ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ, 2020, том 99, № 12, с. 1424–1433

УДК 599.323.4

ГЕОГРАФИЧЕСКАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ КРАНИОЛОГИЧЕСКИХ ПРИЗНАКОВ У ЭВЕРСМАННОВЫХ ХОМЯЧКОВ И ТАКСОНОМИЧЕСКАЯ СТРУКТУРА РОДА *ALLOCRICETULUS* (CRICETIDAE)

© 2020 г. А. В. Гуреева[a], *, В. С. Лебедев[b], **, Н. Ю. Феоктистова[a], А. В. Суров[a]

[a] *Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН, Ленинский проспект, 33, Москва, 119071 Россия*

[b] *Зоологический музей Московского государственного университета им. М.В. Ломоносова, ул. Большая Никитская, 2, Москва, 125009 Россия*

**e-mail: anngureeva@gmail.com*

***e-mail: wslebedev@mail.ru*

Поступила в редакцию 18.04.2020 г.
После доработки 06.06.2020 г.
Принята к публикации 10.06.2020 г.

В составе рода *Allocricetulus* (эверсманновы хомячки) в настоящее время признается существование трех таксонов. Видовая самостоятельность двух из них, аллопатрически распространенных *A. eversmanni* (хомячок Эверсманна) и *A. curtatus* (монгольский хомячок), сегодня не вызывает сомнений. В то же время таксономический статус третьего таксона, *A. e. pseudocurtatus*, на данный момент описанного как кариотипически обособленный подвид *A. eversmanni*, и его положение в системе рода трактуются неоднозначно. В настоящей работе таксономическая структура рода эверсманновых хомячков и ее географические особенности были исследованы с применением многомерного статистического анализа по 28 краниометрическим признакам. Всего были исследованы 160 экземпляров из 76 локалитетов. Иерархический кластерный анализ на основе дистанции Махаланобиса и кластеризации методом максимального правдоподобия продемонстрировал существование трех морфологических групп, потенциально соответствующих трем таксонам. При этом кластеры, соответствующие *A. eversmanni* и *A. e. pseudocurtatus*, оказываются сестринскими, в то время как *A. curtatus* занимает по отношению к ним базальное положение. Результаты морфометрического анализа указывают на существование в пределах *A. eversmanni* нескольких подгрупп.

Ключевые слова: Rodentia, *Allocricetulus*, краниометрия, видообразование

DOI: 10.31857/S004451342012003X

Одной из важных задач систематики является определение не только ранга таксонов, но и структуры отношений между ними, в особенности, для работ с эволюционно молодыми группами. Так, дискуссионной на сегодняшний день остается структура рода *Allocricetulus* Argyropulo 1932 (эверсманновых хомячков), относящийся к подсемейству Cricetinae.

В течение прошлого века взгляды на состав и структуру этого рода неоднократно менялись, и эта задача до сих пор не решена до конца.

В 50-е гг. XX в. существовало несколько трактовок систематики эверсманновых хомячков. Основным критерием для выделения видов и подвидов служила географическая изменчивость окраски. Согласно работам того времени (Кузнецов, 1944; Ellerman, Morrison-Scott, 1951; Виноградов, Громов, 1952; Банников, 1954; Митина, 1959) среди эверсманновых хомячков выделялись следующие подвиды (по: Кузнецов, 1944 и Митина, 1959):

– *Allocricetulus eversmanni eversmanni* (Brandt, 1859) (тип из окрестностей г. Оренбурга); окраска спины светло-рыжевато-коричневая, грудное пятно небольшое, песчаного цвета. Северный Казахстан.

– *A. e. microdon* (Ognev 1925) (тип из окрестностей г. Бугуруслана); окраска верха темная, коричневая, грудное пятно большое, буроватое. Заволжье.

– *A. e. curtatus* (Allen 1925) (тип из урочища Ирэн-Дабасу в Монголии); окраска спины серая с легким буроватым оттенком, горловое пятно грязно-белое. Монголия.

– *A. e. beljaevi* (Argyropulo 1932) (тип из Зайсанской котловины); окраска очень светлая, песча-

но-серая, горловое пятно очень бледное. От Волго-Уральских песков до Зайсана.

Последующие цитогенетические исследования привели к изменению взглядов на таксономию группы. Было показано, что кариотипы *A. curtatus* и *A. eversmanni* характеризуются разным числом хромосом в диплоидном наборе ($2n = 20$ и $2n = 26$, соответственно) (Matthey, 1960), что дало основание признать их видовую самостоятельность.

На территории Казахстана по южным отрогам Чингизтау и вокруг оз. Зайсан (граница ареала *A. eversmanni*) были обнаружены зверьки с окрасом, характерным как для *A. eversmanni*, так и для *A. curtatus*. Это привело к распространению точки зрения о частичной симпатрии их ареалов (Громов, 1963; Flint, 1966) или же о том, что в Зайсанской котловине обитает уже *A. curtatus* (Флинт и др., 1970).

В 1969 г. Н.Н. Воронцовым на востоке Зайсанской котловины были обнаружены две формы эверсманновых хомячков с одинаковым числом хромосом ($2n = 26$), но различающихся по внешнему виду. Одна из них, из-за параллелизма окраски с *A. curtatus*, была названа *A. eversmanni natio pseudocurtatus* (название непригодно), а вторая была ранее определена как *A. eversmanni beljaevi* (Воронцов, Крюкова, 1969).

Позже, в 1992 г. были более подробно изучены кариотипы у зверей вокруг того же оз. Зайсан (Kartavtseva, Vorontsov, 1992) и обнаружены различия между кариотипом *A. e. eversmanni* (такой же, как и у *A. e. beljaevi*) и *A. e. pseudocurtatus* ($2n/FN = 26/40$ и $2n/FN = 26/38$, соответственно и у последнего гетероморфное строение половых хромосом). На основании этих данных был описан подвид *A. e. pseudocurtatus* Kartavtseva, Vorontsov, 1992.

Таким образом, по современным представлениям род *Allocricetulus* включает два аллопатричных вида (Mammal Species of the World, 2005; Лебедев, 2012): *A. curtatus* и *A. eversmanni* (синонимы *microdon* Ognev (1925), *beljaevi* Argyropulo (1932), *belajevi* Selevin (1934)). Такие формы как *bliaevi* Kuznetzov (1948), *beljawi* Ellerman, Morrison-Scott (1951) являются ошибками написания *beljaevi* Argyropulo (1932). *A. eversmanni pseudocurtatus* до сих пор занимает неясное таксономическое положение (Romanenko et al., 2013).

A. eversmanni распространен от Волги до северного Синьцзяна, в то время как *A. curtatus* обитает на востоке аридной части Китая и в Монголии, в России встречается на юге Республики Тыва (Mammal Species of the World, 2005; Лебедев, 2012). Что касается *A. e. pseudocurtatus*, то его ареал ограничивается восточной частью Зайсанской котловины (Казахстан) и бассейном р. Черного Иртыша. Хотя род *Allocricetulus* и распространен широко, но на данный момент является малоизученным.

Согласно результатам кариологических исследований *A. curtatus*, *A. eversmanni* sensu stricto и *A. e. pseudocurtatus* имеют разный кариотип ($2n/FN = 20/38$, $2n/FN = 26/40$ и $2n/FN = 26/38$, соответственно); при этом различия между кариотипами *A. curtatus* и *A. eversmanni*/*A. e. pseudocurtatus* определяются четырьмя робертсоновскими перестройками (слияниями и транслокациями), а различия между *A. eversmanni* s. s. и *A. e. pseudocurtatus* – тремя (Romanenko et al., 2013).

Исходя из наличия существенных кариологических и морфологических различий, в том числе в строении glans penis, можно предположить их репродуктивную изоляцию и охарактеризовать как “хорошие” виды. Более того, долгое время считалось, что гибридизация между *A. curtatus* и *A. eversmanni* невозможна (Воронцов, 1982), однако нами впервые были получены гибриды от спаривания всех трех форм в разных сочетаниях (Гуреева и др., 2015). Сама возможность получения гибридов и неполная стерильность гибридных самцов, которая не позволяет исключить возможность появления гибридов второго поколения, может свидетельствовать о недавней дивергенции двух исследуемых видов (Гуреева и др., 2015).

Поскольку результаты кариологического и гибридологического анализов не позволяют установить характер эволюционных взаимоотношений между представителями рода *Allocricetulus*, для решения этого вопроса требуется проведение исследования с использованием других подходов. Цель данной работы – провести анализ географической изменчивости рода *Allocricetulus* на основании краниометрических данных.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Всего было исследовано 160 черепов хомячков рода *Allocricetulus* из 76 локалитетов. Для каждого черепа было проведено 28 измерений: кондилоинцизивная 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 M3 (третьего моляра) (BCHP), межглазничная ширина (IOW), ширина рострума в области подглазничных отверстий (ROSW), минимальная высота ростру-

ма (ROSH), ширина алисфеноидной области (ASW1), длина резцовых отверстий (IFL), длина неба (PALL), длина базисфеноидного отдела (SPHL), ширина неба (минимальная) (PALW), ширина задненебной вырезки (MESFW), кондило-орбитальная длина (COL), длина верхней диастемы (DIAL), ширина носовых костей (NASW), ширина I1 (по краю альвеол резцов) (INCW), скуловая ширина (ZYGWP), ширина между зубными рядами на уровне M1 (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 M1–M2 (первого и второго моляра) (M12LU), длина M1 (первого моляра) (M1U), ширина M1 (первого моляра) (M1W).

Для работы были использованы черепа животных разных возрастов, при условии, что коренные зубы прорезались полностью. Полученные данные были прологарифмированы.

В анализе были использованы канонические оси (рассчитанные с использованием идентификатора географической выборки в качестве группирующей переменной), а не исходные промеры. Использованы 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 (см. приложение).

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).

В результате процедуры отбора осей исходное пространство было редуцированно до трех компонент. 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).

РЕЗУЛЬТАТЫ

Факторный анализ стандартных промеров черепа показал, что области, занимаемые исследованными формами в пространстве первых двух канонических осей, незначительно перекрываются. По результатам mclust выделяются три группы, которые можно поставить в соответствие *A. curtatus*, *A. eversmanni* и *A. e. pseudocurtatus*. Некоторые образцы (7 шт.) классифицированы не были (рис. 1, см. приложение).

На дендрограмме (рис. 2, см. приложение), построенной по дистанциям Махаланобиса методом UPGMA, хомячки рода *Allocricetulus* образуют два больших кластера, соответствующих *A. eversmanni* (включая *A. e. pseudocurtatus*) и *A. curtatus*.

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

Рис. 1. Географическая изменчивость хомячков рода *Allocricetulus* по результатам mclust: ⊡ – *A. eversmanni*, ● – *A. e. pseudocurtatus*, ⊙ – *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.

кластерного анализа занимают обособленное, но не базальное положение, в пределах кластера *A. eversmanni* sensu lato. Дистанция до остальных выборок группы в полтора раза превышает среднюю межвыборочную дистанцию внутри совокупности остальных выборок *A. eversmanni*.

В одну группу с *A. e. pseudocurtatus*, согласно процедуре mclust (рис. 1, см. приложение), попадают хомячок Эверсманна, пойманный возле г. Балхаш, монгольские хомячки из окрестностей оз. Тере-Холь, Республика Тыва, и недалеко от оз. Ачит-Нуур, северо-западная Монголия. Недалеко от с. Кокпекты, Восточно-Казахстанская обл., добыт экземпляр, который был классифицирован как *A. eversmanni*.

Рассматриваемая группа (*A. e. pseudocurtatus*) достоверно отличается от остальных (критерий Краскел-Уоллиса) наименьшими значениями промеров, которые определяют размер мозговой коробки (BCWS, BCWM, BCHB, BCHP, SPHL), длину слуховой капсулы (BULL1), высоту и ширину рострума (ROSW, ROSH) и скуловую ширину (ZYGWP). Кроме того, *A. e. pseudocurtatus* имеет самые крупные щечные зубы (M1W) и более узкие резцы (INCW) по сравнению с другими видами рода.

Для *A. curtatus* характерны более широкий череп (IOW, ZYGWP, ROSW, BCWS), широкая слуховая капсула (BULH, BULL2), широкое твердое нёбо (PALW, M1M1) и наименьшая длина зубного ряда (UDRL, M12LU). По ряду значений промеров черепа *A. eversmanni* занимает промежуточное положение между *A. e. pseudocurtatus* и *A. curtatus* (ZYGWP, BCWS, BULL2, ROSW). Его отличительными чертами являются длинный череп (CIL, OL, DIAL, COL) и широкие резцы (INCW).

Внутри общей выборки экземпляров, морфологически/географически определенных как *A. eversmanni* (по UPGMA), выделяется ряд кластеров (рис. 2):

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, Восточно-Казахстанская обл.;

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

Согласно результатам иерархического кластерного анализа (рис. 2) ближайшими оказываются первый и второй кластеры, более далеким – третий, фактический внешний как для *A. eversmanni,* так и для хомячков группы *A. e. pseudocurtatus*. Результаты ординации (рис. 3) в целом со-

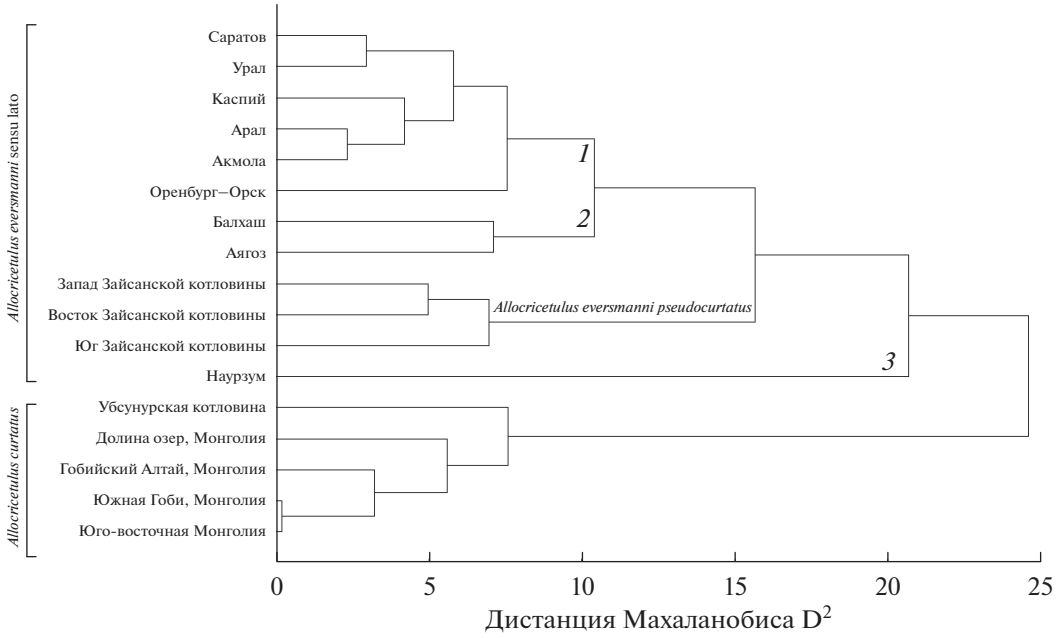

Рис. 2. Дендрограмма сходства между эверсманновыми хомячками, построенная по дистанциям Махаланобиса методом UPGMA.

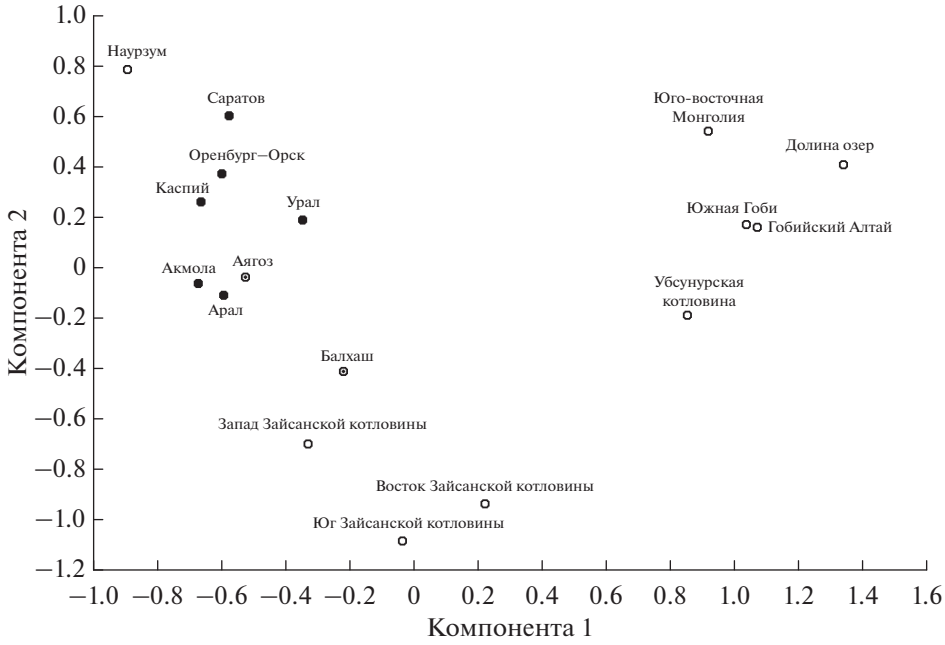

Рис. 3. Изменчивость хомячков рода *Allocricetulus* по результатам анализа главных компонент на основе краниометрических данных. Обозначены принадлежность к кластеру 1 (●) и к кластеру 2 (⊙) по результатам иерархического кластерного анализа.

ответствуют иерархическому кластерному анализу. Выборка из Балхаша занимает промежуточное положение между *A. e. pseudocurtatus* и *A. eversmanni* s. s. Зверьки из Наурзумского государственного природного заповедника обособлены, но находятся ближе к *A. eversmanni* s. s.

Следует отметить, что краниометрические различия между кластерами *A. eversmanni* невелики и не позволяют однозначно определять единичные экземпляры. Различия между кластерами *A. eversmanni* 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 затылочной высотой мозговой капсулы (BCHB). В свою очередь хомячки кластера три отличаются от кластера два меньшей длиной верхнего зубного ряда (UDRL), длиной M1M2 (M12LU) и длиной M1 (M1U).

ОБСУЖДЕНИЕ

Таким образом, по результатам нашего исследования четко выделяются три группы, соответствующие *A. eversmanni*, *A. curtatus* и кариотипически обособленной форме *A. e. pseudocurtatus*. Степень их различий значительно больше, чем между группами популяций внутри *A. eversmanni*. Кроме морфологических дистанций, такая таксономическая система поддерживается результатами хромосомного (Romanenko et al., 2013) и гибридологического анализов. Несмотря на то, что нестерильные гибриды являются результатом скрещивания между всеми тремя представителями рода, в ряде случаев гибридизация затруднена. Так, у самцов снижена масса семенников и продукция сперматозоидов, осложнено получение гибридов второго поколения (Fb), и нет ни одного успешного случая получения таких выводков, когда оба родителя были гибридами (Гуреева и др., 2015).

A. e. pseudocurtatus представляет собой географически компактный таксон. Кроме типовой выборки – пески Айгыр-Кум и Дала (Воронцов, Крюкова, 1969) – к нему принадлежат экземпляры из других точек вокруг оз. Зайсан: окрестности с. Буран и с. Тугыл, бугор Айгыркум. На западном берегу Бухтарминского водохранилища, окрестности пос. Тассай, с. Кокпекты и с. Прохладное встречаются близкие по морфологии как к *A. eversmanni* s. s., так и к *A. e. pseudocurtatus* (рис. 1, точка 48). Возможно, здесь находится зона интерградации между этими таксонами. Согласно результатам нашего исследования на территории Зайсанской котловины не может обитать монгольский хомячок.

Сложная морфологическая изменчивость обнаружилась внутри *A. eversmanni* s. s. Группировки, которые выделяются по результатам кластеризации, соответствуют западной, центральной и восточной частям ареала вида, тем самым идея о существовании двух широкоареальных подвидов – северного *A. eversmanni eversmanni* и южного *A. e. beljaevi* (Митина, 1959) – не подтверждается. По результатам нашего исследования звери из Наурзумского государственного природного заповедника (Костанайской обл.) образуют отдельный кластер.

Наиболее существенные различия между исследуемыми видами и кариологической формой обнаруживаются в поведении. По наблюдениям в природе *A. eversmanni* друг с другом практически не встречаются, за исключением периода размножения, когда взрослые самцы активно занимаются поиском рецептивных самок (Рюриков и др., 2003; Рюриков, Суров, 2005). Наши наблюдения в виварии также подтверждают тот факт, что хомячок Эверсманна агрессивен как к особям противоположного пола (за исключением краткого периода рецептивности самки), так и даже к собственным детенышам (в возрасте 30 дней). Этот факт исключает возможность совместного содержания нескольких особей хомячка Эверсманна в лабораторных условиях. Иную картину демонстрируют монгольские хомячки. Банников (1954) в природе обнаруживал 5 взрослых разнополых особей *A. curtatus* в одной норе. Нами также показано, что они могут успешно жить парами и совместно выращивать потомство (Феоктистова и др., 2013), что говорит о высокой внутривидовой толерантности. Обнаруженные различия в гормональном фоне у этих двух видов только подкрепляют описанную картину. У самцов монгольского хомячка во все сезоны года уровень кортизола примерно вдвое ниже, чем у хомячка Эверсманна, а уровень прогестерона, наоборот, повышен (Кузнецова и др., 2014). Хомячки *A. e. pseudocurtatus* не были объектом специальных поведенческих наблюдений, но их содержание в лаборатории указывает на то, что они хотя и занимают промежуточное положение между хомячком Эверсманна и монгольским, но по агрессивному поведению стоят ближе к хомячкам Эверсманна (собственные наблюдения).

Обнаруженные морфологические различия указывают на существование трех таксонов сопоставимого ранга. В то время как видовой статус *A. eversmanni* и *A. curtatus* не вызывает сомнений, ранг *A. e. pseudocurtatus* требует дополнительных исследований с помощью молекулярно-генетических методов. Кроме того, для завершения таксономической ревизии рода *Allocricetulus* необходимо провести дополнительное исследование хомячков из Наурзумского государственного природного заповедника, которые вероятно являются уникальной реликтовой популяцией (Брагина, Брагин, 2006).

ПРИЛОЖЕНИЕ

МАТЕРИАЛ, ИСПОЛЬЗОВАННЫЙ В РАБОТЕ

Номер – обозначение на карте; объем выборки (*n*).

Римскими цифрами обозначена принадлежность к группам, выделенным на основании кластеризации методом максимального правдоподобия (I – *A. eversmanni*, II – *A. e. pseudocurtatus*, III – *A. curtatus*, н/к – не классифицирован).

Латинские буквы – принадлежность к выборкам, использованным в иерархическом кластерном анализе после процедуры объединения.

Буквенные обозначения выборок:

A — “Саратов”;

B — “Каспий”;

C — “Урал”;

D — “Оренбург–Орск”;

E — “Арал”;

F — “Наурзум”;

G — “Акмола”;

H — “Балхаш”;

I — “Аягоз”;

J — “Запад Зайсанской котловины”;

K — “Юг Зайсанской котловины”;

L — “Восток Зайсанской котловины”;

M — “Убсунурская котловина”;

N — “Котловина озер–Долина озер”;

O — “Гобийский Алтай”;

P — “Южная Гоби”;

Q — “Юго-восточная Монголия”

РФ

1 – Волгоградская обл., Быковский р-н, пос. Быково *n* = 1, I, *A*

2 – Волгоградская обл., Старополтавский р-н, с. Валуевка *n* = 1, I, *A*

3 – Саратовская обл., Краснокутский р-н, 12 км С от с. Дьяковка *n* = 10, I, *A*

4 – Саратовская обл., Ровенский р-н, р. Бизюк *n* = 10, I, *A*

5 – Саратовская обл., Александрово-Гайский р-н, с. Александров Гай *n* = 1, I, *A*

14 – Саратовская обл., Озерский р-н, пос. Синегорский *n* = 1, I, *C*

15 – Саратовская обл., Перелюбкий р-н, 6 км Ю от с. Нижняя Покровка *n* = 1, I, *C*

11 – Самарская обл., Кинель-Черкасский р-н, с. Тимашево *n* = 1, I, *C*

12 – Самарская обл., Безенчукский р-н, пос. Безенчук *n* = 1, I, *C*

17 – Оренбургская обл., Ташлинский р-н, с. Ильинка *n* = 1, I, *C*

18 – Оренбургская обл., окр. г. Оренбург *n* = 1, I, *D*

19 – Оренбургская обл., Кувандыкский р-н, пос. Новосаринск *n* = 1, I, *D*

20 – Оренбургская обл., Соль-Илецкий гор. округ, с. Ащебутак *n* = 1, I, *D*

21 – Оренбургская обл., Гайский р-н, пос. Саверовка *n* = 4, I, *D*

22 – Оренбургская обл., Кувандыкский р-н, с. Ильинка *n* = 1, I, *D*

55 – Респ. Тыва, Эрзинский р-н, оз. Тере-Холь *n* = 1, **II**, *M*

Казахстан

6 – Атырауская обл., Курмангазинский р-н, окр. с. Ганюшкино *n* = 1, I, *B*

7 – Атырауская обл., Курмангазинский р-н, окр. с. Уштаган *n* = 2, I, *B*

8 – Атырауская обл., Индерский р-н, окр. с. Есбол (Кулагино) *n* = 1, I, *B*

10 – Атырауская обл., Жылыойский р-н, устье р. Эмбы *n* = 2, I, *B*

9 – Западно-Казахстанская обл., Жангалинский р-н *n* = 11, I, *B*

13 – Западно-Казахстанская обл., Таскалинский р-н, с. Таскала (Каменка) *n* = 1, I, *C*

16 – Западно-Казахстанская обл., окр. г. Уральск *n* = 2, I, *C*

23 – Актюбинская обл., Шалкарский р-н, с. Мугоджарское *n* = 1, н/к, *E*

24 – Актюбинская обл., Мугалжарский р-н, с. Джурун *n* = 4, I, *E*

26 – Актюбинская обл., Иргизский р-н, окр. с. Иргиз *n* = 2, I, *E*

27 – Кызылординская обл., орк. г. Аральск *n* = 3, I, *E*

25 – Костанайская обл., Джангельдинский р-н, окр. оз. Кара-Куль *n* = 3, I, *E*

28 – Костанайская обл., Наурзумский р-н, Наурзумский заповедник *n* = 3, I, *F*

29 – Костанайская обл., Наурзумский р-н, с. Докучаевка *n* = 1, I, *F*

31 – Костанайская обл., Карабалыкский р-н, с. Ворошиловка *n* = 1, I, *F*

32 – Костанайская обл., Карабалыкский р-н, окр. оз. Сасыкколь *n* = 1, I, *F*

30 – Акмолинская обл., Есильский р-н, окр. с. Красивое *n* = 1, I, *F*

33 – Акмолинская обл., Шортандинский р-н, пос. Шортанды *n* = 1, I, *G*

34 – Акмолинская обл., Астраханский р-н, с. Астраханка *n* = 1, I, *G*

35 – Акмолинская обл., Астраханский р-н, с. Степное *n* = 2, (I, н/к), *G*

36 – Акмолинская обл., Егиндыкольский р-н, окр. оз. Тенгиз *n* = 1, I, *G*

37 – Акмолинская обл., Ерейментауский р-н, окр. с. Ерейментау *n* = 1, I, *G*

38 – Павлодарская обл., Иртышский р-н, пос. Грабово *n* = 1, I, *G*

39 – Карагандинская обл., г. Балхаш, мыс Бертыс *n* = 1, **II**, *H*

40 – Карагандинская обл., Шетский р-н, урочище Бектау-Ата *n* = 1, I, *H*

41 – Карагандинская обл., Актогайский р-н, 27 км З от с. Айыртас (Чабартау) *n* = 1, I, *H*

42 – Карагандинская обл., Шетский р-н, с. Красная Поляна *n* = 1, I, *H*

43 – Восточно-Казахстанская обл., Аягозский р-н, 45 км от с. Мадениет *n* = 1, I, *I*

44 – Восточно-Казахстанская обл., г. Аягоз *n* = 2, I, *I*

45 – Восточно-Казахстанская обл., Жарминский р-н, 4 км ЮЗ от с. Терсекенбалы *n* = 1, I, *I*

46 – Восточно-Казахстанская обл., Кокпектинский р-н, З берег Бухтарминского вдхр. *n* = 3, (II, 1 из 3 н/к), *J*

47 – Восточно-Казахстанская обл., Кокпектинский р-н, 34 км В от пос. Тассай, берег оз. Зайсан *n* = 3, (II, 1 из 3 н/к), *J*

48 – Восточно-Казахстанская обл., Кокпектинский р-н, 35 км ЮВ от с. Кокпекты, между с. Кокпекты и с. Прохладное *n* = 1, **I**, *J*

49 – Восточно-Казахстанская обл., Тарбагатайский р-н, оз. Зайсан, бугор Айгыркум *n* = 10, (II, 1 из 10 н/к), *K*

50 – Восточно-Казахстанская обл., Тарбагатайский р-н, 2-4 км ЮЗ от с. Тугыл (Тополев Мыс) *n* = 1, II, *K*

51 – Восточно-Казахстанская обл., Зайсанский р-н, окр. Майкопчегай, пески Айгыркум *n* = 2, (II, **I**), *L*

52 – Восточно-Казахстанская обл., Зайсанский р-н, 15 км З от Майкопчегая *n* = 2, II, *L*

53 – Восточно-Казахстанская обл., Зайсанский р-н, восток Зайсанской котловины, пески Дала *n* = 1, II, *L*

54 – Восточно-Казахстанская обл., Куршимский р-н, окр. с. Буран *n* = 15, II, *L*

Монголия

56 – Увс, 12 км ЮВ от сомона Улаангом *n* = 1, н/к, *M*

57 – Увс, С берег оз. Хяргас-Нуур *n* = 1, III, *M*

58 – Увс, ЮЗ берег оз. Ачит-Нуур *n* = 2, (III, **II**), *M*

59 – Ховд, ЮЗ берег оз. Хара-Нуур *n* = 4, III, *N*

60 – Ховд, г. Ховд *n* = 1, III, *N*

61 – Ховд, З часть Хасын-Гоби *n* = 2, III, *N*

62 – Завхан, сомон Дурелжин, 40 км З р. Дзабхан *n* = 2, III, *N*

63 – Говь-Алтай, сомон Хасагту Джиргаланг *n* = 1, III, *N*

64 – Говь-Алтай, сомон Баян-Уул *n* = 1, III, *N*

65 – Говь-Алтай, северный хр. Тайшир *n* = 1, III, *N*

66 – Баянхонгор, С часть долины оз. Орог-Нуур *n* = 2, III, *O*

67 – Баянхонгор, 15 км С от сомона Жинст *n* = 1, III, *O*

68 – Баянхонгор, Ю берег оз. Бооне-Цагаан-Нуур *n* = 1, III, *O*

69 – Баянхонгор, Тайжин-Хурэ *n* = 2, III, *O*

70 – Баянхонгор, 40 км Ю от сомона Шинэ-Джинста *n* = 2, III, *O*

71 – Умнеговь, С часть долины оз. Улаан-Нуур *n* = 1, III, *P*

72 – Умнеговь, 30 км СЗ от сомона Булган *n* = 1, III, *P*

73 – Умнеговь, 30 км ЮВ от сомона Хурмэн *n* = 1, III, *P*

74 – Умнеговь, 60 км Ю от сомона Манлай *n* = 1, III, *P*

75 – Дорноговь, г. Саайншард, 60 км С от сомона Улаанбадрах, Джаралант Худук *n* = 1, III, *Q*

76 – Сухэ-Батор, окр. сомона Онгон, пески Онгон-Элс *n* = 1, III, *Q*

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы благодарны Н.С. Масловой за ценные замечания и П.Л. Богомолову за помощь в составлении карт.

Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ (19-34-90059 и 20-04-00102).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Банников А.Г., 1954. Млекопитающие Монгольской народной республики. М.: Изд-во АН СССР. 669 с.

Брагина Т., Брагин Е., 2006. Наурзумский государственный природный заповедник // Заповедники Средней Азии и Казахстана (Охраняемые природ-

ные территории Средней Азии и Казахстана). Под общ. ред. Ященко Р.В. Алматы: Тетис. Вып. 1. С. 97–107.

Виноградов Б.С., Громов И.М., 1952. Грызуны фауны СССР. М.: Изд-во АН СССР. С. 205–207.

Воронцов Н.Н., 1982. Низшие хомякообразные (Cricetidae) мировой фауны. Часть 1. Морфология и экология. Фауна СССР. Млекопитающие. Т. 3. Вып. 6. Л.: Наука. 451 с.

Воронцов Н.Н., Крюкова Е.П., 1969. Хромосомы и систематическое положение хомяков рода *Allocricetulus* из Зайсанской котловины и описание новой формы // Млекопитающие, эволюция, кариология, фаунистика, систематика. II всесоюз. совещ. по млекопитающим: тезисы докл. Новосибирск. С. 98–100.

Громов И.М., Гуреев А.А., Новиков Г.А., Соколов И.И., Стрелков П.П., Чапский К.К., 1963. Млекопитающие фауны СССР. Ч. 1. Под общ. рук. Соколова И.И. М.: Изд-во АН СССР. С. 503–507.

Гуреева А.В., Феоктистова Н.Ю., Матвеевский С.Н., Коломиец О.Л., Суров А.В., 2015. Дифференциация видов эверсмановых хомячков (*Allocricetulus*, Cricetinae): экспериментальная гибридизация // Зоологический журнал. Т. 94. № 5. С. 614–620.

Кузнецов Б.А., 1944. Отдел грызуны // Определитель млекопитающих СССР. Под ред. Бобринского Н.А. М.: Советская наука. С. 321–322.

Кузнецов Б.А., 1948. Млекопитающие Казахстана. М.: Изд-во МОИП. 228 с.

Кузнецова Е.В., Кропоткина М.В., Феоктистова Н.Ю., Суров А.В., 2014. Сезонные изменения массы тела, уровня половых стероидов и кортизола у самцов хомячков рода *Allocricetulus* // Поволжский экологический журнал. № 4. С. 529–536.

Лебедев В.С., 2012. Подсемейство Cricetinae // Млекопитающие России: систематико-географический справочник (Сборник трудов Зоологического музея МГУ. Т. 52). Под ред. Павлинов И.Я., Лисовский А.А. М.: Товарищество научных изданий КМК. С. 215–216.

Лебедев В.С., Лисовский А.А., 2008. Географическая изменчивость метрических признаков черепа и таксономическая структура хомячков *Cricetulus* группы barabensis (Rodentia, Cricetidae) // Зоологический журнал. Т. 87. № 3. С. 361–374.

Митина И.П., 1959. Географическая изменчивость хомячка *Cricetulus eversmani* Br. (Mammalia, Glires) // Зоологический журнал. Т. 38. Вып. 12. С. 1869–1875.

Огнев С.И., 1925. Млекопитающие Самарской губернии и Уральской области // Бюллетень МОИП. Т. 33. Вып. 1. С. 14–15.

Рюриков Г.Б., Суров А.В., 2005. К вопросу о причинах изолированности ареалов серого и эверсманнова хомячков в Заволжье // Биоресурсы и биоразнобразие экосистем Поволжья. Материалы международного совещания. Саратов. С. 181–185.

Рюриков Г.Б., Суров А.В., Тихонов И.А., 2003. Хомячок Эверсмана (*Allocricetulus eversmanni*) в саратовском Заволжье: экология и поведение в природе // Поволжский экологический журнал. № 3. С. 251–258.

Селевин В.А., 1934. Предварительное описание новых форм грызунов из Казахстана // Бюллетень Среднеазиатского государственного университета. Вып. 19. С. 77.

Феоктистова Н.Ю., Найденко С.В., Суров А.В., Менчинский К.В., 2013. Эколого-физиологические особенности сезонной биологии монгольского хомячка (*Allocricetulus curtatus*, Allan 1940, Cricetinae, Rodentia) // Экология. № 1. С. 60–64.

Флинт В.Е., Чугаев Ю.Д., Смирин В.М., 1970. Млекопитающие СССР. М.: Мысль. С. 342–343.

Allen G.M., 1925. Hamsters collected by the American Museum Asiatic expeditions // American Museum Novitates. № 179. P. 1–7.

Argyropulo A.I., 1933. Die Gattungen und Arten der Hamster (Cricetinae, Murray, 1866) der Paläarctik // Zeitschrift für Zäugetierkunde. V. 8. № 3. P. 129–149.

Brandt J.F., 1859. Quelques remarques sur les especes du genre Cricetus de la Faune de Russie. St. Petersbourg: I'Academie Imperiale des Sciences. V. 3. 210 p.

Ellerman J.R., Morrison-Scott T.C.S., 1951. Checklist of Palaerctic and Indian mammals 1758 to 1946. L.: British Museum Natural History. 810 p.

Flint W.E., 1966. Die Zwerghamster der Palaarktischen fauna. Wittenberg: A. Ziemsen Verlag. P. 1–99.

Fraley C., Raftery A.E., 1998. How Many Clusters? Which Clustering Method? Answer Via Model-Based Cluster Analysis // The computer journal. V. 41. № 8. P. 578–588.

Fraley C., Raftery A.E., 2002. Mclust: Software for Model-Based Clustering, Density Estimation and Discriminant Analysis. Technical report № 415. Department of Statistics, University of Washington.

Kartavtseva I.V., Vorontsov N.N., 1992. Chromosome differences among subspecies of hamster *Allocricetulus eversmanni* (Rodentia, Cricetidae) and the new taxon of subspecific rank description // Chromosome Information Service. № 53. P. 8–10.

Mammal Species of the World, 2005. A Taxonomic and Geographic Reference. Eds Wilson D.E., Reeder D. Baltimore: The J. Hopkins University Press. V. 2. P. 1040– 1041.

Marcus L., 1993. Some aspects of multivariate statistics for morphometrics // Contribution to morphometrics. Madrid: C.S.I. P. 98–130.

Matthey R., 1960. Chromosomes, heterochromosomes et cytology compare des Cricetinae paleartiques (Rodentia) // Caryologia. V. 13. № 1. P. 199–223.

Nanova O.G., Lebedev V.S., Matrosova V.A., Adiya Ya., Undrakhbayar E., Surov A.V., Shenbrot G.I., 2020. Phylogeography, phylogeny, and taxonomical revision of the Midday jird (*Meriones meridianus*) species complex from Dzungaria // Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research. https://doi.org/10.1111/jzs.12372

Romanenko S.A., Lebedev V.S., Serdukova N.A., Feoktistova N.Y., Surov A.V., Graphodatsky A.S., 2013. Comparative cytogenetics of hamsters of the genus *Allocricetulus* Argyropulo 1932 (Cricetidae, Rodentia) // Cytogenet genome research. V. 139. P. 258–266.

GEOGRAPHICAL VARIABILITY OF CRANIAL CHARACTERISTICS AND THE SYSTEMATICS OF THE GENUS *ALLOCRICETULUS* (CRICETIDAE)

A. V. Gureeva[1, *], V. S. Lebedev[2, **], N. Yu. Feoktistova[1], A. V. Surov[1]

[1]*Severtsov Institute of Ecology and Evolution, Russian Academy of Sciences, Moscow, 119071 Russia*

[2]*Zoological Museum, Lomonosov Moscow State University, Moscow, 125009 Russia*

**e-mail: anngureeva@gmail.com*

***e-mail: wslebedev@mail.ru*

The genus *Allocricetulus* presently includes three taxa. The taxonomic status of two of them, *A. eversmanni* (Eversmann's hamster) and *A. curtatus* (Mongolian hamster), is now beyond doubt. The third one, *A. e. pseudocurtatus*, was described as a karyotypically isolated subspecies of *A. eversmanni*, and has been interpreted ambiguously. In the present study, we analyze the taxonomic and geographical structure of the genus based on 28 craniometric characters using multivariate analysis. In total, 160 specimens from 76 localities were examined. Hierarchical cluster analysis based on the Mahalanobis distance and maximum likelihood clustering demonstrates the existence of three morphological groups corresponding to three taxa. Both *A. eversmanni* and *A. e. pseudocurtatus* form sister clades, while *A. curtatus* occupies a position basal to them.

Keywords: hamster, taxonomy, craniometry, cluster analysis