

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

| | |
|--|-----------|
| ВВЕДЕНИЕ..... | 4 |
| ГЛАВА 1. ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ..... | 12 |
| 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 |
| ГЛАВА 2. МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ | 44 |
| 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 |
| ГЛАВА 3. РЕЗУЛЬТАТЫ | 74 |
| 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 |

| | |
|--|------------|
| ГЛАВА 4. ОБСУЖДЕНИЕ И ЗАКЛЮЧЕНИЕ | 117 |
| ВЫВОДЫ | 126 |
| БЛАГОДАРНОСТИ | 127 |
| СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ | 128 |
| ПРИЛОЖЕНИЕ | 153 |
| 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; Mayr, 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 парapatрично 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 середине XX века, когда активно стали применять цитогенетические методы, позволившие описать ряд видов-двойников грызунов pp. *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 обнаружилось 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).

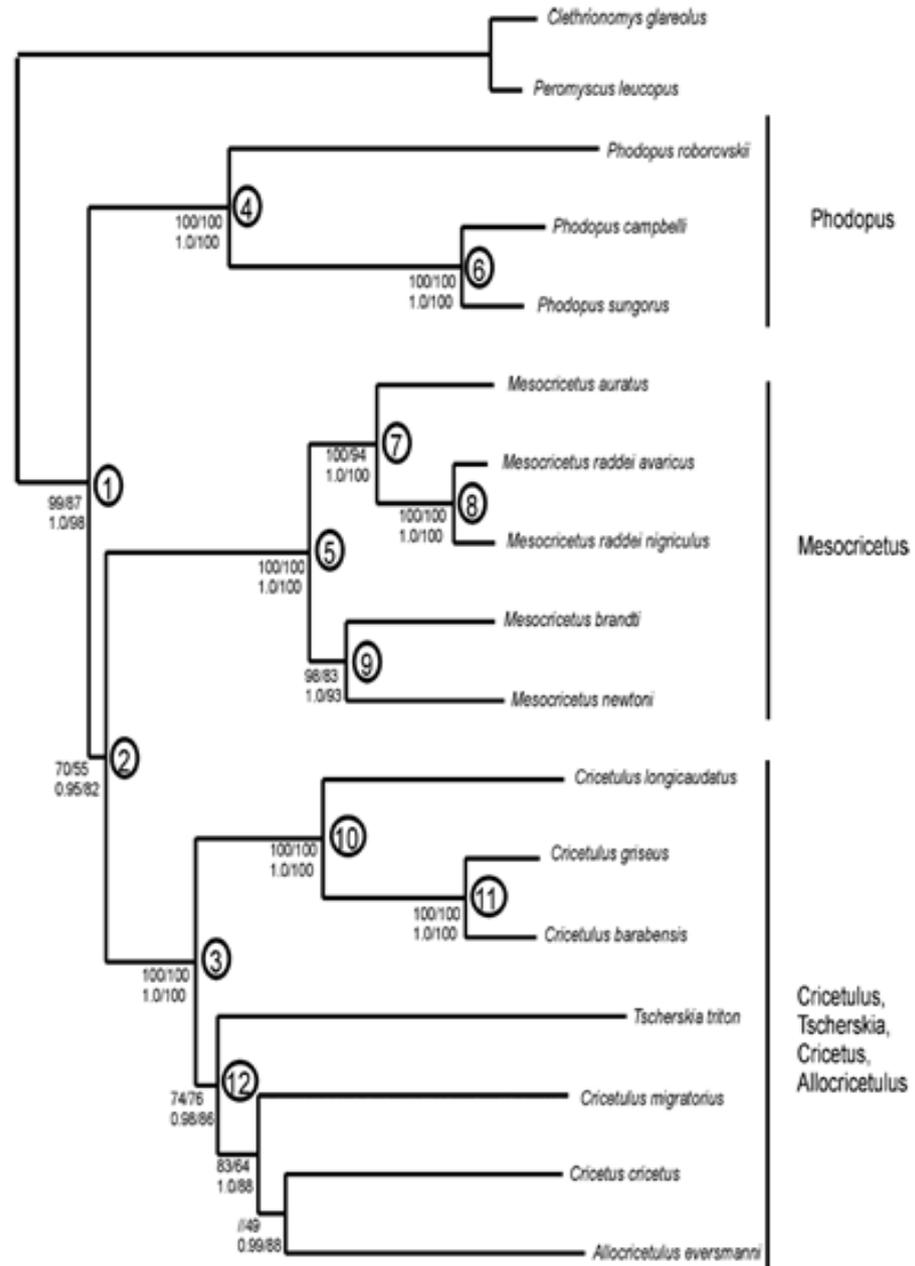


Рисунок 1. Филогенетическое дерево, построенное по объединенным данным (2559 п.н.) для 15 таксонов. В качестве внешней группы были использованы *Clethrionomys glareolus* и *Peromyscus leucopus*. В узлах указаны индексы поддержки (по: Neumann et al., 2006).

BI/ML/MP

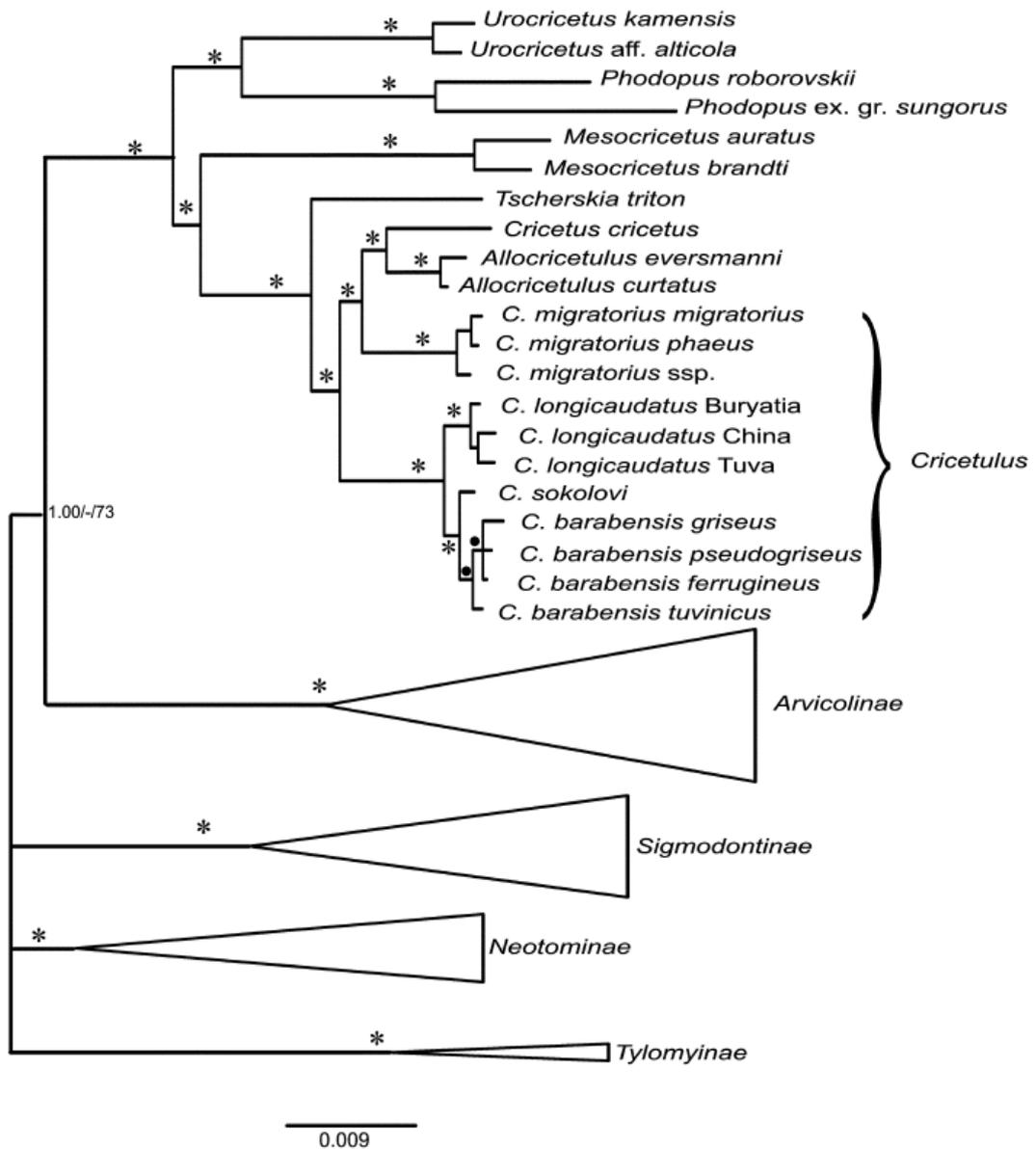


Рисунок 2. Филогенетическое дерево Cricetinae, построенное по объединенным данным пяти ядерных генов (*BRCA1*, *IRBP*, *RCA1*, *GHR*, *vWF*) и митохондриального гена 12S. Звездочки обозначают узлы с высокой степенью поддержки во всех анализах (байесовские апостериорные вероятности (BPP) > 0.95, бутстреп 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 Tylomyiinae (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 Эверсмманна), 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 Эверсманна. 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 ± 4.1 , 151 ± 17 тыс. лет назад, но в незначительном количестве (Zenobia et al., 2019). Однако наиболее частые находки

обнаруживаются в позднеплейстоценовых слоях возрастом от 70 ± 8 до 21 ± 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 Эверсмманна 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 | |
| Румыния Gura Dobrogei-4 (44.48° N, 28.52° E) Cheia (44.52° N, 28.43° E) | | + | | Kowalski, 2001 Kowalski, 2001 |
| Молдавия Единецкий р-н, с. Брынзены (48.08° N, 27.17° E) | | + | + | Kowalski, 2001 |
| Респ. Крым пещера Аджи-Коба (44.89° N, 34.52° E) с. Танковое (Suren-1) (44.66° N, 33.81° E) | | + | | Kowalski, 2001 Kowalski, 2001 |
| Россия 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 evermanni* 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 evermanni* 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*.

| Название таксономическое / русское | Terra typica | Место хранения и номер в коллекции |
|---|--|---|
| <i>A. evermanni</i> хомячок Эверсмана 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 Эверсмана 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).

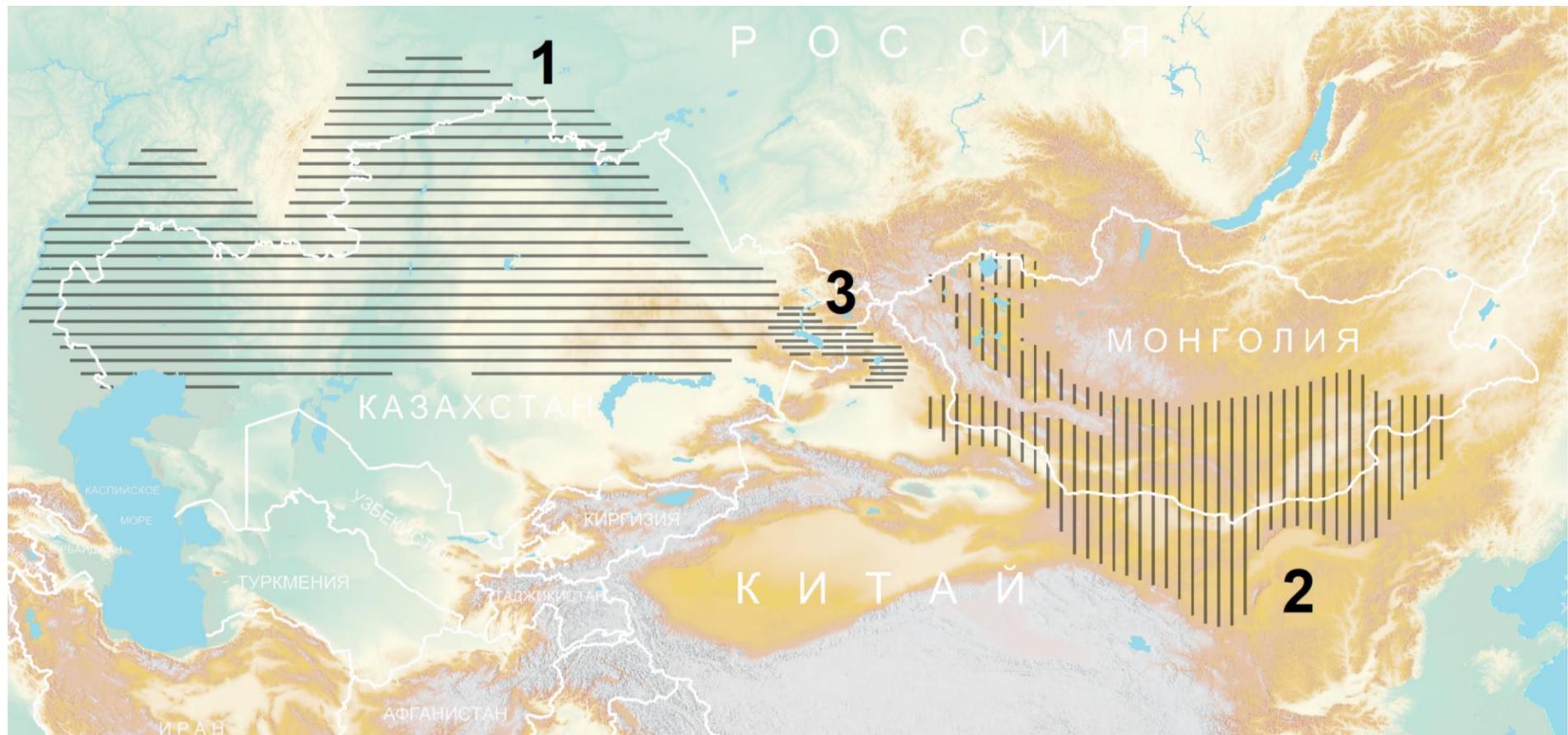


Рисунок 3. Ареалы *A. evermanni* (1), *A. curtatus* (2) и *A. e. pseudocurtatus* (3), построенные на основе объединения нескольких литературных источников (Воронцов, 1960; Пантелеев, 1998; Соколов, Орлов, 1980; Musser, Carleton, 2005; Flint, 1966; Smith, Xie, 2008) и собственных данных.

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.

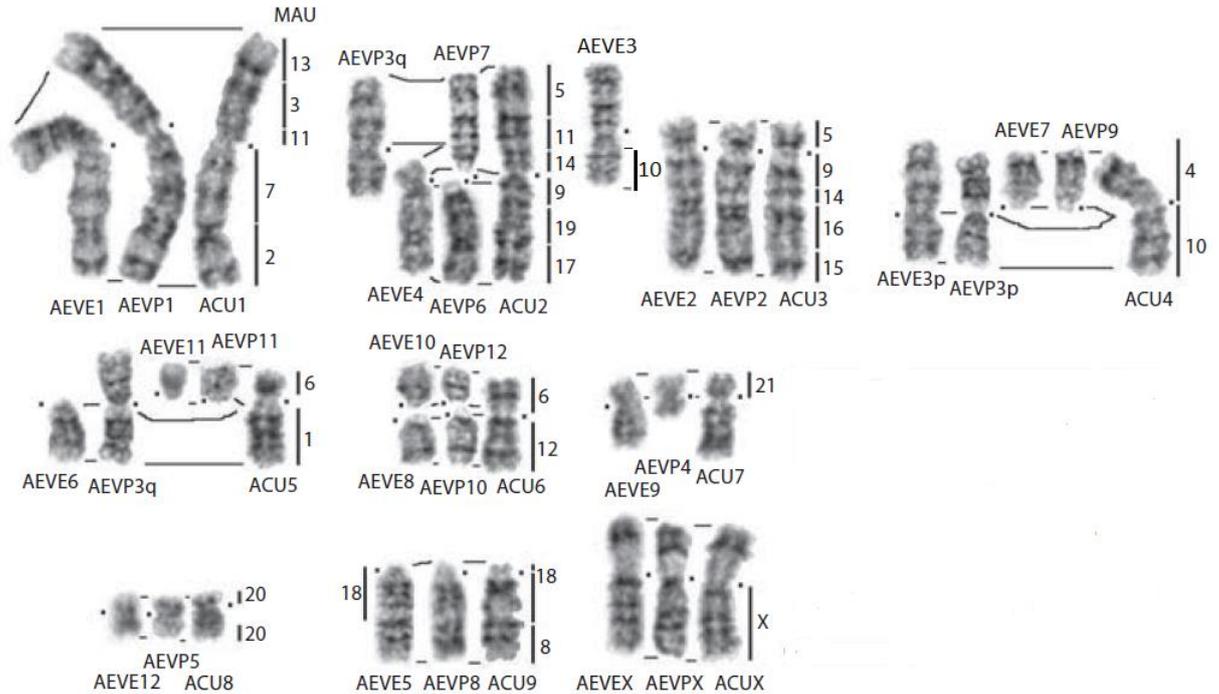


Рисунок 4. Сравнение кариотипов хомячков рода *Allocricetulus*.

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_2 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 роострума в области подглазничных отверстий (ROSW), минимальная высота роострума (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 И1 (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.

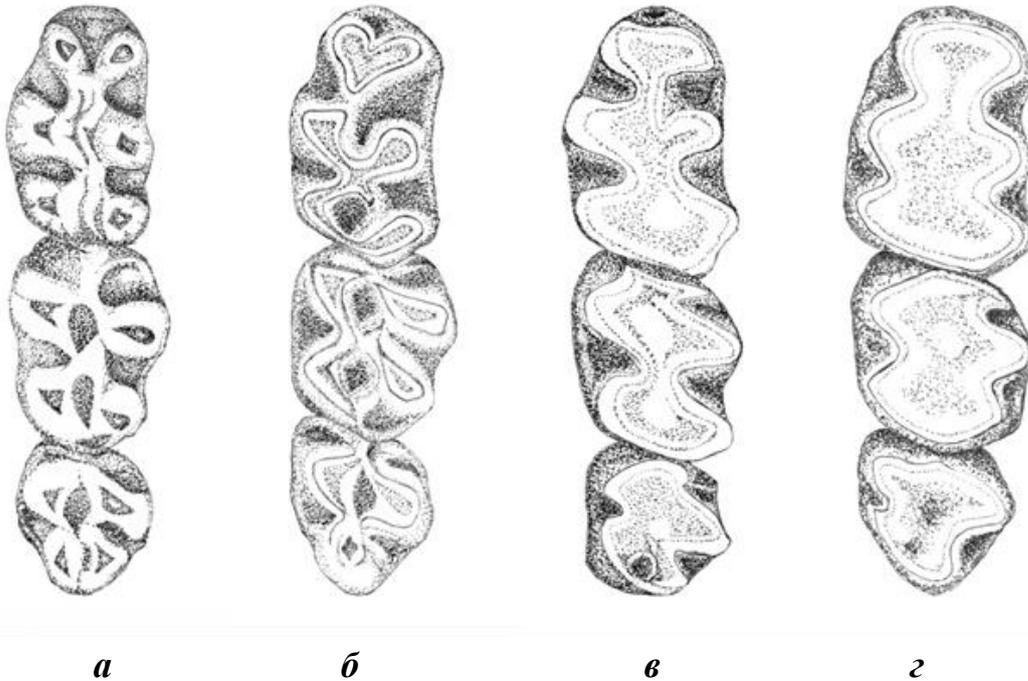


Рисунок. 5. Возрастные изменения жевательной поверхности коренных зубов эверсманновых хомячков. *а* — juvenis (*Allocricetulus evermanni*, ЗМ МГУ, S-34640) *б* — subadultus (*A. evermanni*, ЗМ МГУ, S-34653), *в* — adultus (*A. evermanni*, ЗМ МГУ, S-9448), *з* — senex (*A. curtatus*, ЗМ МГУ, S-131199).

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).

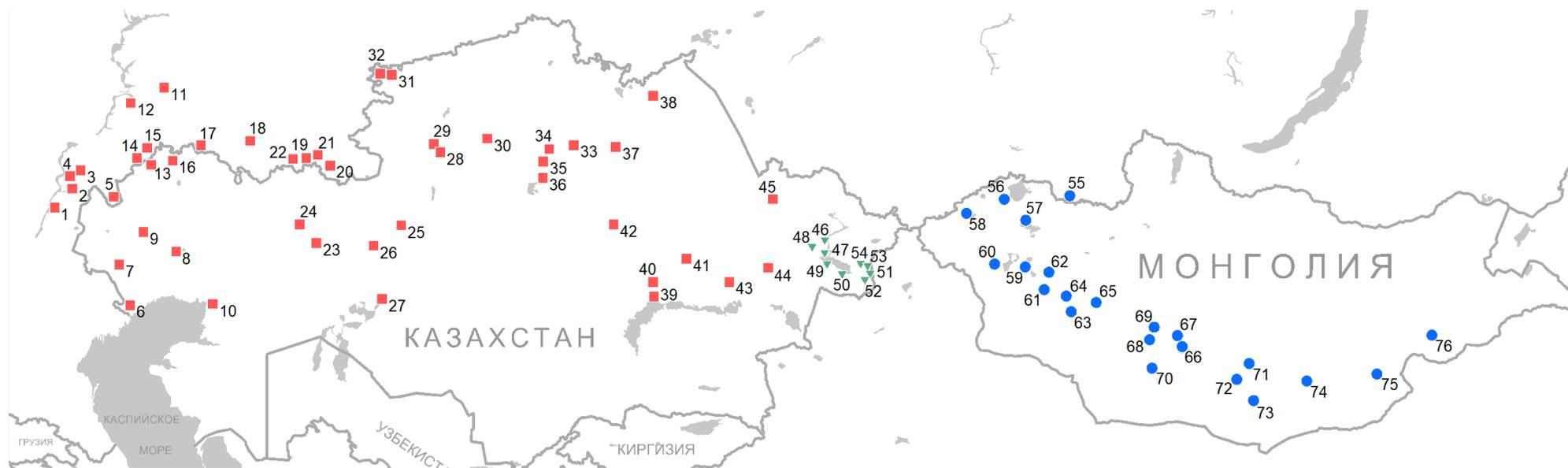


Рисунок 6. Точки сбора материала для краниометрического анализа рода *Allocricetulus*:

■ — *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 |
| 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 | | | |
| | Ae_Al-Gai (5) | 1 / 23 | 25553 ZIN | |
| 2 | Каспий | 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 | | | |
| | Ae_Emba (10) | 2 / 17 | 9446 ZMMU | |
| | | | 9448 ZMMU | |
| 3 | Урал | 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 / 12 | 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 / 8 | | | 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 / 4 | 133795 ZMMU |
| 17 | Юго-восточная Монголия | Ac_Dzhargalant Khuduk (75) | 1 | 140020 ZMMU |
| | | Ac_Ongoln (76) | 1 / 2 | 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).

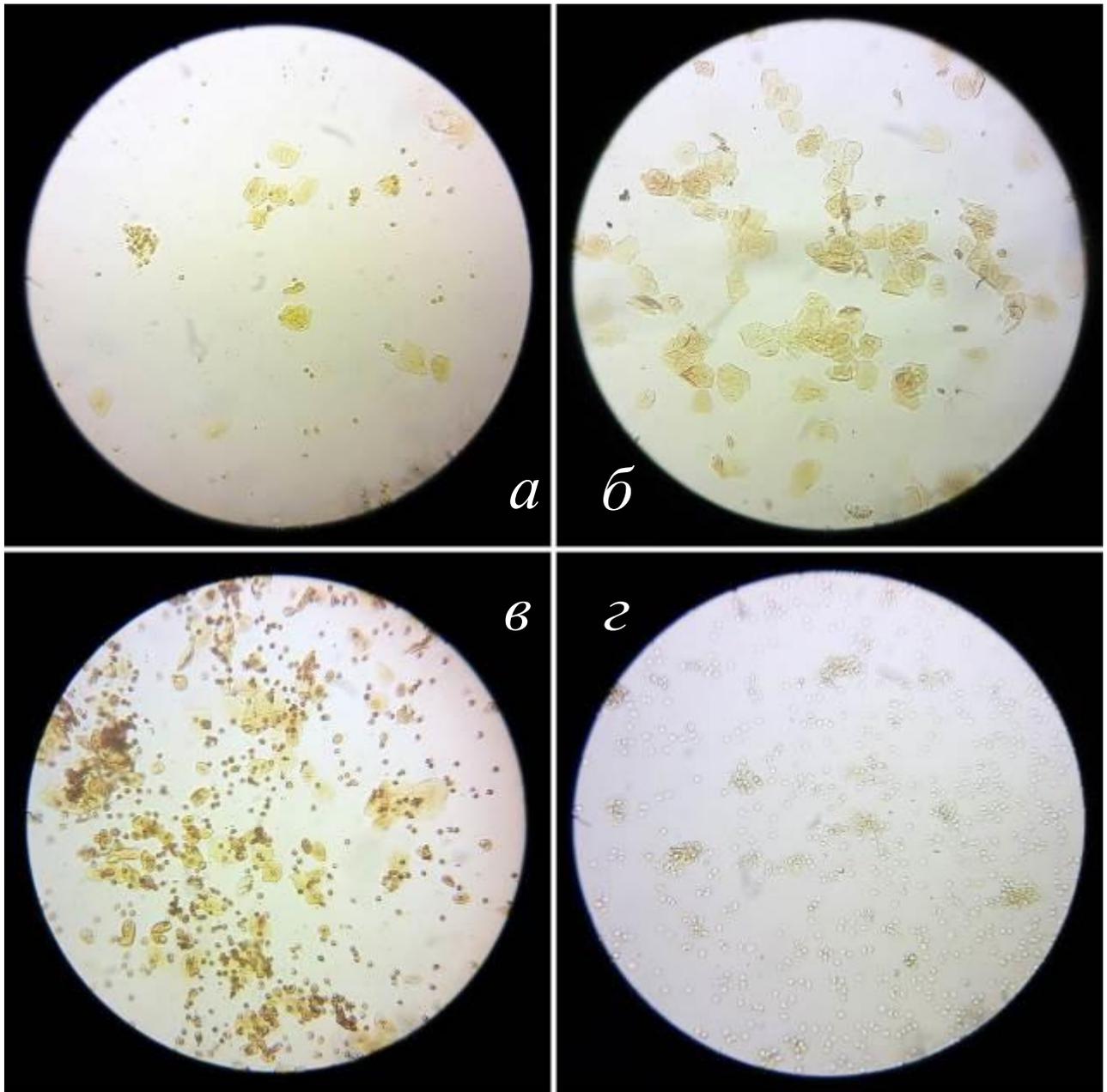


Рисунок 7. Стадии эстрального цикла самок эверсманновых хомячков (*Allocricetulus*) по вагинальному мазку. *а* – проэструс, *б* – эструс, *в* – метаэструс, *г* – диэструс. Об. 10, ок. 15.

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 | — |
| Лабораторные гибриды 1ого поколения | | |
| 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.

Амплификация 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 H₂O. Все опыты выполнены на приборе Biorad DNA Engine Tetrad 2 Peltier Thermal Cycler.

Амплификация 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.

| Маркер | Праймер | Последовательность нуклеотидов (5'-3') | Источник |
|-----------------|----------------|---|--------------------------|
| <i>cytb</i> | L14728 | GACATGAAAAATCATCGTTGTTATT | Lebedev et al., 2007 |
| | H15985 | TAGAATGTCAGCTTTGGGTGCT | Ohdachi et al., 2001 |
| D-loop | DL2 | CTCCACCAGCACCCAAAGCTG | Xie, Zhang, 2005 |
| | H00651 | ТААСТGCАGААGGCTAGGACСAАACСТ | 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 | ON261873 | ON310417 | ON310463 | | |
| | | 4235 | Sar048 | ON261874 | ON310418 | | | |
| | | 4236 | Sar052 | ON261874 | ON310418 | ON310464 | | |
| | | 4263 | Sar076 | ON261875 | ON310419 | | | |
| | | 4237 | Sar101 | ON261876 | ON310418 | ON310465 | | |
| | | 4238 | Sar123 | ON261877 | ON310418 | ON310466 | | |
| | | P135 | Sar135 | ON261876 | ON310418 | | | Sar135 |
| | | 4536 | Sar156 | ON261878 | ON310418 | ON310467 | | |
| | | 4239 | Sar169 | ON261876 | | | | |
| | | 4240 | Sar401 | ON261876 | ON310418 | | | |
| | | 4241 | Sar402 | | ON310418 | ON310468 | | |
| | | 4242 | Sar403 | ON261876 | ON310418 | ON310469 | | 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 | ON261879 | ON310420 | | | |
| | | 4248 | Sar417 | ON261876 | ON310418 | | | |
| | | F418 | Sar418 | ON261876 | ON310418 | | | |
| | | 4249 | Sar419 | ON261876 | ON310418 | ON310470 | | |
| | | 4250 | Sar420 | ON261876 | ON310418 | | | |
| | | 4251 | Sar421 | ON261876 | ON310418 | ON310471 | | |
| | | 4252 | Sar422 | ON261876 | ON310418 | ON310472 | | |
| | | 4253 | Sar423 | ON261880 | ON310421 | ON310473 | | |
| | | 4254 | Sar725 | ON261881 | ON310418 | | Sar725 | |

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

| Карта | Локалитет | Номер | Название | Номер в Genbank | | | DBY1 |
|-------|-----------|-------|----------|-----------------|-----------------|-----------------|--------|
| | | | | <i>cytb</i> | D-loop | GHR | |
| | | 4277 | Sem092 | ON261896 | ON310435 | | Sem092 |
| | | 4278 | Sem099 | ON261897 | ON310428 | | Sem099 |
| 8 | Ap_Kok | 3576 | Kok576 | ON261905 | ON310437 | | |
| | | 3577 | Kok577 | ON261898 | ON310436 | | |
| | | 3578 | Kok578 | ON261899 | ON310437 | | |
| 9 | Ap_Bux | 4279 | Bux005 | ON261892 | ON310438 | | |
| | | 4280 | Bux010 | ON261900 | ON310437 | | |
| | | 3329 | Bux011 | ON261900 | ON310437 | | |
| | | 4281 | Bux012 | ON261901 | ON310437 | | |
| | | 4282 | Bux021 | ON261900 | ON310437 | ON310482 | |
| | | 4283 | Bux028 | | ON310437 | | |
| 10 | Ap_Tas | 3314 | Tas010 | ON261900 | ON310437 | | Tas010 |
| | | 3311 | Tas014 | ON261890 | ON310431 | ON310483 | |
| | | 3318 | Tas024 | ON261892 | ON310438 | | |
| | | 3316 | Tas033 | ON261902 | ON310436 | | |
| | | 3310 | Tas044 | ON261903 | ON310439 | | Tas044 |
| | | 3315 | Tas063 | ON261904 | ON310437 | | |
| | | 3313 | Tas067 | ON261901 | ON310437 | | Tas067 |
| | | 3312 | Tas078 | ON261900 | ON310437 | | Tas078 |
| | | 3317 | Tas079 | ON261905 | ON310437 | | Tas079 |
| 11 | Ap_Ajg | 3308 | Ajg005 | ON261905 | ON310437 | ON310484 | |
| | | 3289 | Ajg021 | ON261906 | ON310440 | | Ajg021 |
| | | 3286 | Ajg023 | ON261907 | ON310437 | | |
| | | 3291 | Ajg030 | ON261905 | ON310437 | | |
| | | 3304 | Ajg032 | ON261908 | ON310437 | | |
| | | 3297 | Ajg034 | ON261908 | ON310437 | | |
| | | 3299 | Ajg040 | ON261907 | ON310437 | | |
| | | 3300 | Ajg041 | ON261905 | ON310437 | | Ajg041 |
| | | 3301 | Ajg047 | ON261905 | ON310437 | ON310485 | |
| | | 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 | ON261909 | ON310441 | | Ajg064 |
| | | 3306 | Ajg068 | ON261908 | ON310437 | | Ajg068 |
| | | 3290 | Ajg069 | ON261905 | ON310437 | | |
| | | 3307 | Ajg070 | ON261905 | ON310437 | | Ajg070 |
| | | 3302 | Ajg071 | ON261908 | ON310437 | | Ajg071 |
| | | 3285 | Ajg075 | ON261906 | ON310442 | | 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 | ON310443 | | Ajg094 |
| | | 4232 | Ajg232 | ON261907 | ON310437 | | |
| | | 4284 | Zai001 | ON261905 | ON310437 | | |
| | | 4285 | Zai003 | ON261906 | ON310440 | | Zai003 |
| | | 4286 | Zai016 | | ON310437 | ON310486 | |
| | | 4287 | Zai041 | ON261905 | ON310437 | | |
| | | 4288 | Zai067 | ON261905 | ON310437 | | Zai067 |
| | | 4289 | Zai078 | ON261905 | ON310437 | | Zai078 |
| | | 4290 | Zai079 | ON261905 | ON310437 | ON310487 | |
| | | 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 | ON310488 | |
| 12 | Ap_Maj | 3575 | Maj575 | ON261910 | ON310444 | ON310489 | Maj575 |

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

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 (π) 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 Эверсманна 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.</i> <i>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.</i> <i>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.

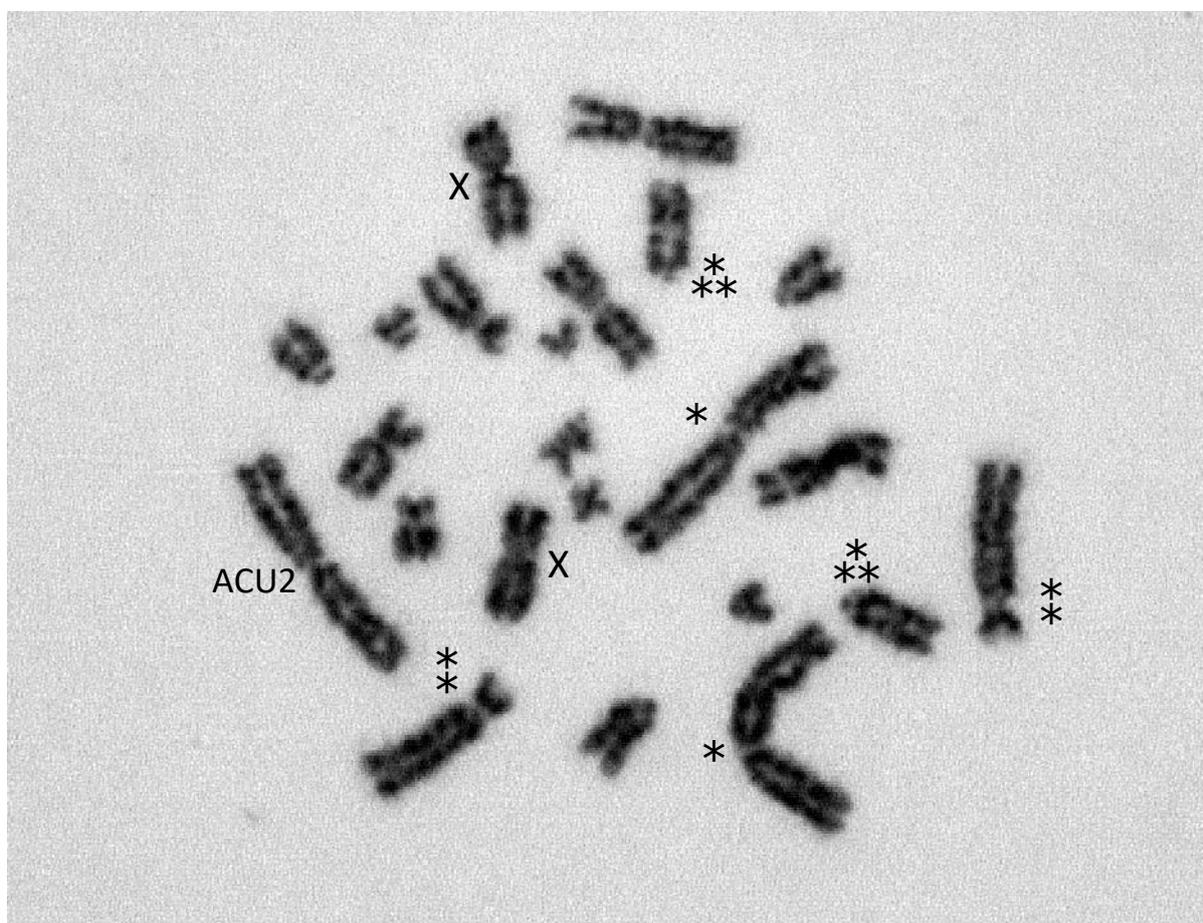


Рисунок 9. Метафазная пластинка гибридной самки F_1 (самка *A. evermanni* × самец *A. curtatus*), G-окраска. Номенклатура хромосом приводится для *A. evermanni* по Romanenko et al., 2007 и для *A. curtatus* по Sablina et al., 2006.

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

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.

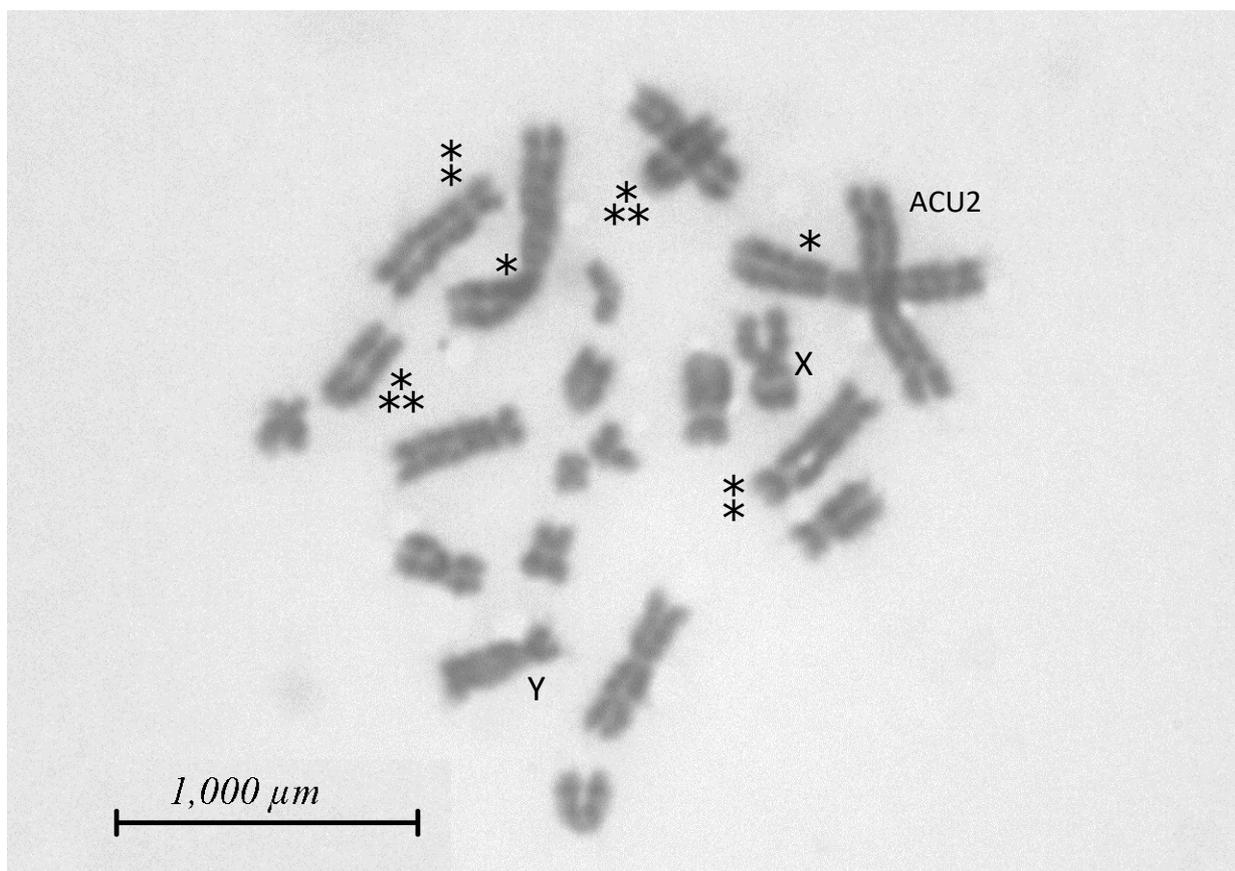


Рисунок 11. Метафазная пластинка возвратного гибрида F_b (самец) от гибридной самки F_1 (самка *A. curtatus* × самец *A. evermanni*) и самца *A. curtatus*, G-окраска. Номенклатура хромосом приводится для *A. evermanni* по Romanenko et al., 2007 и для *A. curtatus* по Sablina et al., 2006.

* — 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 [#] (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 [#] (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.

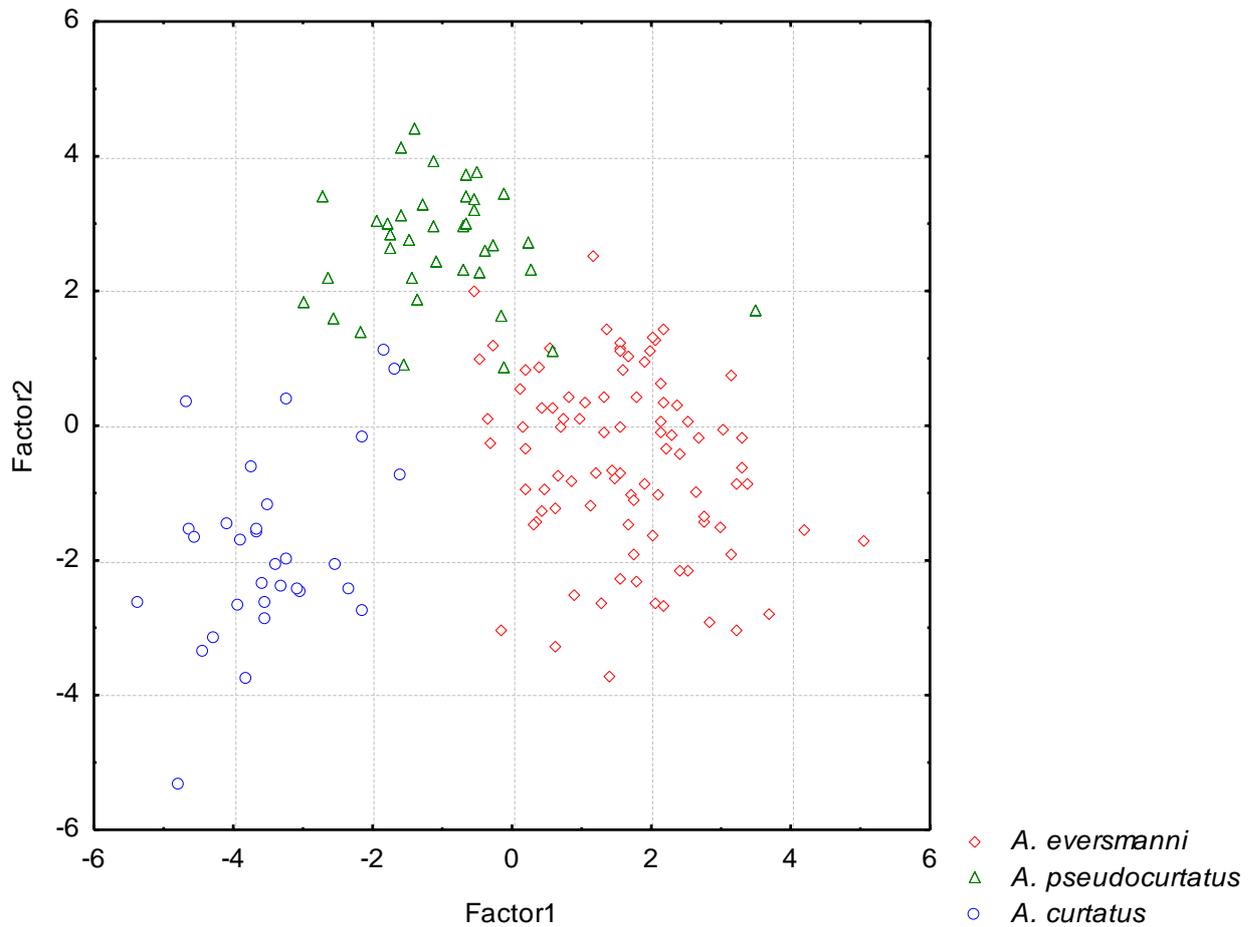


Рисунок 12. Распределение образцов эверсманновых хомячков в пространстве главных компонент.



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.

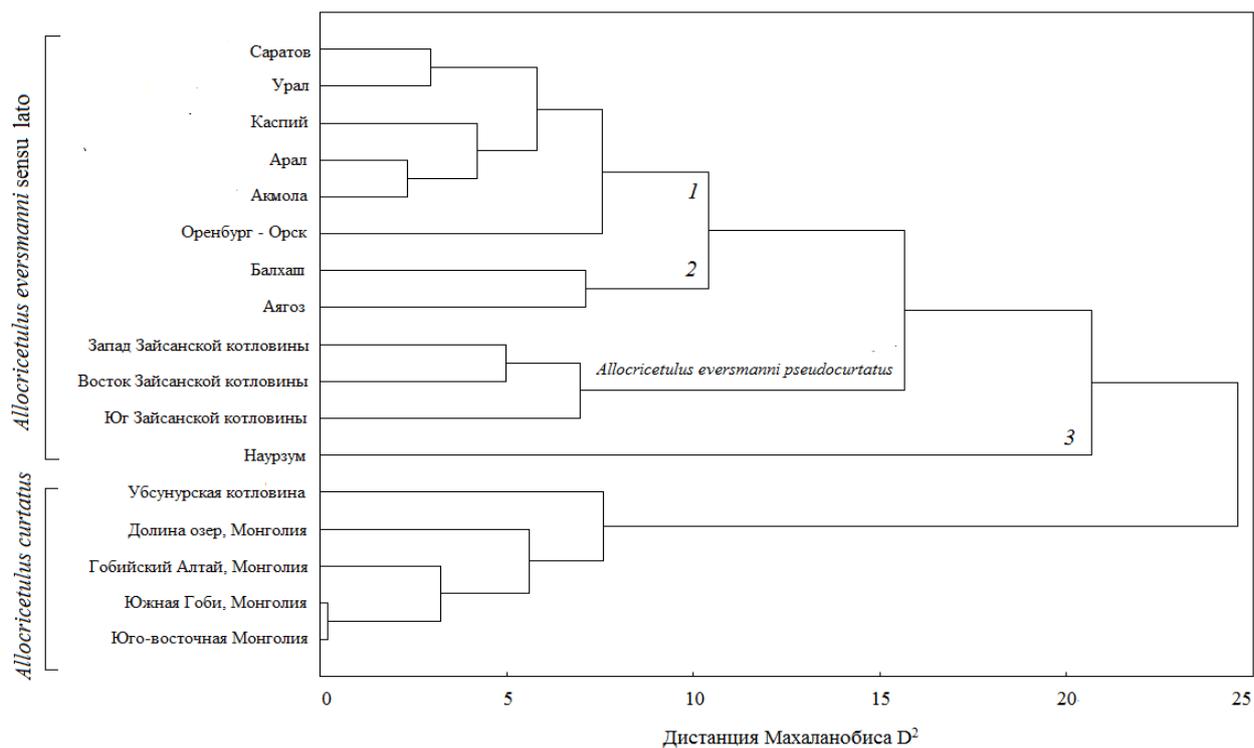


Рисунок 14. Дендрограмма сходства между эверсманновыми хомячками, построенная по дистанциям Махаланобиса методом UPGMA.

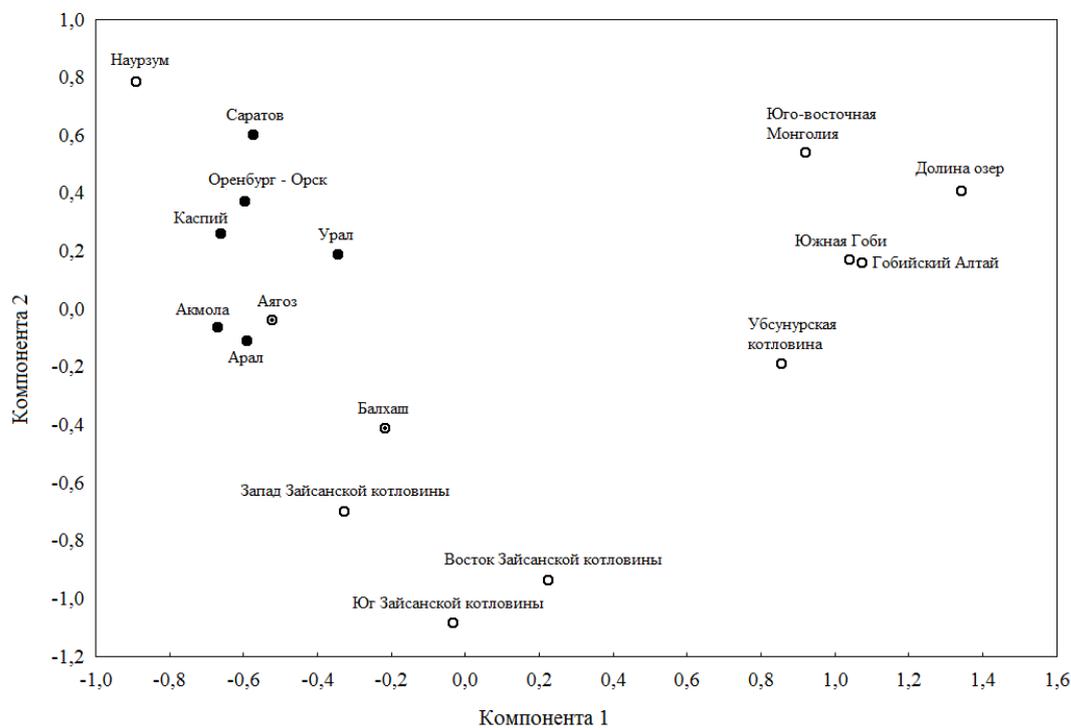


Рисунок 15. Изменчивость хомячков рода *Allocricetulus* по результатам анализа главных компонент на основе краниометрических данных.

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 [#] (24.56–31.33) | 26.93±0.29 [#] (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 | 4.50±0.02 (4.01–4.84) | 4.73±0.03 (4.07–5.17) | 4.93±0.03 (4.57–5.23) |
| 4 | ZYGWP | скуловая ширина | 8.18±0.05 (7.30–9.20) | 7.93±0.06 (7.10–8.75) | 8.42±0.05 (7.50–8.80) |
| 5 | BCWS | ширина мозговой капсулы в области чешуйчатых костей | 12.46±0.04 (11.80–13.66) | 12.25±0.05 (11.67–13.05) | 12.80±0.06 (12.17–13.40) |
| 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 | BCNB | 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 | BCNP | высота мозговой капсулы на уровне М3 | 9.10±0.04 [#] (8.30–10.08) | 8.87±0.05 [#] (8.30–9.53) | 9.04±0.04 (8.52–9.55) |
| 9 | COL | кондило-орбитальная длина | 11.28±0.06 [#] (9.83–12.94) | 10.81±0.09 [#] (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 | 6.17±0.04 (5.46–7.13) | 6.00±0.05 (5.54–6.63) | 6.42±0.05 (5.53–7.04) |
| 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 | 4.41±0.02 (4.10–4.75) | 4.49±0.02 (4.25–4.70) | 4.32±0.02 (4.13–4.50) |
| 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 | 3.76±0.02 (3.35–4.15) | 3.89±0.03 (3.55–4.25) | 4.10±0.03 (3.75–4.35) |
| 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 задненебной 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. eversmanni</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.

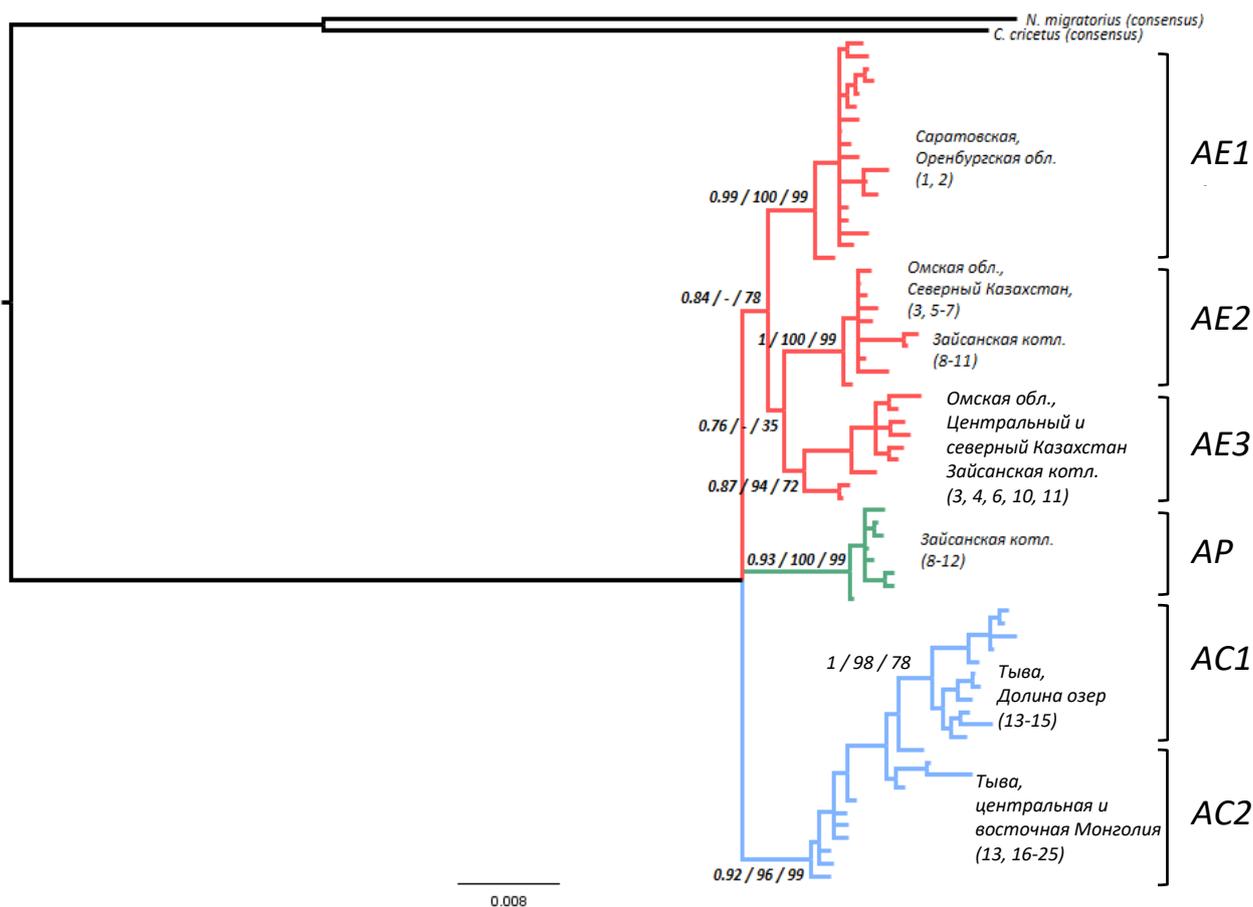


Рисунок 16. Филогенетическое дерево, построенное на основе анализа объединенных последовательностей *cytb* и D-loop (1985 п.н.). Топология показана в соответствии с деревом VI, поддержки узлов даны в следующем порядке: VI / ML / NJ. В скобках отмечены номера локалитетов на рисунке 8.

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

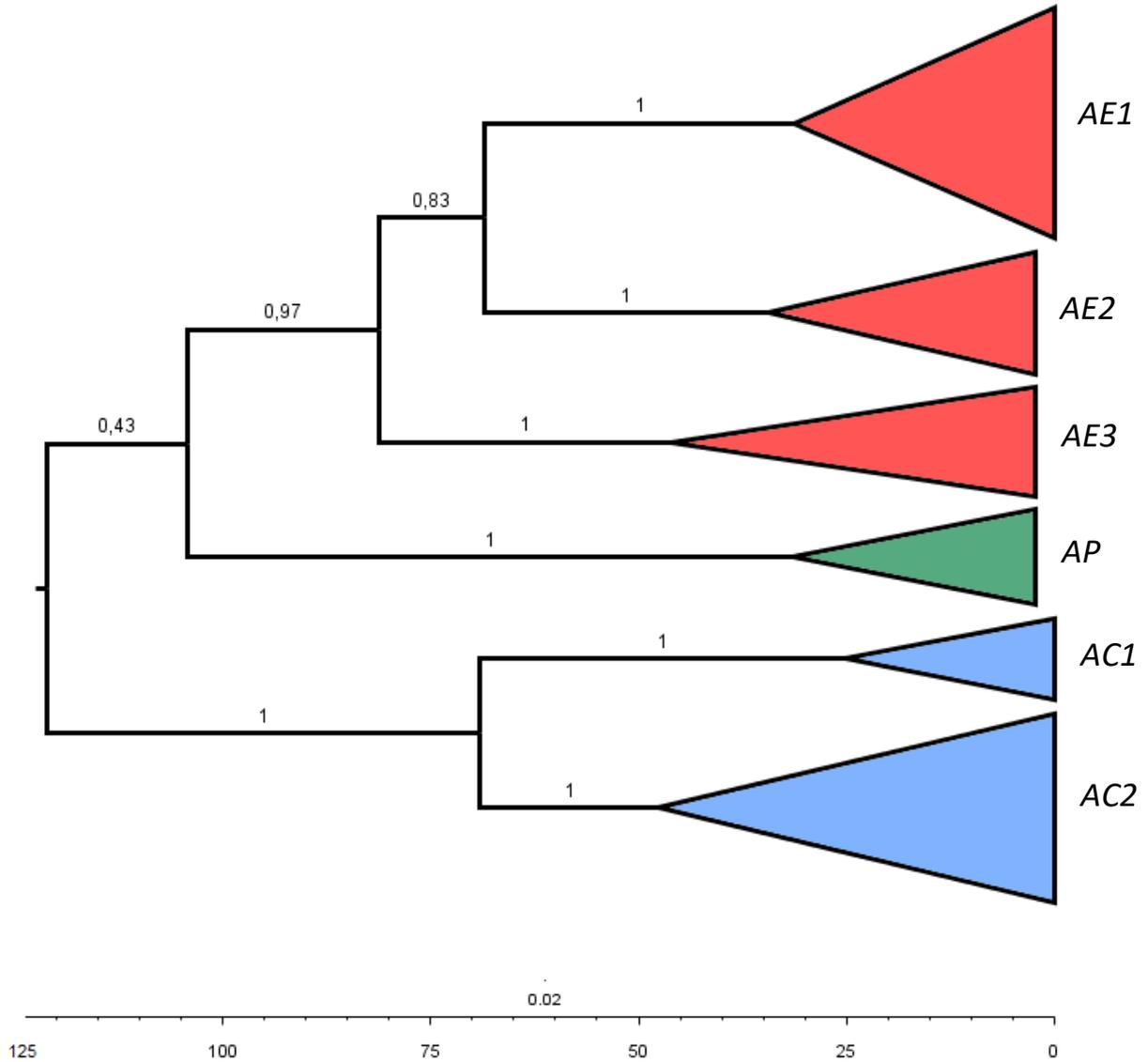
Таблица 16. Время существования последнего общего предка (TMRCA) у основных клад и подклад представителей рода *Allocricetulus* оцененное по результатам анализа различий в последовательностях *cytb*.

| 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).

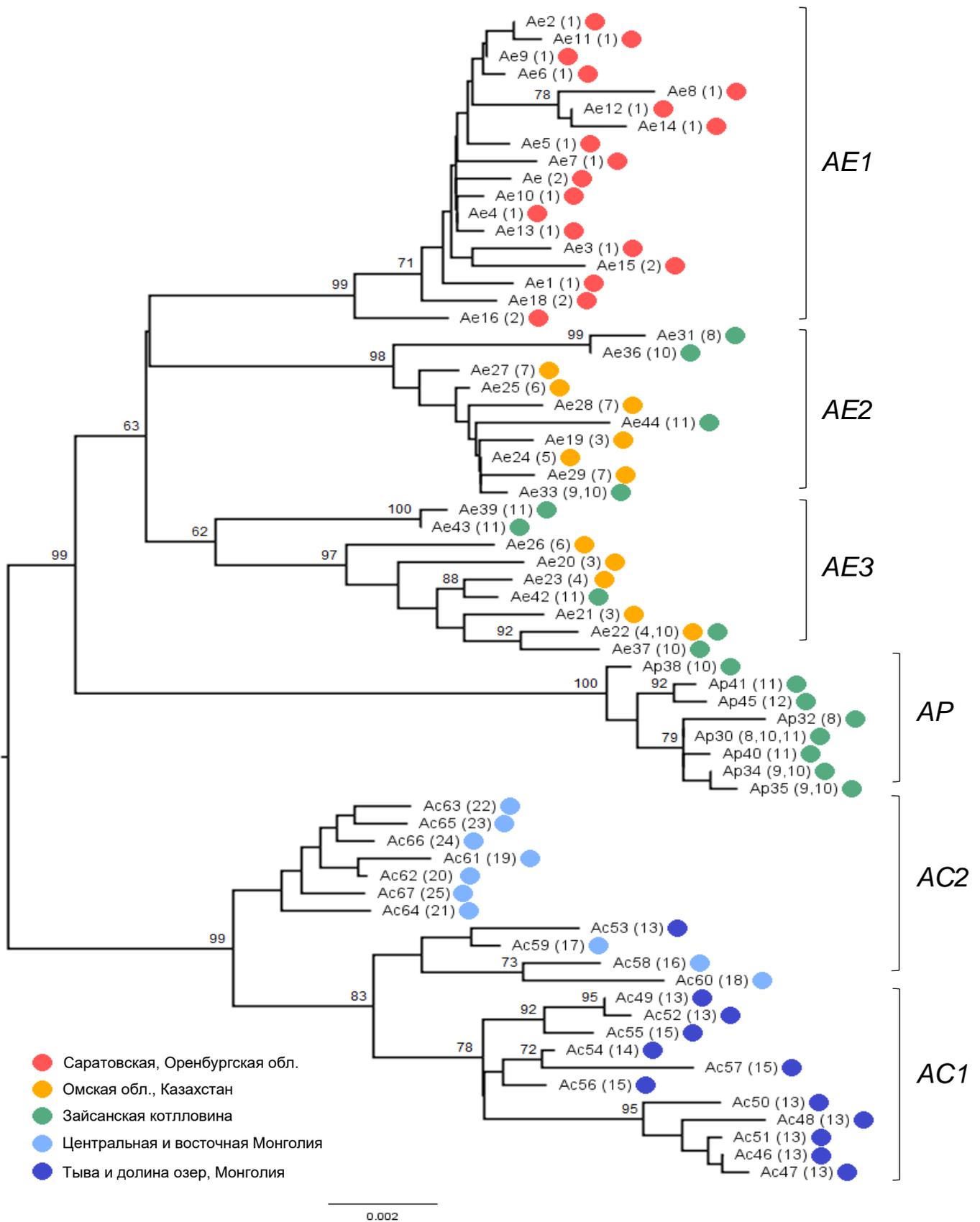


Рисунок 18. Филогенетические отношения между гаплотипами объединенной последовательности *cytb* и D-loop (1985 п.н.) рода *Allocricetulus* (NJ-дерево).

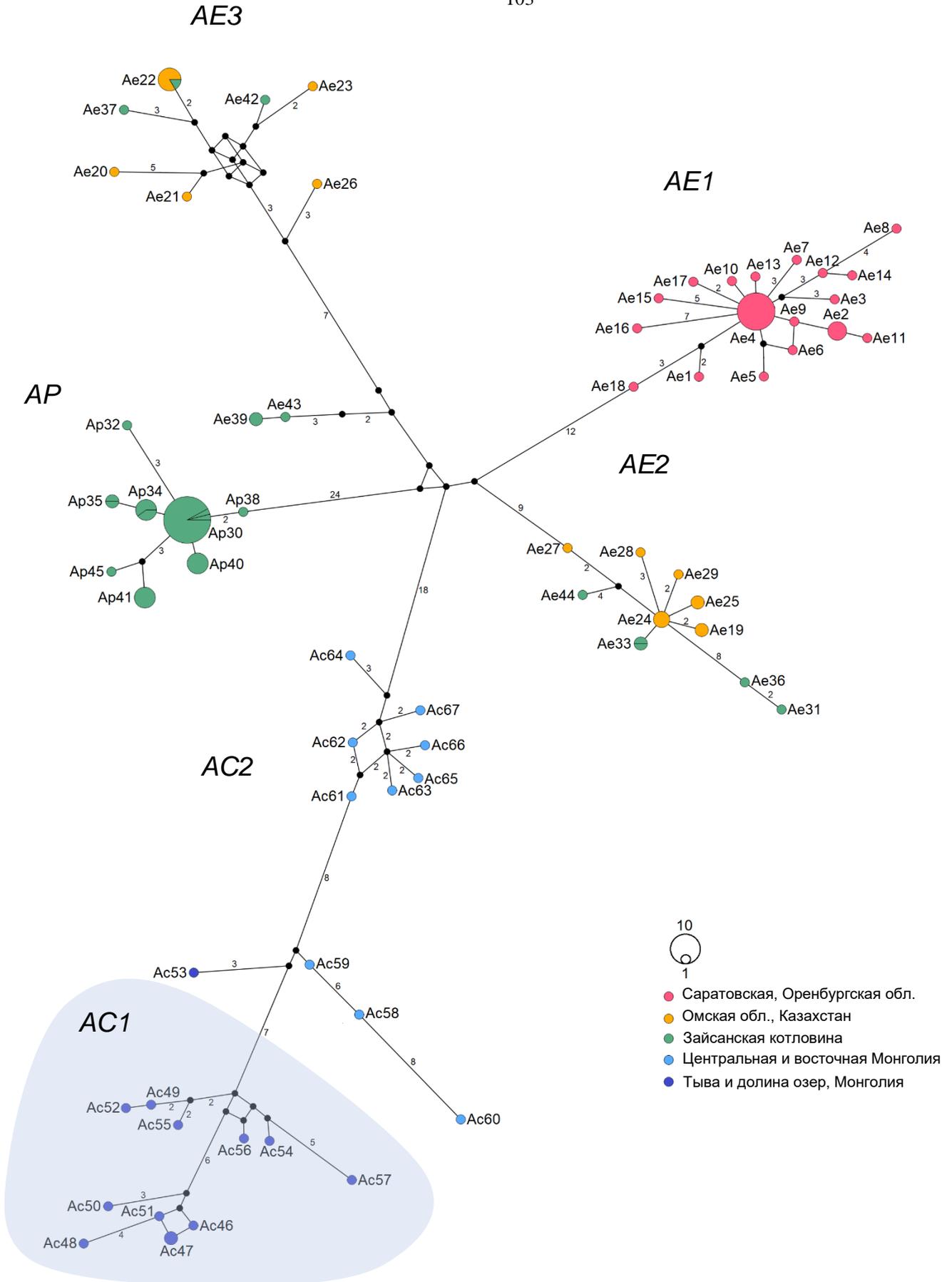


Рисунок 19. Медианная сеть гаплотипов объединенной последовательности *cytb* и D-loop (1985 п.н.) хомячков рода *Allocricetulus*. Размер кружков пропорционален распространенности гаплотипа.

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 |
|----------|--|----------|----------------------------------|
| Ае1 | Ае_Sar / 1 | Ар34 | Ар_Bux / 3; Ар_Tas / 2 |
| Ае2 | Ае_Sar / 4 | Ар35 | Ар_Bux / 1; Ар_Tas / 1 |
| Ае3 | Ае_Sar / 1 | Ае36 | Ар_Tas / 1 |
| Ае4 | Ае_Sar / 16 | Ае37 | Ар_Tas / 1 |
| Ае5 | Ае_Sar / 1 | Ар38 | Ар_Tas / 1 |
| Ае6 | Ае_Sar / 1 | Ае39 | Ар_Ajg / 2 |
| Ае7 | Ае_Sar / 1 | Ар40 | Ар_Ajg / 5 |
| Ае8 | Ае_Sar / 1 | Ар41 | Ар_Ajg / 5 |
| Ае9 | Ае_Sar / 1 | Ае42 | Ар_Ajg / 1 |
| Ае10 | Ае_Sar / 1 | Ае43 | Ар_Ajg / 1 |
| Ае11 | Ае_Sar / 1 | Ае44 | Ар_Ajg / 1 |
| Ае12 | Ае_Sar / 1 | Ар45 | Ар_Maj / 1 |
| Ае13 | Ае_Sar / 1 | Ас46 | Ас_Tuv / 1 |
| Ае14 | Ае_Sar / 1 | Ас47 | Ас_Tuv / 2 |
| Ае15 | Ае_Orn / 1 | Ас48 | Ас_Tuv / 1 |
| Ае16 | Ае_Orn / 1 | Ас49 | Ас_Tuv / 1 |
| Ае17 | Ае_Orn / 1 | Ас50 | Ас_Tuv / 1 |
| Ае18 | Ае_Orn / 1 | Ас51 | Ас_Tuv / 1 |
| Ае19 | Ае_Oms / 2 | Ас52 | Ас_Tuv / 1 |
| Ае20 | Ае_Oms / 1 | Ас53 | Ас_Tuv / 1 |
| Ае21 | Ае_Oms / 1 | Ас54 | Ас_XaraNyr |
| Ае22 | Ае_Tyr / 5; Ар_Tas / 1 | Ас55 | Ас_Sharga |
| Ае23 | Ае_Tyr / 1 | Ас56 | Ас_Sharga |
| Ае24 | Ае_Shi / 3; | Ас57 | Ас_Sharga |
| Ае25 | Ае_Kud / 2 | Ас58 | Ас_Biger |
| Ае26 | Ае_Kud / 1 | Ас59 | Ас_Delger |
| Ае27 | Ае_Sem / 1 | Ас60 | Ас_Baatsagaan |
| Ае28 | Ае_Sem / 1 | Ас61 | Ас_Bogd |
| Ае29 | Ае_Sem / 1 | Ас62 | Ас_MandalOvoo-Sant |
| Ар30 | Ар_Kok / 1; Ар_Tas / 1; Ар_Ajg / 23 | Ас63 | Ас_Deren |
| | | Ас64 | Ас_Borzhighin |
| Ае31 | Ар_Kok / 1 | Ас65 | Ас_Urgun |
| Ар32 | Ар_Kok / 1 | Ас66 | Ас_Bayandelger |
| Ае33 | Ар_Bux / 1; Ар_Tas / 1 | Ас67 | Ас_Dariganga |

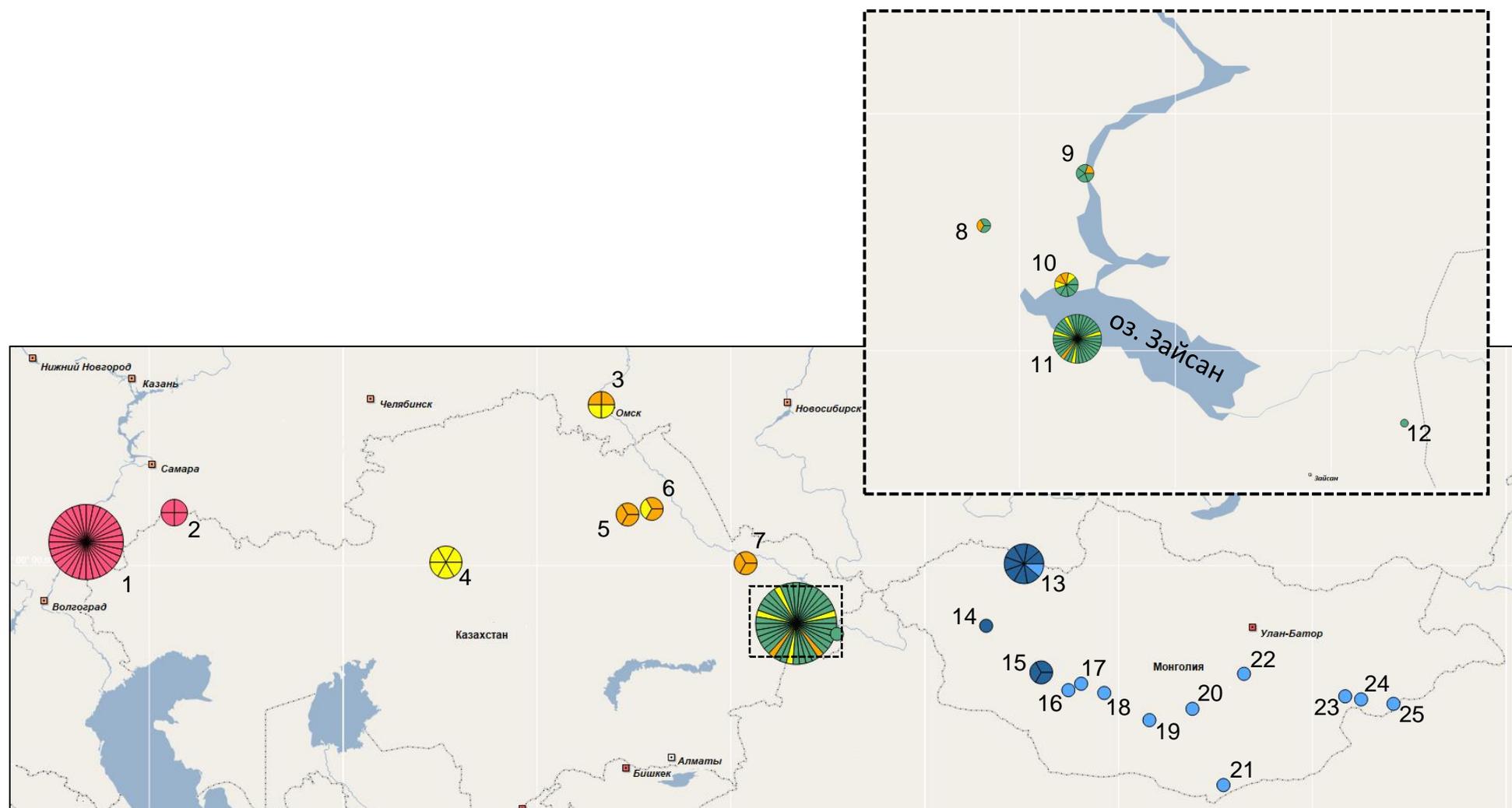


Рисунок 20. Распространение гаплотипов филогрупп рода *Allocricetulus* на основе объединенной последовательности *cytb* и D-loop. Красным цветом — AE1, оранжевым — AE2, желтым — AE3, зеленым — AP, синим — AC1, голубым — AC2. Каждый сегмент круга — отдельная особь. Номера локалитетов соответствуют рисунку 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% ($p < 0.000$).

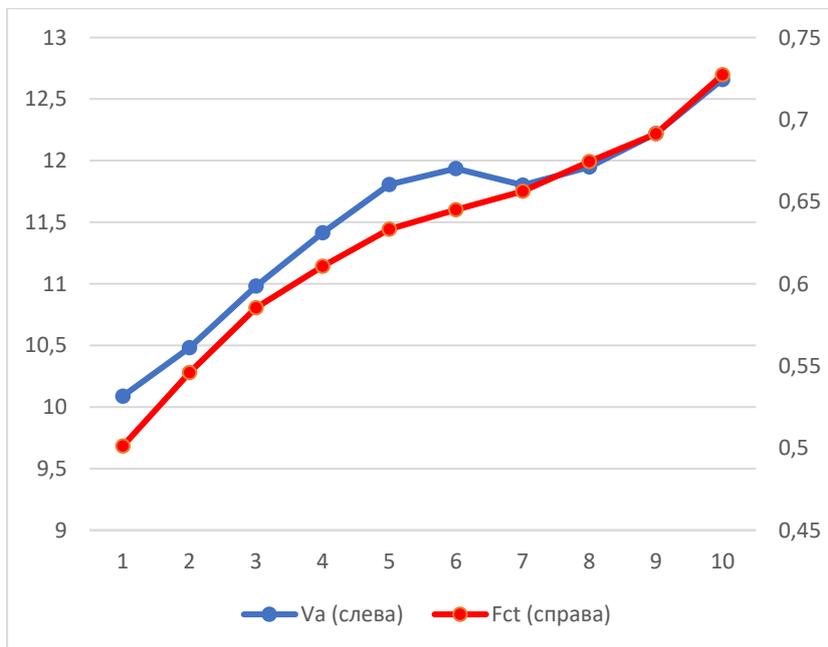


Рисунок 21. График зависимости V_a и F_{CT} от количества групп (результат Samova).

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 | | | |

* $p < 0.000$.

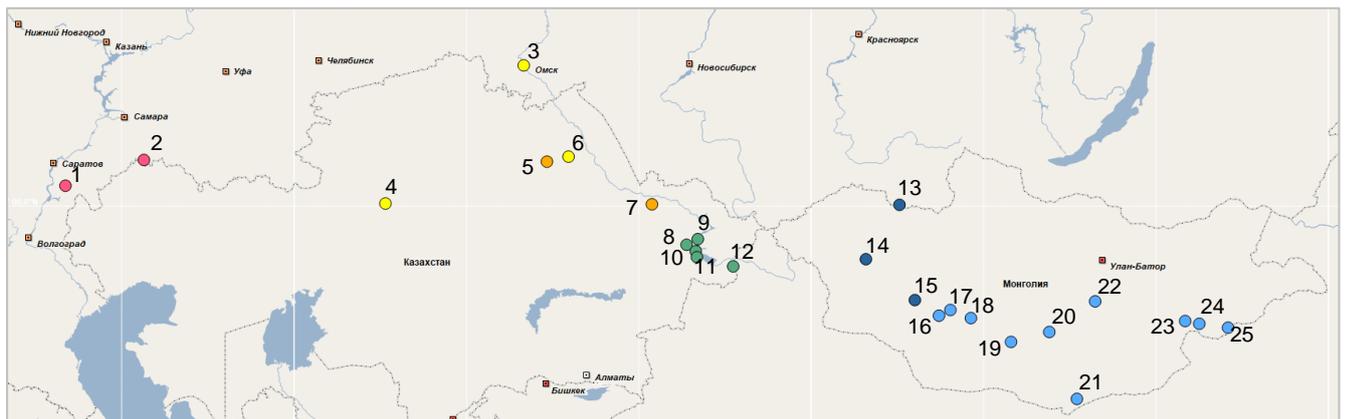


Рисунок 22. Группы популяций рода *Allocricetulus* на основе объединенной последовательности *cytb* и D-loop. Красным цветом — AE1, оранжевым — AE2, желтым — AE3, зеленым — AP, синим — AC1, голубым — AC2. Номера локалитетов соответствуют рисунку 8, таблице 6.

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

Среди локальных популяций наибольшее h_d отличает популяции – Тассай (Ar_Tas) и Тува (Ac_Tuv) (Табл. 19, Рис. 24), наибольшее π обнаружено для Тассай (Ar_Tas). Также следует отметить низкие показатели h_d и π 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 | -2.254 | 0.001 | -8.585 | 0.000 |
| Ae_Sar | 32 | 14 | 0.746 ± 0.081 | 0.001 ± 0.001 | -1.874 | 0.017 | -5.921 | 0.002 |
| 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 | -1.408 | 0.036 | 0.022 | 0.440 |
| Ae_Tyr | 6 | 2 | 0.333 ± 0.215 | 0.001 ± 0.001 | -1.408 | 0.037 | 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 | -1.254 | 0.007 | 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 | -8.306 | 0.001 |
| 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 | -2.965 | 0.050 |

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.

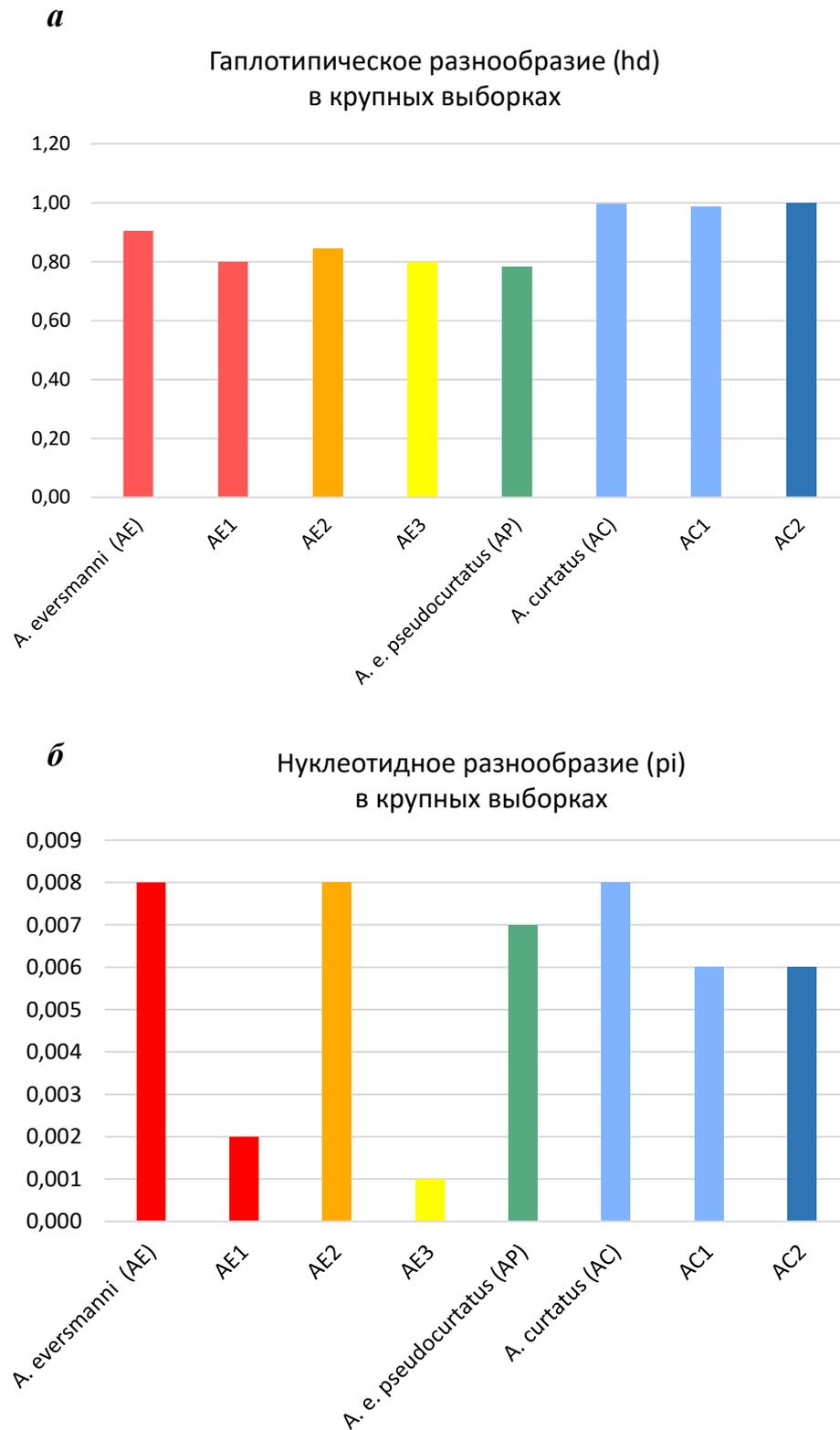


Рисунок 23. Гаплотипическое (**a**) и нуклеотидное (**б**) разнообразие в крупных выборках по данным изменчивости объединенных последовательностей *cytb* и D- loop хомячков рода *Allocricetulus*.

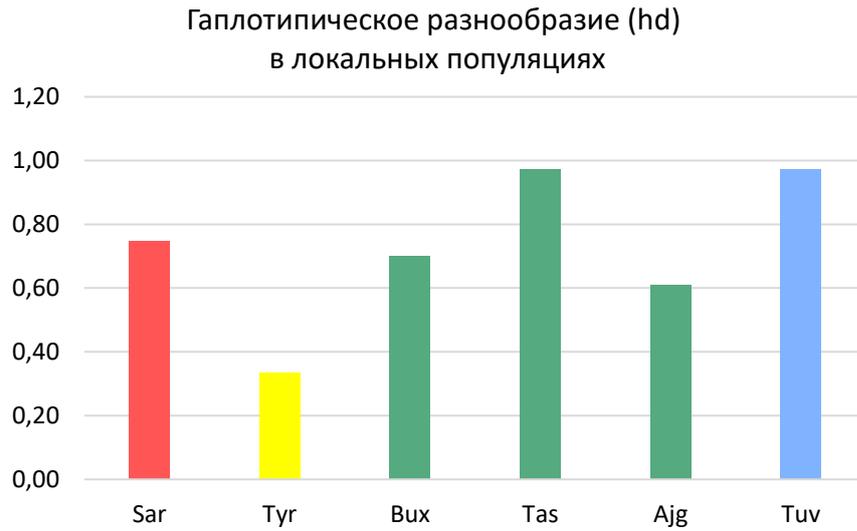
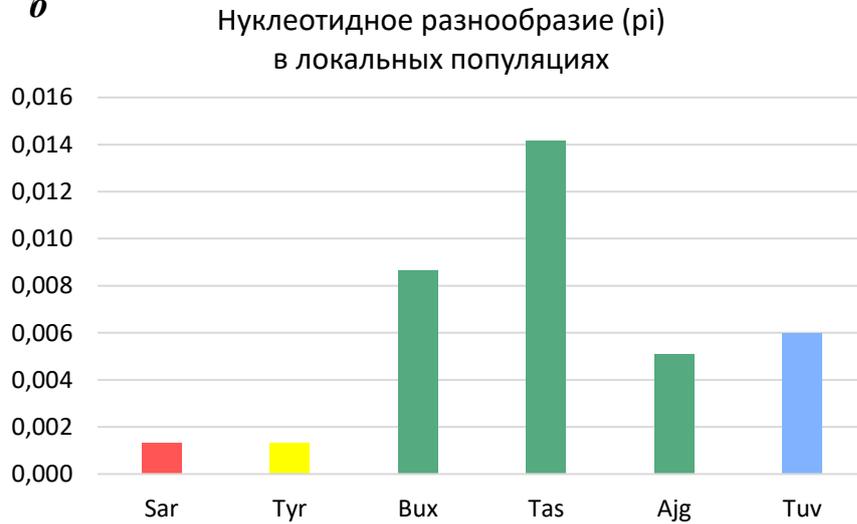
a***б***

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*.

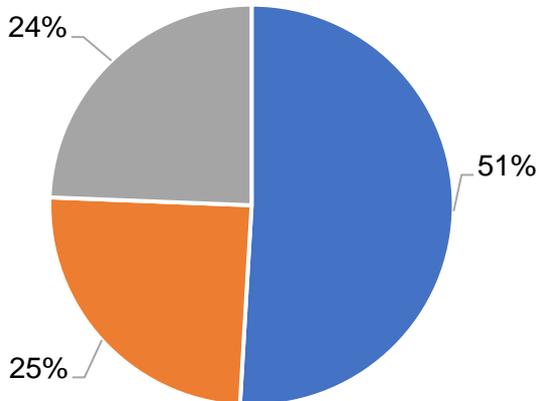
3.3.4. Тест Мантеля и AMOVA

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*.

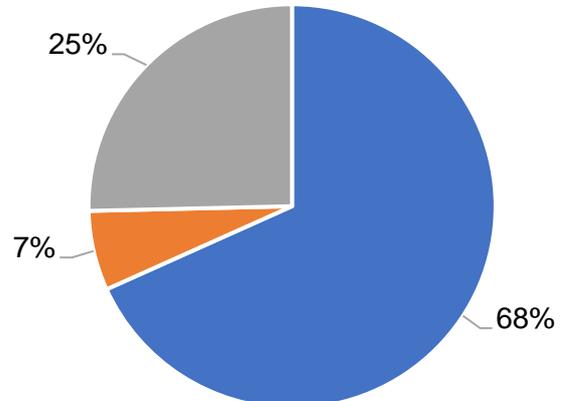
Произведена оценка компонент изменчивости для выявления генетической структуры по объединенной последовательности *cytb* и D-loop при помощи AMOVA (Рис. 25, Прил. 7.3).

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).

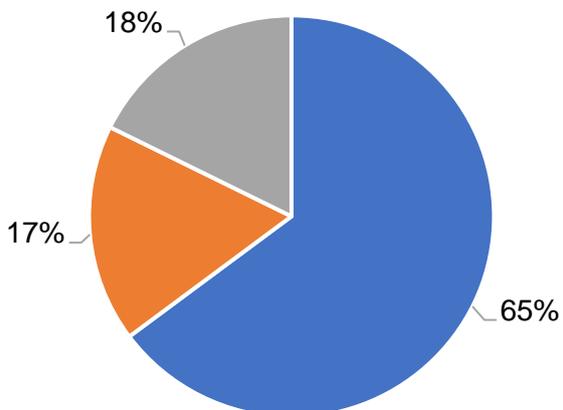
a 3 группы: *A. eversmanni*,
A. e. pseudocurtatus, *A. curtatus*



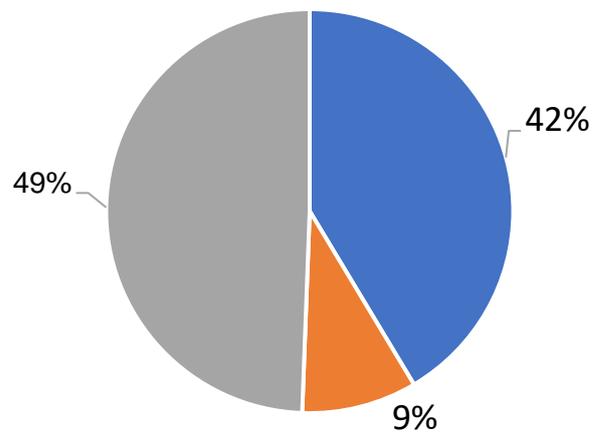
б 6 групп:
AE1 AE2 AE3 AP AC1 AC2



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*.

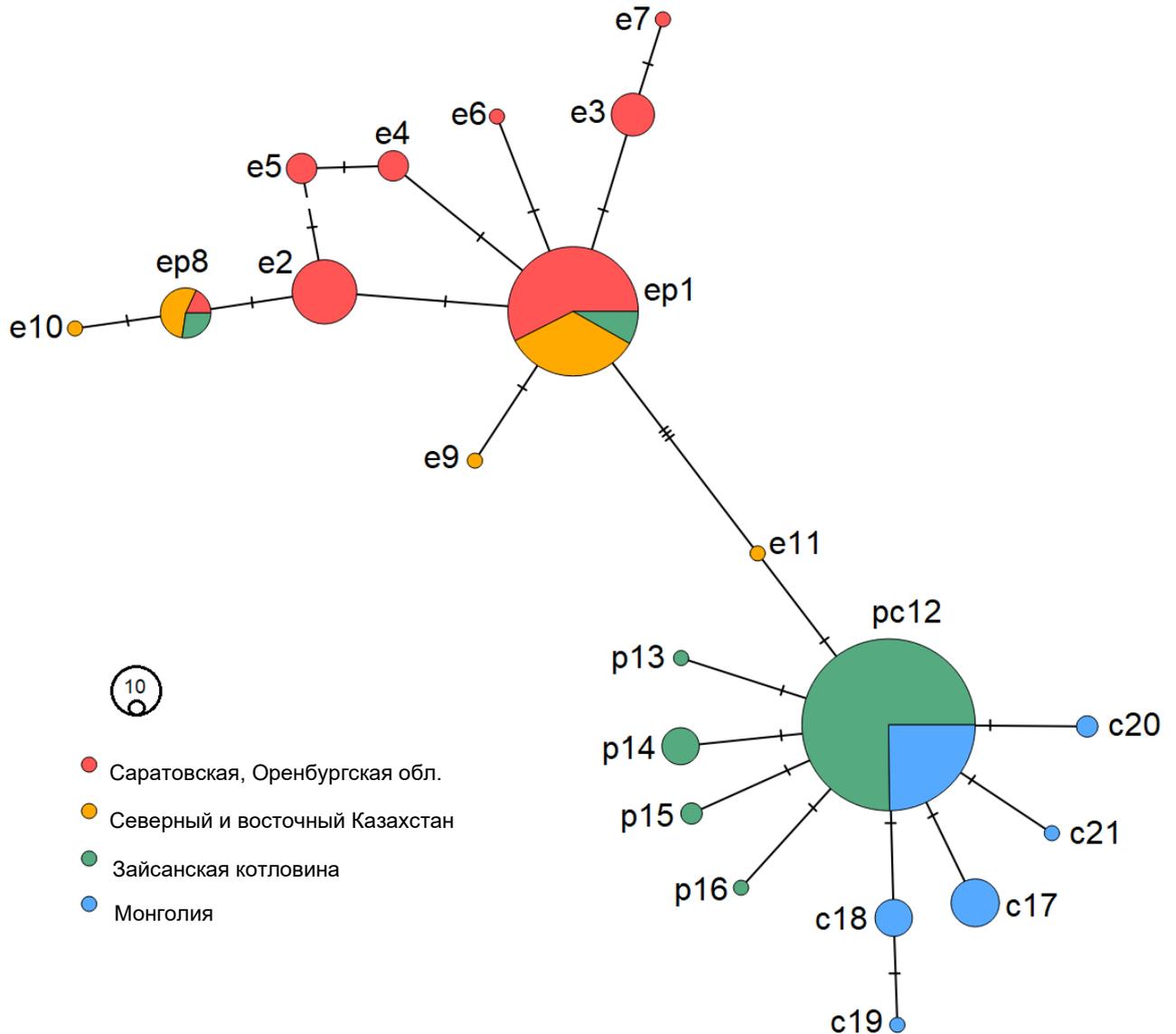


Рисунок 26. Медианная сеть аллелей гена GHR хомячков рода *Allocricetulus*. Размер кружков пропорционален распространенности гаплотипа.

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.

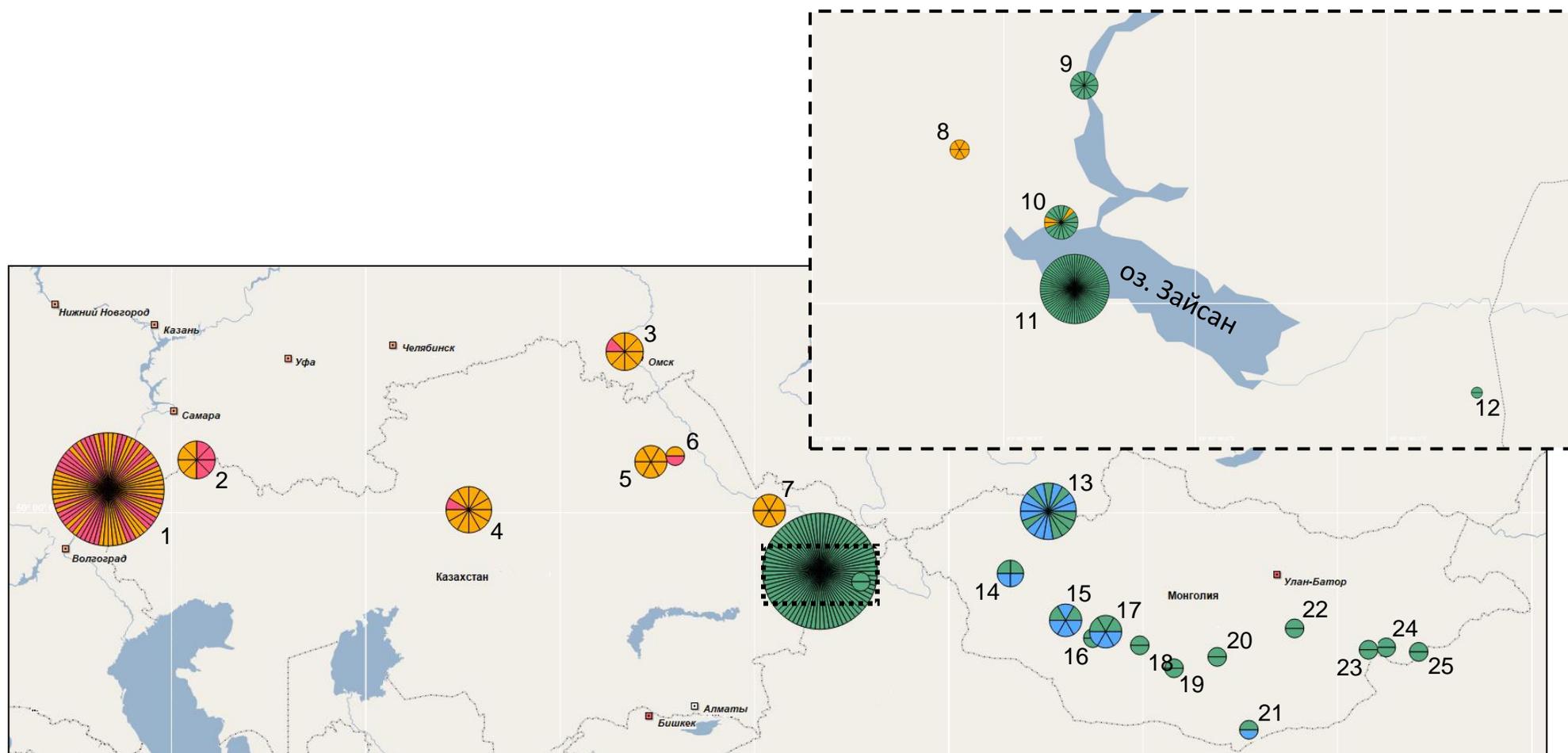


Рисунок 27. Распространение аллелей гена GHR хомячков рода *Allocricetulus*. Каждый сегмент круга — аллель. Номера локалитетов соответствуют рисунку 8, таблице 6.

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).

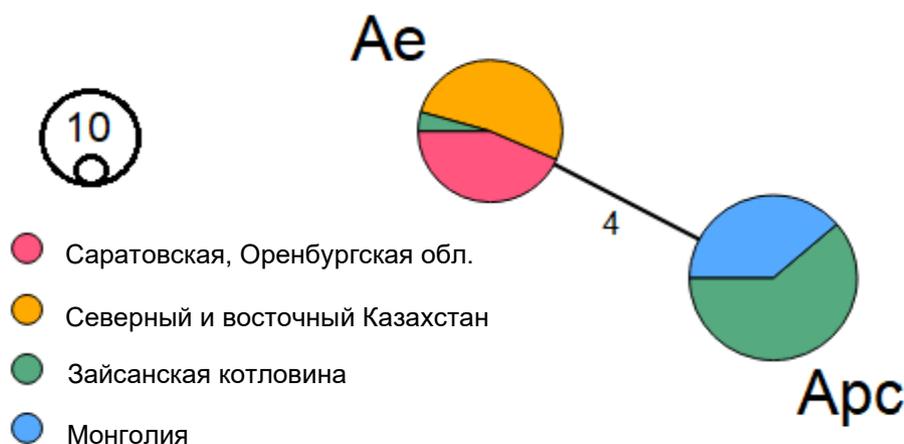


Рисунок 28. Медианная сеть аллелей гена DBY1 хомячков рода *Allocricetulus*. Размер кружков пропорционален распространенности гаплотипа.

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 Эверсмана и мтДНК *A. e. pseudocurtatus* и некоторое количество особей с аллелями ядерной ДНК *A. e. pseudocurtatus* и мтДНК хомячка Эверсмана (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 Эверсмана 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 Эверсмманна, 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 вовемя 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.

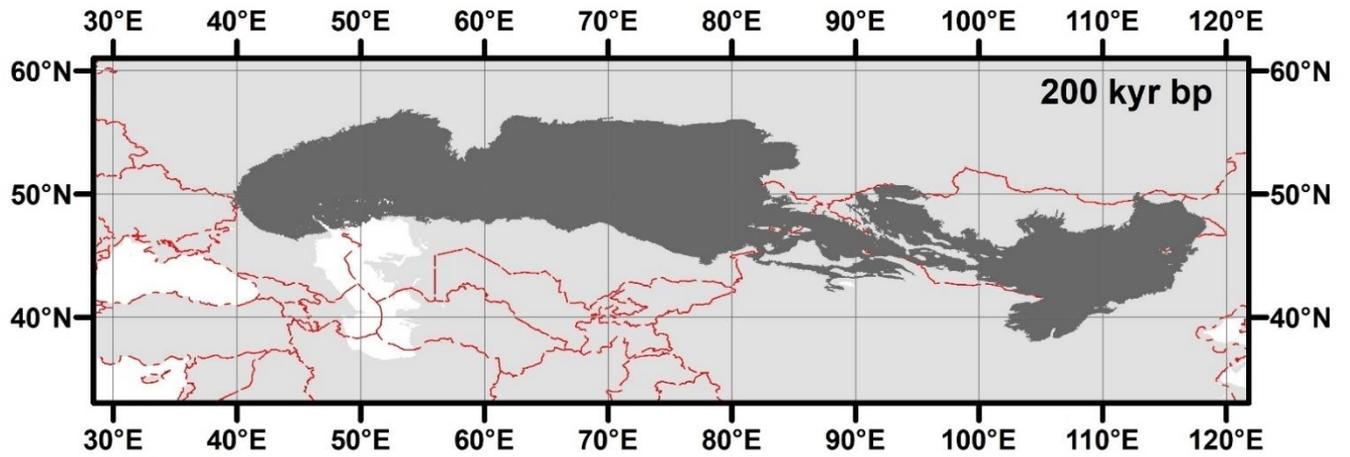


Рисунок 29. Модель ареала для 200 тыс. лет.

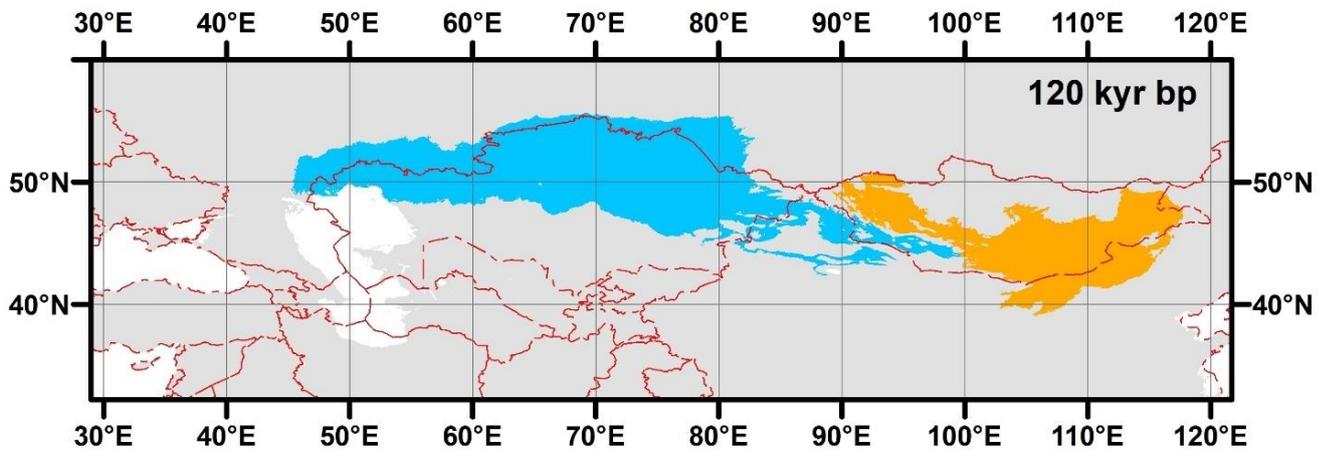


Рисунок 30. Модель ареала для 120 тыс. лет.

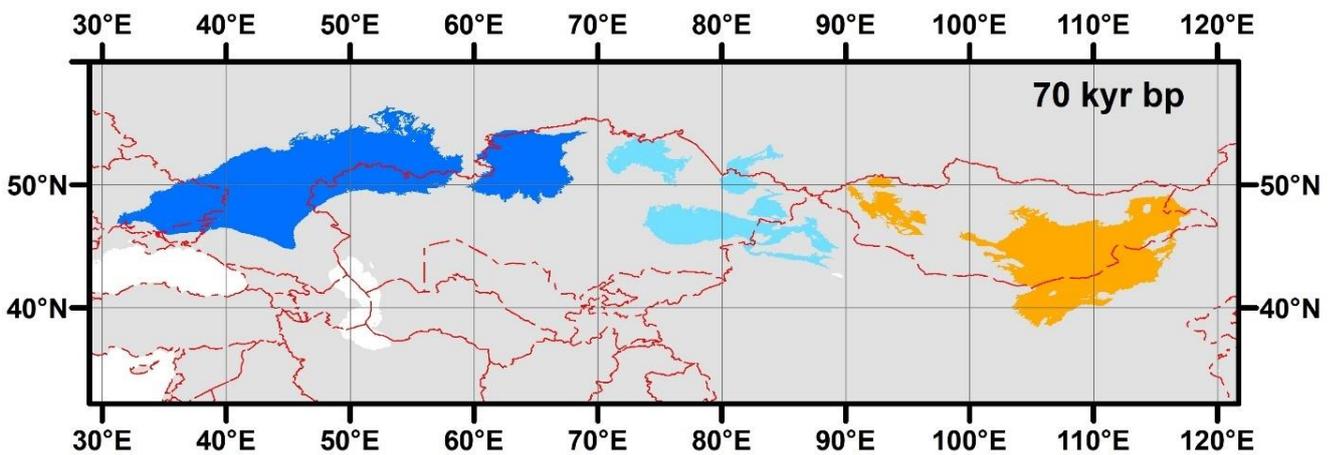


Рисунок 31. Модель ареала для 70 тыс. лет.

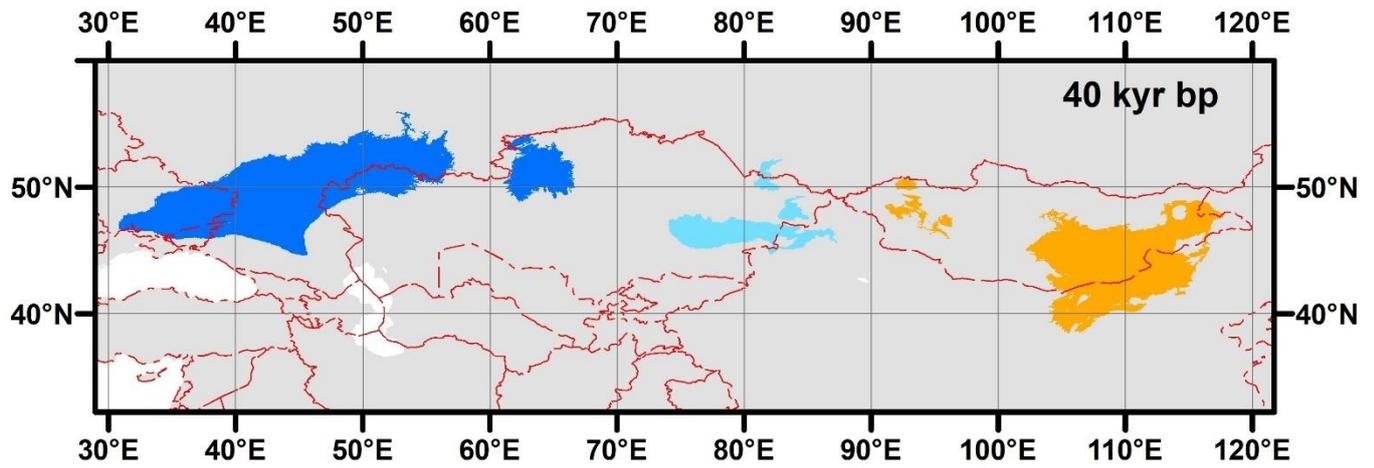


Рисунок 32. Модель ареала для 40 тыс. лет.

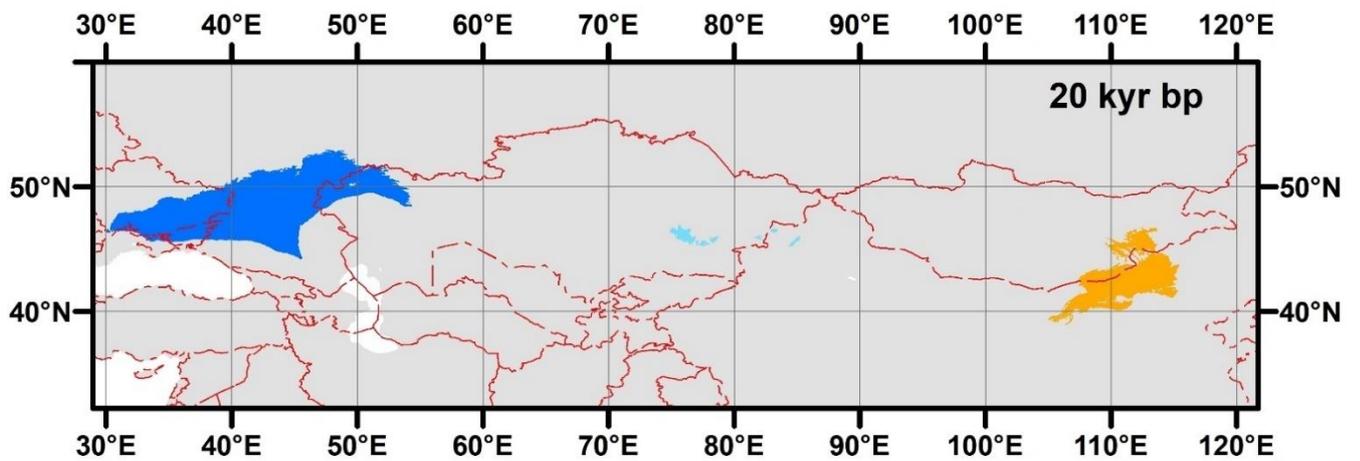


Рисунок 33. Модель ареала для 20 тыс. лет.

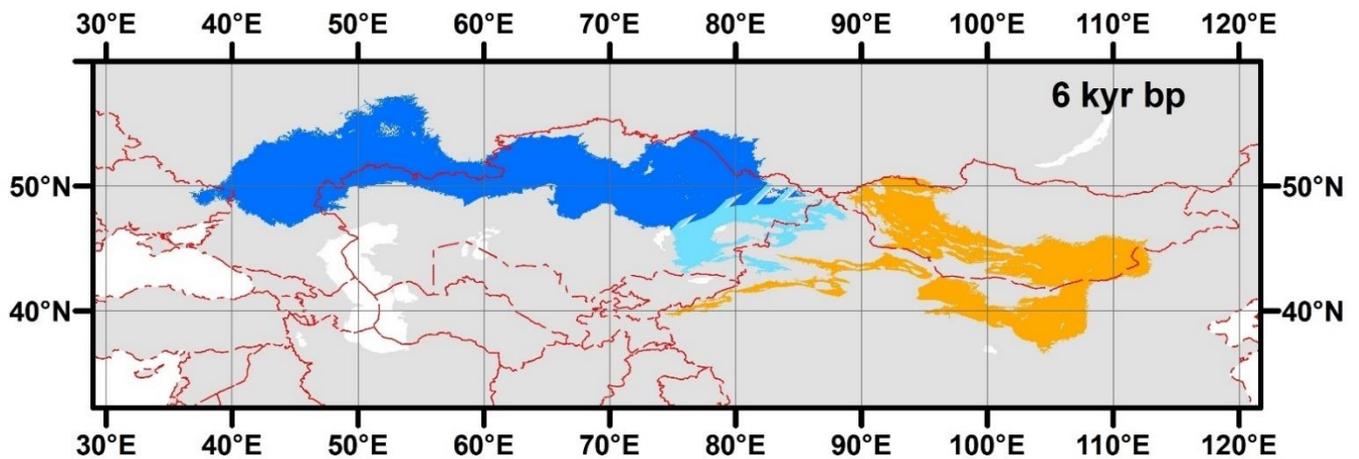


Рисунок 34. Модель ареала для 6 тыс. лет.

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. Lisovsky // *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.

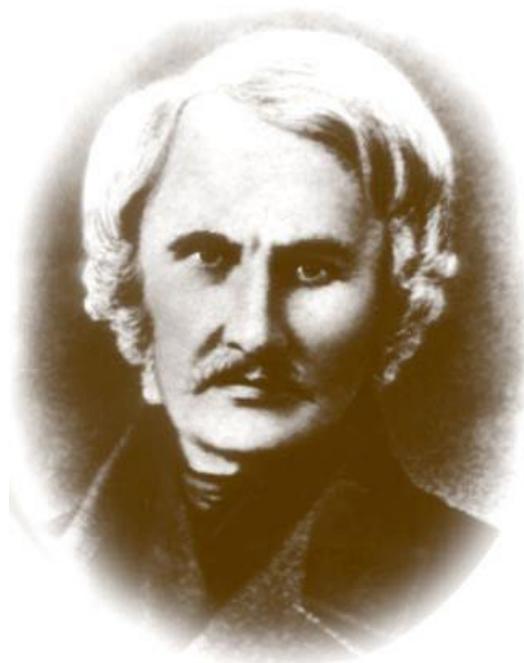
201. Пантелеев, П.А. Грызуны Палеарктики: состав и ареалы / П.А. Пантелеев. – М.: Наука, 1998. – 117 с/
202. Рюриков, Г.Б. Хомячок Эверсмана (*Allocricetulus evermanni*) в саратовском Заволжье: экология и поведение в природе / Г.Б. Рюриков, А.В. Суров, И.А. Тихонов // Поволжский экологический журнал. – 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. Найдено, 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. Найдено, 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.

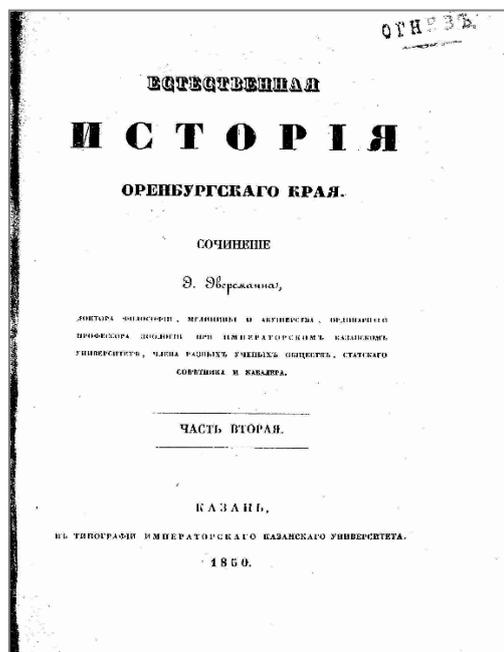
217. Шилейко, А.А. Наземные моллюски подотряда Pupillina фауны СССР (Gastropoda, Pulmonata, Geophila). Фауна СССР. Моллюски Т. 3. Вып. 3 / А.А. Шилейко. – Л.: Наука, 1984. – 399 с.
218. Щепотьев, Н.В. О зимней активности хомячка Эверсмана / Н.В. Щепотьев // Природа. – 1959. – № 7. – С. 113.
219. Эверсманн, 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. Микропалеонтологические 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

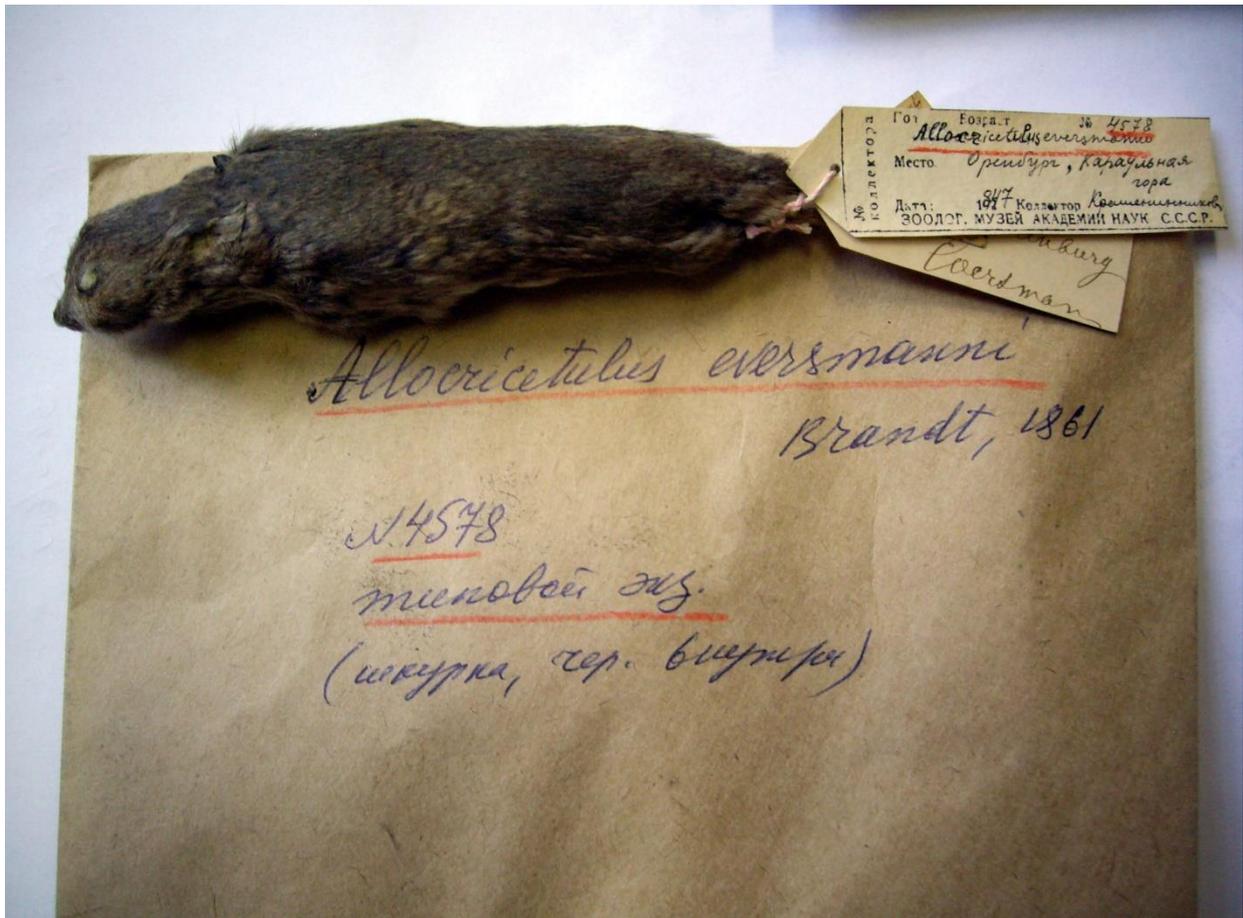
Приложение 1. История описания видов рода *Allocrietulus*



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.



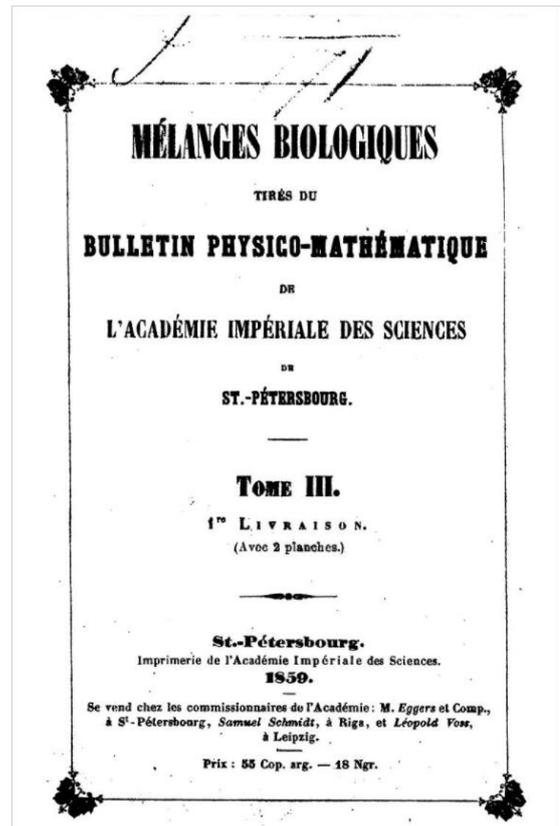
Приложение 1.2. Обложка книги Э.А. Эверсманна «Естественная история млекопитающих Оренбургского края» (часть вторая), вышедшая в Казани в 1850 году.



Приложение 1.3. Голотип и этикетка *Allocricetulus 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 Эверсмanna (*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_Sinagirskii 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 |

| | Локалитет | Latitude | Longitude | Название локалитета | Источник |
|--|---|-----------------|------------------|-------------------------------|---|
| | 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 |

| | Локалитет | Latitude | Longitude | Название локалитета | Источник |
|--|--|-----------------|------------------|----------------------------------|-------------------------|
| | Казахстан, Атырауская обл., Индерский р-н, окр. с. Есбол (Кулагино) | 48.3731 | 51.5332 | Ae_Esbol Есбол | Сердюк, 1955 |
| | Казахстан, Атырауская обл., Жылыойский р-н, устье р. Эмбы | 46.6366 | 53.3418 | Ae_Emba Эмба | Колосов А., 1934 |
| | Казахстан, Западно-Казахстанская обл., Жангалинский р-н | 49.01 | 49.91 | Ae_Zhangala Жангала | – |
| | Казахстан, Западно-Казахстанская обл., Таскалинский р-н, с. Таскала (Каменка) | 51.1142 | 50.2647 | Ae_Taskala Таскала | Парфенова Н., 1949 |
| | Казахстан, Западно-Казахстанская обл., окр г. Уральск | 51.2738 | 51.5157 | Ae_Uralsk Уральск | Кузнецов Б., 1927 |
| | Казахстан, Актюбинская обл., Мугалжарский р-н, с. Джурун | 49.2471 | 57.5738 | Ae_Zhyryn Джурун | Мартино В., 1914 |
| | Казахстан, Актюбинская обл., Шалкарский р-н, с. Мугоджарское | 48.5995 | 58.4573 | Ae_Mygodzharskoe Мугоджарское | Кудякин А., 1932 |
| | Казахстан, Актюбинская обл., Иргизский р-н, окр. с. Иргиз | 48.6151 | 61.2515 | Ae_Irgiz Иргиз | Карасева Е., 1956, 1958 |
| | Казахстан, Кызылординская обл., окр. г. Аральск | 46.7952 | 61.5938 | Ae_Aralsk Аральск | Никольский Г., 1932 |
| | Казахстан, Костанайская обл., Карабалыкский р-н, окр. оз. Сасыкколь | 53.7492 | 61.6191 | Ae_Sasikol Сасыкколь | УФАН СССР, 1950 |
| | Казахстан, Костанайская обл., Карабалыкский р-н, с. Ворошиловка | 53.8189 | 62.0746 | Ae_Voroshilovka Ворошиловка | Львова, 1930 |
| | Казахстан, Костанайская обл., Джангельдинской район, окр. оз. Кара-Куль | 49.21 | 62.57 | Ae_KaraKul Кара-Куль | Никольский Г., 1929 |
| | Казахстан, Костанайская обл., Наурзумский р-н, с. Докучаевка | 51.6703 | 64.2511 | Ae_Dokuchaevka Докучаевка | –, 1938 |

| | Локалитет | Latitude | Longitude | Название локалитета | Источник |
|--|---|-----------------|------------------|---|-----------------------------------|
| | 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_Tyr Тургай | ИПЭЭ РАН, 2012 |
| | Казахстан, Акмолинская обл., Ерейментауский рн, окр. с. Ерейментау | 51.6401 | 73.0692 | Ae_Erementay 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 |

| | Локалитет | Latitude | Longitude | Название локалитета | Источник |
|--|---|-----------------|------------------|--------------------------------------|--|
| | 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 |

| | Локалитет | Latitude | Longitude | Название локалитета | Источник |
|--|---|-----------------|------------------|------------------------------|---|
| | 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 |

| | Локалитет | Latitude | Longitude | Название локалитета | Источник |
|--|---|-----------------|------------------|--------------------------------|--|
| | 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 |

| | Локалитет | Latitude | Longitude | Название локалитета | Источник |
|--|---|-----------------|------------------|------------------------------|--|
| | 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 |

| | Локалитет | Latitude | Longitude | Название локалитета | Источник |
|--|---|-----------------|------------------|---|---|
| | 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 | – |

| | Локалитет | Latitude | Longitude | Название локалитета | Источник |
|--|--|-----------------|------------------|----------------------------------|---|
| | 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_Xuvsgel 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 |

| | Локалитет | Latitude | Longitude | Название локалитета | Источник |
|--|--|-----------------|------------------|--|----------------------------|
| | 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_EsboI | 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 образца | 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 – 4.87 ± 0.06</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 – 5.7 ± 0.2</p>  | <p>Темная пигментация на крестце и голове, спина покрыта шерстью; слепые, заметна глазная щель; начали расходиться пальцы на передних лапах. Средний вес – 6.33 ± 0.06</p>  |
| 6 | – | <p>Потемнение пигментации кожи распространилась на всю спину, «замшевые»; слепые; расходится пальцы на задних лапах. Средний вес – 6.67 ± 0.06</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 – 3.48 ± 0.05</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 – 4.58 ± 0.13</p>  | <p>На спине, боках и голове серая пигментация; слепые; ушная раковина «отлипла»; пальцы слиты; 4 резца широко расставлены. Средний вес – 4.25 ± 0.25</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 – 5.65 ± 0.17</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 – 5.50 ± 0.29</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 – 6.80 ± 0.16</p>  | <p>Цвет – темно-серый, «замшевые»; слепые; на передних лапах пальцы расходятся все сильнее, на задних лапах формируются пальцы; остальное – то же. Средний вес – 7.50 ± 0.29</p>  | – |
| 7 | <p>Появляется подшерсток темно-серого цвета; слепые; на передних лапах продолжают расходиться пальцы, на задних — только начинают расходиться; резцы далеко. Средний вес – 7.95 ± 0.13</p>  | <p>Начитают покрываться шерстью; слепые; пальцы на передних лапах почти разошлись, на задних — начинают; резцы еще не сошлись. Средний вес – 8.25 ± 0.48</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 – 9.25 ± 0.10</p>  | <p>Почти черного цвета, «велюровые», уши голые; слепые; пальцы на лапах продолжают расходиться; остальное — то же. Средний вес – 9.79 ± 0.31</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 – 8.5 ± 0.2</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 – 11.41 ± 0.37</p> | — |

| 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> , $n = 9$ |
| |  |  | |
| 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 ± 0.2 г |
| | |  |  |
| 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> , $n = 4$ | Самка <i>A. evermanni</i> × самец <i>A. curtatus</i> , $n = 4$ | Самка <i>A. e. pseudocurtatus</i> × самец <i>A. curtatus</i> , $n = 9$ |
| | | |  |
| 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_b 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 ± 0.07 , $n = 4$ | Голые, розовые; слепые; уши — небольшие бугорки; вибрисс нет; пальцы слиты; резцы раздельно. Средний вес – 2.63 ± 0.05 , $n = 4$ |
| 2 | Голые, красновато-розовые; слепые; уши, как бугорки; пальцы слиты, есть коготки; 4 резца широко расставлены. Средний вес – 3.35 ± 0.15 , $n = 2$ | Появляется серая пигментация; слепые; уши – валики; вибриссы; пальцы слиты; резцы раздельно. Средний вес – 3.29 ± 0.06 , $n = 4$ | Появляется серая пигментация; слепые; уши – валики; вибриссы; пальцы слиты; 4 резца широко расставлены. Средний вес – 3.50 ± 0.09 , $n = 4$ |
| 3 | Средний вес – 3.6 ± 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 – 4.22 ± 0.09, $n = 4$</p>  | <p>уши «отлипли»; пальцы слиты. Средний вес – 4.53 ± 0.14, $n = 4$</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 – 3.85 ± 0.25, $n = 2$</p> | <p>Серая пигментация на голове, спине и по бокам, заметна короткая шерстка; слепые; уши «отлипли»; пальцы слиты. Средний вес – 5.53 ± 0.08, $n = 4$</p>  | <p>Появляется серая шерстка; слепые; пальцы на передних лапах начинают разделяться, на задних – слиты. Средний вес – 5.08 ± 0.14, $n = 4$</p> <p>–</p> |
| 5 | <p>Цвет – серые; слепые; пальцы слитые; есть вибриссы. Средний вес – 4.3 ± 0.4, $n = 2$</p> | <p>Цвет – серые, «велюровые»; полоса века видна все отчетливее; начитают</p> | <p>Цвет – серые; слепые; остальное – то же. Средний вес – 6.20 ± 0.21, $n = 3$</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 – 6.83 ± 0.09, $n = 4$</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 – 5.4 ± 0.5, $n = 2$</p> | <p>Продолжают расходиться пальцы на передних конечностях, на задних – начали; остальное – то же. Средний вес – 7.93 ± 0.13, $n = 4$</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 ± 0.45 , $n = 2$ | Кромка ушей сереет; хорошо видно веко; пальцы продолжают расходиться; остальное – то же. Средний вес – 9.16 ± 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 ± 0.30 , $n = 3$ |
| | |  | |
| 8 | Пальцы начинают разделяться на задних лапах; остальное – то же. Средний вес – 7.05 ± 0.45 , $n = 2$ | Спина покрыта очень темной шерстью, «бархатные»; слепые; остальное – то же. Средний вес – 10.44 ± 0.13 , $n = 4$ | Шерсть приобретает коричневый цвет; слепые; пальцы на передних лапах разошлись; остальное – то же. Средний вес – 9.05 ± 0.35 , $n = 2$ |
| | |  | |
| 9 | – | Шерсть приобретает коричневый оттенок, брюхо покрывается шерстью; слепые; | Резцы начинают сходиться; остальное – то же. Средний вес – 11.15 ± 0.45 , $n = 2$ |

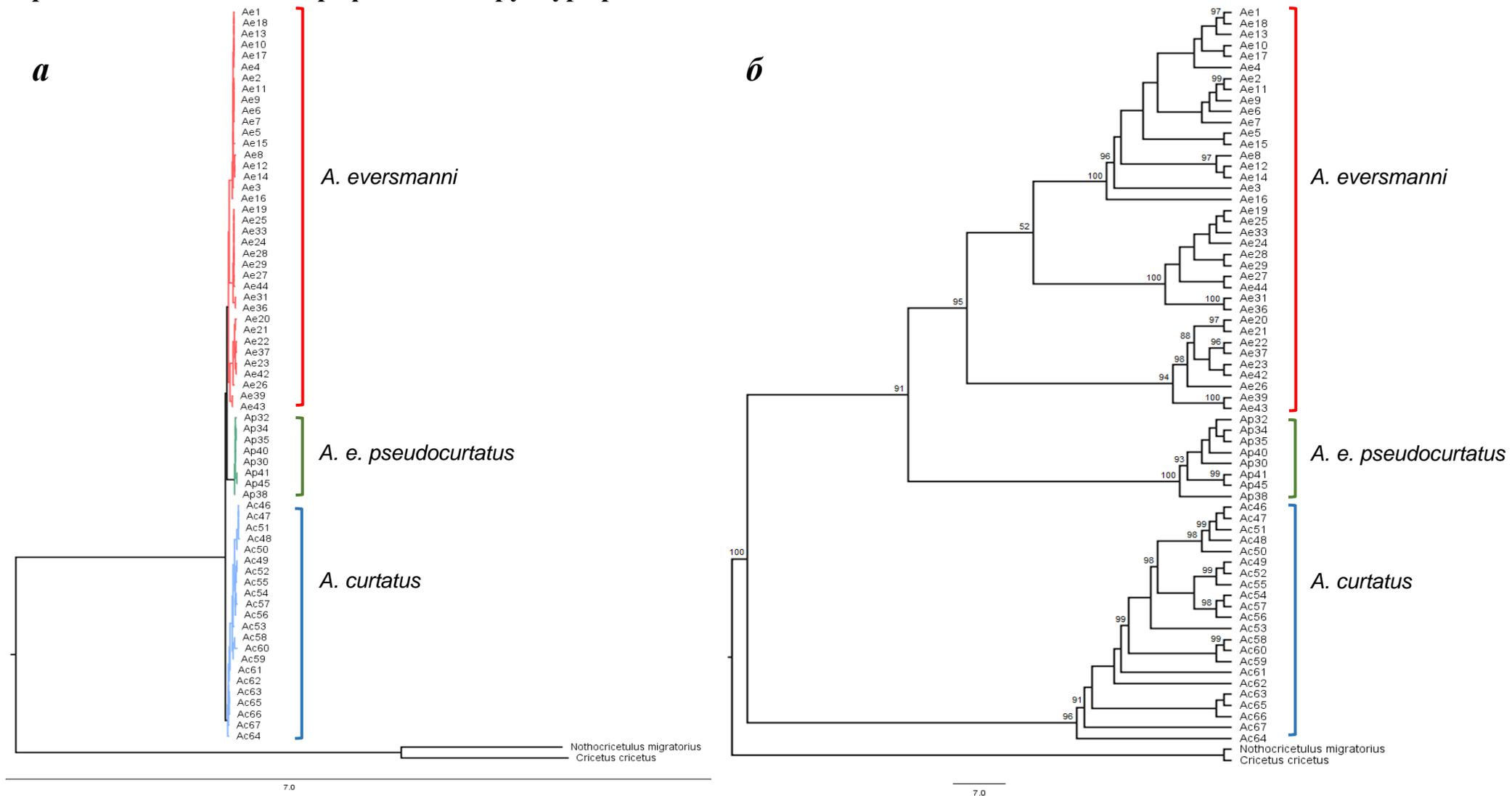
| Дни | Тип спаривания | | |
|-----|--|---|--|
| | Самка <i>A. curtatus</i> × самец F_1 (самка <i>A. curtatus</i> × самец <i>A. evermanni</i>) | Самка <i>A. evermanni</i> × самец F_1 (самка <i>A. curtatus</i> × самец <i>A. evermanni</i>) | Самка F_1 (самка <i>A. curtatus</i> × самец <i>A. evermanni</i>) × самец <i>A. curtatus</i> |
| | | <p>остальное – то же. Средний вес – 11.55 ± 0.13, $n = 4$</p>  | |
| 10 | <p>Цвет – «подпаленный»; слепые; ушная раковина прижата; пальцы разошлись на передних лапах; резцы сошлись. Средний вес – 7.65 ± 0.55, $n = 2$</p> | <p>Кромка ушей покрывается серой пигментацией; слепые; пальцы на передних конечностях разошлись, на задних – продолжают; резцы сошлись. Средний вес – 12.14 ± 0.19, $n = 4$</p>  | <p>Резцы сошлись; остальное – то же. Средний вес – 12.80 ± 0.40, $n = 2$</p> |
| 11 | <p>Цвет – «подпаленный»; слепые; пальцы разошлись на задних лапах; остальное – то же. Вес – 8.8, $n = 1$</p> | <p>Уши и брюхо порываются шерстью; слепые; пальцы на задних лапах разошлись; остальное – то же. Средний вес – 13.16 ± 0.20, $n = 4$</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 ± 0.31 , $n = 4$ | Формируется шерстяной покров, брюхо покрывается белой шерстью; слепые; остальное – то же. Средний вес – 16.80 ± 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 ± 0.41 , $n = 4$ | – |
| | |  | |
| 14 | Глаза открыты; остальное – то же | Начинают появляться щели на глазах; остальное – то же. Средний вес – 17.49 ± 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 ± 0.40 , $n = 4$ | Глаза открыты; остальное – то же. Средний вес – 21.20 ± 0.90 , $n = 2$ |
| | |  | |

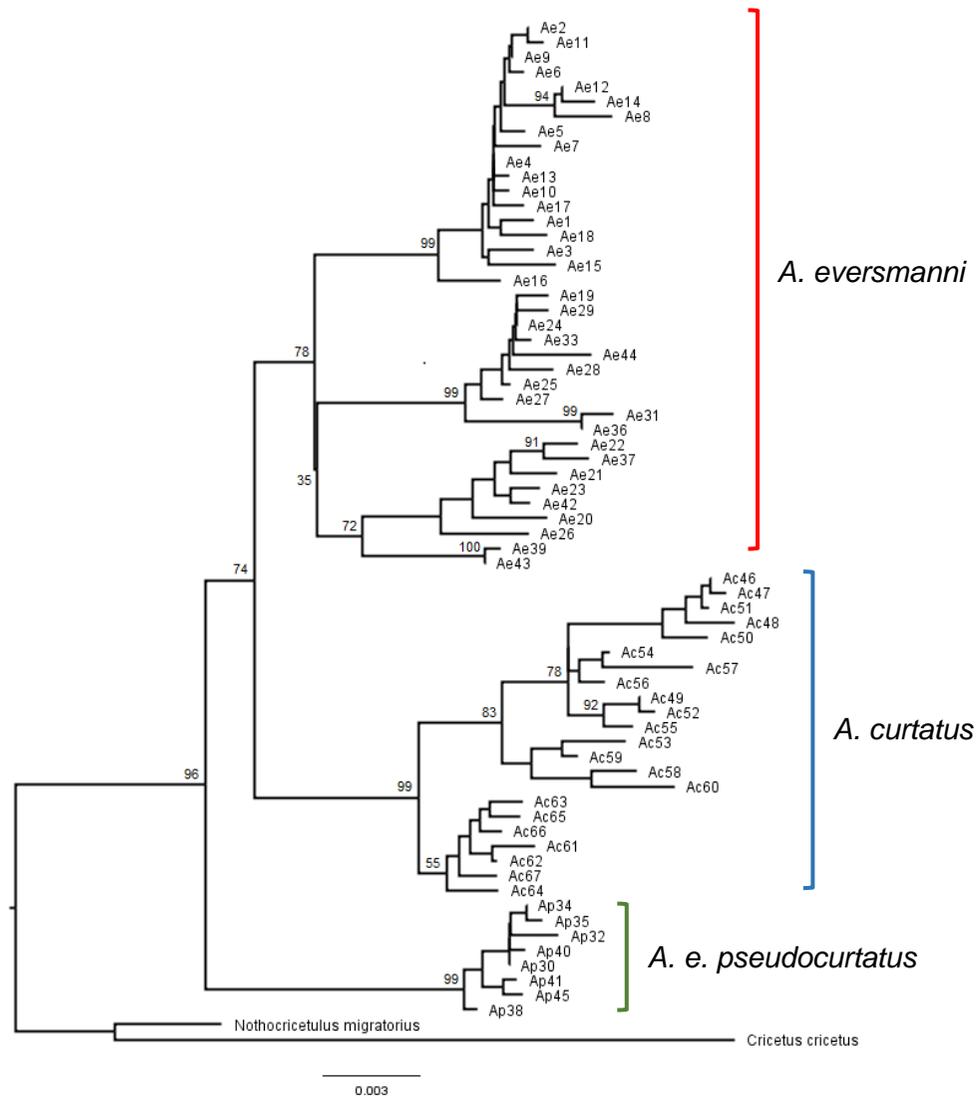
Прочерк – отсутствие данных.

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