

На правах рукописи

ГУРЬЕВА АННА ВЛАДИМИРОВНА

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

1.5.12 — зоология (биологические науки)

АВТОРЕФЕРАТ
диссертации на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

Москва — 2022

Работа выполнена в лаборатории сравнительной этологии и биокommunikации Федерального государственного бюджетного учреждения науки Института проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова Российской академии наук

Научный руководитель: **Феоктистова Наталья Юрьевна**
доктор биологических наук, доцент, главный научный сотрудник лаборатории сравнительной этологии и биокommunikации ФГБУН Института проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова Российской академии наук

Официальные оппоненты: **Абрамсон Наталья Иосифовна**
кандидат биологических наук, ведущий научный сотрудник лаборатории эволюционной геномики и палеогеномики ФГБУН Зоологического института Российской академии наук

Жигарев Игорь Александрович
доктор биологических наук, профессор, заведующий кафедрой зоологии и экологии института биологии и химии ФГБОУ ВО «Московского педагогического государственного университета»

Ведущая организация: ФГБОУ ВО «Пензенский государственный университет»

Защита состоится «27» сентября 2022 года в __ часов __ минут на заседании диссертационного совета 24.1.109.01 при Федеральном государственном бюджетном учреждении науки Институте проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова Российской академии наук по адресу: 119071, г. Москва, Ленинский проспект, д. 33.
Тел/факс: +7(495)952-35-84, e-mail: admin@sevin.ru

С диссертацией и авторефератом можно ознакомиться в библиотеке Отделения биологических наук Российской академии наук по адресу: 119071, г. Москва, Ленинский проспект, д. 33, на сайте ФГБУН ИПЭЭ РАН по адресу: www.sev-in.ru и на сайте Высшей аттестационной комиссии по адресу: vak.minobrnauki.gov.ru

Автореферат разослан «__» _____ 2022 г.

Ученый секретарь диссертационного совета, к.б.н. Е.А. Кацман

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

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. 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, связанным преимущественно 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; Феоктистова, 2008; Феоктистова 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). 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 наших исследований экспериментально не проверялась, хотя этот метод, в

случае положительного результата, позволил бы с большей уверенностью определить степень их дивергенции. Кроме того, у представителей этого рода не был исследован уровень генетических различий, не оценивалась степень дивергенции по морфологическим параметрам (по расширенному набору признаков). Не была изучена филогеографическая структура представителей рода и не реконструирована история расселения видов в позднем Плейстоцене.

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

Степень разработанности темы исследования

Для описания внутриродовой 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 evermanni* (Kartavtseva, Vorontsov, 1992). Эта форма обитает парапатрично на крайнем юго-востоке ареала хомячка Эверсмманна.

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: ген цитохрома *b* (*cytb*), контрольный регион (D-loop). Показано наличие зоны интрогрессии между видом *Allocricetulus eversmanni* и формой «*pseudocurtatus*» на основе использования как ядерных, так и мтДНК маркеров. Подтвержден видовой статус видов рода *Allocricetulus*, которые, несмотря на невысокую степень выявляемых генетических различий, существенно отличаются по краниометрическим, цитогенетическим и поведенческим признакам при наличии определенной степени 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 изменчивостью, 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 эволюционную 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, *A. curtatus* включен в Красную книгу Республики Тыва со статусом 3 (Красная книга республики Тыва, 2019). *A. eversmanni* 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.

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 размножаются в виварии ИПЭЭ РАН. *A. curtatus* является удобным лабораторным объектом и может быть использован для изучения различных фундаментальных проблем биологии.

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 в GenBank (NCBI), что существенно расширило международную базу данных по исследуемой группе.

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, однако кариологические, поведенческие, морфологические различия в комплексе подтверждают видовой статус и *A. evermanni*, и *A. curtatus*. Форма «*pseudocurtatus*» по морфологическим и цитогенетическим признакам хорошо обособлена как от *A. evermanni*, так и от *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.

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 виварии ИПЭЭ РАН. Адаптировала привезенных животных к

содержанию в лаборатории. Лично автором были проведены гибридологический, кариологический и молекулярно-генетический анализы. Статистическая обработка полученных результатов была выполнена под руководством научного сотрудника зоологического музея МГУ В.С. Лебедева. Автором были написаны статьи по материалам диссертационной работы.

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, Turkey, 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 биокommunikации, 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.

Структура и объем работы

Диссертация состоит из следующих разделов: «Введение», 4 глав («Обзор литературы», «Материалы и методы», «Результаты», «Обсуждение и заключение»), «Выводы», списка использованной литературы и приложений. Работа изложена на 213 страницах, иллюстрирована 19 таблицами, 34 рисунками. Список литературы включает 221 наименование, в том числе 140 на иностранных языках. Приложение содержит 6 таблиц и 88 рисунков.

СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

В разделе «ВВЕДЕНИЕ» обоснованы актуальность темы, сформулированы цель и задачи исследования.

ГЛАВА 1. ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ

Обзор литературы представлен восемью разделами. Рассмотрены теоретические подходы к определению таких таксономических категорий как вид и подвид, далее приводятся сведения о систематическом положении видов рода *Allocricetulus*, их палеонтологических находках, истории описания, морфологических особенностях, географическом распространении и особенностях биологии.

ГЛАВА 2. МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Материал был собран во время полевых сезонов 2007–2019 гг. в России (Саратовская обл., Республика Тыва) и в Республике Казахстан, а также в Монгольской Народной республике (экспедиционным отрядом в составе Совместной Российско-Монгольской комплексной биологической экспедиции РАН). Из ряда локалитетов (Оренбургская, Омская области России) образцы тканей животных для молекулярно-генетического анализа были предоставлены коллегами.

В работе применен комплексный подход, включающий гибридологический, морфологический и молекулярно-генетический методы.

Экспериментальная гибридизация. Эксперименты проводили как на грызунах, непосредственно привезенных из природы, так и на особях 1–2-го лабораторного поколения. Родительские особи были отловлены: *A. curtatus* — в окрестностях озера Терехоль, Республика Тыва (Рис. 1, точка 55), 2009 г.; *A. evermanni* — в окрестностях села Дьяковка, Краснокутского р-на, Саратовской обл. (Рис. 1, точка 3), 2010 г.; *A. e. pseudocurtatus* — в песках Айгыркум в Зайсанской котловине в Восточно-Казахстанской области Республики Казахстан (Рис. 1, точка 49), 2012 г.

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». Всего в опытах по гибридизации использовано 14 самок и 15 самцов *A. curtatus*, 17 самок и 4 самца *A. evermanni*, одна самка *A. e. pseudocurtatus*, а также 5 самок и 4 самца гибридов F_1 , полученных от спаривания самца *A. evermanni* и самки *A. curtatus*. Опыты проводили в период максимальной суточной активности зверьков, при ссаживании на нейтральной территории под наблюдением экспериментатора. Самок ссаживали только в состоянии эструса. Для определения состояния рецептивности ежедневно исследовали вагинальные мазки по методике, описанной для джунгарского хомячка (Яковенко, 1974).

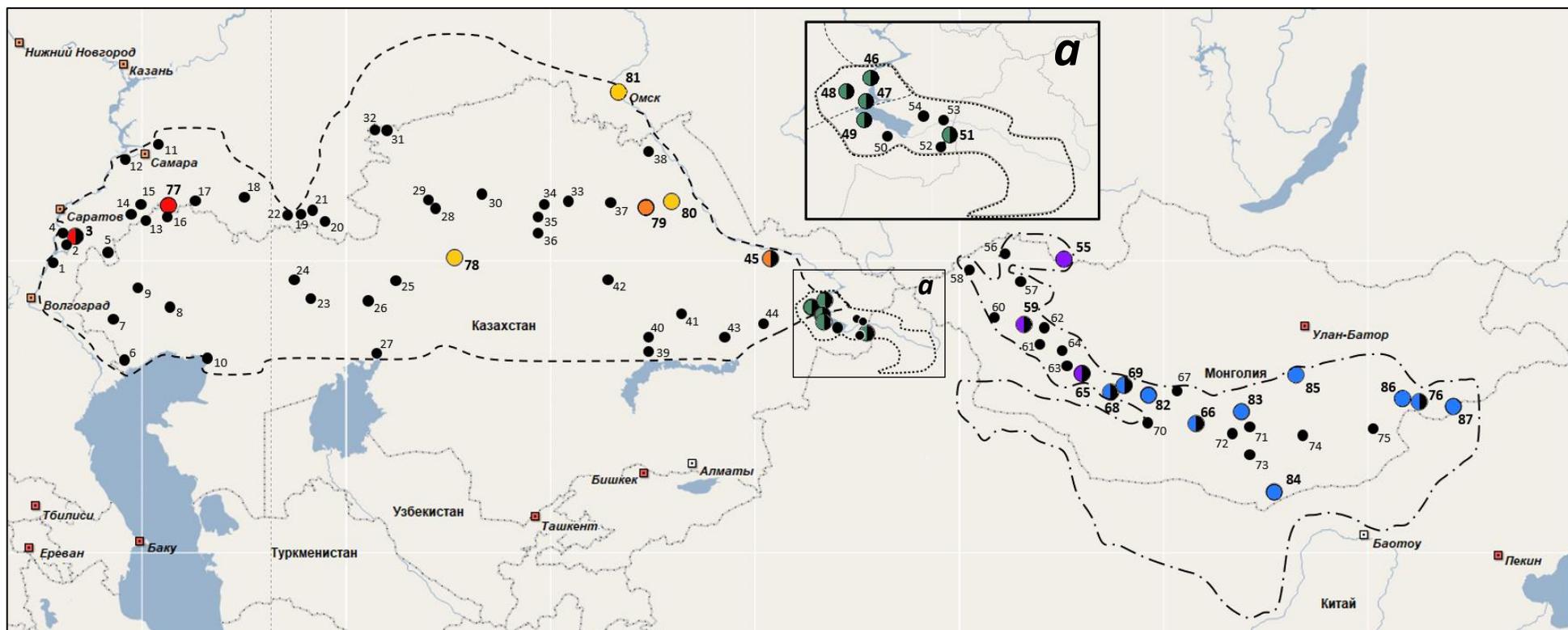


Рисунок 1. Ареалы *A. eversmanni* (— — —), *A. curtatus* (— · —), и *A. e. pseudocurtatus* (a).

Краниометрический анализ. Точки сбора выделены черным цветом.

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.

Молекулярно-генетический анализ. Точки сбора выделены разными цветами.

Группы популяций (SAMOVA) рода *Allocricetulus* на основе объединенной последовательности *cytb* и D- loop. AE1' — красным цветом (точки 3, 77), AE2' — оранжевым (45, 79), AE3' — желтым (78, 80, 81), AP' — зеленым (46–49, 50), AC1' — фиолетовым (55, 59, 65), AC2' — голубым (66, 68, 69, 76, 82–87).

Краниометрический анализ. Были изучены коллекции хомячков рода *Allocricetulus* Зоологического музея МГУ (ЗМ МГУ), Москва и Зоологического института РАН (ЗИН РАН), Санкт-Петербург. Выборка составила 160 черепов из 76 локалитетов (Рис. 1), для каждого черепа было проведено 28 измерений.

Использовали два альтернативных метода кластеризации: 1) поэкземплярная кластеризация методом максимального правдоподобия для выяснения количества и состава групп, составляющих генеральную совокупность данных и 2) выборочный иерархический кластерный анализ.

Молекулярно-генетический анализ. Объем исследованного материала — 142 экземпляра хомячков рода *Allocricetulus* из 25 локалитетов (Рис. 1). Все данные — оригинальные.

Выделение ДНК проводили с использованием набора реагентов Diatom DNA Prep 200 (ООО «Лаборатория Изоген», Москва, Россия) по инструкции производителя.

Для амплификации *cytb* (1128 п.н.) использованы праймеры L14728 (Lebedev et al., 2007) и H15985 (Ohdachi et al., 2001); D-loop (857 п.н.) — праймеры DL2 и H00651 (Xie, Zhang, 2005). Для амплификации ядерного гена GHR (862 п.н.) использовали праймеры cric-F и arvic-R (Lebedev et al., 2018a). Для интрона гена DBY1, локализованного на Y-хромосоме (635 п.н.) — праймеры DBY1-F и DBY1-R (Hellborg, Ellegren, 2003), соответственно.

Определение нуклеотидных последовательностей проводили на секвенаторе AB 3500 (Applied Biosystems, US) с использованием набора реагентов ABI PRISM® BigDye Terminator v.3.1 (Applied Biosystems, US). Исследования выполнены в Кабинете методов молекулярной диагностики ИПЭЭ РАН.

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.

Обработка данных молекулярно-генетического анализа. Полученные нуклеотидные последовательности выравнивали в программе BioEdit v7.2.5 (Hall, 1999), алгоритм ClustalW с коррекцией вручную. Сети гаплотипов (объединенная последовательность *cytb* и D-loop) и аллелей (GHR, DBY1) были построены в программе PopArt 1.7 методом Median Joining (Leigh, Bryant, 2015).

Филогенетические отношения между гаплотипами объединенной последовательности генов *cytb* и D-loop (1985 п.н.) реконструировали с помощью методов максимального правдоподобия (ML) с использованием программы IQ-TREE2 (Minh et al., 2020) и с помощью байесова анализа (алгоритм MCMC) в программе MrBayes 3.2.7 (Ronquist et al., 2012). Сходимость оценивали с помощью статистики ESS в Tracer 1.7 (Rambaut, Drummond, 2018). В программе Mega 11 (Tamura et al., 2021) были построены деревья отношений между гаплотипами методом связывания ближайшего соседа (NJ) по *r*-дистанциям и оценен уровень попарных различий между последовательностями для *cytb* (модель K2P).

Расчет времен дивергенции основных генетических линий хомячков рода *Allocricetulus* (на основе объединенной последовательности *cytb* и D-loop) проводили в программе *BEAST 1.8.4 (Drummond et al. 2012) (модель relaxed clock). Распределение скоростей эволюции было принято 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) (Poplavskaya et al., 2018b). Для визуализации результатов использовали программу FigTree 1.4.

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

Генетическая структура популяции. Пространственный анализ молекулярной дисперсии (SAMOVA) был проведен с помощью SAMOVA 1.0 (Duranloup et al., 2002). Этот подход определяет группы популяций, филогеографически однородные и максимально дифференцированные друг от друга. С использованием Arlequin 3.11 (Excoffier et al., 2005) были проведены анализы молекулярной дисперсии (AMOVA) для оценки вклада группировок разного ранга в существующее разнообразие.

Демографическая история. В программе Arlequin 3.11 были подсчитаны гаплотипическое (h_d) и нуклеотидное (π), а также значения статистик нейтральности: Tajima's D и Fu's F_s .

ГЛАВА 3. РЕЗУЛЬТАТЫ

Экспериментальная гибридизация. В контрольных опытах для *A. evermanni* и *A. curtatus* в результате 20 спариваний получено 18 выводков. В результате 39 спариваний между *A. evermanni*, *A. curtatus* и *A. e. pseudocurtatus* получено 7 гибридных выводков F_1 (Табл. 1).

Таблица 1. Результаты скрещиваний хомячков рода *Allocricetulus*: **a** — получение контрольных (зеленым цветом) и гибридных выводков F_1 , **б** — получение гибридных выводков F_2 . Цифрами обозначены: число спариваний / число выводков (количество детенышей в выводках).

a	♂ <i>A. curtatus</i>	♂ <i>A. evermanni</i>
♀ <i>A. curtatus</i>	11 / 10 выводков (3–7 детенышей)	11 / 3 выводка (4, 4, 4 детеныша)
♀ <i>A. evermanni</i>	22 / 2 выводка (1, 4 детеныша)	9 / 8 выводков (4–7 детеныша)
♀ <i>A. e. pseudocurtatus</i>	– / 1 выводок (9 детенышей)	– / 1 выводок (6 детенышей)
б	♂ F_1 (♂ <i>A. evermanni</i> × ♀ <i>A. curtatus</i>)	♀ F_1 (♂ <i>A. evermanni</i> × ♀ <i>A. curtatus</i>)
♀ <i>A. curtatus</i>	9 / 1 выводок (2 детеныша)	
♀ <i>A. evermanni</i>	10 / 2 выводка (3, 4 детеныша)	
♂ <i>A. curtatus</i>		3 / 1 выводок (4 детеныша)
♂ <i>A. evermanni</i>		26 / 1 выводок (1 детеныш)

В 55 спариваниях с участием гибридов первого поколения получено 5 выводков F_2 . Гибридные детеныши от детенышей родительских видов отличались массой тела при рождении, выживаемостью и меньшим весом по достижению половой зрелости от

родительских видов. Анализ синаптонемных комплексов показал, что у значительной части гамет гибридов F_1 выявились признаки пахитенного ареста (Гуреева и др., 2015). Полученные результаты говорят о начале формирования постзиготических барьеров между исследуемыми видами.

Краниометрический анализ. Результаты дискриминантного анализа показали, что области, занимаемые исследованными формами в пространстве первых двух канонических осей, незначительно перекрываются (Рис. 2). Результат *mcclus* равен трем, что соотносится с числом исследуемых групп *A. curtatus*, *A. evermanni* и *A. e. pseudocurtatus*.

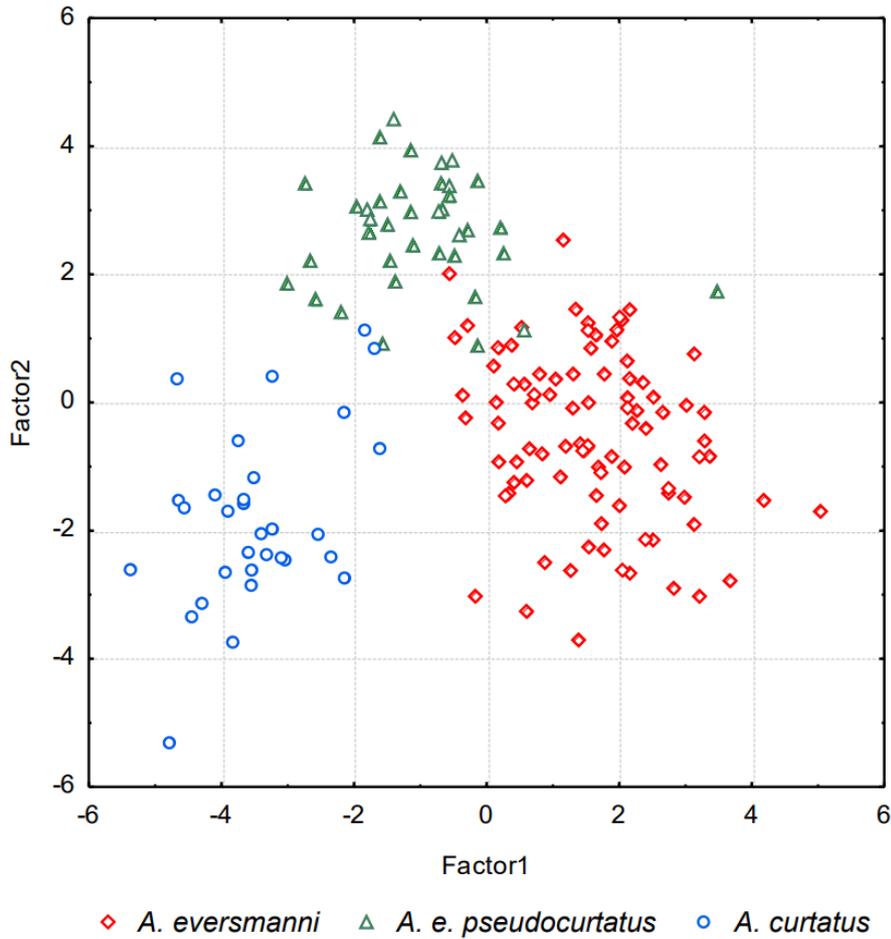


Рисунок 2. Распределение образцов хомячков рода *Allocricetulus* в пространстве главных компонент.

Хомячки рода *Allocricetulus* образуют два больших кластера на дендрограмме (Рис. 3), соответствующих *A. evermanni* (включая *A. e. pseudocurtatus*) и *A. curtatus* построенной по дистанциям Махаланобиса методом UPGMA. Кроме того, внутри кластера *A. evermanni* выделяется ряд близких подкластеров. Полученные краниометрические данные свидетельствуют о морфологической обособленности не только *A. curtatus* и *A. evermanni*, но и *A. e. pseudocurtatus*.

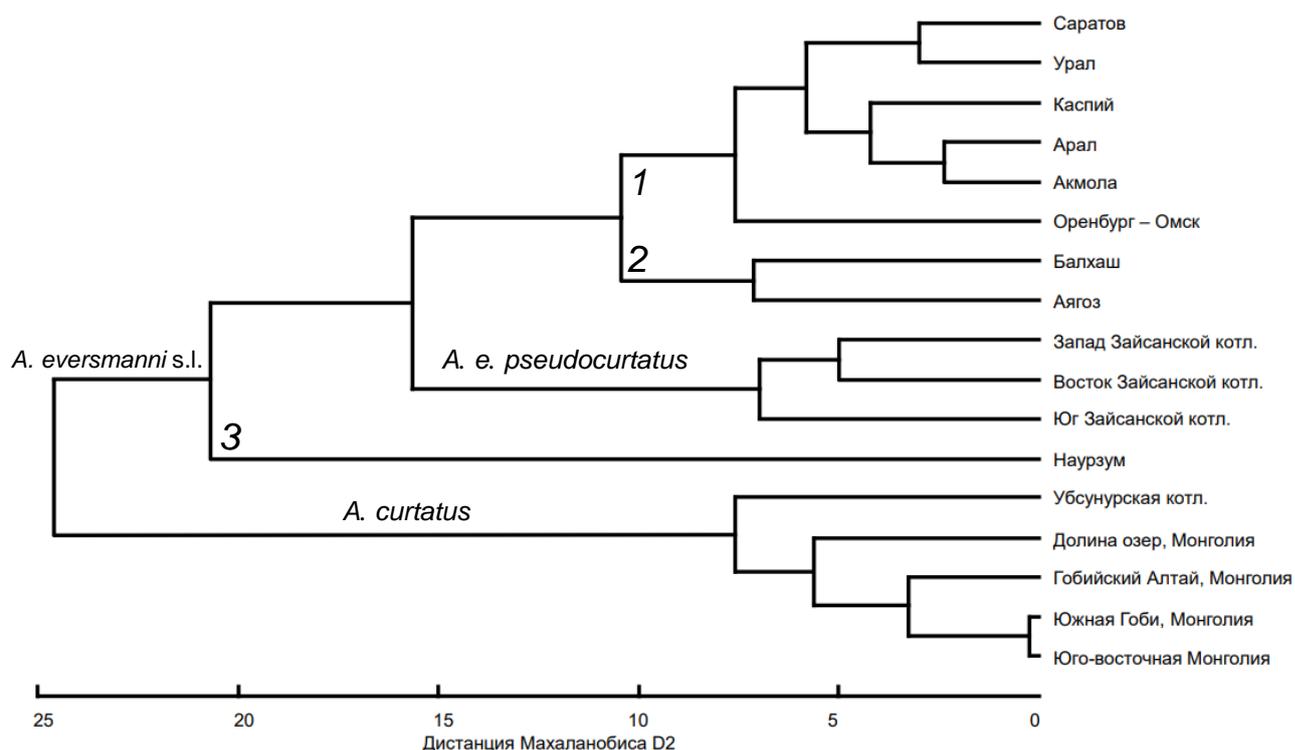


Рисунок 3. Дендрограмма сходства между хомячками рода *Allocricetulus*, построенная по дистанциям Махаланобиса методом UPGMA. Цифрами обозначены подкластеры *A. eversmanni*. Дополнительная информация указана на рисунке 1.

Филогеографическая структура рода *Allocricetulus*. Анализ проводили на основании объединенной последовательности *cytb* и D-loop мтДНК и двух ядерных генов: GHR и DBY1.

Общая длина выравнивания объединенных последовательностей *cytb* и D-loop составила 1985 п.н. Для 134 исследованных образцов рода *Allocricetulus* было обнаружено 67 гаплотипов. Для GHR — 862 п.н., 142 образца, 21 аллель; для DBY1 — 635 п.н., 55 образца, 2 аллели.

Анализ объединенной последовательности *cytb* и D-loop (Рис. 4) показывает четкое деление на три основные клады с высокой поддержкой, соответствующие группам *A. eversmanni* (AE), *A. curtatus* (AC) и *A. e. pseudocurtatus* (AP). Деревья гаплотипов, построенные методами BI, ML и NJ демонстрируют аналогичное деление на три основные клады с высокими поддержками, но с разным порядком ветвления.

Для сравнения уровня дивергенции с другими грызунами по: Bradley, Baker (2001), нами была определена генетическая дистанция (модель K2P), рассчитанная только по *cytb*. Наибольшая генетическая дистанция 2.3% выявлена между *A. curtatus* и *A. e. pseudocurtatus*, а наименьшая — 2.0% между *A. eversmanni* и *A. e. pseudocurtatus* и между *A. eversmanni* и *A. curtatus* — 2.1%. Такой уровень отличий (2.0–2.3%) незначителен и не соответствует видовому статусу для млекопитающих по Bradley, Baker (2001).

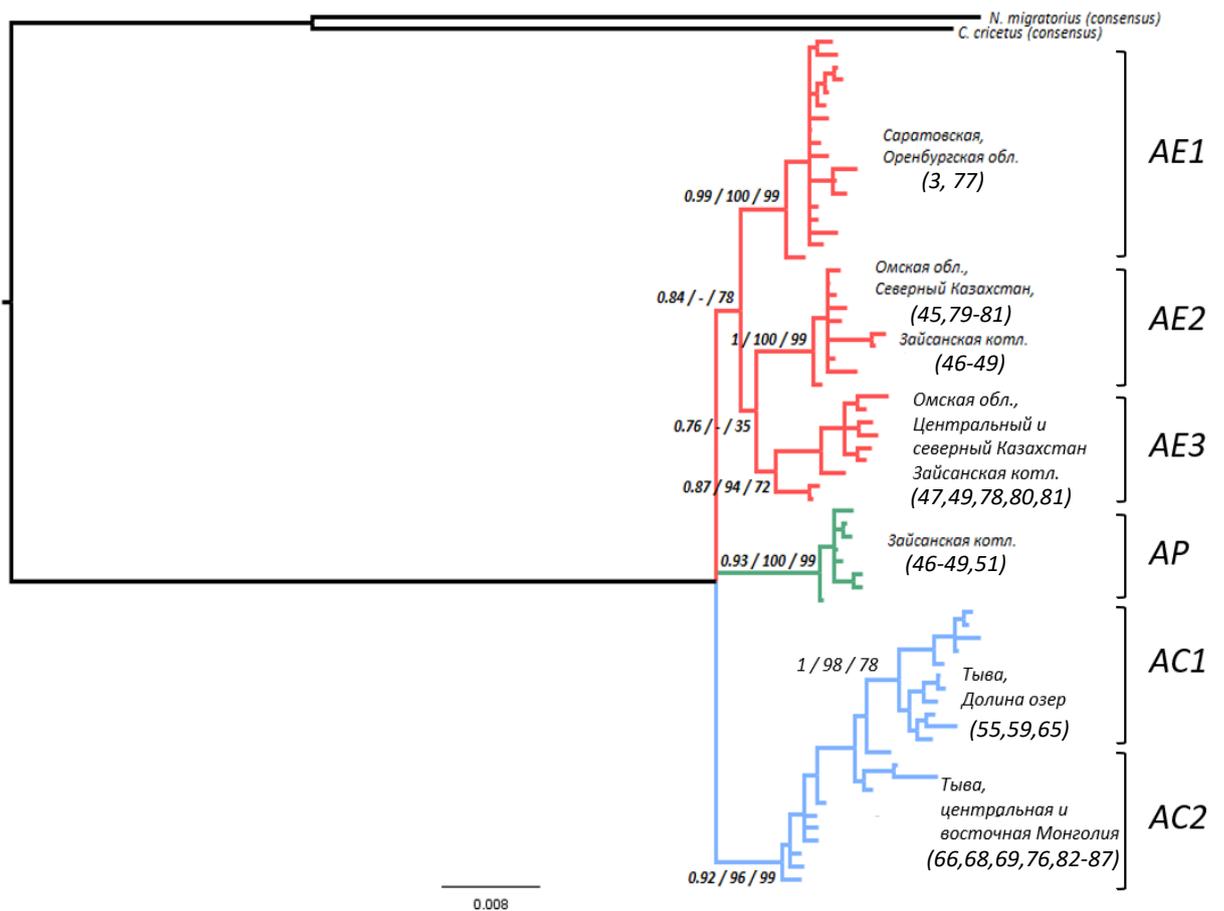


Рисунок 4. Филогенетическое дерево, построенное на основе анализа объединенных последовательностей *cytb* и D-loop (1985 п.н.). Топология показана в соответствии с деревом BI, поддержки узлов даны в следующем порядке: BI / ML / NJ. В скобках отмечены номера локалитетов на рисунке 1.

В свою очередь клада *A. evermanni* делится на три клады более низкого порядка (AE1, AE2, AE3) с высокой поддержкой (87–100%). Генетические дистанции между ними составляют всего 1.4%. Филогенетическая линия *A. curtatus* также образует две клады (AC1 и AC2) с поддержкой (100%), дистанция между которыми составляет 1.0%.

Клада AE1 объединяет гаплотипы из двух географических локалитетов саратовского Заволжья (Рис. 1, точка 3) и окрестностей г. Оренбург (Рис. 1, точка 77), и не включает гаплотипы из других регионов. Клады AE2 и AE3 включают гаплотипы хомячков, обитающих симпатрично на территории Омской области (Рис. 1, точка 81), центральных (Рис. 1, точка 78), северных (Рис. 1, точки 79, 80) и восточных районов Казахстана (Рис. 1, точка 45).

Последовательности *A. e. pseudocurtatus* (AP) образуют единую обособленную кладу. Показатели генетического разнообразия внутри этой клады очень низкие — обнаружено 8 гаплотипов у 45 образцов. Все образцы, имеющие последовательности, относящиеся к этой кладе, были собраны с ограниченной территории Зайсанской котловины (Рис. 1a). Важно отметить, что еще 11 особей, отловленных на территории

Зайсанской котловины, имели гаплотипы, относящиеся к подкладам АЕ2 и АЕ3 клады АЕ, т.е. *A. evermanni*.

Разделение единой предковой формы на две основные филогруппы (АЕ — предковой для *A. evermanni* s. lato и АС — предковой для *A. curtatus*) произошло около 120 000 л.н. (Табл. 2, Рис. 5), а несколько позже (~ 102 000 л.н.) произошло обособление от ветви АЕ формы, предковой для *A. e. pseudocurtatus* (АР). Следующим по времени событием явилось дальнейшее разделение внутри филогруппы *A. evermanni* (~ 79 000 л.н., отделение восточно-казахстанской клады АЕ3). Примерно 69 000 л.н. линия *A. curtatus* разделилась на клады АС1 и АС2. А чуть позже (~ 67 000 л.н.) у *A. evermanni* произошло разделение линии АЕ1 / АЕ2 на две соответствующие группы. Начало времени дивергенции клад АЕ1, АЕ2, АЕ3 и АС1, АС2 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 АР. Дальнейшая дивергенция митохондриальных линий представителей рода *Allocricetulus* и формирование их современного разнообразия в основном приходится на время после окончания LGM.

Таблица 2. 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)
АЕ / АС	1	120.2 (212.0 – 49.7)
АЕ / АР	0.43	102.0 (175.6 – 37.6)
АЕ3 / (АЕ1+АЕ2)	0.97	79.1 (142.0 – 30.4)
АР	1	29.2 (60.3 – 10.3)
АЕ1 / АЕ2	0.83	66.5 (122.5 – 28.0)
АС1 / АС2	1	69.0 (131.7 – 30.0)
АС1	1	47.5 (89.0 – 19.4)
АС2	1	25.1 (52.9 – 7.6)
АЕ1	1	29.0 (59.2 – 11.7)
АЕ2	1	32.2 (62.1 – 10.8)
АЕ3	1	43.9 (84.3 – 17.9)

По результатам анализа SAMOVA было сформировано 6 популяционных выборок (FCT=0.61) на основе объединенной последовательности *cytb* и D-loop (Рис. 1). Результат AMOVA с использованием такого набора популяций в группах показал, что большая дисперсия обнаружена между группами — 68% (p < 0.000) (Рис. 6б). В выборку АЕ1' вошли особи пойманные в саратовском Заволжье и Оренбургской обл.; АЕ2' — в восточном Казахстане; АЕ3' — в Омской обл., в центральном и восточном Казахстане; АР' — в Зайсанской котловине, АС1' — в Тыве, в Долине озер в Монголии; АС2' — в центральной и восточной Монголии. Только две популяционные выборки АЕ1' и АР' полностью соответствуюткладам на филогенетическом дереве АЕ1 и АР (Рис. 4).

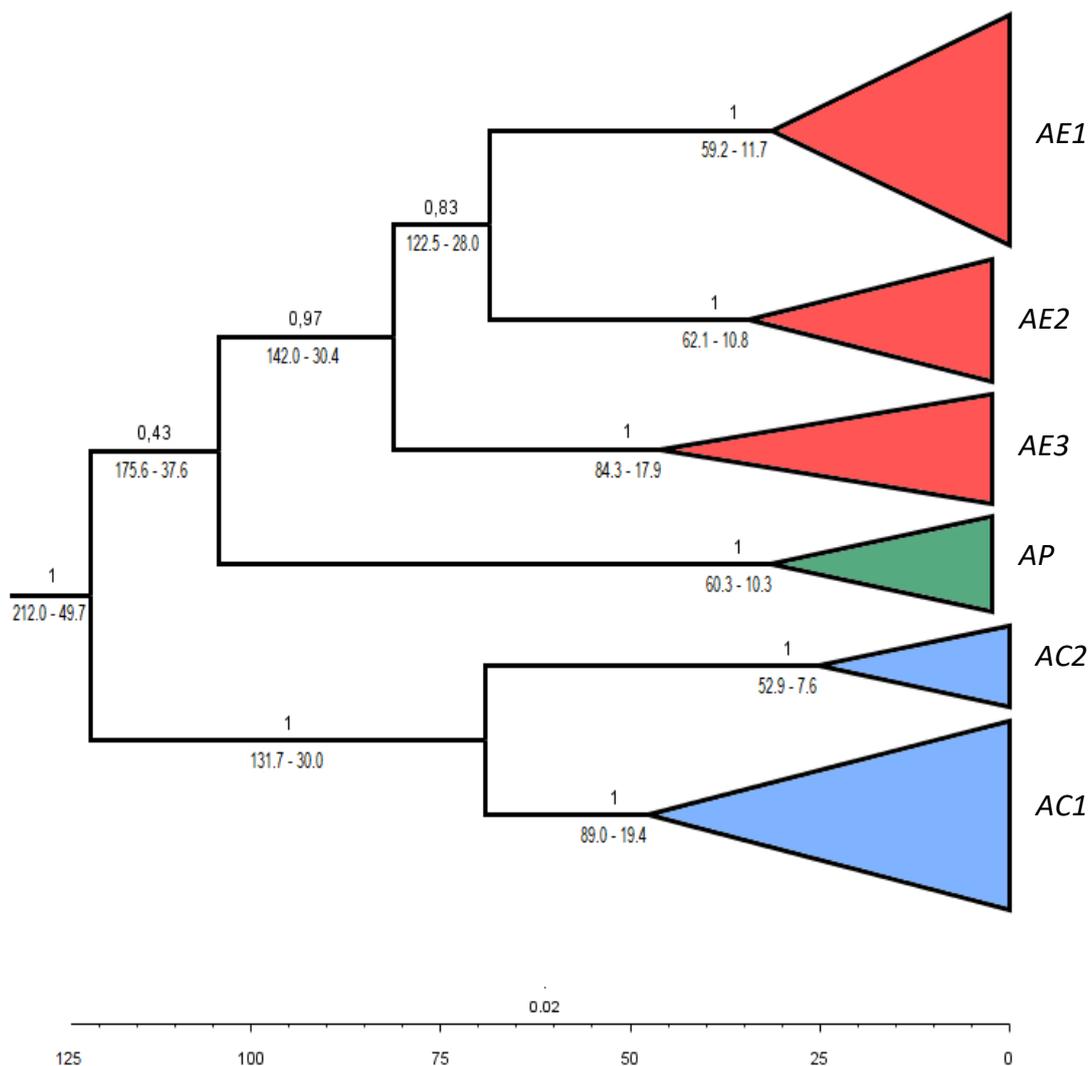


Рисунок 5. Филогенетические отношения *Allocricetulus*, основанные на байесовском анализе гаплотипов *cytb* мтДНК (*BEAST). Над ветвями показаны апостериорные вероятности, под ветвями — 95% HPD. Временная шкала в тыс. лет.

Уровень гаплотипического разнообразия (hd) в крупных выборках (виды и популяционные выборки — выделенные при помощи SAMOVA) оказался достаточно высоким (0.800–1.000) (Табл. 3), за исключением *A. e. pseudocurtatus*, где он составил 0.784.

Уровень нуклеотидного разнообразия (π) в крупных выборках самым низким оказался в выборке AE3' из центрального, восточного Казахстана и Омской обл. (0.001) (Табл. 3) (Рис. 1, точки 78, 80, 81), но для всей выборки *A. evermanni* π существенно выше — 0.008.

Показатели статистик нейтральности Tajima's D и Fu's Fs имеют достоверно отрицательное значение ($p < 0.05$) для AE1' (Табл. 3), что указывает на ее недавнюю экспансию. Достоверно отрицательные значения были отмечены и для некоторых других групп.

Таблица 3. Генетическое разнообразие внутри видов и популяционных выборок, показатели статистик нейтральности. n — размер выборки; H — количество гаплотипов; SD — стандартное отклонение. Значимые величины статистик нейтральности выделены жирным шрифтом.

Виды / популяционные выборки	n	H	hd ± SD	π ± SD	Tajima's D	Fu's Fs
<i>A. eversmanni</i> (AE)	55	29	0.905 ± 0.032	0.008 ± 0.004	-0.408	-1.940
AE1'	36	18	0.800 ± 0.068	0.002 ± 0.001	-2.254	-8.585
AE2'	13	7	0.846 ± 0.085	0.008 ± 0.005	1.293	4.147
AE3'	6	4	0.800 ± 0.172	0.001 ± 0.001	-1.408	0.022
<i>A. e. pseudocurtatus</i> (AP=AP')	57	17	0.784 ± 0.053	0.007 ± 0.004	-0.691	4.099
<i>A. curtatus</i> (AC)	23	22	0.996 ± 0.014	0.008 ± 0.004	-0.614	-8.306
AC1'	13	12	0.987 ± 0.035	0.006 ± 0.003	-0.516	-3.083
AC2'	10	10	1.000 ± 0.045	0.006 ± 0.003	-0.656	-2.965

При разделении всей выборки на три группы: *A. eversmanni*, *A. e. pseudocurtatus* и *A. curtatus* показатели вклада изменчивости (AMOVA) для между- и внутрипопуляционной компонент оказались почти равны (Рис. 6а). При разделении всей выборки на 6 групп на основании SAMOVA наибольший вклад вносит дисперсия между группами (Рис. 6б). При делении *A. eversmanni* на AE1', AE2', AE3' (Рис. 6в) наибольший вклад вносят различия между группами, что может говорить выраженной географической структуре, в отличие от *A. curtatus* (AC1' и AC2'), где больший вклад — различия внутри популяций (Рис. 6г).

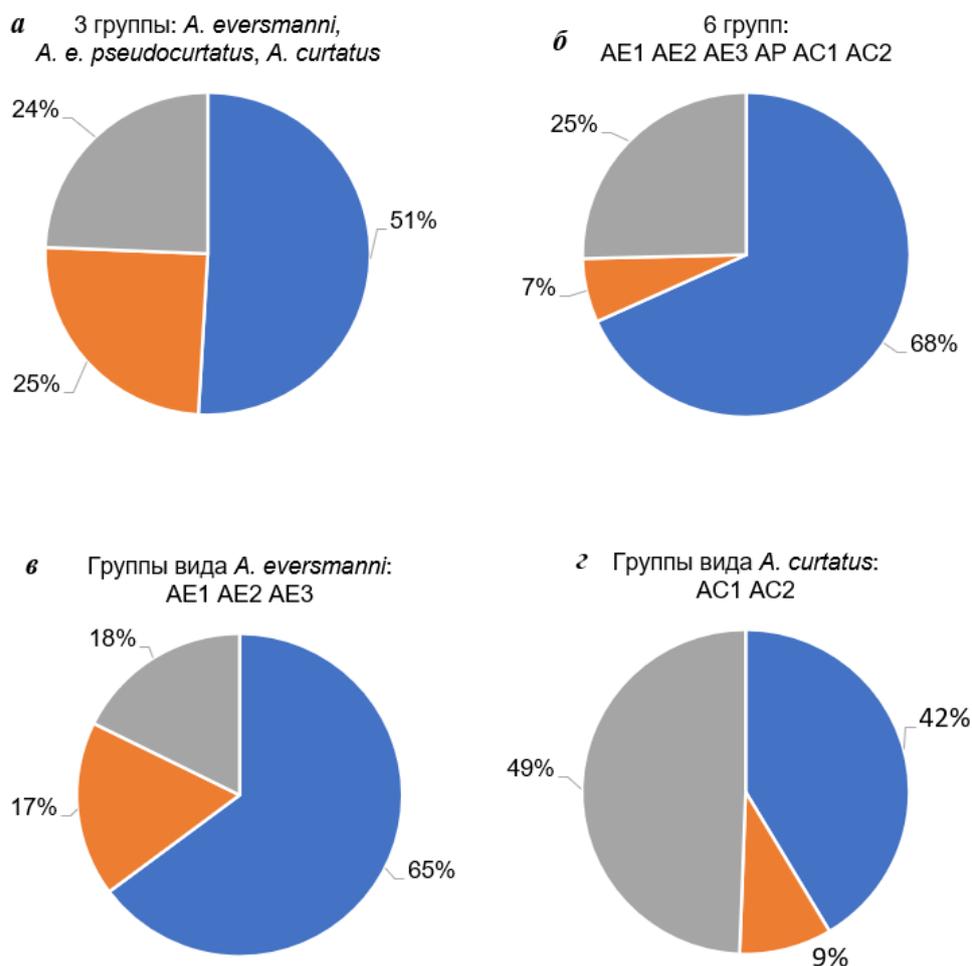


Рисунок 6. Результаты анализа компонент изменчивости объединенной последовательности *cytb* и D-loop (AMOVA). Синим цветом — между группами, оранжевым — между популяциями внутри группы, серым — внутри популяций.

Изменчивость ядерных маркеров.

Анализ медианной сети, построенной по последовательностям гена GHR, показал, что существуют две группы аллелей: группа *A. evermanni* (Рис. 7, префиксы е, ер) (особи с территории Саратовской, Оренбургской, Омской областей, Казахстана и Зайсанской котловины) и группа *A. curtatus* (Рис. 7, префиксы рс, р, с) (особи с территории Зайсанской котловины, Тывы и Монголии). Хомячки, пойманные на территории Зайсанской котловины (типичное местообитание *A. e. pseudocurtatus*) в большинстве случаев объединяются с *A. curtatus*. На территории восточного Казахстана (Рис. 1, точка 80) обнаружена аллель (Рис. 7, е11), которая ближе к группе *A. curtatus*.

На западе Зайсанской котловины обнаруживаются особи с ядерным геномом характерным как для *A. evermanni*, так и для *A. curtatus* (Рис. 1, точки 46–48, Табл. 4), что может говорить о наличии процесса интрогрессии в этой области.

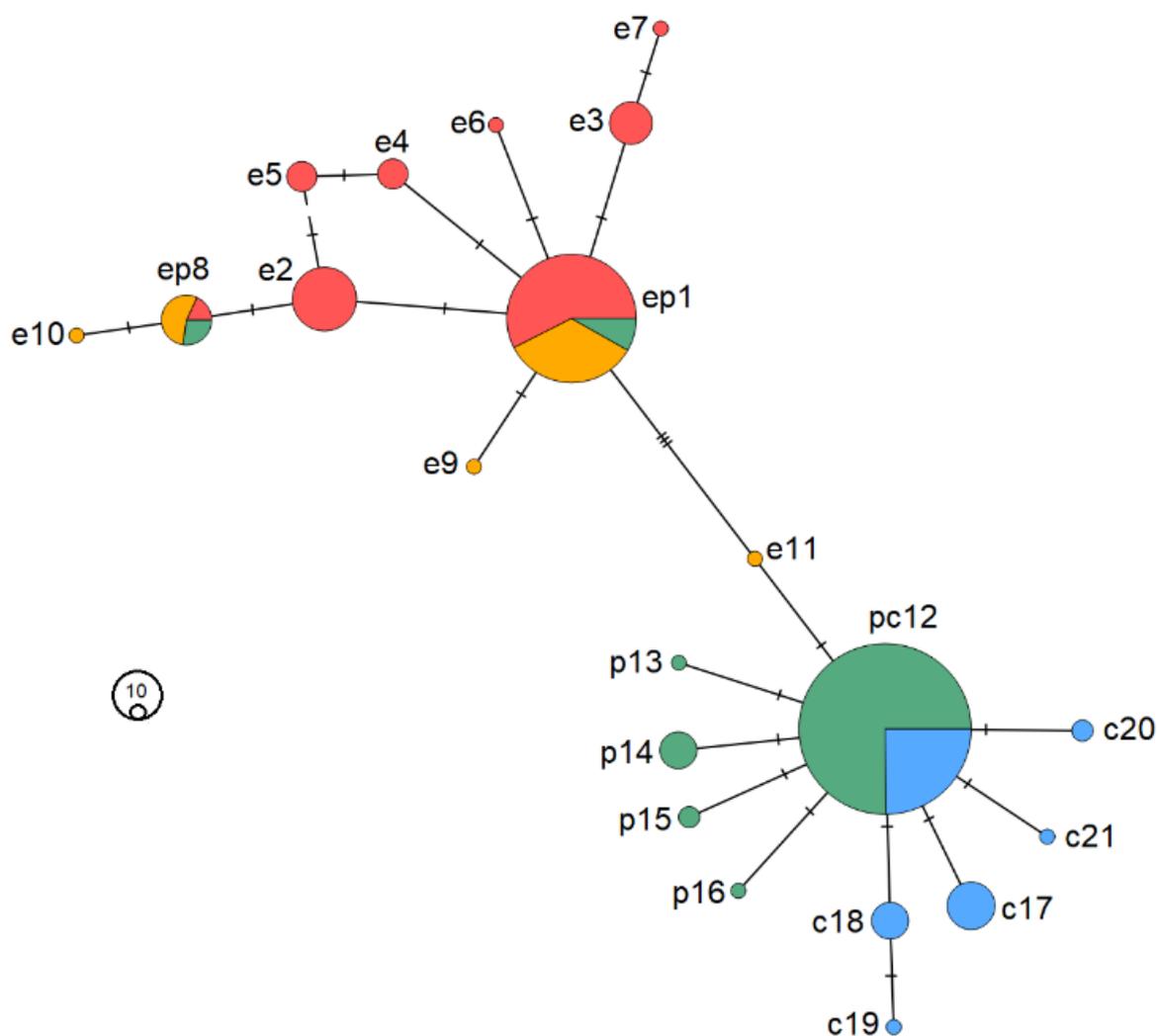


Рисунок 7. Медианная сеть аллелей гена GHR хомячков рода *Allocricetulus*. Размер кружков пропорционален распространенности гаплотипа.

Красным цветом — Саратовская обл., Оренбургская обл.; оранжевым — Омская обл., Казахстан; зеленым — Зайсанская котл.; голубым — Монголия.

Анализ одного из генов Y-хромосомы DBY1 (Рис. 8) показал, что существуют всего две аллели: 1 — характерные для *A. evermanni* (АЕ) (особи с территории Саратовской, Оренбургской, Омской областей, Казахстана и Зайсанской котловины) и 2 — для *A. curtatus* (АС) (особи с территории Зайсанской котловины, Тывы и Монголии). При этом хомячки, пойманные на территории Зайсанской котловины (типовое местообитание *A. e. pseudocurtatus*) объединяются опять же с *A. curtatus*, как и в случае с геном GHR. Среди 20 особей (для которых проанализирован ген DBY1), пойманных на западе Зайсанской котловины (Табл. 4), был обнаружен всего один зверек с аллелью характерной для *A. evermanni* (Рис. 1, точка 47, Табл. 4, Тассай), а также 4 хомячка с мтДНК *A. evermanni* и яДНК *A. curtatus* (Рис. 1, точка 49, Табл. 4, Айгыркум).

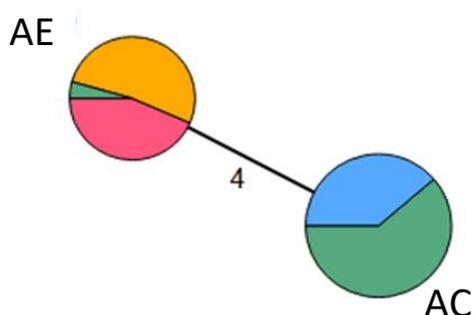


Рисунок 8. Медианная сеть аллелей гена DBY1 хомячков рода *Allocricetulus*.

Размер кружков пропорционален распространенности гаплотипа.

Красным цветом — Саратовская обл., Оренбургская обл.; оранжевым — Омская обл., Казахстан; зеленым — Зайсанская котл.; голубым — Монголия.

По данным молекулярно-генетического анализа на территории Зайсанской котловины обитают как *A. evermanni* (по мтДНК и яДНК) (Рис. 1, точка 47, Табл. 4, Тассай), так и особи гибридного происхождения с мтДНК *A. e. pseudocurtatus* и яДНК *A. evermanni* (Рис. 1, точка 48, Табл. 4, Кокпекты) и некоторое количество особей мтДНК *A. evermanni* и с аллелями яДНК *A. curtatus* (Рис. 1., точка 46, 47, 49, Табл. 4, Бухтарма, Тассай, Айгыркум). Следовательно, это территория, на которой происходила интрогрессия между *A. evermanni* и *A. e. pseudocurtatus*. Возможно, взаимная интрогрессия происходит и сейчас, так как в настоящее время ареалы *A. evermanni* и *A. e. pseudocurtatus* парапатричны.

Таблица 4. Результаты типирования образцов рода *Allocricetulus* на территории Зайсанской котловины по гаплотипам объединенной последовательности *cytb*, D-loop; по аллелям GHR и DBY1. АЕ — гаплотипы / аллели характерные для *A. evermanni*; АР — для *A. e. pseudocurtatus*; АС — для *A. curtatus*.

Локалитет (номер на рис. 1)	количество	мтДНК	яДНК	
			GHR	DBY1
Кокпекты (48)	1	АЕ	АЕ	-
	2	АР	АЕ	-
Бухтарма (46)	4	АР	АС	
	1	АЕ	АС	
Тассай (47)	4	АР	АС	АС
	1	АР	АС	-
	2	АЕ	АС	-
	1	АЕ	АЕ	АЕ
	1	АЕ	АЕ+АС	

Айгыркум (49)	10	AP	AC	AC
	4	AE	AC	AC
	21	AP	AC	-
	1	AE	AC	-
Майкапчигай (51)	1	AP	AC	AC

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 *A. evermanni* и *A. curtatus* составляет 2.0%. Время дивергенции — около 120 000 л.н. За такой непродолжительный период времени чаще всего отмечается формирование филогеографической структуры внутри вида, чем формируются новые виды. 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 хомячков рода *Allocricetulus* — 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).

Два вида хомячков рода *Allocricetulus* относятся к «молодым» видам со значительными хромосомными перестройками. Различия между кариотипами *A. curtatus* и *A. evermanni* определяются не менее чем четырьмя робертсоновскими перестройками (слияниями и транслокациями) (Romanenko et al., 2013). В кариотипе *A. curtatus* $2n=20$ хромосом, а *A. evermanni* — 26 хромосом. В диссертационном исследовании 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). Уже очевидна определенная степень сформированности постзиготических механизмов у этих видов. Кроме того, выявленный в работе уровень краниометрических 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, мы считаем, что более верно называть его формой

«pseudocurtatus», которая по митохондриальным маркерам несколько (но не сильно) ближе к *A. evermanni*, а по ядерным к *A. curtatus*. В настоящее время эта форма парапатрична 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. В пользу этого сценария говорит и наличие краниометрических различий между формой «pseudocurtatus» и *A. evermanni* и *A. curtatus*. Однако в настоящее время форма «pseudocurtatus» парапатрична с *A. evermanni*. Исходя из полученных генетических данных можно предположить: на западе Зайсанской котловины в зоне гибридизации встречаются как собственно *A. evermanni*, так и форма «pseudocurtatus», равно как и гибридные особи.

В свете всего вышесказанного был построен возможный сценарий формирования структуры рода *Allocricetulus*. Были созданы палеоклиматические реконструкции ареалов исследуемых видов за последние 120 000 лет в программе MAXENT 3.4.4 (Phillips et al., 2006) д.б.н., профессором Г.И. Шенбротом. По ним можно предположить флуктуации ареалов этих видов в те или иные исторические периоды.

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. 9), а несколько позже произошло обособление формы, предковой для формы «pseudocurtatus» (AP). По мтДНК (*cytb*) эта форма обособилась от ветви предковой для *A. evermanni* (AE).

В этот период (межледниковье) оптимальные биотопы для обитания видов рода, существовали на территориях, выходящих за пределы их современного ареала. Так палеонтологические находки *A. evermanni* 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»). Но дальше (за пределы указанных территорий) 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. 10) до максимального сокращения в LGM, 20 000 л.н. (Рис. 11). В течение этого достаточно продолжительного периода формировались и отдельные ныне существующие филогруппы

как *A. evermanni* (AE1, AE2, AE3), так и *A. curtatus* (AC1, AC2). Начало времени дивергенции клад AE1, AE2, AE3, AC1 и 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 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. Как мы уже отметили выше, максимальное сокращение ареалов современных видов и формы произошло примерно 20 000 л.н. во время LGM (Рис. 11). В этот период палеонтологическая летопись *A. evermanni* также становится гораздо более бедной. А с окончанием LGM и началом потепления ареалы видов начали резко расширяться, распространившись на максимальную площадь во время или ближе к концу температурного оптимума голоцена (Рис. 12), ареалы *A. evermanni* и формы «pseudocurtatus» объединились и между ними стала возможна интрогрессия мтДНК, которая вероятно продолжается и в настоящее время.

Статистики Tajima и Fu, определенные для отдельных клад *A. evermanni* (в частности, для западной — AE1' и одной из восточных — AE3') и *A. curtatus* (AC), имеют отрицательные значения и в большинстве случаев достоверны, что соответствует состоянию роста численности. Однако иная картина прослеживается для восточной филогруппы *A. evermanni* (AE2') и формы «pseudocurtatus» (AP), что свидетельствует об отсутствии роста численности. Сейчас этот вид занесен в 5 региональных Красных книг как редкий вид или вид с неизвестной численностью.

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*.

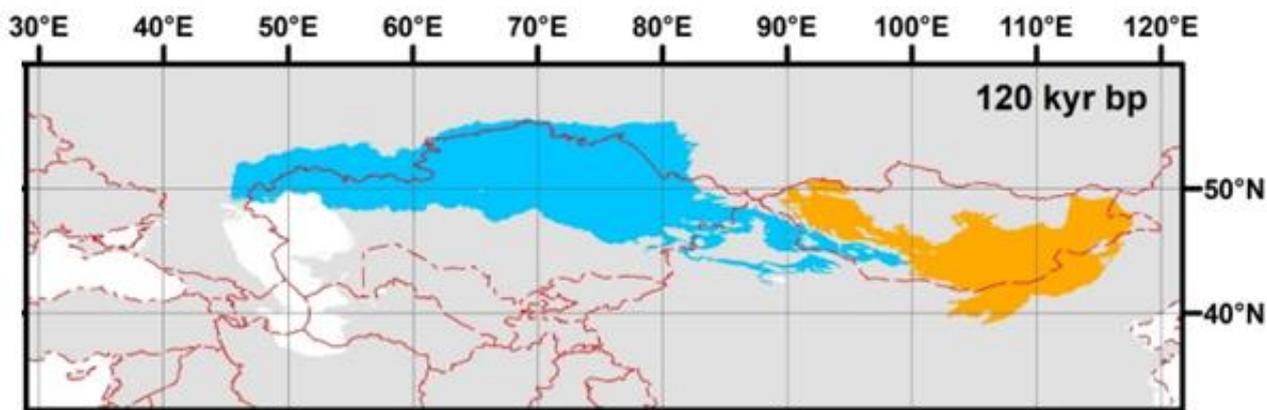


Рисунок 9. Модель ареала рода *Allocricetulus* для 120 тыс. лет.

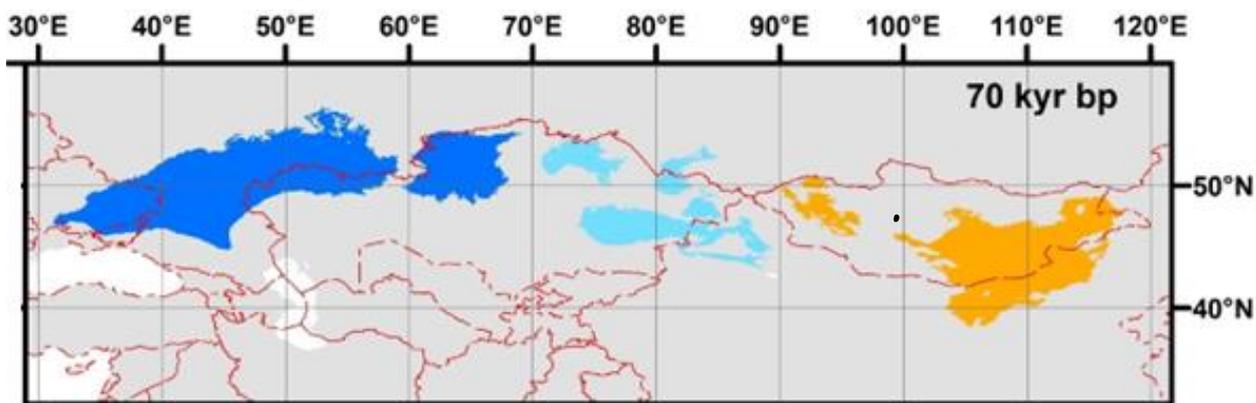


Рисунок 10. Модель ареала рода *Allocricetulus* для 70 тыс. лет.

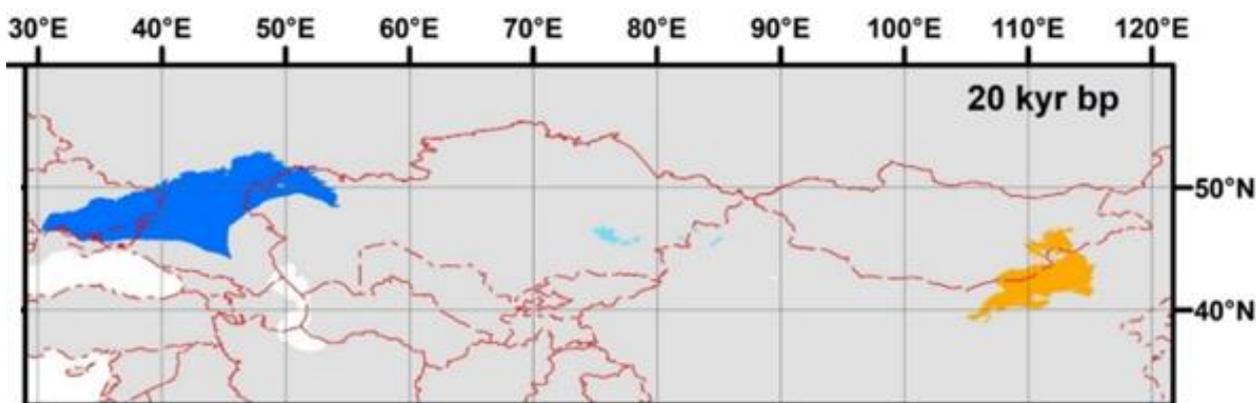


Рисунок 11. Модель ареала рода *Allocricetulus* для 20 тыс. лет.

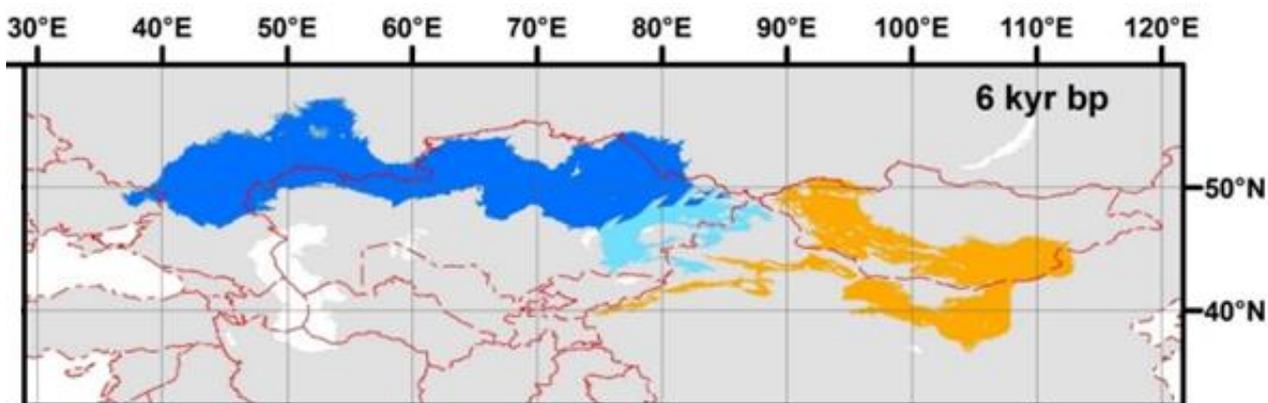


Рисунок 12. Модель ареала рода *Allocricetulus* для 6 тыс. лет.

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*» возникла 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 Исидоровича Шенброта.

И спасибо моему супругу, Гурееву Сергею Юрьевичу. Без него я бы не справилась. Работа выполнена при поддержке грантов РФФИ 19-34-90059 и 20- 04- 00102а.

СПИСОК РАБОТ, ОПУБЛИКОВАННЫХ ПО ТЕМЕ ДИССЕРТАЦИИ

Статьи, опубликованные в изданиях, рекомендованных Высшей аттестационной комиссией при Министерстве образования и науки Российской Федерации:

1. Ушакова, М.В. Особенности зимней спячки хомячка Эверсмана (*Allocricetulus evermanni* Brandt, 1859) из Саратовского Заволжья / М.В. Ушакова, Н.Ю. Феоктистова, Д.В. Петровский, **А.В. Гуреева**, С.В. Найденко, А.В. Суров // Поволжский экологический журнал. – 2010. – № 4. – С. 415–422.
2. Феоктистова, Н.Ю. Прекопуляционные хемокоммуникативные механизмы репродуктивной изоляции у хомячков рода *Phodopus* / Н.Ю. Феоктистова, С.В. Гуреев, **А.В. Гуреева**, С.В. Найденко // Сенсорные системы. – 2011. – Т. 25, № 1. – С. 86–92.
3. **Гуреева, А.В.** Дифференциация видов эверсмановых 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.
4. 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.
5. **Гуреева, А.В.** Географическая изменчивость краниологических признаков у эверсмановых 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.

Материалы и тезисы конференций:

1. **Гуреева, А.В.** Сезонные особенности поведенческого и гормонального ответов джунгарского хомячка (*Phodopus sungorus*) на биологически значимые экскретыв своего вида / А. В. Гуреева, Н. Ю. Феоктистова // Материалы Конференции молодых сотрудников и аспирантов Института проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова «Актуальные проблемы экологии и эволюции в исследованиях молодых ученых». – Москва, 10–11 апреля 2008 г. – С. 106.
2. Feoktistova, N.Yu. The hormonal response to conspecific chemical signal as an indicator of seasonal reproduction dynamics in species of the genus *Phodopus* / N.Yu. Feoktistova, M.V. Kropotkina, **A.V. Gureeva** // Abstracts of 11–th International conference “Rodens et Spatium” on rodent biology. – Myshkin, Russia, July 24–28, 2008. – P. 118.
3. Феоктистова, Н.Ю. Прекопуляционные хемокоммуникативные механизмы изоляции у хомячков рода *Phodopus* / Н.Ю. Феоктистова, С.Ю. Гуреев, **А.В. Гуреева** // Материалы конференции «Целостность вида у млекопитающих (изолирующие барьеры и гибридизация)». – Петергоф, 12–17 мая, 2010 г. – С. 91.

4. **Gureeva, A.V.** The cases of parodontosis and ectopia in Eversmann's hamster (*Allocricetulus evermanni*) in nature and in captivity / Anna V. Gureeva, N.Yu. Feoktistova, G.A. Klevezal // Abstracts of 12-th International conference "Rodens et Spatium" on rodent biology. – Zonguldak, Turkiye, July 19–23, 2010. – P. 121.
5. **Гуреева, А.В.** Случаи пародонтоза и эктопии у хомячка Эверсмана (*Allocricetulus evermanni*) в природе и неволе/ А.В. Гуреева, Г.А. Клевезаль, Н.Ю. Феоктистова // Материалы международного совещания «Териофауна России и сопредельных территорий». – Москва, 1–4 февраля 2011 г. – С. 132.
6. Феоктистова, Н.Ю. Адаптивные стратегии зимней биологии и репродукции у хомячков рода *Allocricetulus* (Cricetinae, Rodentia) / Н.Ю. Феоктистова, Е.В. Кузнецова, **А.В. Гуреева**, С.В. Найдено // Материалы научной конференции «Поведение и поведенческая экология млекопитающих». – Черноголовка, 14–18 апреля 2014 г. – С. 133.
7. Feoktistova, N.Yu. Population of Common hamster in Russia: data over the last decades / N.Yu. Feoktistova, M.V. Kropotkina, **A.V. Gureeva**, P. L. Bogomolov, A.V. Surov // 21st Annual meeting of the International hamster workgroup. – Frankfurt and Gelnhausen, Germany, 14–16 November 2014. – P. 25.
8. Feoktistova, N.Yu. Seasonal biology of Mongolian hamster (*Allocricetulus curtatus*) and Eversman hamster (*Allocricetulus evermanni*) / N.Yu. Feoktistova, E.V. Kuznetsova, M.V. Kropotkina, **A.V. Gureeva**, A.V. Surov // Proceedings of the international conference "Ecosystems of Central Asia Under Current Condition of Socio – Economic Development". – Ulaanbaatar, Mongolia, 8–10 September 2015. – V. 1. P. 311–314.
9. Феоктистова, Н.Ю. Особенности прекопуляционной репродуктивной изоляции у ряда видов подсемейства Cricetinae / Н.Ю. Феоктистова, **А.В. Гуреева**, Е.В. Поташникова, Н.С. Поплавская, М.В. Кротопкина, Е.В. Кузнецова // Материалы конференции «Структура вида у млекопитающих». – Москва, 21–23 октября 2015 г. – С. 80.
10. **Гуреева, А.В.** Механизмы репродуктивной изоляции у видов рода *Allocricetulus* / **А.В. Гуреева**, М.В. Кротопкина, Н.Ю. Феоктистова // Материалы международного совещания «Териофауна России и сопредельных территорий». – Москва, 1–5 февраля 2016 г. – С. 98.
11. Feoktistova, N.Yu. Reproductive isolation and speciation in Eversmann hamsters (Genus *Allocricetulus* Argypulo, 1932) / N.Yu. Feoktistova, **A.V. Gureeva**, M.V. Kropotkina, E.V. Kuznetsova, A.V. Surov // Abstracts of the 9th International Symposium of Integrative Zoology. – Xining, China, 27–31 August 2017. – P. 70–71.
12. **Гуреева, А.В.** Дифференциация рода *Allocricetulus* Argypulo, 1932 (Cricetidae, Rodentia) / А.В. Гуреева, В.С. Лебедев, Н.Ю. Феоктистова // Материалы III Международной конференции «Современные проблемы биологической эволюции» к 130-летию со дня рождения Н.И. Вавилова и 110-летию со дня основания Государственного Дарвиновского музея. – Москва, 16-20 октября 2017 г. – С. 28.

13. Surov, A.V. Formation of reproductive isolation in hamsters (Cricetinae) in alloparty / A.V. Surov, N.Yu. Feoktistova, M.V. Kropotkina, E.V. Potashnikova, **A.V. Gureeva**, E.V. Kuznetsova // Abstracts of 6–th International conference of rodent biology and managemet and 16th Rodens et Spatium. – Potsdam, Germany, 3–7 September 2018. – P. 60.

14. **Гуреева, А.В.** Эверсманновы хомячки, проблема молодых видов. Данные морфологии, гибридизации, генетики / А.В. Гуреева, В.С. Лебедев, Н.Ю, Феоктистова // Материалы конференции с международным участием «Млекопитающие в меняющемся мире: актуальные проблемы териологии. – Москва, 14–18 марта 2022 г. – С. 90.