелям GHR, DBY1 и по mclust (краниометрический анализ). Образцы, использованные для морфологического анализа (стандартные промеры тела и вес – L, m) обозначены (+). Информация по локалитета указана в приложенн 4.

локалитет	шифр образца	пол	сиквенс	№коллек	<i>cytb</i> +dloop	GHR		DBY1	mclust	L, m
Ae_Bikovo	85621 ZIN	M							Ae	+
Ae_Valyevka	36465 ZIN	M							Ae	+
Ae_Valyevka	36466 ZIN	F								+
Ae_Sar	169929 ZMMU	F							Ae	+
Ae_Sar	169936 ZMMU	M							Ae	
Ae_Sar	169937 ZMMU	M							Ae	+
Ae_Sar	171565 ZMMU	F							Ae	
Ae_Sar	171566 ZMMU	F							Ae	
Ae_Sar	171567 ZMMU	M							Ae	
Ae_Sar	171568 ZMMU	F							Ae	
Ae_Sar	171569 ZMMU	M							Ae	
Ae_Sar	171570 ZMMU	M							Ae	
Ae_Sar	171571 ZMMU	M							Ae	
Ae_Sar	169928 ZMMU	M								+
Ae_Sar	188505 ZMMU	F	Sar101	4237	Ae4	e3	e3			+
Ae_Sar		F	Sar039	4234	Ae1	ep1	ep1			
Ae_Sar		F	Sar048	4235	Ae2	ep1	ep1			
Ae_Sar		F	Sar052	4236	Ae2	ep1	e2			
Ae_Sar		-	Sar076	4263	Ae3	ep1	ep1			
Ae_Sar		F	Sar123	4238	Ae5	ep1	e4			
Ae_Sar		M	Sar135		Ae4	ep1	ep1	Ae		
Ae_Sar		F	Sar156	4536	Ae6	e2	e5			

локалитет	шифр образца	пол	сиквенс	№коллек	cytb +dloop	GHR		DBY1	mclust	L, m
Ae_Sar		F	Sar169	4239	Ae4	ep1	ep1			
Ae_Sar		F	Sar401	4240	Ae4	ep1	e2			
Ae_Sar		F	Sar402	4241		e2	e2			
Ae_Sar		M	Sar403	4242	Ae4	ep1	e6	Ae		
Ae_Sar		F	Sar404	4243	Ae4	ep1	e4			
Ae_Sar		-	Sar406		Ae4	e2	e5			
Ae_Sar		F	Sar411		Ae4	e2	e2			
Ae_Sar		F	Sar412	4244		ep1	ep1			
Ae_Sar		F	Sar413	4245	Ae4	ep1	ep1			
Ae_Sar		-	Sar415	4246	Ae4	ep1	ep1			
Ae_Sar		-	Sar416	4247	Ae7	ep1	e2			
Ae_Sar		-	Sar417	4248	Ae4	ep1	e4			
Ae_Sar		-	Sar418		Ae4	e3	e3			
Ae_Sar		-	Sar419	4249	Ae4	ep1	e3			
Ae_Sar		-	Sar420	4250	Ae4	ep1	e3			
Ae_Sar		-	Sar421	4251	Ae4	e4	e3			
Ae_Sar		-	Sar422	4252	Ae4	e3	e7			
Ae_Sar		F	Sar423	4253	Ae8	ep1	ep1			
Ae_Sar		M	Sar725	4254	Ae9	ep1	ep1	Ae		
Ae_Sar		M	Sar727	4255	Ae10	ep1	ep1			
Ae_Sar		F	Sar728	4256	Ae11	e2	e2			
Ae_Sar		M	Sar729	4257	Ae2	ep1	ep8	Ae		
Ae_Sar		M	Sar730	4258	Ae12	ep1	e2	Ae		
Ae_Sar		M	Sar731	4259	Ae4	e5	e5	Ae		
Ae_Sar		F	Sar732	4260	Ae13	ep1	ep1			
Ae_Sar		M	Sar733	4261	Ae14	ep1	e2	Ae		
Ae_Sar		M	Sar734	4262	Ae2	ep1	ep1	Ae		



локалитет	шифр образца	пол	сиквенс	№коллек	cytb +dloop	GHR	DBY1	mclust	L, m
Ae_Tashla	171976 ZMMU	F							+
Ae_Taskala	35738 ZIN	-						Ae	
Ae_Yanvarcevo	35736 ZIN	M							+
Ae_Uralsk	15475 ZMMU	M						Ae	
Ae_Uralsk	15477 ZMMU	F						Ae	
Ae_gOrn	52634 ZIN	M						Ae	
Ae_Dneprovka	15520 ZMMU	F							+
Ae_Saverovka	52636 ZIN	M						Ae	
Ae_Saverovka	15033 ZMMU	M						Ae	
Ae_Saverovka	38427 ZMMU	M						Ae	
Ae_Saverovka	38429 ZMMU	M						Ae	
Ae_Novosarinsk	15029 ZMMU	M						Ae	
Ae_Achebytak	15031 ZMMU	M						Ae	
Ae_Ilinka	61344 ZMMU	F						Ae	
Ae_Zhangala	34640 ZMMU	-						Ae	
Ae_Zhangala	34641 ZMMU	-						Ae	
Ae_Zhangala	34642 ZMMU	-						Ae	
Ae_Zhangala	34643 ZMMU	-						Ae	
Ae_Zhangala	34645 ZMMU	-						Ae	
Ae_Zhangala	34646 ZMMU	-						Ae	
Ae_Zhangala	34649 ZMMU	-						Ae	
Ae_Zhangala	34650 ZMMU	-						Ae	
Ae_Zhangala	34651 ZMMU	-						Ae	
Ae_Zhangala	34653 ZMMU	-						Ae	
Ae_Zhangala	34654 ZMMU	-						Ae	
Ae_Yshtagan	15028 ZMMU	M						Ae	
Ae_Yshtagan	9013 ZMMU	M						Ae	

локалитет	шифр образца	пол	сиквенс	№коллек	cytb +dloop	GHR	DBY1	mclust	L, m
Ae_Yshtagan	23670 ZIN	F							+
Ae_Ganuyskino	15030 ZMMU	M						Ae	
Ae_Esbol	60757 ZMMU	M						Ae	
Ae_Emba	9446 ZMMU	M						Ae	
Ae_Emba	9448 ZMMU	-						Ae	
Ae_Mygodzharskoe	15027 ZMMU	F						н/к	
Ae_Zhyryn	35037 ZIN	M						Ae	
Ae_Zhyryn	35199 ZIN	F						Ae	
Ae_Zhyryn	35200 ZIN	F						Ae	
Ae_Zhyryn	52639 ZIN	F						Ae	
Ae_Irgiz	64375 ZMMU	M						Ae	
Ae_Irgiz	64438 ZMMU	M						Ae	
Ae_Irgiz	74867 ZIN	M							+
Ae_KaraKyl	8076 ZMMU	M						Ae	
Ae_KaraKyl	8077 ZMMU	F						Ae	
Ae_KaraKyl	8081 ZMMU	M						Ae	
Ae_Aralsk	6175 ZMMU	M						Ae	
Ae_Aralsk	6176 ZMMU	F						Ae	
Ae_Aralsk	6324 ZMMU	-						Ae	
Ae_Ozernoe	36036 ZIN	M							+
Ae_NayrzymZap	30526 ZMMU	-						Ae	
Ae_NayrzymZap	84527 ZMMU	M							+
Ae_NayrzymZap	30524 ZMMU	-						Ae	
Ae_NayrzymZap	19787 ZMMU	-						Ae	
Ae_NayrzymZap	41021 ZMMU	M							+
Ae_NayrzymZap	41046 ZMMU	M							+
Ae_NayrzymZap	31662 ZIN	M							+





локалитет	шифр образца	пол	сиквенс	№коллек	cytb +dloop	GHR		DBY1	mclust	L, m
Ae_Bylakti	61319 ZMMU	M								+
Ae_Bylakti	61320 ZMMU	F								+
Ae_Bylakti	61321 ZMMU	M								+
Ae_Bylakti	61322 ZMMU	M								+
Ae_Bylakti	61323 ZMMU	M								+
Ae_Bylakti	61324 ZMMU	M								+
Ae_Bylakti	61327 ZMMU	F								+
Ae_Bylakti	61328 ZMMU	F								+
Ae_Bylakti	61329 ZMMU	F								+
Ae_Bylakti	64379 ZMMU	M								+
Ae_Bylakti	64380 ZMMU	F								+
Ae_Stepnoe	64376 ZMMU	M							Ae	
Ae_Stepnoe	64377 ZMMU	M							н/к	
Ae_Ishimskoe	61330 ZMMU	M								+
Ae_Ishimskoe	61331 ZMMU	M								+
Ae_Internacionalnoe	61334 ZMMU	F								+
Ae_Internacionalnoe	61332 ZMMU	M								+
Ae_Pavlogradka	136321 ZMMU	F								+
Ae_Pavlogradka	136322 ZMMU	M								+
Ae_Oms		-	Oms665	4269	Ae19	ep1	e9			
Ae_Oms		M	Oms657	4268	Ae19	ep1	ep1	Ae		
Ae_Moskalenko		M	Oms807	2807	Ae20	ep1	ep1	Ae		
Ae_Moskalenko		M	Oms808	2808	Ae21	ep8	ep8	Ae		
Ae_Grabovo	61308 ZMMU	F							Ae	+
Ae_Grabovo	61305 ZMMU	F								+
Ae_Grabovo	61306 ZMMU	F								+
Ae_Kud	182686 ZMMU	F	Kud090	4273	Ae25	ep1	e11			

локалитет	шифр образца	пол	сиквенс	№коллек	cytb +dloop	GHR		DBY1	mclust	L, m
Ae_Kud		-	Kud129	4275	Ae25					
Ae_Kud		-	Kud108	4274	Ae26	ep1				
Ae_Shi		M	Shi060	4270	Ae24	ep1	ep8	Ae		
Ae_Shi		M	Shi081	4272	Ae24	ep1	ep1	Ae		
Ae_Shi		F	Shi071	4271	Ae24	ep1	ep1			
Ae_KrasnayaPolyana	136318 ZMMU	F							Ae	+
Ae_BektayAta	60457 ZIN	F							Ae	+
Ae_Balxash	25731 ZIN	F							н/к	
Ae_Chabartay	61841 ZMMU	-							Ae	
Ae_Karkaralinsk	61843 ZMMU	M								+
Ae_Madeniet	148165 ZMMU	F							Ae	+
Ae_AyagozSE	146824 ZMMU	M							Ae	
Ae_AyagozSE	146829 ZMMU	F							Ae	
Ae_Enrekei	143333 ZMMU	M								+
Ae_Zhyrekadir	148166 ZMMU	F								+
Ae_Ordatas	148167 ZMMU	F								+
Ae_Sem	182689 ZMMU	M	Sem072	4276	Ae27	ep1	ep1		Ae	
Ae_Sem	182688 ZMMU	M	Sem099	4278	Ae29	ep1	ep1	Ae		+
Ae_Sem		M	Sem092	4277	Ae28	ep1	ep8	Ae		
Ap_Kok	74869 ZIN	F							Ae	+
Ap_Kok	74870 ZIN	M								+
Ap_Kok	74871 ZIN	M								+
Ap_Kok	74872 ZIN	F								+
Ap_Kok	192603 ZMMU	F	Kok578	3578	Ap32	ep1	ep1			
Ap_Kok	192604 ZMMU	F	Kok577	3577	Ae31	ep1	ep1			
Ap_Kok	192605 ZMMU	F	Kok576	3576	Ap30	ep1	ep8			
Ap_Bux	190827 ZMMU	M	Bux011	3329	Ap34	pc12	pc12		Aep	+

локалитет	шифр образа	пол	сиквенс	№коллек	cytb +dloop	GHR		DBY1	mclust	L, m
Ap_Bux	190829 ZMMU	M	Bux021	4282	Ap34	pc12	pc12		н/к	+
Ap_Bux	190830 ZMMU	F	Bux028	4283		pc12	pc12		Aep	
Ap_Bux	190826 ZMMU	F	Bux010	4280	Ap34	pc12	pc12			+
Ap_Bux	190828 ZMMU	F	Bux012	4281	Ap35	pc12	pc12			+
Ap_Bux		M	Bux005	4279	Ae33	pc12	pc12			
Ap_Tas	190855 ZMMU	F	Tas067	3313	Ap35	pc12	pc12	Apc	Aep	+
Ap_Tas	190856 ZMMU	F	Tas010	3314	Ap34	pc12	pc12	Apc	Aep	+
Ap_Tas	190858 ZMMU	M	Tas033	3316	Ae36	pc12	pc12		н/к	+
Ap_Tas	190854 ZMMU	F	Tas078	3312	Ap34	pc12	pc12	Apc		+
Ap_Tas	190852 ZMMU	F	Tas044	3310	Ae37	ep8	ep8	Ae		+
Ap_Tas	190853 ZMMU	F	Tas014	3311	Ae22	ep1	pc12			+
Ap_Tas	190857 ZMMU	M	Tas063	3315	Ap38	pc12	pc12			
Ap_Tas	190859 ZMMU	M	Tas079	3317	Ap30	pc12	pc12	Apc		+
Ap_Tas	190860 ZMMU	F	Tas024	3318	Ae33	pc12	pc12			+
Ap_Tas	61837 ZMMU	F								+
Ap_Tas	61838 ZMMU	M								+
Ap_Kabirgatal	70512 ZMMU	F								+
Ap_Ajg	190831 ZMMU	M	Ajg075	3285	Ae43	pc12	pc12	Apc	Aep	+
Ap_Ajg	190833 ZMMU	F	Ajg091	3287	Ap30	pc12	pc12		Aep	+
Ap_Ajg	190840 ZMMU	M	Ajg049	3296	Ap40	pc12	pc12		Aep	
Ap_Ajg	190841 ZMMU	F	Ajg040	3299	Ap40	pc12	pc12		Aep	
Ap_Ajg	190842 ZMMU	M	Ajg041	3300	Ap30	pc12	pc12	Apc	Aep	
Ap_Ajg	190846 ZMMU	F	Ajg032	3304	Ap41	pc12	pc12		Aep	
Ap_Ajg	190847 ZMMU	M	Ajg052	3305	Ap30	pc12	pc12	Apc	Aep	
Ap_Ajg	190848 ZMMU	F	Ajg068	3306	Ap41	pc12	pc12	Apc	н/к	
Ap_Ajg	190849 ZMMU	M	Ajg070	3307	Ap30	pc12	pc12	Apc	Aep	
Ap_Ajg	190851 ZMMU	M	Ajg064	3309	Ae42	pc12	pc12		Aep	

локалитет	шифр образа		пол	сиквенс	№коллек	cytb +dloop	GHR		DBY1	mclust	L, m
Ap_Ajg	190832	ZMMU	F	Ajg023	3286	Ap40	pc12	pc12			+
Ap_Ajg	190834	ZMMU	M	Ajg094	3288	Ae44	pc12	pc12	Apc		+
Ap_Ajg	190835	ZMMU	M	Ajg021	3289	Ae39	pc12	pc12	Apc		+
Ap_Ajg	190836	ZMMU	F	Ajg069	3290	Ap30	pc12	pc12			+
Ap_Ajg	190837	ZMMU	F	Ajg030	3291		pc12	pc12			+
Ap_Ajg	190838	ZMMU	F	Ajg080	3292	Ap30	pc12	pc12			+
Ap_Ajg	190839	ZMMU	F	Ajg088	3295	Ap40					+
Ap_Ajg	190844	ZMMU	M	Ajg071	3302	Ap41	pc12	pc12	Apc		
Ap_Ajg	190845	ZMMU	F	Ajg081	3303	Ap30	pc12	pc12			
Ap_Ajg	190850	ZMMU	F	Ajg005	3308	Ap30	pc12	pc12			
Ap_Ajg			F	Ajg034	3297	Ap41	pc12	pc12			
Ap_Ajg			F	Ajg047	3301	Ap30	pc12	p13			
Ap_Ajg			F	Ajg054	3298	Ap41	pc12	pc12			
Ap_Ajg			F	Ajg083	3293	Ap30	pc12	pc12			
Ap_Ajg			F	Ajg084	3294	Ap30	pc12	pc12			
Ap_Ajg			F	Ajg232	4232	Ap40	pc12	pc12			
Ap_Ajg	182693	ZMMU	M	Zai114	4294	Ap30	pc12	pc12			
Ap_Ajg	182694	ZMMU	F	Zai107	4292	Ap30	pc12	pc12			
Ap_Ajg	182695	ZMMU	F	Zai121	4296	Ap30	p15	p15			
Ap_Ajg	182696	ZMMU	F	Zai120	4295	Ap30	pc12	pc12			
Ap_Ajg	182697	ZMMU	M	Zai067	4288	Ap30	pc12	pc12	Apc		
Ap_Ajg	182698	ZMMU	M	Zai003	4285	Ae39	pc12	pc12	Apc		
Ap_Ajg	182699	ZMMU	M	Zai109	4293	Ap30	pc12	pc12	Apc		+
Ap_Ajg	182700	ZMMU	F	Zai001	4284	Ap30	pc12	pc12			
Ap_Ajg	182701	ZMMU	M	Zai041	4287	Ap30	pc12	pc12	Apc		
Ap_Ajg	182702	ZMMU	M	Zai078	4289	Ap30	pc12	p14	Apc		
Ap_Ajg	182703	ZMMU	F	Zai016	4286		pc12	p14			



локалитет	шифр образца	пол	сиквенс	№коллек	cytb +dloop	GHR	DBY1	mclust	L, m
Ap_Byran	131212 ZMMU	-						Aep	
Ap_Byran	131413 ZMMU	-						Aep	
Ap_Byran	131414 ZMMU	-						Aep	
Ap_Byran	131415 ZMMU	-						Aep	
Ap_Byran	83006 ZMMU	M							+
Ap_Byran	131158 ZMMU	F							+
Ap_Byran	131159 ZMMU	M							+
Ap_Byran	131160 ZMMU	M							+
Ap_Byran	131163 ZMMU	F							+
Ap_Byran	131165 ZMMU	M							+
Ap_Byran	131167 ZMMU	M							+
Ap_Byran	131169 ZMMU	M							+
Ap_Byran	131170 ZMMU	F							+
Ap_Byran	131172 ZMMU	M							+
Ap_Byran	131173 ZMMU	F							+
Ap_Byran	131176 ZMMU	M							+
Ap_Byran	131177 ZMMU	M							+
Ap_Byran	131179 ZMMU	F							+
Ap_Byran	131180 ZMMU	F							+
Ap_Byran	131182 ZMMU	F							+
Ap_Byran	131183 ZMMU	M							+
Ap_Byran	131184 ZMMU	M							+
Ap_Byran	131185 ZMMU	M							+
Ap_Byran	131187 ZMMU	M							+
Ap_Byran	131188 ZMMU	M							+
Ap_Byran	131189 ZMMU	M							+
Ap_Byran	131190 ZMMU	M							+

локалитет	шифр образца		пол	сиквенс	№коллек	cytb +dloop	GHR		DBY1	mclust	L, m
Ap_Byran	131192	ZMMU	M								+
Ap_Byran	131193	ZMMU	F								+
Ap_Byran	131195	ZMMU	M								+
Ap_Byran	131196	ZMMU	F								+
Ap_Byran	131198	ZMMU	M								+
Ap_Byran	131200	ZMMU	F								+
Ap_Byran	131201	ZMMU	M								+
Ap_Byran	131202	ZMMU	M								+
Ap_Byran	131203	ZMMU	M								+
Ap_Byran	131204	ZMMU	M								+
Ap_Byran	131205	ZMMU	M								+
Ap_Byran	137218	ZMMU	F								+
Ap_Byran	137219	ZMMU	F								+
Ac_Tuv	188507	ZMMU	F							Aep	
Ac_Tuv	195145	ZMMU	M								+
Ac_Tuv	144585	ZMMU	M								+
Ac_Tuv	151646	ZMMU	M								+
Ac_Tuv	151649	ZMMU	F								+
Ac_Tuv			F	Tuv003	4297	Ac46	c17	c17			
Ac_Tuv			F	Tuv007	4298	Ac47	pc12	c17			
Ac_Tuv			M	Tuv009	4299	Ac47	pc12	c17	Apc		
Ac_Tuv			F	Tuv011	4300	Ac48	pc12	c17			
Ac_Tuv			M	Tuv012	4301	Ac49	c17	c17	Apc		
Ac_Tuv			M	Tuv014	4302	Ac50	pc12	c17	Apc		
Ac_Tuv			F	Tuv015	4303	Ac51	c17	c17			
Ac_Tuv			F	Tuv071	4304	Ac52	pc12	pc12			
Ac_Tuv			F	Tuv736	4305	Ac53	pc12	pc12			







локалитет	шифр образа	пол	сиквенс	№коллек	cytb +dloop	GHR		DBY1	mclust	L, m
Ac_Sharga	188957 ZMMU	F	MNR817	2817	Ac55	pc12	c18			+
Ac_Sharga	188958 ZMMU	M	MNR819	2819	Ac57	c18	c18	Apc		+
Ac_Sharga	188959 ZMMU	M	MNR818	2818	Ac56	pc12	c18	Apc		+
Ac_Shara-Bulak	42109 ZMMU	M								+
Ac_Shara-Bulak	42111 ZMMU	M								+
Ac_Biger	133800 ZMMU	F								+
Ac_Biger	146500 ZMMU	F								+
Ac_Biger	179581 ZMMU	M	MNR016	4307	Ac58	pc12	pc12	Apc		+
Ac_Delger	187322 ZMMU	M	MNR820	2820		pc12	c19	Apc		
Ac_Delger		M	MNR821	2821		c20	c20	Apc		
Ac_Delger		-	MNR140	4309	Ac59	pc12	pc12			
Ac_BonTsagaanNuurS	140024 ZMMU	F							Ac	+
Ac_BonTsagaanNuurS	140025 ZMMU	M								+
Ac_BonTsagaanNuurS	140026 ZMMU	M								+
Ac_BonTsagaanNuurS	111963 ZMMU	F								+
Ac_BonTsagaanNuurS	111964 ZMMU	M								+
Ac_BonTsagaanNuurS	133799 ZMMU	M								+
Ac_BonTsagaanNuurS	145592 ZMMU	M								+
Ac_Zhinst	125735 ZMMU	-							Ac	
Ac_Orog NuurN	52648 ZIN	F							Ac	
Ac_Orog NuurN	110111 ZMMU	F							Ac	+
Ac_Orog NuurN	110113 ZMMU	M								+
Ac_Taydzhin-Khure	52646 ZIN	M							Ac	
Ac_Taydzhin-Khure	52647 ZIN	F							Ac	
Ac_Bayanxongor	110112 ZMMU	F								+
Ac_Bayanxongor	110114 ZMMU	F								+
Ac_Bogd	188960 ZMMU	M	MNR816	2816	Ac61	pc12	pc12	Apc		+












локалитет	шифр образца	пол	сиквенс	№коллек	cytb +dloop	GHR		DBY1	mclust	L, m
Ac_DzhargalantKhuduk	140019 ZMMU	F								+
Ac_Sain-Shand	40062 ZMMU	F								+
Ac_Xyvsgel	130230 ZMMU	F								+
Ac_Sylanxere	109324 ZMMU	F								+
Ac_Mandax	109325 ZMMU	F								+
Ac_Mandax	130229 ZMMU	M								+
Ac_Xytag-Yla	117144 ZMMU	F								+
Ac_Baishinty	40065 ZMMU	F								+
Ac_Ongon	126670 ZMMU	-							Ac	
Ac_Bayandelger	193963 ZMMU	F	MNR663	3663	Ac66	pc12	pc12	Ac66		+
Ac_Delgerex		M	MNR539	4539	Ac65	pc12	pc12	Ac65		
Ac_Darganga	132762 ZMMU	M								+
Ac_Darganga	40064 ZMMU	F								+
Ac_Dariganga	193962 ZMMU	F	MNR662	3662	Ac67	pc12	pc12	Ac67		+
Ac_Deren	196938 ZMMU	F	MNR538	4538	Ac64	pc12	pc12			
Ac_Baatsagaan			MNR509	4509	Ac60	pc12	pc12			






## Приложение 6. Постэмбриональное развитие хомячков рода *Allocricetulus* и их гибридов $F_1$

### Приложение 6.1. Постэмбриональное развитие хомячков рода *Allocricetulus*







Дни	Тип спаривания	
	<i>A. evermanni</i> × <i>A. evermanni</i> n=4	<i>A. curtatus</i> × <i>A. curtatus</i> n=6
1	Голые, красновато-розовые; слепые; ушные бугорки почти не видны; хорошо заметны вибриссы; пальцы слиты, есть коготки; 4 резца широко расставлены	Голые, красновато-розовые; слепые; ушные бугорки почти не видны; вибриссы в виде пушка; пальцы слиты, есть коготки; 4 резца широко расставлены. Средний вес – 2.39±0.04 
2	–	Начинают приобретать серую пигментацию; слепые, глазная щель едва заметна; ухо в виде бугорка; пальцы слиты. Средний вес – 3.09±0.07 
3	Отчетливая темно-серая пигмент на спине и боках, короткие волоски видны на голове, спине и лапах; слепые; ухо в виде бугорка; пальцы на передних и задних лапах слиты; 4 резца широко расставлены. Средний вес – 3.4±0.1	Серая пигментация кожи становится все заметнее, появляются первые волоски шерстного покрова; слепые; уши начинают «отлипать»; вибриссы хорошо развиты; пальцы слиты; 4 резца широко расставлены. Средний вес – 4.06±0.07

Дни	Тип спаривания	
	<i>A. evermanni</i> × <i>A. evermanni</i> n=4	<i>A. curtatus</i> × <i>A. curtatus</i> n=6
		
4	–	<p>На крестце хорошо заметна шерсть; слепы, наметилось веко; уши «отлипли» у всего помета; пальцы-слиты. Средний вес – <math>4.87 \pm 0.06</math></p> 
5	<p>На спине, боках и голове темно-серая пигментация, а также отчетливо заметна редкая короткая шерстка; слепые; ушная раковина «отлипла» у всех детенышей; окончательно сформированы вибриссы; пальцы слиты. Средний вес – <math>5.7 \pm 0.2</math></p> 	<p>Темная пигментация на крестце и голове, спина покрыта шерстью; слепые, заметна глазная щель; начали расходиться пальцы на передних лапах. Средний вес – <math>6.33 \pm 0.06</math></p> 
6	–	<p>Потемнение пигментации кожи распространилась на всю спину, «замшевые»; слепые; расходится пальцы на задних лапах. Средний вес – <math>6.67 \pm 0.06</math></p>

Дни	Тип спаривания	
	<i>A. evermanni</i> × <i>A. evermanni</i> n=4	<i>A. curtatus</i> × <i>A. curtatus</i> n=6
		
7	Спина и голова покрыты довольно густой короткой шерсткой; слепые; на ушной раковине появляется первая складка; начинается расхождение пальцев на передних лапах, на задних – пальцы еще слиты	Спина покрыта шерстью; слепые; слуховые проходы закрыты. Средний вес – 7.50±0.07
		
8	Стали выползать из гнезда и пробовать твердую пищу	Спина покрыта темно-серой шерстью, уши темнеют по краю, брюхо покрывается шерстью; слепые; на ушной раковине появляется складка; на передних лапах пальцы разошлись. Средний вес – 8.32±0.07
		
9	На ощупь «велюровые»; слепые, сформировалось веко; слуховые проходы закрыты; пальцы на передних лапах полностью разошлись, на задних – начали расходиться, активно выползают из гнезда и пробуют твердый корм. Средний вес – 9.1±0.1	Лапы покрыты шерстью, уши начинают покрываться темными волосками; слепые; слуховой проход закрыт; на задних лапах пальцы продолжают расходиться. Средний вес – 9.16±0.08



Дни	Тип спаривания	
	<i>A. evermanni</i> × <i>A. evermanni</i> n=4	<i>A. curtatus</i> × <i>A. curtatus</i> n=6
		
10	–	На ощупь «велюровые»; резцы сошлись; остальное – то же. Средний вес – 10.05±0.09
		
11	Брюхо покрывается шерстью; еще слепые, но глазная щель хорошо заметна; ухо почти сформировалось, раковина толстая, слуховой проход закрыт; пальцы на задней лапе разошлись. Средний вес – 12.2±0.2	Полностью сформировался шерстный покров, шерсть на ушах и брюхе; слепы; формируется ушная раковина; пальцы разошлись на задних лапах, вылезают из гнезда. Средний вес – 10.73±0.10
		
12	–	На брюхе белая шерсть; остальное — то же. Средний вес – 11.90±0.09
		











Дни	Тип спаривания	
	<i>A. evermanni</i> × <i>A. evermanni</i> n=4	<i>A. curtatus</i> × <i>A. curtatus</i> n=6
13	<p>Шерстный покров полностью сформировался, становятся более светлыми (рыжеют); глаза начинают открываться; пальцы сформированы. Средний вес – 14.1±0.3</p> 	<p>Весь зверек покрыт темным, коричневым мехом, брюхо – белое; слепые. Средний вес – 13.68±0.17</p> 
14	–	<p>Глаза начинают открываться. Средний вес – 15.44±0.24</p> 
15	<p>Все особи прозрели; демонстрируют чистку тела. Средний вес – 16.1±0.4</p> 	<p>Глаза открыты у части животных из выводка. Средний вес – 17.47±0.24</p> 
16	<p>То же. Средний вес – 18.7±0.7 за 17ый день</p>	<p>Глаза открыты у всех. Средний вес – 20.09±0.27</p> 




Прочерк – отсутствие данных.





**Приложение 6.2.** Постэмбриональное развитие гибридов  $F_1$  между хомячками рода *Allocricetulus*






Дни	Тип спаривания		
	Самка <i>A. curtatus</i> × самец <i>A. evermanni</i> , $n = 4$	Самка <i>A. evermanni</i> × самец <i>A. curtatus</i> , $n = 4$	Самка <i>A. e. pseudocurtatus</i> × самец <i>A. curtatus</i> , $n = 9$
1	—	—	—
2	<p>Голые, ярко-красные; слепые; ушная раковина, как бугорок; пальцы слиты, есть коготки; 4 резца широко расставлены</p> 	—	—
3	<p>Голые, светло-серые; слепые; ушная раковина, как бугорок; пальцы слиты; 4 резца широко расставлены. Средний вес – <math>3.48 \pm 0.05</math></p> 	—	—





Дни	Тип спаривания		
	Самка <i>A. curtatus</i> × самец <i>A. evermanni</i> , <i>n</i> = 4	Самка <i>A. evermanni</i> × самец <i>A. curtatus</i> , <i>n</i> = 4	Самка <i>A. e. pseudocurtatus</i> × самец <i>A. curtatus</i> , <i>n</i> = 9
4	<p>Цвет – грифельного карандаша; слепые; ушная раковина – валик; вибриссы; пальцы слиты; 4 резца стоят далеко друг от друга. Средний вес – <math>4.58 \pm 0.13</math></p> 	<p>На спине, боках и голове серая пигментация; слепые; ушная раковина «отлипла»; пальцы слиты; 4 резца широко расставлены. Средний вес – <math>4.25 \pm 0.25</math></p> 	–
5	<p>Цвет – темно-серый, «замшевые»; слепые, наметилась полоска века; ушная раковина «отлипла»; на передних лапах начинают расходиться пальцы, на задних – формируются; 4 резца далеко. Средний вес – <math>5.65 \pm 0.17</math></p> 	<p>На спине, боках и голове темно-серая пигментация, а также отчетливо заметна редкая короткая шерстка; слепые, наметилась полоска века; на передних лапах начинают расходиться пальцы; 4 резца далеко. Средний вес – <math>5.50 \pm 0.29</math></p> 	–

Дни	Тип спаривания		
	Самка <i>A. curtatus</i> × самец <i>A. evermanni</i> , <i>n</i> = 4	Самка <i>A. evermanni</i> × самец <i>A. curtatus</i> , <i>n</i> = 4	Самка <i>A. e. pseudocurtatus</i> × самец <i>A. curtatus</i> , <i>n</i> = 9
6	<p>Цвет – темно-серый; слепые; на передних лапах пальцы расходятся все сильнее, на задних – продолжают формироваться; остальное – то же. Средний вес – <math>6.80 \pm 0.16</math></p> 	<p>Цвет – темно-серый, «замшевые»; слепые; на передних лапах пальцы расходятся все сильнее, на задних лапах формируются пальцы; остальное – то же. Средний вес – <math>7.50 \pm 0.29</math></p> 	—
7	<p>Появляется подшерсток темно-серого цвета; слепые; на передних лапах продолжают расходиться пальцы, на задних — только начинают расходиться; резцы далеко. Средний вес – <math>7.95 \pm 0.13</math></p> 	<p>Начитают покрываться шерстью; слепые; пальцы на передних лапах почти разошлись, на задних — начинают; резцы еще не сошлись. Средний вес – <math>8.25 \pm 0.48</math></p> 	—




Дни	Тип спаривания		
	Самка <i>A. curtatus</i> × самец <i>A. evermanni</i> , <i>n</i> = 4	Самка <i>A. evermanni</i> × самец <i>A. curtatus</i> , <i>n</i> = 4	Самка <i>A. e. pseudocurtatus</i> × самец <i>A. curtatus</i> , <i>n</i> = 9
8	<p>Цвет — почти черный; спина и голова полностью покрыты шерстью; остальное — то же. Средний вес – <math>9.25 \pm 0.10</math></p> 	<p>Почти черного цвета, «велюровые», уши голые; слепые; пальцы на лапах продолжают расходиться; остальное — то же. Средний вес – <math>9.79 \pm 0.31</math></p> 	<p>Спина покрыта очень темной почти черной шерстью, по спине идет еще более темная полоска, хвостик с верхней стороны окрашен в темный цвет; слепые; вибриссы; пальцы полностью разошлись на передних лапах, а на задних — только начали. Средний вес – <math>8.5 \pm 0.2</math></p> 
9	<p>Темно-серого цвета, брюхо голое, уши голые; слепые, веки хорошо видны; пальцы продолжают расходиться; резцы все еще далеко</p>	<p>Шерсть начинает приобретать коричневый цвет; слепые; пальцы на передних лапах разошлись полностью, на задних — продолжают расходиться; резцы начинают сходиться. Средний вес – <math>11.41 \pm 0.37</math></p>	—




Дни	Тип спаривания		
	Самка <i>A. curtatus</i> × самец <i>A. evermanni</i> , <i>n</i> = 4	Самка <i>A. evermanni</i> × самец <i>A. curtatus</i> , <i>n</i> = 4	Самка <i>A. e. pseudocurtatus</i> × самец <i>A. curtatus</i> , <i>n</i> = 9
			
10	Шерсть начинает приобретать коричневый цвет, брюхо покрывается шерстью; слепые; пальцы на передних лапах разошлись, на задних лапах пальцы расходятся все больше; резцы начинают сходиться. Средний вес – 11.20±0.12	Шерсть становится все более коричневой, брюхо и уши покрываются шерстью; слепые, веко – темная полоса; резцы сошлись; остальное — то же. Средний вес – 12.74±0.39	Спина и голова покрыты темной шерстью; слепые; на ушной раковине появляется складка, пальцы полностью разошлись на задних лапах. Средний вес – 11.3±0.2г
			
11	Стал преобладать коричневый цвет шерсти, ушная раковина покрывается волосками; слепые, веки хорошо видны; пальцы на задних лапах расходятся все	Преобладает коричневый цвет в шерсти, слепые; пальцы на задних лапах разошлись, вылезают из гнезда, активно ползают; остальное — то же. Средний вес – 14.09±0.45	—

Дни	Тип спаривания		
	Самка <i>A. curtatus</i> × самец <i>A. evermanni</i> , <i>n</i> = 4	Самка <i>A. evermanni</i> × самец <i>A. curtatus</i> , <i>n</i> = 4	Самка <i>A. e. pseudocurtatus</i> × самец <i>A. curtatus</i> , <i>n</i> = 9
	<p>больше; резцы сошлись. Средний вес – 12.13±0.15</p> 		
12	<p>Цвет коричневый с темным подшерстком; пальцы на задних лапах разошлись, активно двигаются; кусаются; остальное — то же. Средний вес – 12.95±0.16</p> 	<p>Шерсть коричневая с темным подшерстком, брюхо белое; слепые; активно двигаются; остальное — то же. Средний вес – 16.00±0.52</p> 	<p>Полностью сформировался шерстный покров, цвет шерсти стал более светлый, похож на цвет взрослых животных, появляется шерсть на ушах, на хвосте маленькая черная отметина; слепые; сформирована ушная раковина; заметны боковые железы. Средний вес – 15.04±0.4г.</p> 

Дни	Тип спаривания		
	Самка <i>A. curtatus</i> × самец <i>A. evermanni</i> , <i>n</i> = 4	Самка <i>A. evermanni</i> × самец <i>A. curtatus</i> , <i>n</i> = 4	Самка <i>A. e. pseudocurtatus</i> × самец <i>A. curtatus</i> , <i>n</i> = 9
13	Цвет шерсти становится все более коричневым; слепые; остальное — то же. Средний вес – 13.45±0.13	Нет нагрудного пятна; остальное — то же. Средний вес – 17.28±0.61 	—
14	Шерсть густая с подшерстком, брюхо полностью в шерсти; слепые; остальное — то же. Средний вес – 14.55±0.29 	Начинают прозревать; остальное — то же. Средний вес – 20.02±0.81 	Шерсть густая с подшерстком, брюхо — светлое; слепые, начинают появляться щели на глазах; остальное — то же. Средний вес – 18.5±0.6 г. 
15	Начинают открываться глаза; остальное — то же. Средний вес – 17.75±0.27	Глаза открыты у всех; остальное — то же. Средний вес – 21.83±0.81	—



Дни	Тип спаривания		
	Самка <i>A. curtatus</i> × самец <i>A. evermanni</i> , <i>n</i> = 4	Самка <i>A. evermanni</i> × самец <i>A. curtatus</i> , <i>n</i> = 4	Самка <i>A. e. pseudocurtatus</i> × самец <i>A. curtatus</i> , <i>n</i> = 9
			
16	Глаза открыты у всех; остальное — то же. Средний вес – 20.10±0.39 	Средний вес – 25.23±0.91	Весь выводок прозрел; остальное — то же. Средний вес – 21.9±0.7
17	Средний вес – 23.38±0.71	Средний вес – 28.39±1.19	–
18	Средний вес – 25.60±0.69	Средний вес – 29.89±1.20	Цвет шерсти светлеет; остальное — то же. Средний вес – 28.8±0.8




Дни	Тип спаривания		
	Самка <i>A. curtatus</i> × самец <i>A. evermanni</i> , <i>n</i> = 4	Самка <i>A. evermanni</i> × самец <i>A. curtatus</i> , <i>n</i> = 4	Самка <i>A. e. pseudocurtatus</i> × самец <i>A. curtatus</i> , <i>n</i> = 9
			
19	-	-	-
20	-	-	-
21	-	-	-
22	-	-	-
23	12.09.12. – Все то же. 3 самца, 1 самка. 		




Прочерк – отсутствие данных.



**Приложение 6.3.** Постэмбриональное развитие гибридов  $F_2$  между гибридами  $F_1$  и видами хомячков рода *Allocricetulus*



Дни	Тип спаривания		
	Самка <i>A. curtatus</i> × самец $F_1$ (самка <i>A. curtatus</i> × самец <i>A. evermanni</i> )	Самка <i>A. evermanni</i> × самец $F_1$ (самка <i>A. curtatus</i> × самец <i>A. evermanni</i> )	Самка $F_1$ (самка <i>A. curtatus</i> × самец <i>A. evermanni</i> ) × самец <i>A. curtatus</i>
1	–	Голые, розовые; слепые; уши — небольшой бугорок; пальцы слиты; резцы раздельно. Средний вес – $2.39 \pm 0.07$ , $n = 4$	Голые, розовые; слепые; уши — небольшие бугорки; вибрисс нет; пальцы слиты; резцы раздельно. Средний вес – $2.63 \pm 0.05$ , $n = 4$
2	Голые, красновато-розовые; слепые; уши, как бугорки; пальцы слиты, есть коготки; 4 резца широко расставлены. Средний вес – $3.35 \pm 0.15$ , $n = 2$	Появляется серая пигментация; слепые; уши – валики; вибриссы; пальцы слиты; резцы раздельно. Средний вес – $3.29 \pm 0.06$ , $n = 4$	Появляется серая пигментация; слепые; уши – валики; вибриссы; пальцы слиты; 4 резца широко расставлены. Средний вес – $3.50 \pm 0.09$ , $n = 4$
3	Средний вес – $3.6 \pm 0.6$ , $n = 2$	Серая пигментация усиливается и распространяется со спины на голову;	Серая пигментация распространяется со спины на голову, «замшевые»; слепые;





Дни	Тип спаривания		
	Самка <i>A. curtatus</i> × самец $F_1$ (самка <i>A. curtatus</i> × самец <i>A. evermanni</i> )	Самка <i>A. evermanni</i> × самец $F_1$ (самка <i>A. curtatus</i> × самец <i>A. evermanni</i> )	Самка $F_1$ (самка <i>A. curtatus</i> × самец <i>A. evermanni</i> ) × самец <i>A. curtatus</i>
		<p>наметилось слабое веко; уши – бугорок; пальцы слиты. Средний вес – <math>4.22 \pm 0.09</math>, <math>n = 4</math></p> 	<p>уши «отлипли»; пальцы слиты. Средний вес – <math>4.53 \pm 0.14</math>, <math>n = 4</math></p> 
4	<p>На спине, боках и голове темно-серая пигментация, заметна короткая шерстка; слепые; ушная раковина «отлипла»; пальцы на передних и задних лапах слиты. Средний вес – <math>3.85 \pm 0.25</math>, <math>n = 2</math></p>	<p>Серая пигментация на голове, спине и по бокам, заметна короткая шерстка; слепые; уши «отлипли»; пальцы слиты. Средний вес – <math>5.53 \pm 0.08</math>, <math>n = 4</math></p> 	<p>Появляется серая шерстка; слепые; пальцы на передних лапах начинают разделяться, на задних – слиты. Средний вес – <math>5.08 \pm 0.14</math>, <math>n = 4</math></p> <p>–</p>
5	<p>Цвет – серые; слепые; пальцы слитые; есть вибриссы. Средний вес – <math>4.3 \pm 0.4</math>, <math>n = 2</math></p>	<p>Цвет – серые, «велюровые»; полоса века видна все отчетливее; начитают</p>	<p>Цвет – серые; слепые; остальное – то же. Средний вес – <math>6.20 \pm 0.21</math>, <math>n = 3</math></p>

Дни	Тип спаривания		
	Самка <i>A. curtatus</i> × самец $F_1$ (самка <i>A. curtatus</i> × самец <i>A. evermanni</i> )	Самка <i>A. evermanni</i> × самец $F_1$ (самка <i>A. curtatus</i> × самец <i>A. evermanni</i> )	Самка $F_1$ (самка <i>A. curtatus</i> × самец <i>A. evermanni</i> ) × самец <i>A. curtatus</i>
		<p>расходиться пальцы на передних лапах. Средний вес – <math>6.83 \pm 0.09</math>, <math>n = 4</math></p> 	
6	<p>Спина и голова покрыты густой короткой шерсткой, четкая темно-серая пигментация по спине и голове; слепые; на ушной раковине появляется первая складка; начинается разделение пальцев на передних лапах, на задних – пальцы слиты. Средний вес – <math>5.4 \pm 0.5</math>, <math>n = 2</math></p>	<p>Продолжают расходиться пальцы на передних конечностях, на задних – начали; остальное – то же. Средний вес – <math>7.93 \pm 0.13</math>, <math>n = 4</math></p>	–
			

Дни	Тип спаривания		
	Самка <i>A. curtatus</i> × самец $F_1$ (самка <i>A. curtatus</i> × самец <i>A. evermanni</i> )	Самка <i>A. evermanni</i> × самец $F_1$ (самка <i>A. curtatus</i> × самец <i>A. evermanni</i> )	Самка $F_1$ (самка <i>A. curtatus</i> × самец <i>A. evermanni</i> ) × самец <i>A. curtatus</i>
7	Средний вес – $6.05 \pm 0.45$ , $n = 2$	Кромка ушей сереет; хорошо видно веко; пальцы продолжают расходиться; остальное – то же. Средний вес – $9.16 \pm 0.10$ , $n = 4$	Цвет – темно-серые; слепые; на ушной раковине появляется первая складка; продолжают расходиться пальцы на передних конечностях; остальное – то же. Средний вес – $7.33 \pm 0.30$ , $n = 3$
			
8	Пальцы начинают разделяться на задних лапах; остальное – то же. Средний вес – $7.05 \pm 0.45$ , $n = 2$	Спина покрыта очень темной шерстью, «бархатные»; слепые; остальное – то же. Средний вес – $10.44 \pm 0.13$ , $n = 4$	Шерсть приобретает коричневый цвет; слепые; пальцы на передних лапах разошлись; остальное – то же. Средний вес – $9.05 \pm 0.35$ , $n = 2$
			
9	–	Шерсть приобретает коричневый оттенок, брюхо покрывается шерстью; слепые;	Резцы начинают сходиться; остальное – то же. Средний вес – $11.15 \pm 0.45$ , $n = 2$

Дни	Тип спаривания		
	Самка <i>A. curtatus</i> × самец $F_1$ (самка <i>A. curtatus</i> × самец <i>A. evermanni</i> )	Самка <i>A. evermanni</i> × самец $F_1$ (самка <i>A. curtatus</i> × самец <i>A. evermanni</i> )	Самка $F_1$ (самка <i>A. curtatus</i> × самец <i>A. evermanni</i> ) × самец <i>A. curtatus</i>
		<p>остальное – то же. Средний вес – <math>11.55 \pm 0.13</math>, <math>n = 4</math></p> 	
10	<p>Цвет – «подпаленный»; слепые; ушная раковина прижата; пальцы разошлись на передних лапах; резцы сошлись. Средний вес – <math>7.65 \pm 0.55</math>, <math>n = 2</math></p>	<p>Кромка ушей покрывается серой пигментацией; слепые; пальцы на передних конечностях разошлись, на задних – продолжают; резцы сошлись. Средний вес – <math>12.14 \pm 0.19</math>, <math>n = 4</math></p> 	<p>Резцы сошлись; остальное – то же. Средний вес – <math>12.80 \pm 0.40</math>, <math>n = 2</math></p>
11	<p>Цвет – «подпаленный»; слепые; пальцы разошлись на задних лапах; остальное – то же. Вес – <math>8.8</math>, <math>n = 1</math></p>	<p>Уши и брюхо порываются шерстью; слепые; пальцы на задних лапах разошлись; остальное – то же. Средний вес – <math>13.16 \pm 0.20</math>, <math>n = 4</math></p>	–

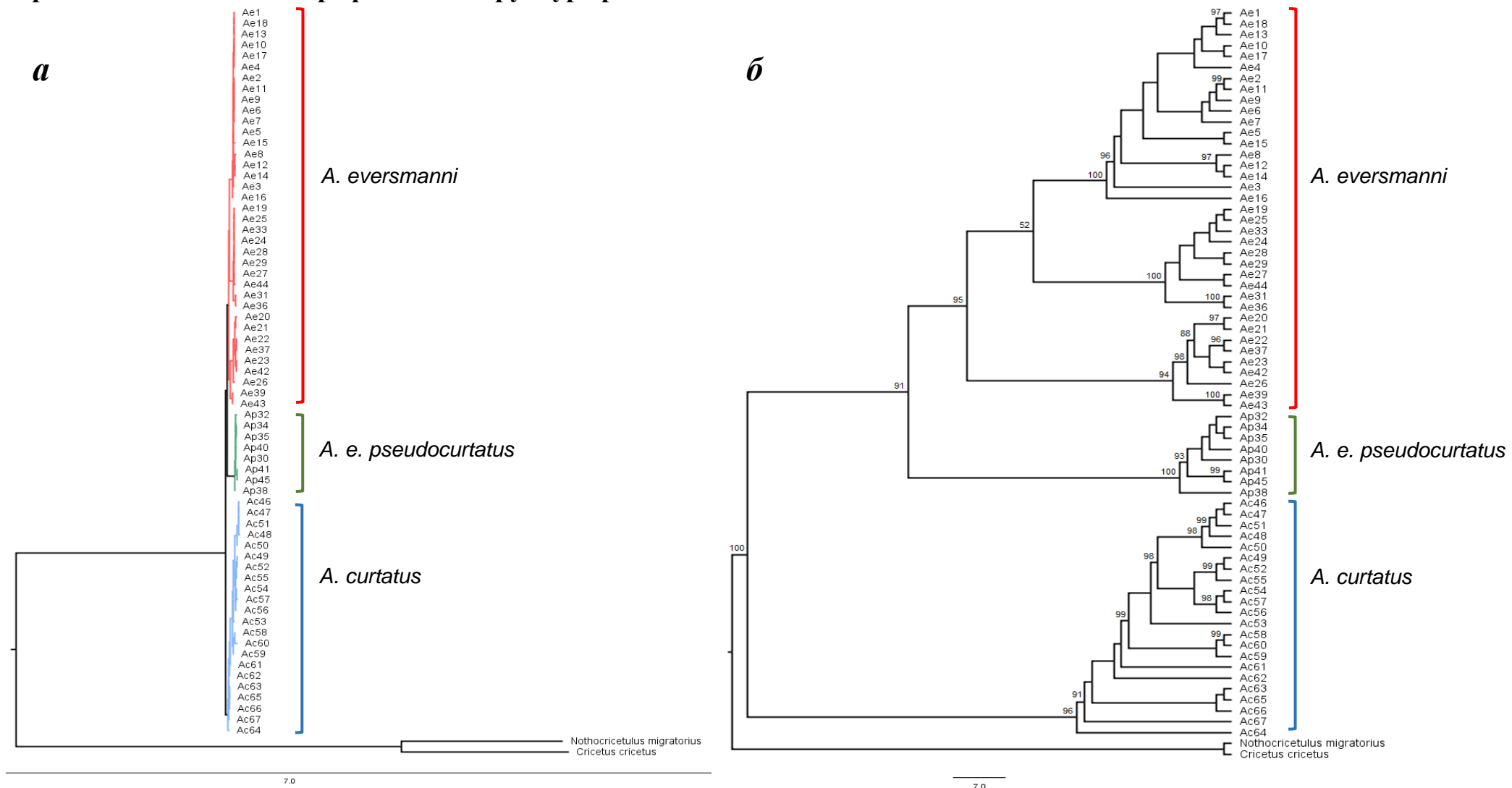
Дни	Тип спаривания		
	Самка <i>A. curtatus</i> × самец $F_1$ (самка <i>A. curtatus</i> × самец <i>A. evermanni</i> )	Самка <i>A. evermanni</i> × самец $F_1$ (самка <i>A. curtatus</i> × самец <i>A. evermanni</i> )	Самка $F_1$ (самка <i>A. curtatus</i> × самец <i>A. evermanni</i> ) × самец <i>A. curtatus</i>
			
12	Брюхо покрывается шерстью, светлеют проплешинами; остальное – то же. Вес – 10.9, $n = 1$	Шерсть становится все более коричневой; слепые; остальное – то же. Средний вес – $13.87 \pm 0.31$ , $n = 4$	Формируется шерстяной покров, брюхо покрывается белой шерстью; слепые; остальное – то же. Средний вес – $16.80 \pm 0.50$ , $n = 2$
13	Продолжает формироваться шерстяной покров; слепые; остальное – то же	Продолжает формироваться шерстяной покров; слепые; остальное – то же. Средний вес – $16.07 \pm 0.41$ , $n = 4$	–
			
14	Глаза открыты; остальное – то же	Начинают появляться щели на глазах; остальное – то же. Средний вес – $17.49 \pm 0.41$ , $n = 4$	–



Дни	Тип спаривания		
	Самка <i>A. curtatus</i> × самец $F_1$ (самка <i>A. curtatus</i> × самец <i>A. evermanni</i> )	Самка <i>A. evermanni</i> × самец $F_1$ (самка <i>A. curtatus</i> × самец <i>A. evermanni</i> )	Самка $F_1$ (самка <i>A. curtatus</i> × самец <i>A. evermanni</i> ) × самец <i>A. curtatus</i>
			
15	–	Глаза открыты; остальное – то же. Средний вес – $19.24 \pm 0.40$ , $n = 4$	Глаза открыты; остальное – то же. Средний вес – $21.20 \pm 0.90$ , $n = 2$
			

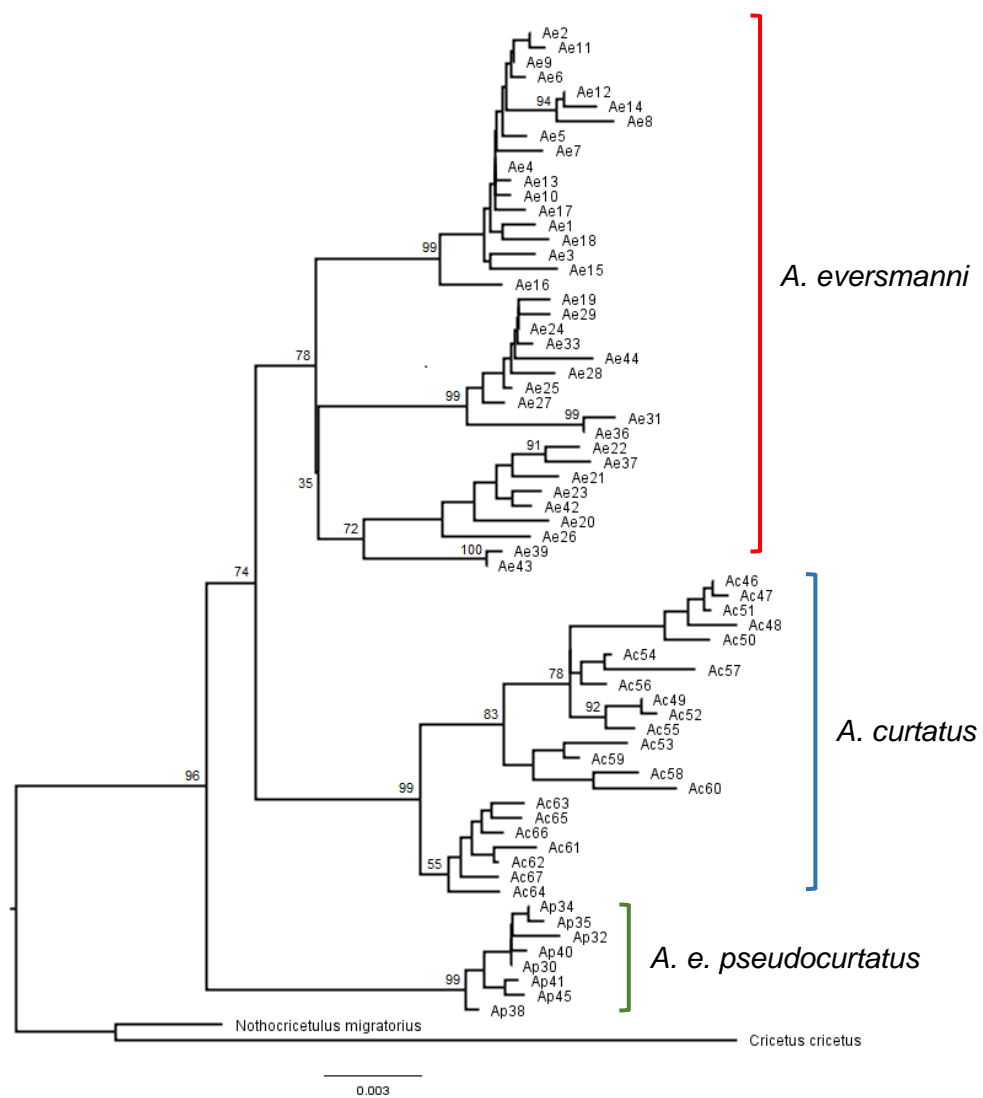
Прочерк – отсутствие данных.

## Приложение 7. Филогеографическая структура рода *Allocricetulus*



**Приложение 7.1.** Филогенетическое ML-дерево, построенное на основе анализа объединенных последовательностей *cytb* и D-loop (**а**, **б**).

**Приложение 7.2.** Филогенетическое NJ-дерево, построенное на основе анализа объединенной последовательности *cytb* и D-loop.



**Приложение 7.3.** Результаты анализа компонентов изменчивости (AMOVA) по данным разнообразия объединенной последовательности *cytb* и D-loop.

Source of variation	Sum of squares	Variance components	Percentage of variation	Fixation indices	
<b>группы <i>A. evermanni</i> <i>A. e. pseudocurtatus</i> <i>A. curtatus</i></b>					
Among groups	1016.114	10.11212	50.92	FCT	<b>0.50922</b>
Among populations within groups	505.894	4.90655	24.71	FSC	<b>0.50344</b>
Within populations	527.514	4.83958	24.37	FST	<b>0.75629</b>
Total	2049.522	19.85826			
<b>6 групп выделенные Samova AE1 AE2 AE3 AP AC1 AC2</b>					
Among groups	1355.174	13.02109	68.26	FCT	<b>0.68255</b>
Among populations within groups	166.835	1.21638	6.38	FSC	<b>0.20086</b>
Within populations	527.514	4.83958	25.37	FST	<b>0.74631</b>
Total	2049.522	19.07705			
<b>3 группы выделенные Samova AE1 AE2 AE3 для <i>A. evermanni</i></b>					
Among groups	281.580	8.62466	64.79	FCT	<b>0.64786</b>
Among populations within groups	52.402	2.33376	17.53	FSC	<b>0.49782</b>
Within populations	113.000	2.35417	17.68	FST	<b>0.82316</b>
Total	446.982	13.31258			
<b>2 группы выделенные Samova AC1 AC2 для <i>A. curtatus</i></b>					
Among groups	57.479	4.32343	41.43	FCT	<b>0.41432</b>
Among populations within groups	71.052	0.95607	9.16	FSC	0.15643
Within populations	51.556	5.15556	49.41	FST	<b>0.50594</b>
Total	180.087	10.43505			