

## **СИСТЕМАТИКА, ЭВОЛЮЦИЯ И ИЗМЕНЧИВОСТЬ РОДА *SICISTA* (RODENTIA, DIPODOIDEA): ОБЗОР КАРИОЛОГИЧЕСКИХ И МОЛЕКУЛЯРНЫХ ДАННЫХ**

**М.И. Баскевич**

*Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН;  
mbaskevich@mail.ru*

Обобщены сведения по кариологии и молекулярной изменчивости рода *Sicista*. Дана оценка вклада хромосомных и молекулярных данных в изучение систематики, эволюции и изменчивости рода. Дан обзор данных по использованию хромосомных и молекулярных подходов в рассмотрении проблем эволюции *Sicista*, в том числе в оценке его положения в составе Dipodoidea, его истории, в исследовании межвидовых филогенетических связей внутри рода и внутри групп морфологически сходных видов (группы «caucasica», «betulina» и «subtilis»), в уточнении внутривидовой структуры. Дана оценка роли фактора изоляции в формировании генетического разнообразия *Sicista*. Представлены сведения по хромосомной и молекулярной маркировке видов-двойников и внутривидовых форм. Даны генетические диагнозы признаваемых в настоящее время видов и указано на необходимость таксономической ревизии группы «subtilis».

## **TAXONOMY, EVOLUTION, AND VARIATION OF THE GENUS *SICISTA* (RODENTIA, DIPODOIDEA): A REVIEW OF KARYOLOGICAL AND MOLECULAR DATA**

**M.I. Baskevich**

*Severtsov Institute of Ecology and Evolution, Russian Academy of Sciences;  
mbaskevich@mail.ru*

Summarized is information about karyology and molecular variability in the genus *Sicista*. Contribution of chromosomal and molecular data to the study of taxonomy, evolution and variability of the genus is evaluated. Reviewed are all available data relevant to the use of chromosomal and molecular approaches to analyses of the evolution of *Sicista*, including assessment of its position within Dipodoidea and its history, interspecific phylogenetic relationships both within the genus and within the groups

of morphologically similar species (groups “*caucasica*”, “*betulina*”, and “*subtilis*”), and to clarification of the intraspecific structure. The role of isolating factors in the origin of genetic diversity in *Sicista* is evaluated. Information about chromosomal and molecular marking of sibling species and intraspecific forms is provided. Genetic diagnoses of currently recognized species are formalized and the need for taxonomic revision of the group “*subtilis*” is highlighted.

Во второй половине XX в. в систематике грызунов нашли широкое применение генетические методы исследования, в т. ч. кариология, а в последние годы и молекулярно-генетический анализ ядерной и внеядерной ДНК. Новые подходы, основанные на применении моногенно и кодоминантно наследуемых признаков-маркеров (хромосомные перестройки, молекулярно-генетические маркеры), позволили значительно расширить возможности выявления таксономической дифференциации. Использование генетических подходов подтвердило видовой статус ряда спорных форм. Выяснилось, что многие виды, традиционно считавшиеся мономорфными, представляют собой комплексы самостоятельных морфологически сходных, но генетически хорошо различимых видов. Оказалось, что генетические маркеры могут быть использованы для уточнения внутривидовой структуры, открывая новые возможности в изучении микроэволюционных процессов. Существенной оказалась также роль генетических подходов в изучении эволюции и изменчивости отдельных групп грызунов и особенностей распространения входящих в их состав видов и внутривидовых форм.

Палеарктический род *Sicista* может служить ярким примером, иллюстрирующим важную роль применения хромосомных и молекулярно-генетических данных в решении неясных вопросов систематики, эволюции и изменчивости таксона.

## 1. Вехи в изучении систематики рода *Sicista*

Историю изучения систематики *Sicista* можно разделить на три этапа, различающихся по характеру основных признаков, используемых в диагностике видов. На первом этапе (XIX и начало XX вв.) в основу видовой диагностики были положены особенности окраски и относительные размеры тела и хвоста. Вторым этапом (начало и первая половина XX в.) ознаменовался, при сохранении прежних диагностических признаков, акцентированием внимания на особенностях строения *glans penis* самцов (Vinogradov, 1925; Виноградов, 1937; Огнёв, 1948). Третьим этапом (с конца XX в.) в первую очередь связан с внедрением в систематику рода методов хромосомного анализа, послуживших пусковым механизмом для последующих таксономических ревизий и описания ряда кариологически дискретных видов-двойников (Соколов и др., 1981, 1986а,б, 1989; Соколов, Баскевич, 1988), а также для уточнения таксономического статуса ряда спорных форм (Соколов и др., 1982; Sokolov et al., 1987).

Динамика представлений о видовом разнообразии *Sicista* в историческом контексте за период с начала XX в. показана в табл. 1. Как видно, по мере изменения подходов в оценке видового разнообразия рода его объём неоднократно уточнялся, увеличившись на третьем этапе за счёт обнаружения кариологически дискретных видов-двойников.

**Табл. 1.** Динамика представлений о видовом составе рода *Sicista*.

**Table 1.** Dynamics of viewpoints on species composition of the genus *Sicista*.

Признаваемые виды	Источник
<i>S. subtilis</i> , <i>S. betulina</i> , <i>S. napaea</i> , <i>S. tianschanica</i> , <i>S. caudata</i> , <i>S. caucasica</i> , <i>S. concolor</i> , <i>S. flava</i> , <i>S. leathemi</i>	Виноградов, 1937
<i>S. subtilis</i> , <i>S. betulina</i> , <i>S. napaea</i> , <i>S. tianschanica</i> , <i>S. caudata</i> , <i>S. caucasica</i> , <i>S. concolor</i> , <i>S. flava</i> , <i>S. leathemi</i> , <i>S. weigoldi</i>	Огнёв, 1948
<i>S. subtilis</i> , <i>S. betulina</i> , <i>S. napaea</i> , <i>S. caudata</i> , <i>S. caucasica</i> , <i>S. concolor</i>	Ellermann, Morrison-Scott, 1951
<i>S. subtilis</i> , <i>S. betulina</i> , <i>S. napaea</i> , <i>S. caudata</i> , <i>S. tianschanica</i> , <i>S. caucasica</i>	Громов и др., 1963
<i>S. subtilis</i> , <i>S. betulina</i> , <i>S. napaea</i> , <i>S. caudata</i> , <i>S. caucasica</i> , <i>S. concolor</i>	Walker et al., 1964
<i>S. subtilis</i> , <i>S. betulina</i> , <i>S. napaea</i> , <i>S. pseudonapaea</i> , <i>S. caucasica</i> , <i>S. concolor</i>	Бобринский и др., 1965
<i>S. subtilis</i> , <i>S. betulina</i> , <i>S. napaea</i> , <i>S. pseudonapaea</i> , <i>S. caucasica</i> , <i>S. concolor</i>	Соколов, 1977
<i>S. subtilis</i> , <i>S. betulina</i> , <i>S. napaea</i> , <i>S. pseudonapaea</i> , <i>S. concolor</i>	Corbet, 1978
<i>S. subtilis</i> , <i>S. betulin</i> , <i>S. napaea</i> , <i>S. caucasica</i> , <i>S. tianschanica</i> , <i>S. caudata</i>	Громов, Баранова, 1981
<i>S. subtilis</i> , <i>S. betulina</i> , <i>S. napaea</i> , <i>S. pseudonapaea</i> , <i>S. caucasica</i> , <i>S. kluchorica</i> , <i>S. tianschanica</i> , <i>S. caudata</i> , <i>S. concolor</i>	Honaki et al., 1982
<i>S. subtilis</i> , <i>S. betulina</i> , <i>S. napaea</i> , <i>S. pseudonapaea</i> , <i>S. caucasica</i> , <i>S. kluchorica</i> , <i>S. tianschanica</i> , <i>S. concolor</i>	Corbet, Hill, 1986
<i>S. subtilis</i> , <i>S. betulina</i> , <i>S. strandi</i> , <i>S. napaea</i> , <i>S. pseudonapaea</i> , <i>S. caucasica</i> , <i>S. kluchorica</i> , <i>S. tianschanica</i> , <i>S. caudata</i>	Павлинов, Россолимо, 1987
<i>S. subtilis</i> , <i>S. severtzovi</i> , <i>S. betulina</i> , <i>S. napaea</i> , <i>S. pseudonapaea</i> , <i>S. caucasica</i> , <i>S. kluchorica</i> , <i>S. kazbegica</i> , <i>S. armenica</i> , <i>S. tianschanica</i> , <i>S. caudata</i> , <i>S. concolor</i>	Nowak, 1991
<i>S. subtilis</i> , <i>S. severtzovi</i> , <i>S. betulina</i> , <i>S. strandi</i> , <i>S. napaea</i> , <i>S. pseudonapaea</i> , <i>S. caucasica</i> , <i>S. kluchorica</i> , <i>S. kazbegica</i> , <i>S. armenica</i> , <i>S. tianschanica</i> , <i>S. caudata</i>	Павлинов и др., 1995
<i>S. subtilis</i> , <i>S. severtzovi</i> , <i>S. betulina</i> , <i>S. strandi</i> , <i>S. napaea</i> , <i>S. pseudonapaea</i> , <i>S. caucasica</i> , <i>S. kluchorica</i> , <i>S. kazbegica</i> , <i>S. armenica</i> , <i>S. tianschanica</i> , <i>S. caudata</i> , <i>S. concolor</i> , <i>S. leathemi</i> , <i>S. flava</i> , <i>S. weigoldi</i>	Шенброт и др., 1995

**Табл. 1.** Окончание.**Table 1.** Ending.

<i>S. subtilis</i> , <i>S. betulina</i> , <i>S. strandi</i> , <i>S. napaea</i> , <i>S. pseudonapaea</i> , <i>S. caucasica</i> , <i>S. kluchorica</i> , <i>S. kazbegica</i> , <i>S. armenica</i> , <i>S. tianschanica</i> , <i>S. caudata</i>	Громов, Ербаева, 1995
<i>S. subtilis</i> , <i>S. severtzovi</i> , <i>S. betulina</i> , <i>S. strandi</i> , <i>S. napaea</i> , <i>S. pseudonapaea</i> , <i>S. caucasica</i> , <i>S. kluchorica</i> , <i>S. kazbegica</i> , <i>S. armenica</i> , <i>S. tianschanica</i> , <i>S. caudata</i> , <i>S. concolor</i>	Holden, 1993; Павлинов, 2003; Holden, Musser, 2005

Так, своеобразие хромосомных характеристик и некоторые другие особенности послужили основанием для обоснования видовой самостоятельности двух форм, ранее считавшихся подвидами: *S. strandi* Formosov, 1931 ( $2n = 44$ ,  $NF = 52$ ) выделена из *S. betulina* Pallas, 1779 ( $2n = 32$ ,  $NF = 64$ ) (Соколов и др., 1989); *S. severtzovi* Ognev, 1935 ( $2n = 18-20$ ,  $NF = 29-30$ ) выделена из *S. subtilis* Pallas, 1773 ( $2n = 24-26$ ;  $NF = 40-48$ ) (Соколов и др., 1986б). Был подтверждён видовой статус *S. caucasica* Vinogradov, 1925, и описан ряд новых видов группы одноцветных мышовок Кавказа (группа «*caucasica*»): *S. kluchorica* Sokolov, Kovalskaya et Baskevich, 1980, *S. kazbegica* Sokolov, Baskevich et Kovalskaya, 1986, *S. armenica* Sokolov et Baskevich, 1988 (Соколов и др., 1981, 1986а; Соколов, Баскевич, 1988, 1992). Была доказана видовая обособленность *S. tianschanica* Salensky, 1903 и *S. caudata* Thomas, 1907 (Sokolov et al., 1987), которых некоторые систематики рассматривали в качестве подвидов *S. concolor* Buchner, 1892 (Бобринский и др., 1965), подтверждён видовой ранг *S. pseudonapaea* Strautman, 1949 (Соколов и др., 1982; Sokolov et al., 1987). Все выше перечисленные виды *Sicista*, а также *S. napaea* Hollister, 1912, в видовом статусе которой у зоологов не возникало сомнений, включены в последние таксо-

номические сводки по млекопитающим (Павлинов, 2003; Holden, Musser, 2005).

В настоящем сообщении, целью которого является обобщение хромосомных и молекулярно-генетических данных в изучении систематики, а также эволюции и изменчивости *Sicista*, видовой состав рода дан в соответствии с взглядами, представленными в последних таксономических сводках (Павлинов, 2003; Holden, Musser, 2005), а большинство форм объединено в несколько группировок близкородственных видов: «*betulina*», «*subtilis*» и «*caucasica*» (Соколов, Ковальская, 1990а).

## 2. Хромосомные данные

Среди 13 видов мышовок, признаваемых в настоящее время (Павлинов, 2003; Holden, Musser, 2005), хромосомные характеристики изучены у их подавляющего большинства (табл. 2). Исключением является *S. concolor*, кариотип которой до сих пор не исследован, что не позволяет уточнить на хромосомном уровне характер её таксономических отношений с другими видами одноцветных мышовок, а также с предположительно конспецифичными формами, которых некоторые зоологи рассматривают в качестве самостоятельных видов: *S. flava* True, 1894, *S. leathemi* Thomas, 1893 и *S. weigoldi* Jacobi, 1923 (Огнёв, 1948; Шенброт и др., 1995).

Табл. 2. Кариологическое разнообразие рода *Sicista*, по результатам рутинной окраски хромосом.  
 Table 2. Karyological diversity in the genus *Sicista* based on chromosome routine staining.

Виды, подвиды	2n	NF	Пары аутосом	Гетеросомы		Источник
				X	Y	
<i>S. caudata</i>	50	50	24A	A	A	Соколов и др., 1982; Sokolov et al., 1987; Соколов, Ковальская, 1990a
<i>S. tianschanica</i> : «terskei» «djungar» «talgar»	32	58	5M+6CM+2CT+2A	A	A	Соколов и др., 1982; Sokolov et al., 1987; Соколов, Ковальская, 1990a
	34	56	5M+5CM+CT+5A	A	A	
	32	58	6M+6CM+CT+2A	A	A	
<i>S. n. paraea</i>	42	52	CM+3M+CT+15A	A	A	Шубин, Сучкова, 1975; Соколов и др., 1982
<i>S. pseudoparaea</i>	44	52	2M+CM+CT+17A	A	A	Соколов и др., 1982; Баскевич, Ожудова, 2003
<i>S. betulina</i>	32	64–63	11(M+CM)+4CT	CM	A	Соколов и др., 1989; Баскевич и др., 2005
		60–62		(CT)		Fedyk et al., 2011
		58 48				Быстракова, 2000 Vorontsov, Malygina, 1973
<i>S. strandi</i>	44	52	1M+3CM+17A	A	A	Соколов и др., 1989; Баскевич и др., 2005; Загороднюк, 2007
<i>S. subtilis</i> : <i>subtilis</i> <i>vaga</i> <i>sibirica</i> <i>nordmanni</i> <i>trizona</i>	24	40–44	8(M+CM)+	A	A	Соколов и др., 1986b
	24	41–42	3 вариабельных	A	A	
	24	44–46	пары аутосом	A	A	
	26	48	11(M+CM)+1A	A	A	
	26	48	11(M+CM)+1A	A	A	

Табл. 2. Окончание.  
Table 2. Ending.

Виды, подвиды	2N	NF	Пары аутосом	Гетеросомы		Источник
				X	Y	
<i>S. severtzovi</i> <i>severtzovi</i>	16–22	28–30		A	A	Соколов и др., 1986а; Загороднюк, Кондратенко, 2000; Анискин и др., 2003а; Баскевич и др., 2011
<i>cimlanica</i>	22	36 (35)	7(M+CM)+3A	A	A	Ковальская и др., 2000
<i>S. caucasica</i>	32	48	4M+4CM+7A	A	A	Соколов и др., 1981, 1987; Баскевич и др., 2004
	32	46	4M+3CM+8A	A	A	Баскевич, Мальгин, 2009
<i>S. kluchorica</i>	24	44	8M+2CM+15A	A	A	Соколов и др., 1981, 1987; Баскевич и др., 2004
<i>S. kazbegica</i>	42	52	3CM+CM+M+15A	A	A	Соколов и др., 1986а
	40	50	3CM+CT+M+ 14A	A	A	Соколов, Баскевич, 1992
<i>S. armenica</i>	36	52	4M+2CM+2CT+9A	A	CT	Соколов, Баскевич, 1988

**Обозначения.** M – мета-, CM – субмета-, CT – субтело-, A – акроцентрики.

**Abbreviations.** M – meta-, CM – submeta-, CT – subtelo-, A – acrocentric pairs of autosomes.

Анализ данных, представленных в табл. 2 (рутинная окраска хромосом), показывает, что диплоидное число хромосом у *Sicista* колеблется от  $2n = 16$  (Анискин и др., 2003а,б) до  $2n = 50$  (Соколов и др., 1982), а число плеч хромосом варьирует от  $NF = 28$  (Соколов и др., 1986а; Загороднюк, Кондратенко, 2000; Ковальская и др., 2000; Опарин и др., 2001; Анискин и др. 2003а; Баскевич и др., 2011) до  $NF = 64$  (Соколов и др., 1989). При этом следует отметить видоспецифичность хромосомных маркеров у мышовок при постоянстве хромосомных характеристик у *S. caudata*, *S. pseudonapaea*, *S. napaea*, *S. kluchorica*, *S. armenica* и вариабельности кариотипа у остальных видов.

Детальные описания особенностей кариотипа у видов *Sicista* будут даны в разделе «Генетические диагнозы видов». Здесь мы остановимся лишь на некоторых моментах, касающихся проблем изменчивости и эволюции мышовок, преимущественно связанных с использованием методов дифференциальной окраски хромосом. К обсуждению частично привлечены отдельные результаты, основанные на использовании методов рутинной окраски хромосом, рассматриваемые в эволюционном аспекте.

В этой связи интересен кариотип *S. caudata*, характеризующийся наибольшим среди исследованных представителей *Sicista* диплоидным числом хромосом ( $2n = 50$ ), представленных исключительно акроцентриками (Соколов и др., 1982; Sokolov et al., 1987; Соколов, Ковальская, 1990б; табл. 2). Это обстоятельство может служить аргументом в пользу наибольшей близости 50-хромосомного кариотипа *S. caudata* к хромосомному набору «прамышовки». В связи с этим следует отметить, что по молекулярным данным *S. concolor* занимает базальное положение

в составе рода *Sicista* (Pisano et al., 2015). Однако, как отмечалось выше, пока не изучены кариотипы одноцветных мышовок из Китая и Кашмира, относящиеся к *S. concolor*, что не позволяет проследить связи между *S. caudata* и *S. concolor* на хромосомном уровне. Сравнительный анализ хромосомных особенностей у *S. caudata* из островных (Сахалин) (Соколов и др., 1982; Sokolov et al., 1987) и материковых (Приморье) (Соколов, Ковальская, 1990б) популяций *S. caudata* не выявил между ними различий, что указывает на отсутствие влияния фактора изоляции (примерно 10 тыс. лет) на эволюцию кариотипа данного вида.

Напротив, у близкого вида *S. tianschanica*, видовая обособленность которого была подтверждена в ходе проведения хромосомных исследований (Соколов и др., 1982; Sokolov et al., 1987; Соколов, Ковальская, 1990б), выявлена географическая изменчивость кариотипа. У этого вида обнаружены три варианта кариотипа, приуроченные к различным изолированным участкам обитания в ареале вида: форма «*terskei*» ( $2n = 32$ ,  $NF = 58$ ), форма «*talgar*» ( $2n = 32$ ,  $NF = 58$ ) и форма «*djungar*» ( $2n = 34$ ,  $NF = 56$ ) (Соколов и др., 1982; Sokolov et al., 1987; Соколов, Ковальская, 1990б). Механизм выявленной у *S. tianschanica* хромосомной изменчивости не ясен, поскольку методы дифференциальной окраски хромосом до сих пор использованы не были. Только у формы «*terskei*» описаны особенности локализации ядрышкообразующих районов хромосом (ЯОР) (Баскевич, 1987). Поиск ответа на вопрос о предполагаемой близости *S. tianschanica* к *S. pseudonapaea* и *S. napaea* (Павлинов и др., 1995) пока не увенчался успехом, несмотря на имеющиеся данные по G-окраске хромосом у *S. pseudonapaea* (Баскевич, Окулова, 2003)

и *S. napaeva* ( $2n = 42$ ,  $NF = 52$ ) (O'Brien, et al., 2006).

Как отмечалось выше, интерес представляет использование методов дифференциальной окраски хромосом для уточнения характера изменчивости и филогенетических связей в группах видов «*betulina*», «*caucasica*», «*subtilis*».

Группа «*betulina*» включает три вида: *S. betulina*, *S. strandi* и *S. pseudonapaeva* (Соколов, Ковальская, 1990а). Вид *S. pseudonapaeva* по морфологическим признакам (отсутствие хребтовой полосы) наиболее обособлен в группе, что послужило аргументом для некоторых систематиков рассматривать его вне пределов данной группы, указывая на возможную близость к *S. napaeva* и *S. tianschanica* (Павлинов и др., 1995). Видовая обособленность *S. pseudonapaeva* ( $2n = 44$ ,  $NF = 52$ ) была подтверждена в том числе хромосомными данными (Соколов и др., 1982). Два других вида этой группы — *S. betulina* ( $2n = 32$ ) и *S. strandi* ( $2n = 44$ ,  $NF = 52$ ) — являются географически замещающими видами-двойниками, их G-окрашенные кариотипы различаются 6 хромосомными перестройками транслокационного типа и 5–6 перестройками типа изменения положения центромеры, а также перицентрическими инверсиями (Баскевич, Окулова, 2003; Kovalskaya et al., 2011; Баскевич и др., 2015а).

Такая степень хромосомной дифференциации достаточна для формирования механизмов репродуктивной изоляции между видами-двойниками *S. betulina* и *S. strandi*. G-окрашенные кариотипы 44-хромосомных видов (*S. strandi* и *S. pseudonapaeva*) различаются тремя парацентрическими инверсиями, затрагивающими две пары гомеологичных после этих хромосомных перестроек акроцентрических аутосом (№ 9, 10 у *S. strandi* и

№ 8, 9 у *S. pseudonapaeva*) и X-хромосомы (Баскевич, Окулова, 2003).

Высказано предположение о том, что первый этап эволюции в группе «*betulina*» сопровождался парацентрическими инверсиями, а дальнейшая дифференциация группы на хромосомном уровне была связана с лавинообразным ростом хромосомной изменчивости, обусловленной перестройками транслокационного типа, изменения положения центромеры и перицентрическими инверсиями (Баскевич, Окулова, 2003). Особенности локализации гетерохроматина (ГХР) у представителей этой группы видоспецифичны (Баскевич, Окулова, 2003), а для C-окрашенных кариотипов видов-двойников *S. betulina* и *S. strandi* выявлена географическая изменчивость по данному признаку (Baskevich, 1996; Баскевич, Опарин, 2000; Баскевич и др., 2005а; Баскевич, 2011).

По особенностям локализации ядрышкообразующих районов хромосом (ЯОР) наиболее обособлена в группе серая мышь, *S. pseudonapaeva*, а *S. betulina* и *S. strandi* по данному хромосомному признаку сходны (Баскевич, Окулова, 2003). В целом, анализируя результаты рутинной и дифференциальной окраски хромосом у видов группы «*betulina*», следует отметить, что наибольшим своеобразием кариотипа характеризуется *S. betulina*, т. е. по хромосомным данным этот вид наиболее обособлен в группе, что противоречит краниометрическим и отчасти фенетическим данным (Баскевич, Окулова, 2003). По хромосомным результатам *S. betulina* ( $2n = 32$ ) является более молодой формой по сравнению с 44-хромосомными видами мышовок группы «*betulina*», тогда как по совокупности краниологических данных предполагается, что *S. betulina* является родоначальником более специализированных узкоареальных видов *S. strandi* и *S.*



*pseudonapaea* (Баскевич, Окулова, 2003). Отмеченная несогласованность в хромосомных и краниологических результатах по группе «*betulina*» может служить аргументом в поддержку пунктуалистической модели видообразования.

Об изменчивости кариотипа у представителей группы более подробно будет сказано в разделе «Генетические диагнозы видов», здесь мы остановимся лишь на некоторых моментах. У *S. pseudonapaea* хромосомная изменчивость не выявлена, а у *S. betulina* ( $2n = 32$ ) обнаружен хромосомный полиморфизм и географическая изменчивость в морфологии второй пары аутосом (Соколов и др., 1989; Быстракова, 2000; Fedyk et al., 2011). Уточнена география обнаруженной хромосомной перестройки в ареале вида (Соколов и др., 1989; Быстракова, 2000) и показано, что *G*-окрашенные субметацентрический (СМ) и субтелоцентрический (СТ) варианты второй пары имеют дополнительные *G*-полосы, отсутствующие в акроцентрическом (А) варианте (Fedyk et al., 2011). Также у *S. betulina* в популяциях из Восточной Европы выявлена географическая изменчивость по количеству и особенностям локализации гетерохроматина (ГХР) (Баскевич, Окулова, 2003; Баскевич, 2011). У 44-хромосомного вида-двойника *S. strandi* отмечены отличия в количестве и особенностях локализации ГХР в кариотипах из северных (Курская, Саратовская обл.) и южных (Кавказ, Предкавказье) частей ареала вида, определяющие внутривидовую изменчивость *S. strandi* на хромосомном уровне (Baskevich, 1996; Баскевич, Опарин, 2000; Баскевич и др., 2005а; Баскевич, 2011).

**Группа «caucasica»** (одноцветные мышовки Кавказа) (Соколов, Ковальская, 1990а) включает 6 географически изолированных хромосомных форм, рассматри-

ваемых в рамках четырёх видов-двойников: *S. caucasica* ( $2n = 32$ ,  $NF = 48$ ;  $2n = 32$ ,  $NF = 46$ ), *S. kluchorica* ( $2n = 24$ ;  $NF = 44$ ), *S. kazbegica* ( $2n = 42$ ,  $NF = 52$ ;  $2n = 40$ ,  $NF = 50$ ) и *S. armenica* ( $2n = 36$ ;  $NF = 52$ ) (Соколов и др., 1981, 1986а; Соколов, Баскевич, 1988, 1992; Баскевич, Малыгин, 2009). Хромосомные формы этой группы характеризуются аллопатрическим распространением и все, за исключением *S. armenica*, обитают на Большом Кавказе (Соколов и др., 1987; Баскевич и др., 2004, 2015б). Показано, что наиболее обособлены среди сравниваемых форм *Sicista* группы «*caucasica*» с Большого Кавказа 42-хромосомная *S. kazbegica* (древняя) и 24-хромосомная *S. kluchorica* (самая молодая в группе): их *G*-окрашенные кариотипы различаются девятью неробертсоновскими транслокациями и двумя перицентрическими инверсиями. Наиболее близки между собой две географически изолированные внутривидовые формы *S. kazbegica*, кариотипы которых различаются одной тандемной транслокацией, а также таковые *S. caucasica*, хромосомные наборы которых различаются одной перицентрической инверсией (Баскевич и др., 2004; 2015б). Выявлены резкие отличия в характере *C*- и *AgNOR*-окраски хромосом между *S. kazbegica*, с одной стороны, и *S. kluchorica* и *S. caucasica*, с другой, указывающие на подразделённость одноцветных мышовок с Большого Кавказа на западную и восточную группы (Баскевич и др., 2004).

**В группе «subtilis»** в ходе цитогенетического изучения были получены наиболее интересные результаты. В ней в последних таксономических сводках (Павлинов, 2003; Holden, Musser, 2005) выделяют два морфологически сходных вида: *S. subtilis* s. str. и *S. severtzovi*. Варибельность кариотипа только по числу

Табл. 3. Данные по кариологии группы «*subtilis*».  
Table 3. The data on the karyology of the “*subtilis*” group.

Вид, подвид, форма	Место отлова	2n	NF	Источник
<i>S. subtilis trizona</i>	[Сербия], Воеводина	26	48	Ham et al., 1983
<i>S. s. nordmanni</i>	Херсонская обл., Черноморский запов.	26	48	Соколов и др., 1986б
	Донецкая обл., Украинский степной запов., Хомутовская степь	26	48	Соколов и др., 1986б
	Луганская обл., Луганский запов., Стрельцовская степь	26	48	Загороднюк, Кондрагено, 2000
	Крым, Ленино	26	48	Ковальская, Федорович, 1997
	Белгородская обл., Борисовский р-н, «Отрасьевы яры»	26	48	Ковальская и др., 2007
	<i>S. s. subtilis</i>	Саратовская обл, Краснопартизанский р-н, Октябрьский	24	40, 41
Александровско-Гайский р-н, Монахов		24	40	Баскевич и др., 2010
Ровенский р-н, Песчаное		24	40	Баскевич и др., 2005
Краснокутский р-н, пос. Дьяковка		24	40	Быстракова, 2000
Пугачевский р-н, Большая Таволожка		24	—	Опарин и др., 2001
Пос. Целинный		24	—	Опарин и др., 2001
Курганская обл., Звериноголовское		24	41–44	Соколов и др., 1986б
Уральская обл., Урда		24	41,42	Соколов и др., 1986б
Красноярский край, Подсинее		24	44–45	Соколов и др., 1986б
Тува, оз. Тере-Холь		24	46	Соколов и др., 1986б
<i>S. subtilis</i>	Калмыкия, Черноземельский р-н, Черноземельск	24	46	Ковальская, Федорович, 1997
	Волгоградская обл., Калачёвские пески	24	44	Ковальская и др., 2000

Табл. 3. Окончание.  
Table 3. Ending.

<i>S. subtilis</i>	Саратовская обл., Воскресенский р-н, окрестности пос. Афанасьевка	23 24 22	42, 43 45 41	Баскевич, Опарин, 2009; Баскевич и др., 2010
<b>B</b> -форма	Волгоградская обл., сев. часть Арчединско-Донских песков	22, 23	41, 44	Анискин и др., 2003а
<b>I</b> -форма	Юг Арчединско-Донских песков	24	46	Анискин и др., 2003а
<b>M</b> -форма	Правобережье р. Медведица	25, 26	44, 46	Ковальская и др., 2000; Анискин и др., 2003а
<b>D</b> -форма	Заволжье и неск. пунктов к зап. от Волги	24	40-43	Анискин и др., 2003а
<i>S. severtzovi cimlanica</i>	Ростовская обл., Цимлянские пески	22	35, 36	Ковальская и др., 2000
<i>S. s. severtzovi</i>	Курская обл., Центрально-Черноземный запов., Стрелецкий участок	18-20	28-30	Соколов и др., 1986б
	Участок «Букреевы Бармы»	19 20 19	29 29 28	Баскевич и др., 2011
	Участок «Баркаловка»	19 20	29 30	Баскевич и др., 2011
	Воронежская обл., Богучар	18	28	Ковальская и др., 2000
	Луганский запов., Стрельцовская степь	18 (17)	28?	Загороднюк, Кондрагено, 2000
	Белгородская обл., Ямская степь	20, 21	28, 29	Анискин и др., 2003б
	р. Айдар, с. Ровеньки	16 18	28 28	Анискин и др., 2003б Опарин и др., 2001
	Новооскольский р-н, р. Оскол, «Стенки Изгорья»	22	30	Ковальская и др., 2007

и морфологии хромосом у мышовок этой группы в значительной степени превосходит таковую у других представителей рода: число хромосом в группе колеблется от  $2n = 16$  до  $2n = 26$ , а число плеч хромосом от  $NF = 28$  до  $NF = 48$  (табл. 3). Использование методов дифференциальной окраски хромосом для представителей группы до последнего времени носило фрагментарный характер, позволяя уточнять лишь механизм хромосомных перестроек в кариотипах некоторых форм (Анискин и др., 2003а; Баскевич, Опарин, 2009; Баскевич и др., 2010, 2011). Однако новейшие хромосомные исследования мышовок группы «*subtilis*» на территории юго-восточной части Русской равнины в бассейне Среднего Дона с привлечением сравнительной *G*-окраски хромосом и филогенетического анализа матрицы хромосомных данных привели к обнаружению пяти в значительной степени дивергировавших хромосомных форм мышовок группы «*subtilis*»: *S. subtilis* s. str. ( $2n = 24$ ,  $NF = 40-46$ ), *S. severtzovi* ( $2n = 26$ ,  $NF = 48$ ), *Sicista* sp. n. 1 ( $2n = 22-26$ ,  $NF = 41-46$ ), *Sicista* sp. n. 2 ( $2n = 16-22$ ,  $NF = 28-31$ ) и *S. nordmanni* ( $2n = 26$ ,  $NF = 48$ ) (Kovalskaya et al., 2011). Высокий уровень кариологического разнообразия этой группы на юго-востоке Русской равнины авторы связывают с фрагментацией некогда единого ареала предковой популяции группы в результате исторических событий плейстоцена и возможным усилением процессов изоляции в группе под воздействием антропогенных факторов на современном этапе (Kovalskaya et al., 2011).

Сопоставление полученных Ковальской с соавт. (Kovalskaya et al., 2011) результатов с хромосомными данными по мышовкам группы «*subtilis*», представленных в табл. 3, позволяет отметить, что *Sicista* sp. n. 1 ( $2n = 22-26$ ,  $NF =$

41-46) включает формы *I*, *M*, *B* и находки *S. subtilis* из правобережья Саратовской обл., а *Sicista* sp. n. 2 ( $2n = 16-22$ ,  $NF = 28-31$ ) включает все добытые в пределах ареала вида находки, относившиеся к *S. severtzovi*. К последнему виду отнесена (Kovalskaya et al., 2011) 26-хромосомная форма из окр. с. Красное Новохоперского р-на Воронежской обл., кариотип которой отличается от 26-хромосомного кариотипа формы *nordmanni* (таксономический статус последней оценивается авторами неоднозначно: вид? подвид?) рядом хромосомных перестроек и характером *C*-окраски хромосом. Все обнаруженные на Среднем Дону хромосомные формы аллопатричны, за исключением *S. subtilis* s. str. и *Sicista* sp. n. 1, чьи ареалы перекрываются в правобережье Волгоградской обл. при отсутствии гибридизации в зоне контакта (Kovalskaya et al., 2011).

Степень дивергенции всех выявленных этими авторами таксонов группы «*subtilis*» и группы сравнения показана в табл. 4. Выявленная высокая степень кариологической дифференциации между большинством сравниваемых форм указывает на необходимость проведения таксономической ревизии группы и на возможный пересмотр представлений о её видовом разнообразии. Следует отметить в связи с этим, что с данными хромосомного анализа форм группы «*subtilis*» не согласуются новейшие молекулярные данные (*cytb*, IRBP), основываясь на которых авторы пытаются построить собственную систему этой группы (Русин и др., 2015).

### 3. Молекулярно-генетические данные

Степень изученности мышовок молекулярными методами показана в табл. 5, из которой следует, что молекулярно-гене-

**Табл. 4.** Число и тип хромосомных перестроек, разделяющих 7 представителей рода *Sicista* по результатам G-окраски хромосом (Kovalskaya et al., 2011).**Table 4.** Number and type of chromosomal rearrangements separating 7 taxa of the genus *Sicista* based on G-banding of chromosomes (Kovalskaya et al., 2011).

	<b>SBE</b>	<b>SSE</b>	<b>SSP1</b>	<b>SNO</b>	<b>SPP2</b>	<b>SSU</b>
<b>SST</b>	<b>11:</b> 5rob 4inv 1tan 1shift	<b>10:</b> 7rob 2tan 1inv	<b>14:</b> 7rob 4tan 3inv	<b>11:</b> 7rob 2tan 2inv	<b>24:</b> 10inv 9rob 5tan	<b>16:</b> 6rob 5tan 4inv 1fis
<b>SBE</b>		<b>21:</b> 12rob 5inv 3tan 1shift	<b>25:</b> 12rob 7inv 5tan 1shift	<b>22:</b> 12rob 6inv 3tan 1shift	<b>35:</b> 14rob 14inv 6tan 1shift	<b>27:</b> 11rob 8inv 6tan 1fis 1shift
<b>SSE</b>			<b>13:</b> 7rob 4tan 2inv	<b>10:</b> 7rob 2tan 1inv	<b>23:</b> 10rob 8inv 5tan	<b>15:</b> 6rob 5tan 3inv 1fis
<b>SPP1</b>				<b>15:</b> 8rob 4tan 3inv	<b>28:</b> 10rob 11inv 7tan	<b>20:</b> 7tan 7rob 5inv 1fis
<b>SNO</b>					<b>13:</b> 8inv 3rob 2tan	<b>15:</b> 7rob 3tan 4inv 1fis
<b>SPP2</b>						<b>29:</b> 11rob 11inv 6tan 1fis

**Обозначения.** SBE – *S. betulina*, SNO – *S. subtilis nordmanni*, SSE – *S. cf. severtzovi*, SSP1 – *Sicista* sp. n. 1, SPP2 – *Sicista* sp. n. 2, SST – *S. strandi*, SSU – *S. subtilis* s. str.; fis – центрическое разъединение, inv – перичентрическая инверсия, rob – робертсоновская транслокация, shift – изменение положения центромеры, tan – тандемная транслокация.

**Abbreviations.** SBE – *S. betulina*, SNO – *S. subtilis nordmanni*, SSE – *S. cf. severtzovi*, SSP1 – *Sicista* sp. n. 1, SPP2 – *Sicista* sp. n. 2, SST – *S. strandi*, SSU – *S. subtilis* s. str.; fis – centric fission, inv – pericentric inversion, rob – Robertsonian fusion, shift – centromeric shift, tan – tandem translocation.

**Табл. 5.** Изученность видов и подвидов *Sicista* молекулярными методами.**Table 5.** Results of study of *Sicista* species and subspecies by molecular methods.

Вид	Анализ RAPD PCR	Секвенирование последовательностей ДНК						
		яДНК					мтДНК	
		LCAT	IRBP	GHR	RAG1	BRCA1	COI	cyt b
<i>S. tianschanica</i>			++++	+	+	+		+
<i>S. concolor</i>			+++	+	+	+		+
<i>S. napaea</i>			+	+	+	+		+
<i>S. pseudonapaea</i>								
<i>S. betulina</i>	+	+	+				++	
<i>S. strandi</i>	+	+	++	+	+	+		+
<i>S. caucasica</i>	+		++	++	++	++		++
<i>S. kluchorica</i>	+		+	+	+	+		++
<i>S. kazbegica</i>	+	+	+++	+	+	+		++
<i>S. subtilis</i>			++++				++	++
<i>nordmanni</i>	+		++	++	++	++	++	+
<i>trizona</i>			++				++	+
<i>S. severtzovi</i>	+							+
<i>cimlanica</i>								+

**Примечания.** Знак «+» указывает публикацию с данными о секвенс-анализе по конкретному виду или подвиду. Не представлены данные а) не соотнесённые с конкретными видами (Wu et al., 2012); б) образцов «*S. sp. n. 1*» и «*S. sp. n. 2*», отнесённых к *S. subtilis* (Русин и др., 2015).

**Comments.** The sign “+” designates a particular publication on sequence analysis for particular species or subspecies. Omitted are the data a) not allocated to any particular species (Wu et al., 2012), b) forms “*S. sp. n. 1*” and “*S. sp. n. 2*” allocated to *S. subtilis* (Rusin et al., 2015).

тическими исследованиями (RAPD PCR, секвенирование генов митохондриальной и ядерной ДНК) охвачена лишь часть из признаваемых на настоящий момент видов. Образцы отдельных видов *Sicista* использовались в филогенетических построениях в отряде Rodentia (DeBry, Sagel, 2001; DeBry, 2003; Montgelard et al., 2008; Wu et al., 2012; Zhang et al., 2013), надсемейства Dipodoidea (Lebedev et al., 2013; Pisano et al., 2015), семейства Dipodidae (Fan et al., 2009), для оценки межвидовых филогенетических связей в составе всего рода *Sicista* (Zhang et al., 2013; Cserkesz et al., 2015; Pisano et al., 2015) или некоторых выделяемых групп видов (Баскевич и др., 2015а,б; Русин и др., 2015), а также в филогеографических исследованиях (Cserkesz et al., 2015). Таким образом, накопленные к настоящему моменту мо-

лекулярные данные не только расширяют возможности для дифференциальной диагностики видов-двойников *Sicista* и использования генетической концепции вида, но и служат основой для уточнения внутривидовых, межвидовых и внутривидовых филогенетических связей у мышовок и положения рода в системе Dipodoidea.

Ниже изложены более детальные результаты применения различных молекулярных подходов к представителям *Sicista*.

### 3.1. Анализ RAPD PCR

Анализ RAPD PCR даёт общую оценку сходства видов на основании сканирования мутаций по всему геному (мультилокусный анализ). Этот метод позволяет разнонаправлено в каждой цепи амплифицировать участки ДНК, ограниченные

последовательностью, комплементарной случайному праймеру — искусственно синтезированной олигонуклеотидной последовательности (Банникова, 2004).

Полимеразная цепная реакция со случайными праймерами (RAPD PCR) была применена к представителям *Sicista* групп «*subtilis*», «*betulina*» и «*caucasica*», что позволило с помощью молекулярных маркеров осуществлять дифференциальную диагностику видов-двойников и идентифицировать неопознанные находки (Баскевич и др., 2003, 2004; Баскевич, Потапов, 2005). Также удалось оценить на молекулярном уровне степень сходства между видами в некоторых группах. Так, в группе «*caucasica*» наибольшее сходство в спектрах амплифицированных фрагментов ДНК по большинству использованных праймеров (ОРА-09, ОРА-19, ОРВ-20, ОРД-12, ОРЕ-01, ОРЕ-06, ОРЕ-09, ОРЕ-20, ОРО-01, ОРО-02, ОРВ-05, ОРВ-15, ОРАА-17, ОРА-04) отмечено для *S. caucasica* и *S. kluchorica*, а *S. kazbegica* оказался наиболее обособленным в группе (Баскевич и др., 2004). В группе «*betulina*» наибольшее сходство в спектрах амплифицированных фрагментов ДНК по большинству изученных праймеров (ОРА-11, ОРА-14, ОРВ-18, ОРЕ-10, ОРЕ-20, ОРФ-20, ОРФ-29, ОРФ-92) отмечено для *S. betulina* и *S. strandi*, наиболее обособлен *S. pseudonapaea* (Баскевич, Потапов, 2005).

### 3.2. Анализ сиквенсов ДНК

#### 3.2.1. Положение в системе *Dipodoidea*

Интерес представляет использование молекулярных маркеров для уточнения положения рода *Sicista* в надсемействе *Dipodoidea* и для исследования истории рода. Эти вопросы рассмотрены в нескольких работах, в том числе тех, в которых молекулярно-генетические данные

экстраполируются на результаты анализа палеогеографии таксона (Wu et al., 2012; Zhang et al., 2013; Pisano et al., 2015). По имеющимся молекулярным данным *Dipodoidea* рассматривается как сестринская группа для *Muroidea*, их разделение произошло в позднем палеоцене ( $\approx 57$  млн лет) (Pisano et al., 2015). По сведениям других авторов, использовавших фрагменты девяти ядерных генов (*A2AB*, *CNR1*, *vWF*, *ATP7A*, *Crem*, *RAG2*, *GHR*, *BRCA1*, *IRBP*) и данные палеонтологии (Wu et al., 2012), разделение *Dipodoidea* и *Muroidea* произошло позднее ( $\approx 44$  млн лет). Оценка филогенетических связей и времени дивергенции *Dipodoidea* по результатам секвенирования ядерного гена *IRBP* с включением метода молекулярных часов и анализом палеонтологических находок, позволила поместить общего предка надсемейства *Dipodoidea* в средний эоцен ( $\approx 42.7$  млн лет) (Zhang et al., 2013). Как сообщается в последней работе, подсемейство *Sminthinae* (= *Sicistinae*) отделилось от общего ствола *Dipodoidea* ранее других экоморфологических типов тушканчикообразных и занимают базальное положение в филогенетической структуре надсемейства, построенной на основе использования нуклеотидных последовательностей ядерного гена *IRBP*: время отделения *Sminthinae* от общего ствола *Dipodoidea* составляет 33.7 млн лет (Zhang et al., 2013).

Представители подсемейства *Sminthinae* были широко распространены в Сев. Америке, Европе и Азии до позднего миоцена. Наибольшее их разнообразие имело место в олигоцене, в миоцене ситуация сохранилась для азиатских представителей таксона, но не для форм из Сев. Америки и Европы. Все роды *Sicistinae*, за исключением *Sicista*, вымерли до плиоцена, а диверсификация *Sicista* в Евразии дати-

руется средним миоценом (16.8 млн лет). По палеонтологическим данным Зажигина и Лопатина (2000), род *Sicista* известен с позднего миоцена в Азии и с позднего плиоцена в Европе. Очевидно, что в соответствии с последними молекулярными данными (сиквенс-анализ ядерного гена *IRBP*), рассмотренными в совокупности с результатами палеогеографии, *Sicista* в Евразии имеет более древнюю историю, насчитывающую порядка 17 млн лет (Zhang et al., 2013).

Эволюция надсемейства *Dipodoidea* и положение рода *Sicista* в его составе также рассмотрены с помощью привлечения молекулярных филогений, построенных на основе использования пяти кодирующих генов: *IRBP*, *GHR*, *BRCA1*, *RAG1* ядерной ДНК и гена *cytb* митохондриальной ДНК, также «наложенных» на палеонтологические данные (Pisano et al., 2015). Полученные результаты показывают базальное положение *Sicista* в составе надсемейства, что согласуется с филогенией *Dipodoidea*, построенной на основе использования ядерного гена *IRBP* (Zhang et al., 2013). В исследовании, выполненном на большем материале представителей *Dipodoidea* и с использованием большего числа генов по сравнению с работой предшественников (Pisano et al., 2015), отмечено следующее: начиная со среднего эоцена, эволюционная история *Dipodoidea* находилась под влиянием глобальных геологических и климатических изменений, которые происходили в Центральной Азии; при этом особое значение имел подъем Гималае-Тибетского плато (центр происхождения *Dipodoidea*), повлекший развитие новых сред обитания, что определило диверсификацию нескольких клад *Dipodoidea*. Эти клады молекулярные филогенетики рассматривают как отдельные семейства (*Sminthidae*, *Zapodidae*, *Dipodidae*) в со-

ставе надсемейства *Dipodoidea* (Lebedev et al., 2013; Pisano et al., 2015) или как подсемейства (*Sminthinae*, *Zapodinae*, *Allactaginae*, *Cardiocraniinae*, *Dipodinae*, *Euchoreutinae*) в составе единственного семейства *Dipodidae* (Zhang et al., 2013).

Таким образом, разделение *Sminthinae* и *Zapodinae*, предложенное ещё Эллерманом (Ellerman, 1940), поддержано молекулярными данными (Fan et al., 2009; Lebedev et al., 2013; Zhang et al., 2013) и согласуется с результатами морфологии (Sokolov et al., 1987; Stein, 1990; Шенброт, 1992).

### 3.2.2. Оценка межвидовых связей

На основе сиквенс-анализа нуклеотидных последовательностей ядерного гена *IRBP* рассмотрены филогенетические связи между четырьмя (*S. concolor*, *S. tianshanica*, *S. kazbegica*, *S. sp.*) (Zhang et al., 2013) и шестью (*S. concolor*, *S. tianshanica*, *S. kazbegica*, *S. betulina*, *S. strandi*, *S. subtilis*) (Cserkesz et al., 2015) видами *Sicista*. По данным этих авторов, восточно-азиатские виды (*S. concolor*, *S. tianshanica*) занимают базальное положение среди сравниваемых видов, представляя собой наиболее раннюю ветвь в эволюции рода, тогда как *S. kazbegica* отделилась от общего ствола позднее. Для *S. subtilis* s. lato и видов-двойников *S. betulina* и *S. strandi*, населяющих более умеренные широты, предполагается общее происхождение и относительно недавняя экспансия областей обитания (степь, тайга) (Cserkesz et al., 2015).

Следует также отметить, что молекулярные данные позволили прояснить вопрос о возможной близости *S. concolor* к *S. tianshanica*, который требовал дополнительных комплексных исследований, включая изучение геномов этих таксономически сложных форм. Моле-



кулярно-генетические данные поддерживают обособленность *S. concolor* и *S. tianshanica* и их базальное положение в роде (Zhang et al., 2013; Cserkesz et al., 2015; Pisano et al., 2015). В ходе изучения нуклеотидных последовательностей генов *cytb*, *IRBP*, *GHR*, *BRCA1* и *RAG1* у 34 представителей *Dipodoidea* реконструированы филогенетические связи между видами *S. tianshanica*, *S. concolor*, *S. napaeva*, *S. strandi*, *S. subtilis*, *S. kazbegica*, *S. kluchorica*, *S. caucasica* (Pisano et al., 2015). По данным этих авторов, базальное положение занимают восточно-азиатские виды (*S. concolor*, *S. tianshanica*), в один кластер объединяются *S. napaeva*, *S. strandi*, *S. subtilis*, монофилитическую группу образуют все виды комплекса «caucasica» (*S. kazbegica*, *S. kluchorica*, *S. caucasica*).

### 3.2.3. Анализ состава групп видов

Для группы «caucasica» подтверждена монофилия в ходе совокупного секвенирования четырёх ядерных генов (*IRBP*, *GHR*, *BRCA1*, *RAG1*) и гена *cytb* (Pisano et al., 2015), по последнему гену выявлен высокий уровень межвидовой дифференциации (Баскевич и др., 2015а). Уровень различий по генетическим дистанциям между *S. caucasica* и *S. kluchorica* составляет 10.5%, между *S. kazbegica* и *S. kluchorica* — 15%, между *S. kazbegica* и *S. caucasica* превышает 16% (Баскевич и др., 2015б). Как видно, по данному молекулярному признаку вид *S. kazbegica* наиболее обособлен в группе, а *S. caucasica* и *S. kluchorica* объединяются в одном подкластере. Таким образом, характер межвидовых отношений в группе, исследованных на основе сиквенса-анализа *cytb*, согласуется с результатами совокупного анализа пяти кодирующих генов ядерной (*IRBP*, *GHR*, *RAG1*, *BRCA1*) и митохондриальной

(*cytb*) ДНК (Pisano et al., 2015), а также с результатами RAPD PCR анализа и хромосомными данными (Баскевич и др., 2004).

Группа «betulina» охвачена молекулярно-генетическими исследованиями не в полном объёме, к её исследованию привлечены лишь несколько молекулярных маркеров: ген *cytb* и ядерные гены *LCAT* и *IRBP*. Структура филогенетического древа, построенного на основе сравнительного анализа нуклеотидных последовательностей ядерного гена *IRBP* у шести видов рода *Sicista* (*S. concolor*, *S. tianshanica*, *S. kazbegica*, *S. betulina*, *S. strandi*, *S. subtilis*), показывает монофилию этой группы (Cserkesz et al., 2015). В ходе сравнительного молекулярно-генетического исследования (*cytb*) ряда европейских популяций мышивок группы «betulina» показано, что различия по генетическим дистанциям между *S. betulina* и *S. strandi* составляют приблизительно 10.5% (Баскевич и др., 2015). Пока в сравнительных молекулярных исследованиях отсутствует материал по *S. pseudonapaeva*, что не позволяет оценить полностью характер филогенетических взаимоотношений в группе на основе молекулярного признака *cytb*.

Кроме того, в диагностике видов-двойников группы «betulina» использован фрагмент (391 bp) ядерного гена *LCAT*, подтверждающий монофилию группы (С.Г. Потапов, устное сообщение).

В группе «subtilis» секвенирование нуклеотидных последовательностей генов *IRBP* яДНК и *cytb* мтДНК из популяций европейской части России, принадлежащих к шести формам (*subtilis*, *nordmanni*, *trizona*, *S. sp. n. 1*, *S. sp. n. 2* и *cimlanica* = *severtzovi*) (Русин и др., 2015), привело к результатам, противоречащим хромосомным данным и общепринятым представлениям о таксономии группы. По мнению указанных авторов, в составе

группы «*subtilis*» следует признавать: *S. s. subtilis* Pallas, 1773, *S. s. severtzovi* Ognev, 1935 (уровень генетической дивергенции по гену *cytb* составляет 3.75%), *S. trizona* Frivaldszky, 1865 и *S. loriger* Nordmann, 1839 (уровень генетической дивергенции по гену *cytb* составляет 7.25%). При этом авторы ссылаются на мнение американских исследователей (Baker, Bradley, 2006), ошибочно принимая указанный ими внутривидовой уровень дивергенции по гену *cytb* у млекопитающих, равный 4.7%, за межвидовой, тем более что для исследованных ранее представителей *Sicista* уровень межвидовой дивергенции по данному молекулярному маркеру превышает 10.5% и достигает 16% (Баскевич и др., 2015а,б). По молекулярным результатам Русина и др. (2015), для предполагаемой по хромосомным данным видовой обособленности *S. sp. n. 1* и *S. sp. n. 2* (Kovalskaya et al., 2011) подтверждения не найдено. Интересно, что по молекулярным данным (*IRBP*, *COI*) румынских и венгерских зоологов (Cserkesz et al., 2015) формы *trizona* и *nordmanni* (младший синоним *loriger*) рассматриваются как внутривидовые: уровень генетической дивергенции между ними по гену *COI* мтДНК составляет порядка 6.2%, тогда как таковой между популяциями *S. subtilis* из Венгрии и Румынии, относящимися к номинативному подвиду, не превышает 3.6%.

#### 4. Генетические диагнозы видов

В разделе представлены составленные на основе обобщённых хромосомных и молекулярных данных генетические диагнозы признаваемых на первую декаду XXI в. видов *Sicista*. Структура этого раздела повторяет таковую в последней таксономической сводке (Holden, Musser, 2005). Для каждого вида указаны: типовое местонахождение, краткая

синонимика, собственно генетический диагноз, очерченные преимущественно на основе использования хромосомных и молекулярных маркеров особенности распространения, таксономический комментарий. В общем списке выделены группы близких видов, к которым также даны пояснения. Это позволяет показать значение генетических подходов в разработке современной классификации р. *Sicista* и показать доминирующую роль генетических маркеров в диагностике видов-двойников и близких видов.

##### 4.1. Группа видов «*betulina*»

По Соколову и Ковальской (1990а), группа включает три характеризующихся одинаковым строением *glans penis* близкородственных и морфологически сходных вида: *S. betulina* Pallas, 1779, *S. strandi* Formosov, 1931 и *S. pseudonapaea* Strautman, 1949. Эта точка зрения поддержана Шенбротом и др. (1995), однако некоторые исследователи, основываясь на особенностях окраски верха спины у *S. pseudonapaea* (отсутствие чёрной хребтовой полосы), рассматривают этот вид вне пределов данной группы (Павлинов и др., 1995).

##### 4.1.1. *Sicista betulina*

Типовое местонахождение. Россия, берег р. Иртыш, Барабинская степь.

Синонимы. *montana*, *norvegica*, *taigica*, *tatricus* (Corbet, 1978; Holden, 1993; Павлинов и др., 1995; Holden, Musser, 2005).

Генетический диагноз. Кариотип *S. betulina* изучен из ряда пунктов Московской, Калужской, Рязанской, Костромской, Нижегородской, Новгородской, Тверской, Брянской, Пензенской, Курганской, Томской, Кемеровской, Иркутской, Новосибирской областей, из Красноярского края, Бурятии, Марий-Эл, Башкортостана в Рос-

сии (Vorontsov, Malygina, 1973; Sokolov et al., 1987; Соколов и др., 1989; Быстракова, 2000; Баскевич, Окулова, 2003; Баскевич и др., 2005) из Ивано-Франковской (Соколов и др., 1989) и Киевской (Baker et al., 1996) областей в Украине, из нескольких пунктов в равнинной и горной частях Польши (Walknowska, 1960; Fedyk et al., 2011). Диплоидное число хромосом во всех изученных выборках постоянно и равно  $2n = 32$ , выделяемые систематиками «традиционные» подвиды (*betulina* s. str., *taigica*, *montana*) (Громов и др., 1963) принадлежат 32-хромосомной форме (Баскевич, 1989). Кариотип состоит преимущественно из двуплечих элементов ( $NF = 64$ ). Как правило, аутосомный набор включает 11 пар мета- и субметацентриков и 4 пары субтелоцентрических элементов. X-хромосома — субметацентрик среднего размера, Y-хромосома — мелкий акроцентрик. В числе плеч хромосом отмечены различия: для особей из Томской обл. и Красноярского края описан 32-хромосомный кариотип с  $NF = 48$  (Vorontsov, Malygina, 1973), для особей с южной периферии ареала (Пензенская обл.) — с  $NF = 58$  (Быстракова, 2000). Не исключено, что эта вариабельность в числе плеч аутосом связана с методическими причинами.

Достоверным фактом является хромосомный полиморфизм и географическая изменчивость в морфологии второй пары аутосом, которая может быть представлена субмета- (СМ), субтело- (СТ), акроцентрическими (А) элементами и может быть гетероморфной. Гетероморфизм и изменчивость отмечены у некоторых экземпляров из Курганской, Новосибирской, Томской, Кемеровской, Иркутской, Рязанской, Пензенской областей, из Бурятии (Соколов и др., 1989; Быстракова, 2000), из ряда локалитетов в Польше (Fedyk et al., 2011). Механизм данной хромосомной

перестройки не вполне ясен, однако показано, что G-окрашенные СМ и СТ варианты второй пары имеют дополнительные G-полосы, отсутствующие в А варианте (Fedyk et al., 2011).

Особенности локализации гетерохроматина (ГХР) в кариотипе *S. betulina* видоспецифичны (Baskevich, 1996; Баскевич, Окулова, 2003; Баскевич, 2011). Так, крупные и интенсивно окрашенные блоки прицентромерного ГХР отмечены в центромерных районах четырёх первых пар мета-субметацентрических и четырёх пар субтелоцентрических аутосом. Остальные аутосомы, как правило, С-негативны. ГХР добавочного короткого плеча обнаруживается в X-хромосоме. Отмечена географическая изменчивость по данному признаку у *S. betulina* из Восточной Европы. Так, при С-окрашивании кариотипа экземпляров из Московской области блоки прицентромерного ГХР крупные и интенсивно окрашенные, а Y-хромосома полностью гетерохроматична, хотя и слабо окрашена. У особей из Новгородской области блоки прицентромерного ГХР более мелкие и менее интенсивно окрашенные, а Y хромосома С-негативна. Наиболее интенсивная С-окраска хромосом, имеющая локализацию, сходную с таковой в популяции из Подмосковья, отмечена для особей из Ивано-Франковской области, при этом в популяции из этого географического пункта обнаружен полиморфизм по наличию интеркалярных ГХР блоков в двух первых парах аутосом (Baskevich, 1996; Баскевич, Окулова, 2003; Баскевич, 2011). ЯОР обнаружены в теломерных районах коротких плеч пары № 4 субметацентрических аутосом (Баскевич, Окулова, 2003; Баскевич, 2012). Такая локализация ЯОР сходна с таковой у *S. strandi* (пара № 1) и отличается от локализации ЯОР у *S. pseudonapaea*.

Хромосомный диагноз поддержан молекулярно-генетическим. Используя в RAPD PCR анализе праймеры: OPA-11, OPA-14, OPB-18, OPE-10, OPE-20, OPF-20, OPF-29, OP-92, оказалось возможным отличить этот вид от морфологически сходного *S. strandi*, а также близко родственного вида *S. pseudonapaea* (Баскевич, Потапов, 2005). Введение в диагностику видов группы «*betulina*» нового молекулярно-генетического маркера (фрагмент 391 bp) ядерного гена *LCAT*, дополняющего результаты хромосомного типирования видов-двойников *S. strandi* и *S. betulina*, также позволило различать эти морфологически сходные виды с помощью данного молекулярного признака (Баскевич и др., 2010а). Различия по этому фрагменту между *S. betulina* из Московской обл. и *S. strandi* из Курской обл. определяются одной нуклеотидной заменой в 4-м экзоне на расстоянии 20 нуклеотидов от его начала: у *S. betulina* в этом положении находится А-нуклеотид, а у *S. strandi*, как и у большинства других представителей *Sicista*, — G-нуклеотид.

Получены предварительные данные по *subt*, указывающие на обособленность валдайской популяции *S. betulina* от других выборок вида из Восточной Европы: уровень её генетической дивергенции превышает 8.0% (Баскевич и др., 2015а).

РАСПРОСТРАНЕНИЕ. Область распространения *S. betulina* s. lato до обнаружения видов-двойников в группе «*betulina*» описана Корбетом (Corbet, 1978) и Пуцекком (Pucek, 1982): арктические и горные леса от Норвегии и Дании на восток до сев. Китая и юж. Сибири, на север до Белого моря, на юг до Австрии, Карпат, Кавказа, Алтая и Саян. Уточнённый по результатам хромосомной маркировки ареал вида таков: лесной пояс от Норвегии, Дании до восточного побережья оз. Байкал, на

север до Белого моря, на юг до Карпат, центральной части Европейской России, Ю. Урала, Центр. Алтая, Саян.

КОММЕНТАРИЙ. Соколов и др. (1982; Sokolov et al., 1987) дали описание признаков *gl. penis* и спермиев, которые отличают этот вид от *S. napaea* и *S. pseudonapaea*. Черепные особенности, изученные фенетическими и краниометрическими методами по сравнению с таковыми у *S. strandi* и *S. pseudonapaea* представлены в работе Баскевич, Окуловой (2003).

#### 4.1.2. *Sicista strandi*

ТИПОВОЕ МЕСТОНАХОЖДЕНИЕ. Россия, Кавказ, Ставропольский край, Карачаево-Черкессия, Карачаевский р-н, Учкулан, 2100 м н. у. м. (Соколов и др., 1989).

ГЕНЕТИЧЕСКИЙ ДИАГНОЗ. Диплоидное число хромосом  $2n = 44$ . Аутосомный набор состоит из 4 пар двуплечих и серии убывающих по величине 17 пар акроцентрических элементов. Гетерохромосомы представлены акроцентрическими элементами (Соколов и др., 1982, 1989; Дзюев, 1988; Баскевич, 1989; Baskevich, 1996; Баскевич, Опарин, 2000; Быстракова, 2000; Баскевич и др., 2005).

Особенности локализации гетерохроматина (ГХР) изучены у особей из Ставропольского края, Саратовской и Курской обл. (Baskevich, 1996; Баскевич, Опарин, 2000; Баскевич, 2011). Количество ГХР в наборе невелико. Относительно крупные и интенсивно окрашенные блоки ГХР маркируют интеркалярные районы двух первых пар субметацентрических аутосом. Слабо окрашенные мелкие блоки ГХР обнаруживаются в большинстве акроцентрических аутосом и в Y-хромосоме. Отмечены отличия в количестве и особенностях локализации ГХР в кариотипах *S. strandi* из северных (Курская, Саратовская обл.) и южных (Кавказ,

Предкавказье) частей ареала вида, определяющие внутривидовую изменчивость на хромосомном уровне (Baskevich, 1996; Баскевич, Опарин, 2000; Баскевич и др., 2005а; Баскевич, 2011). ЯОР локализованы в теломерных районах коротких плеч субметацентрической пары № 1 (Баскевич, Окулова, 2003; Баскевич, 2012).

Использование в RAPD PCR анализе праймеров ОРА-11, ОРА-14, ОРВ-18, ОРЕ-10, ОРЕ-20, ОРФ-20, ОРФ-29, ОРФ-92 позволило дать дифференциальную диагностику этого вида от морфологически сходного *S. betulina*, а также от *S. pseudonapaea* (Баскевич, Потапов, 2005). Отличается от *S. betulina* также по нуклеотидной последовательности фрагмента (391 bp) ядерного гена *LCAT*. Как отмечено в характеристике предыдущего вида, различия определяются одной нуклеотидной заменой в 4-м экзоне на расстоянии 20 нуклеотидов от его начала: у *S. strandi*, как и у большинства других представителей *Sicista*, в этом положении находится G-нуклеотид, а у *S. betulina* — А-нуклеотид (Баскевич и др., 2010а).

РАСПРОСТРАНЕНИЕ. Ареал очерчен преимущественно по хромосомным и молекулярным данным: Северный Кавказ, Ставропольский край, Ростовская обл., левобережная Украина, к северу до Курска, Воронежа, Пензы (Соколов и др., 1989; Баскевич, Опарин, 2000; Быстракова, 2000; Загороднюк, Кондратенко, 2000; Загороднюк, 2007; Баскевич и др., 2012). Характеризуется мозаичным распространением. Населяет изолированные участки в зоне смешанных лесов, в лесостепи, в байрачных лесах и лесополосах на юге Русской равнины, встречается на отдельных участках лугостепи и в субальпийском поясе на северных склонах Большого Кавказа, где достигает 2200 м н. у. м. (Шенброт и др., 1995).

КОММЕНТАРИЙ. Соколов и др. (1989) отличают *S. strandi* от *S. betulina* прежде всего по структуре кариотипа. Баскевич (Baskevich, 1996) представила дополнительные диагностические хромосомные признаки и изучила видовые особенности спермиев, рассматривая эти два вида в рамках единой группы. Соколов, Ковальская (1990а) и Шенброт и др. (1995), основываясь на сходстве строения *gl. penis*, признают близкое родство этих двух видов с *S. pseudonapaea*. Эволюционное значение краниологических признаков проанализировано в: Баскевич, Окулова (2003). Видовой ранг *S. strandi* признан во всех последних таксономических сводках (Holden, 1993; Павлинов и др., 1995; Громов, Ербаева, 1996; Павлинов, 2003; Holden, Musser, 2005).

#### 4.1.3. *Sicista pseudonapaea*

ТИПОВОЕ МЕСТОНАХОЖДЕНИЕ. Вост. Казахстан, Алтай, северные склоны Нарымского хребта, Катон-Карагай.

ГЕНЕТИЧЕСКИЙ ДИАГНОЗ. Диплоидное число хромосом  $2n = 44$ . Аутосомы представлены парой субмета-, 2 парами мета-, парой субтело- и 17 парами акроцентриков. X-хромосома — акроцентрик среднего размера. Y-хромосома — самый мелкий акроцентрик набора.  $NF = 52$ . Кариотипы изучены у особей из двух пунктов на юго-западе Алтая: из окрестностей с. Катон-Карагай (Соколов и др., 1982) и из окрестностей оз. Маркаколь (Баскевич, Окулова, 2003).

Особенности С-окраски хромосом изучены только для выборки из последней местности. Общее количество ГХР невелико: слабо окрашенные С-блоки прицентромерной локализации отмечены во всех аутосомах и в X-хромосоме. ГХР интеркалярной локализации, маркирующий две акроцентрические пары хромосом у

*S. strandi*, в кариотипе *S. pseudonapaеа* не выявлен (Баскевич, Окулова, 2003). Локализация ЯОР в кариотипе *S. pseudonapaеа* видоспецифична: помимо обнаружения ЯОР в теломерных районах субметацентрической пары № 1, гомеологичной таковой пары № 4 в кариотипе *S. betulina* и № 1 в хромосомном наборе *S. strandi*, отмечена пара акроцентрических аутосом (№ 18) с центромерной локализацией ЯОР (Баскевич, Окулова, 2003).

Хромосомный диагноз поддержан молекулярно-генетическим. Используя в RAPD PCR анализе праймеры: ОРА-11, ОРА-14, ОРВ-18, ОРЕ-10, ОРЕ-20, ОРФ-20, ОРФ-29, ОРФ-92, осуществлена дифференциальная диагностика этого вида (Баскевич, Потапов, 2005).

РАСПРОСТРАНЕНИЕ. Южная периферия Алтая в Казахстане, возможно обитание на сопредельных территориях Китая (Шенброт и др., 1995).

КОММЕНТАРИИ. Соколов и др. (1982) дали описание хромосомных признаков и *gl. penis*, отличающих этот вид от *S. betulina* и *S. napaеа*. Видовой ранг *S. pseudonapaеа* признаётся во всех последних таксономических сводках (Holden, 1993; Павлинов и др., 1995; Шенброт и др., 1995; Громов, Ербаева, 1996; Павлинов, 2003; Holden, Musser, 2005). Шенброт и др. (1995) рассматривают *S. pseudonapaеа* в составе группы «*betulina*»; этой точке зрения мы придерживаемся в настоящем обзоре. Павлинов и др. (1995), основываясь на специфике окраски меха (отсутствие хребтовой полосы), рассматривают *S. pseudonapaеа* вне группы «*betulina*».

#### 4.2. Группа видов «*subtilis*»

КОММЕНТАРИИ. В составе группы (Соколов, Ковальская, 1990а) выделено два криптических вида, характеризующихся

сходным типом окраски меха и одинаковым типом строения *gl. penis* самцов: *S. subtilis* s. l. и *S. severtzovi*. Эта точка зрения признаётся практически во всех последних таксономических сводках (Holden, 1993; Павлинов и др., 1995; Шенброт и др., 1995; Павлинов, 2003; Holden, Musser, 2005) и принята в настоящем сообщении. Однако следует подчеркнуть, что в свете последних, хотя и противоречащих друг другу, хромосомных и молекулярных данных по этой группе (Kovalskaya et al., 2011; Русин и др., 2015), представления о её таксономическом разнообразии могут измениться.

##### 4.2.1. *Sicista subtilis*

ТИПОВОЕ МЕСТОНАХОЖДЕНИЕ. Россия, Курганская обл., бассейн р. Тобол близ Каминской курьи, по дороге из Звериноголовской в Курган (Огнёв, 1948)

СИНОНИМЫ. *interstriatus*, *interzonus*, *lineatus*, *loriger*, *nordmanni*, *pallida*, *sibirica*, *tripartitus*, *tristriatus*, *trizona*, *vaga*, *virgulosus* (Ellerman, Morrison-Scott, 1951).

ГЕНЕТИЧЕСКИЙ ДИАГНОЗ. С кариологической точки зрения — один из наиболее хорошо изученных и кариологически полиморфных видов среди представителей *Sicista* (Соколов и др., 1986б; Ковальская, Федорович, 1997; Быстракова, 2000; Ковальская и др., 2000; Анискин и др., 2003а; Баскевич, Опарин, 2009; Баскевич и др., 2010; Kovalskaya et al., 2011; см. табл. 3). Диплоидное число хромосом в кариотипе  $2n = 22-26$ , фундаментальное число варьирует от  $NF = 40$  до  $NF = 48$ . В 26-хромосомном кариотипе у особей, принадлежащих подвидам *S. s. nordmanni* (кариотипированы особи из Херсонской и Донецкой областей (Соколов и др., 1986б), Крыма (Kovalskaya, Федорович, 1997)) и *S. s. trizona* (кариотипирована особь из окрестностей Воеводины в

бывшей Югославии (Ham et al., 1983) все аутосомы, за исключением одной пары, представлены двуплечими элементами. Х-хромосома — акроцентрик среднего размера. Y-хромосома — самый мелкий в наборе акроцентрический элемент,  $NF = 48$ . 26-хромосомный кариотип самки с правого берега р. Медведица в Волгоградской обл. отличается от вышеупомянутого морфологией нескольких пар аутосом ( $NF = 46$ ). Этот вариант 26-хромосомного кариотипа содержит 10 пар двуплечих (7 пар мета- и 3 пары субметацентриков) и 3 пары акроцентрических элементов. Таксономическое положение этой 26-хромосомной формы не вполне ясно (Ковальская и др., 2000). В кариотипе у особей к востоку от р. Волги (Соколов и др., 1986б; Ковальская, Федорович, 1997; Быстракова, 2000; Баскевич и др., 2010) и из Калмыкии (Ковальская, Федорович, 1997)  $2n = 24$ . Большинство хромосом 24-хромосомного набора представлено двуплечими элементами и может быть разделено на постоянные и переменные элементы. Постоянная часть набора включает 5 относительно крупных, 2 среднего размера мета-субметацентрических пар и одну пару мелких метацентриков. Гетерохромосомы акроцентрики, X средней величины, Y самый малый элемент набора. Переменная часть кариотипа включает три пары (№ 8–10) по мнению Соколова и др. (1986б) или (№ 6, 8, 10) по данным Ковальской и др. (Kovalskaya et al., 2011), которые могут быть представлены как акроцентриками, так и двуплечими элементами, что обуславливает изменчивость числа плеч хромосом ( $NF = 40–46$ ). Некоторые из переменных пар аутосом (№ 8, 10) имеют вторичные перетяжки, маркируемые при AgNOR-окраске хромосом ЯОР (Баскевич и др., 2010; Баскевич, 2012). Наибольшее фундаментальное чис-

ло ( $NF = 46$ ) у 24-хромосомных мышовок характерно для особей из Тувы и Калмыкии (Ковальская, Федорович, 1997). Все аутосомы в кариотипах особей из этих пунктов представлены двуплечими элементами.

Кариотипирование особей, относящихся к подвидам *S. s. sibirica* (Красноярский край,  $NF = 44–45$ ), *S. s. subtilis* (Курганская обл.,  $NF = 41–44$ ), *S. s. vaga* (Волго-Уральские пески,  $NF = 41–42$ ) и таковых из Саратовского Заволжья ( $NF = 40–41$ ), подтвердило хромосомные различия между подвидами и выявило градиент, выражающийся в увеличении числа мелких акроцентрических аутосом (№№ 8–10) в направлении с востока на запад до русла Волги (Соколов и др., 1986б; Быстракова, 2000; Баскевич и др., 2010).

Хромосомная изменчивость у *S. subtilis* к западу от Волги чрезвычайно высока, её интерпретация пока носит предварительный характер. Первоначально были выявлены различные хромосомные формы, которым были присвоены буквенные обозначения. В ходе исследования песчаных участков в среднем течении левобережья Дона были обнаружены три хромосомные формы: **М**-форма ( $2n = 25$ , 26;  $NF = 44, 46$ ) (правый берег р. Медведица), **В**-форма ( $2n = 22, 23$ ;  $NF = 41, 44$ ) (северная часть Арчединско-Донских песков), **И**-форма ( $2n = 24$ ,  $NF = 46$ ) (южная часть Арчединско-Донских песков) (Анискин и др., 2003а). В Саратовском Правобережье (Воскресенский р-н) была обнаружена новая хромосомная форма мышовки *S. subtilis* s. lato с  $2n = 23$ ,  $NF = 42, 43$ , наиболее близкая к **В**-форме. Правобережная саратовская популяция оказалась полиморфной по двум структурным хромосомным перестройкам (тандемная транслокация № 4–10 и перичентрическая инверсия № 6), и позднее в её составе

были обнаружены особи с  $2n = 22$  ( $NF = 41, 42$ ) и с  $2n = 24$  ( $NF = 45, 46$ ) (Баскевич, Опарин, 2009; Баскевич и др., 2010; 2012). Сравнение  $G$ -окрашенных хромосом у этих форм с таковым *S. subtilis* из Заволжья ( $2n = 24$ ,  $NF = 40$ ) ( $D$ -форма) указывает на их значительные отличия, а между 24-хромосомными  $I$ - и  $D$ -формами прослеживается гомология только для четырёх пар аутосом (Анискин и др., 2003а). Кроме того, были обнаружены резкие различия в характере  $C$ - и  $AgNOR$ -окраски хромосом между заволжскими ( $D$ -форма) и правобережными (близкая к  $B$ -форме) представителями группы из Саратовской обл. (Баскевич и др., 2010).

Молекулярные данные поддерживают кариологические результаты. Так, используя RAPD PCR маркеры 92, OPB-20, OPE-10, OPE-20, OPF-20, возможно осуществлять дифференциальную диагностику этого вида от морфологически сходного вида *S. severtzovi* (Баскевич и др., 2003). Эти виды слабо различаются с помощью гена *cytb*: уровень их генетической дивергенции составляет 3.75%, тогда как уровень отличий форм *nordmanni* и *trizona* от *S. subtilis* s. str. по данному признаку составляет 7.25% (Русин и др., 2015). Последнее обстоятельство послужило аргументом для необоснованного выделения этих форм в качестве самостоятельных видов *S. trizona* Frivaldszky, 1865 и *S. loriger* (старший синоним *nordmanni*) Nordmann, 1839 (Русин и др., 2015). Однако уровень их дивергенции по гену *cytb* значительно ниже уровней межвидовой дивергенции в роде *Sicista*, превышающего 10.5% и достигающего 16% (Баскевич и др., 2015б). По молекулярным данным румынских и венгерских зоологов, использовавших сиквенс-анализ ядерного *IRBP* и митохондриального *COI* генов, формы *trizona* и *nordmanni* (младший синоним *loriger*) рас-

сматриваются как внутривидовые формы *S. subtilis* (Cserkesz et al., 2015).

На сегодняшний день не вполне ясно, *S. subtilis* s. str. — политипический вид или же он представляет собой комплекс кариологически дискретных криптических видов. На возможность последнего предположения указывает недавнее исследование, выполненное с привлечением филогенетического анализа матрицы хромосомных данных, в ходе которого на юго-востоке Русской равнины было обнаружено пять кариоморф мышовок данной группы: *S. subtilis* s. str. ( $2n = 24$ ,  $NF = 40-46$ ), *S. severtzovi* ( $2n = 26$ ,  $NF = 48$ ), *Sicista* sp. n. 1 ( $2n = 22-26$ ,  $NF = 41-46$ ), *Sicista* sp. n. 2 ( $2n = 16-22$ ,  $NF = 28-31$ ), *S. nordmanni* ( $2n = 26$ ,  $NF = 48$ ), степень кариологической дифференциации которых может указывать на их видовую обособленность (Kovalskaya et al., 2011); этому противоречат молекулярные данные (Русин и др., 2015). По крайней мере, часть из выше упомянутых форм, для которых Ковальская и др. (Kovalskaya et al., 2011) предполагают видовой статус (*S. subtilis* s. str., *S. nordmanni*, *Sicista* sp. n. 1), в настоящем обзоре считаются внутривидовыми формами *S. subtilis*.

**РАСПРОСТРАНЕНИЕ.** Степь, отдельные участки лесостепи и полупустыни от вост. Австрии, Венгрии, Балкан через юж. Россию, сев. Казахстан и юго-зап. Сибирь к Алтаю, окрестностям оз. Балхаш, Байкал, сев. Сибирь (Ma et al., 1987; Шенброт и др., 1995; Ковальская и др., 2000).

**КОММЕНТАРИЙ.** Таксономический статус  $M$ -,  $B$ -,  $I$ - и  $D$ -форм требует уточнения. Необходимо также привести в соответствие новейшие хромосомные (Kovalskaya et al., 2011) и молекулярные (Русин и др., 2015) данные по генетическому разнообразию мышовок группы «*subtilis*» и их таксономическим интер-



претациям. Необходима таксономическая ревизия политипического вида *S. subtilis* s. str. и группы «*subtilis*» в целом.

#### 4.2.2. *Sicista severtzovi*

ТИПОВОЕ МЕСТОНАХОЖДЕНИЕ. Россия, Воронежская обл., Бобровский р-н, Каменная степь.

Синонимы. *cimlanica* (Ковальская и др., 2000).

ГЕНЕТИЧЕСКИЙ ДИАГНОЗ. Для *S. severtzovi* характерны диплоидное число хромосомом  $2n = 16-22$  и фундаментальное число плеч  $NF = 28-35$ . Хромосомная изменчивость выявлена на межпопуляционном и внутривидовом уровнях. Установлено, что внутривидовая хромосомная изменчивость связана с тандемной (ТТ) и робертсоновской (РТ) транслокациями. В частности, внутривидовая хромосомная изменчивость на участке «Стрелецкая степь» Центрально-Чернозёмного заповедника (ЦЧЗ) в Курской обл., обусловленная одной тандемной транслокацией, привёл к появлению в популяции трёх вариантов кариотипа: с  $2n = 18$  ( $NF = 28$ ), с  $2n = 19$  ( $NF = 29$ ) и с  $2n = 20$  ( $NF = 30$ ) (Соколов и др., 1986б). В кариотипе особей с низким диплоидным числом хромосом ( $2n = 18$ ,  $NF = 28$ ) аутосомный набор включает 3 пары мета-, 2 пары субмета- и 3 пары акроцентриков. Крупнейшая в наборе пара метацентриков и 2 пары субметацентриков составляют группу особенно крупных аутосом. Остальные аутосомы имеют небольшие размеры. X-хромосома — акроцентрик среднего размера, Y-хромосома — самый малый в наборе акроцентрический элемент. 19-хромосомный кариотип отличается от 18-хромосомного присутствием непарных крупного и среднеразмерного субмета- и мелкого акроцентриков вместо 3-й пары крупных субметацен-

трических аутосом у 18-хромосомной формы. 20-хромосомный кариотип в сравнении с 18-хромосомным содержит среднеразмерную субметацентрическую и дополнительную акроцентрическую пары вместо 3-й пары крупных субметацентриков, характерной для кариотипа 18-хромосомной формы. Самая крупная акроцентрическая пара характеризуется наличием вторичных перетяжек, маркируемых при AgNOR-окраске хромосом ЯОР (Baskevich, 1996; Баскевич, 2012). Полиморфизм по данной хромосомной перестройке был обнаружен также на участке ЦЧЗ «Баркаловка», где были отмечены только особи с  $2n = 19$  ( $NF = 29$ ) и с  $2n = 20$  ( $NF = 30$ ), а гомозиготы по тандемной транслокации не найдены (Баскевич и др., 2011). 18-хромосомные кариотипы были обнаружены в окр. Богучара Воронежской обл. (Ковальская и др., 2000), на территории Луганской обл. в Украине, где также были отмечены особи с  $2n = 17$  (Загороднюк, Кондратенко, 2000). Меж- и внутривидовая хромосомная изменчивость, обусловленная одной тандемной и двумя робертсоновскими транслокациями, была зарегистрирована у особей из Белгородской обл. (Анискин и др., 2003б). Так, кариотипы с  $2n = 20$  ( $NF = 28$ ) и  $2n = 21$  ( $NF = 29$ ) были найдены в Ямской степи, тогда как в бассейне р. Айдар были отмечены особи с  $2n = 16$  ( $NF = 28$ ) и с  $2n = 18$  ( $NF = 28$ ) (Опарин и др., 2001; Анискин и др., 2003б). В Мантуровском р-не (Букреевы Бармы) Курской обл. были обнаружены новые варианты кариотипа темной мышовки с  $2n = 19$  ( $NF = 28$ ) и с  $2n = 20$  ( $NF = 29$ ) и впервые выявлен внутривидовый полиморфизм по двум структурным хромосомным перестройкам: тандемной (ТТ) и робертсоновской (РТ) транслокациям (Баскевич и др., 2011).

Хромосомные наборы с  $2n = 16-21$  ( $NF = 28-30$ ) характерны для номинативного подвида *S. s. severtzovi*. В среднем течении р. Дон в Цимлянских песках (Ростовская обл.) был выявлен вариант кариотипа с  $2n = 22$  ( $NF = 35-36$ ), характеризующийся наличием в аутосомном наборе 7 пар двуплечих, среди которых выделяется крупным размером 1-я пара субметацентриков, и 3 пар акроцентрических элементов. Гетерохромосомы такие, как у особей вида из других локалитетов. Отмечена внутривидовая изменчивость в морфологии 2-й (субметацентрик-acroцентрик) пары аутосом (Ковальская и др., 2000). Хромосомная форма мышовки из Цимлянских песков рассматривается в качестве особого подвида *S. s. cimlanica* Kovalskaya et al., 2000 (Ковальская и др., 2000).

Применение молекулярно-генетических подходов, основанных на анализе RAPD PCR (использованы праймеры 92, OPB-20, OPE-10, OPE-20, OPF-20), также позволяет различать виды-двойники *S. severtzovi* и *S. subtilis* (Баскевич и др., 2003). Русин и др. (2015), сопоставившие нуклеотидные последовательности гена IRBP и гена *cytb* у различных представителей мышовок группы «*subtilis*», показали, что уровень генетической дивергенции форм *cimlanica* и *subtilis* s. str. по гену *cytb* составляет 3.75% и соответствует подвиговому.

**РАСПРОСТРАНЕНИЕ.** Лесостепная часть юга Русской равнины между Волгой и Днепром. Шенброт и др. (1995) сомневаются в принадлежности к этому виду находок из правобережья Днепра и левобережья Волги.

**КОММЕНТАРИЙ.** Соколов и др. (1986б) провели таксономическую ревизию, в ходе которой выделили этот вид из *S. subtilis*, основываясь в первую очередь на особенностях его кариотипа. Эта точ-

ка зрения признаётся в большинстве последующих таксономических сводок (Holden, 1993; Павлинов и др., 1995; Павлинов, 2003; Holden, Musser, 2005), за исключением определителя по грызунам и зайцеобразным фауны России (Громов, Ербаева, 1995). Русин и др. (2015), основываясь на молекулярных данных (были использованы образцы *S. s. cimlanica*), понижают ранг *S. severtzovi* до подвигового. Ковальская и др. (Kovalskaya et al., 2011) в своей последней публикации, в которой использован метод сравнительной кариологии (G-окраска хромосом) и филогенетический анализ матрицы хромосомных данных, поддерживают видовой ранг *S. severtzovi*. Вместе с тем, они относят к этому виду единственную находку ( $2n = 26$ ;  $NF = 48$ ) из окрестностей с. Красное Новохопёрского р-на Воронежской области, тогда как все выше описанные находки в пределах ареала вида и вблизи его terra typica (см. табл. 3) они относят к *Sicista* sp. n. 2, предполагая для этой формы видовой статус и предлагая в значительной степени усложнить систему группы, чему противоречат молекулярные результаты (Русин и др., 2015).

#### 4.3. Группа видов «caucasica»

**КОММЕНТАРИЙ.** Включает шесть географически изолированных хромосомных форм, которые группируют в четыре вида (Соколов и др., 1981, 1986а; Соколов, Баскевич, 1988, 1992; Баскевич, Малыгин, 2009). Характеризуются сходной окраской меха и сходным строением gl. penis самцов, что послужило основанием для выделения этих эндемиков Кавказа в качестве группы видов (Соколов, Ковальская, 1990а). Выявлен высокий уровень видовой дифференциации в группе «caucasica» по гену *cytb* (Баскевич и др., 2015б). Показано, что уровень различий по генети-

ческим дистанциям между *S. caucasica* и *S. kluchorica* превышает 10%, между *S. caucasica* и *S. kazbegica* превышает 16%.

#### 4.3.1. *Sicista caucasica*

ТИПОВОЕ МЕСТОНАХОЖДЕНИЕ. Россия, Краснодарский край («Кубанский округ»), Майкопский р-н, 2100–2700 м н. у. м..

ГЕНЕТИЧЕСКИЙ ДИАГНОЗ. Диплоидное число хромосом  $2n = 32$ , фундаментальное число хромосом варьирует от  $NF = 48$  до  $NF = 46$ . В первом варианте кариотипа ( $NF = 48$ ), известном с северных склонов западной части Большого Кавказа, аутосомы включают 4 пары метацентриков (М), 4 пары субметацентриков (СМ) и 7 пар акроцентриков (А). X- и Y-хромосомы — акроцентрики. Такой кариотип обнаружен у особей из окрестностей с. Верхний Архыз в Карачаево-Черкессии (Соколов и др., 1981) и из долины р. Уруштен Краснодарского края (Соколов и др., 1981, 1987; Баскевич, 2002а; Баскевич и др., 2004). Второй вариант кариотипа *S. caucasica* ( $NF = 46$ ), известный из одного пункта (верховья р. Мзымта) на южных склонах западной части Большого Кавказа, очень близок к первому и отличается от него одной перичентрической инверсией, обусловившей уменьшение числа субметацентриков и, соответственно увеличение на одну пару числа акроцентриков (Баскевич, Малыгин, 2009).

Для кариотипа этого вида характерно наличие небольшого количества ГХР (его локализация ограничена главным образом Y-хромосомой) (Баскевич, 2011). ЯОР маркируют теломерные районы коротких плеч самой крупной пары СМ и прицентромерные районы самой крупной пары А аутосом (Баскевич, 2012).

Хромосомный диагноз поддержан молекулярно-генетическим. Использование

в RAPD PCR анализе праймеров ОРА-09, ОРА-19, ОРВ-20, ОРД-12, ОРЕ-01, ОРЕ-06, ОРЕ-09, ОРЕ-20, ОРО-01, ОРО-02, ОРВ-05, ОРВ-15, ОРАА-17, ОРА-04 позволяет отличать этот вид от других видов-двойников группы «caucasica» (Баскевич и др., 2004). Результаты анализа нуклеотидных последовательностей гена *cytb* согласуются с данными анализа RAPD PCR (Баскевич и др., 2015б).

РАСПРОСТРАНЕНИЕ. Ареал очерчен преимущественно по хромосомным и молекулярным данным. Сев.-зап. часть Большого Кавказа. На северных склонах от Майкопского р-на Краснодарского края до левого берега р. Большой Зеленчук, Карачаево-Черкессия, на южных — в Адлерском р-не Краснодарского края (верховья р. Мзымта) и в близ расположенном пункте (Анчо) в Абхазии (Соколов и др., 1981, 1987; Баскевич и др., 2004; Баскевич, Малыгин, 2009). Населяет мезофильные участки на высотах от 1550 до 2700 м н. у. м. (Соколов и др., 1987; Баскевич, 1995; Шенброт и др., 1995).

КОММЕНТАРИИ. Дано описание признаков *gl. penis*, отличающих этот вид от *S. kluchorica* (Соколов и др., 1981), *S. armenica* (Соколов, Баскевич, 1988), *S. kazbegica* (Соколов и др., 1986а; Соколов, Баскевич, 1992). Диагностические особенности спермиев изучены Соколовым и др. (1981). На основании использования кариологически датированного материала разработаны дискриминантные ключи по промерам черепа, позволяющие отличать *S. caucasica* от *S. kluchorica* (Окулова, Баскевич, 2003; Баскевич и др., 2004).

#### 4.3.2. *Sicista kluchorica*

ТИПОВОЕ МЕСТОНАХОЖДЕНИЕ: Россия, Карачаево-Черкессия, верховья р. Северный Клухор, вблизи Клухорского пер., 2100 м н. у. м.

ГЕНЕТИЧЕСКИЙ ДИАГНОЗ. Диплоидное число хромосом  $2n = 24$ , фундаментальное число  $NF = 44$ . Аутосомы представлены 8 парами мета-, 2 парами субмета- и 1 парой акроцентрических элементов. X- и Y-хромосомы — акроцентрики (Соколов и др., 1981, 1987; Баскевич, 1990; Баскевич, 2002б; Баскевич и др., 2004; 2015б). Особенности локализации ГХР и его незначительное количество подобны таковым у *S. caucasica* (Баскевич и др., 2004). ЯОР локализованы в теломерных районах самой крупной СМ пары и в перицентромерной области акроцентрической пары аутосом (Баскевич, 1987; Баскевич и др., 2004; Баскевич, 2012).

Хромосомный диагноз поддержан молекулярно-генетическим. Использование в RAPD PCR анализе праймеров ОРА-09, ОРА-19, ОРВ-20, ОРД-12, ОРЕ-01, ОРЕ-06, ОРЕ-09, ОРЕ-20, ОРО-01, ОРО-02, ОРВ-05, ОРВ-15, ОРАА-17, ОРА-04 позволяет отличать этот вид от других видов группы «caucasica» (Баскевич и др., 2004). В частности, RAPD PCR маркеры были использованы для уточнения видовой принадлежности находки *Sicista* из долины р. Черек Безенгийский в Кабардино-Балкарии, хранящейся в Зоомузее МГУ: эта находка отнесена к *S. kluchorica*. Результаты анализа нуклеотидных последовательностей гена *cytb* согласуются с данными RAPD PCR (Баскевич и др., 2015б).

РАСПРОСТРАНЕНИЕ. Вид известен на Сев. Кавказе от правобережья р. Кизгич (правый приток р. Большой Зеленчук) в Карачаево-Черкессии до Приэльбрусья в Кабардино-Балкарии (ареал уточнён на основе хромосомной и молекулярной маркировки находок из 10 пунктов) (Соколов и др., 1987; Баскевич и др., 2004; 2015б). Обитает на высотах от 1550 до 2800 м н. у. м. Оптимум ареала — субальпийский пояс, известны находки в верхней части

лесного и в нижней части альпийского поясов (Соколов и др., 1987). Не исключено, что находки форм группы «caucasica» с южных склонов Большого Кавказа в Сванетии также относятся к этому виду (Баскевич, 2002б).

КОММЕНТАРИЙ. Дано описание признаков gl. penis, которые отличают этот вид от *S. caucasica* (Соколов и др., 1981), от *S. armenica* (Соколов и Баскевич, 1988) и *S. kazbegica* (Соколов и др., 1986а). Диагностические особенности спермиев изучены Соколовым и др. (1981), Баскевич (Baskevich, 1996). На основании использования кариологически датированного материала разработаны дискриминантные ключи по промерам черепа, позволяющие отличать *S. kluchorica* от *S. caucasica*, что открывает перспективы для более широкого использования музейных коллекций в изучении вида (Окулова, Баскевич, 2003; Баскевич и др., 2004).

#### 4.3.3. *Sicista kazbegica*

ТИПОВОЕ МЕСТОНАХОЖДЕНИЕ. Южная Осетия, Казбегский р-н, в 14 км к сев.-зап. от с. Коби, ущ. Суатиси, верховье р. Терек, субальпийский пояс, 2200 м н. у. м.

ГЕНЕТИЧЕСКИЙ ДИАГНОЗ. Выявлены две хромосомные формы: с  $2n = 42$ ,  $NF = 52$  (Соколов и др., 1986а) и с  $2n = 40$ ,  $NF = 50$  (Соколов, Баскевич, 1992; Баскевич, 2002в; Баскевич и др., 2004, 2015б). В 42-хромосомном кариотипе (terra typica вида) аутосомы представлены пятью парами двуплечих и 15 парами акроцентрических хромосом. X-хромосома — акроцентрик среднего размера, в то время как Y-хромосома — самый мелкий акроцентрический элемент набора. ГХР сконцентрирован в прицентромерных областях всех аутосом и X-хромосомы, а также в полностью гетерохроматичной Y-хромосоме (Баскевич и др., 2004). ЯОР

маркируют теломерные районы двух первых пар субметацентрических аутосом (Баскевич и др., 2004; Баскевич, 2012). 40-хромосомный кариотип *S. kazbegica*, известный из двух пунктов Северной Осетии (верховья рек Цейдон и Сказдон в Цейском ущ.), включает 5 пар двуплечих, 14 пар акроцентрических аутосом и сходные по форме и размерам с 42-хромосомной формой вида гетерохромосомы. Для кариотипа 40-хромосомной формы характерно сходство в количестве и особенностях локализации ГХР и ЯОР в кариотипе с таковым у 42-хромосомной формы (Баскевич, 2011, 2012), хромосомные отличия этих форм определяются одной хромосомной перестройкой: тандемной транслокацией (ГТ № 5, № 20) (Соколов, Баскевич, 1992).

Хромосомный диагноз поддержан молекулярно-генетическим. Использование в RAPD PCR анализе праймеров OPA-09, OPA-19, OPB-20, OPD-12, OPE-01, OPE-06, OPE-09, OPE-20, OPO-01, OPO-02, OPW-05, OPW-15, OPAА-17, OPA-04 позволяет отличать этот вид от других видов группы «caucasica» (Баскевич и др., 2004). Результаты анализа нуклеотидных последовательностей митохондриального гена *cytb* мышовок согласуются с данными RAPD PCR. Использование образца *S. kazbegica* (FM200058) в сиквенс-анализе ядерного гена *IRBP* указывает на более позднее ответвление *S. kazbegica* от общего ствола по сравнению с восточно-азиатскими одноцветными представителями рода *Sicista* (*S. concolor*, *S. tianshanica*) (Zhang et al., 2013; Cserkkesz et al., 2015).

РАСПРОСТРАНЕНИЕ. Форма с  $2n = 42$  достоверно известна из terra typica вида (Южная Осетия, Казбегский р-н, ущ. Суатиси). По-видимому, к этой форме принадлежат находки из ряда пунктов в верховьях бассейна р. Терек (Крестовый

пер., окр. с. Тепи, Коби, Гвилети, Кетреси, Гуршеви) на южных склонах Центрального Кавказа в Южной Осетии и Грузии (Соколов и др., 1987; Баскевич, 2002в). Высотные пределы распространения — от 2000 до 2400 м н. у. м. Форма с  $2n = 40$  обитает на северных склонах Большого Кавказа в высокогорьях Северной Осетии и, возможно, в некоторых районах Чечни и Ингушетии (Шенброт и др., 1995). Достоверно зарегистрирована в верховьях рек Цейдон (Соколов, Баскевич, 1992) и Сказдон (Баскевич, Хляп, 2011) Цейского ущ. на территории Северной Осетии. Предполагаемые находки формы в Северной Осетии рассмотрены Баскевич (2002в). Высотные пределы распространения 40-хромосомной формы — от 1800 до 1850 м н. у. м. (Соколов, Баскевич, 1992; Баскевич, 1995; Баскевич и др., 2004).

КОММЕНТАРИЙ. Дана оценка особенностям сперматозоидов в дифференциальной диагностике *S. kazbegica*, отчасти дополняющим генетические данные по группе «caucasica» (Соколов и др., 1986а; Соколов, Баскевич, 1992; Baskevich, 1996).

#### 4.3.4. *Sicista armenica*

ТИПОВОЕ МЕСТОНАХОЖДЕНИЕ. Сев.-зап. Армения, Малый Кавказ, Памбакский хр., Разданский р-н, близ с. Анкаван, верховья р. Мармарик, субальпийский пояс, 2200 м н. у. м.

ГЕНЕТИЧЕСКИЙ ДИАГНОЗ. Диплоидное число хромосом  $2n = 36$  ( $NF = 52$ ). Аутосомный набор включает 4 пары мета- (1 крупная, 2 средней величины и 1 мелкая), 2 пары субмета- (крупная и мелкая), 2 пары субтело- и 9 пар постепенно уменьшающихся по величине акроцентрических элементов. X-хромосома — средней величины акроцентрический элемент, Двуплечая Y-хромосома — наименьший элемент набора.

При С-окрашивании гетерохроматин прицентромерной локализации выявляется во всех акроцентрических аутосомах и в X-хромосоме, Y-хромосома полностью гетерохроматична. ЯОР маркируют две пары аутосом: крупнейшую в наборе пару субметацентриков (ЯОР локализованы в теломерных р-нах коротких плеч) и одну из акроцентрических пар (ЯОР локализованы в прицентромерных районах) (Соколов, Баскевич, 1988; Баскевич, 2002г). По особенностям локализации гетерохроматина и ЯОР в кариотипе *S. armenica* занимает особое положение в группе «caucasica».

**РАСПРОСТРАНЕНИЕ.** Вид известен только из типового местонахождения. Предполагается обитание в субальпийском поясе ряда хребтов Малого Кавказа (Памбакском, Севанском, Триалетском) (Баскевич, 1998, 2002г).

**КОММЕНТАРИЙ.** Соколов и Баскевич (1988) изучили специфику кариотипа *S. armenica*, дали характеристику спермиям как диагностическим признакам.

#### 4.4. Виды вне групп

##### 4.4.1. *Sicista tianshanica*

**ТИПОВОЕ МЕСТОНАХОЖДЕНИЕ.** Китай, Синьцзян, южные склоны Тянь-Шаня между Капчагаем (Хапзагай-Гол) и р. Цанмы (Занма).

**ГЕНЕТИЧЕСКИЙ ДИАГНОЗ.** Диплоидное число хромосом в кариотипе варьирует от  $2n = 32$  до  $2n = 34$  (Соколов и др., 1982; Sokolov et al., 1987; Соколов, Ковальская, 1990б). У этого вида выявлена географическая изменчивость кариотипа (Соколов и др., 1982; Соколов, Ковальская, 1990б). Так, 32-хромосомный кариотип особей из Терскей Алатау, а также из Кунгей Алатау, центр. и сев. Тянь-Шаня и хр. Кетмень (форма «terskei») может быть разделён

на три группы. Первая группа включает 5 пар метацентрических аутосом, 2 из которых крупные, 2 среднего размера и одна мелкая пара,  $NF = 58$ . Вторая группа включает 6 пар субметацентриков, среди которых одна крупная, 4 среднего размера и 1 мелкая пара. Третья группа состоит из среднего размера 2 пар субтелоцентриков и 2 пар акроцентриков. X-хромосома — среднего размера акроцентрик с едва заметным коротким плечом, Y-хромосома — мелкий акроцентрический элемент,  $NF = 58$ . Кариотип с 32 хромосомами у экземпляров из Джунгарского Алатау, Тарбагатай и Саура (форма «talgar») отличается от формы «terskei» увеличением числа метацентрических аутосом (6 пар) и, соответственно, уменьшением числа хромосом в третьей группе, которая у этой формы включает только 3 пары субтело-acroцентрических аутосом. В хромосомном наборе особей из двух изолированных популяций в Джунгарском Алатау и Сауре (форма «djungar») 34 хромосомы, в группе субтело-acroцентрических аутосом присутствует 6 пар (вместо 4 у формы «terskei» и 3 у формы «talgar»),  $NF = 56$ . Эта хромосомная форма также отличается числом субметацентрических пар аутосом во второй группе набора (их только пять) и сравнительными размерами отдельных пар аутосом. Например, в группе метацентрических аутосом присутствует только одна крупная пара (Соколов, Ковальская, 1990б). AgNOR окрашивание выполнено только для формы «terskei»: ЯОР в кариотипе этой формы найдены в теломерных частях коротких плеч двух субметацентрических пар (Баскевич, 1987).

**РАСПРОСТРАНЕНИЕ.** На территории Казахстана, Киргизии (Тянь-Шань, Джунгарский Алатау, Тарбогатай, Саур) (Слудский и др., 1977; Шенброт и др., 1995), в Китае (Тянь-Шань, вост. Тарбагатай, горы

Синьцзяна) (Ma et al., 1987). Известен от предгорий до альпийского пояса (Шенброт и др., 1995).

КОММЕНТАРИЙ. Огнёв (1948) впервые дал описание *gl. penis* и показал диагностическое значение этого признака. Соколов и др. (1982; Sokolov et al., 1987) сопоставили характеристики *gl. penis* у *S. tianshanica* и *S. caudata*, Баскевич (1988) сравнила особенности сперматозоидов у этих видов. Эллермен и Моррисон–Скотт (Ellerman, Morrison-Scott, 1951) рассматривают *S. tianshanica* как подвид *S. concolor*. Видовой ранг *S. tianshanica* признаётся в большинстве таксономических сводок (Виноградов, 1937; Огнёв, 1948; Holden, 1993; Павлинов и др., 1995; Шенброт и др. 1995; Павлинов, 2003; Holden, Musser, 2005). Сиквенс-анализ ядерного гена *IRBP* в пределах всего надсемейства *Dipodoidea* указывает на обособленность *S. tianshanica* и *S. concolor* по данному признаку (Zhang et al., 2013).

#### 4.4.2. *S. caudata*

ТИПОВОЕ МЕСТОНАХОЖДЕНИЕ. Россия, Сахалинская область, о. Сахалин, «в 17 милях к сев.-зап. от Корсакова».

ГЕНЕТИЧЕСКИЙ ДИАГНОЗ. Кариотип содержит 50 хромосом. Все аутосомы и гетерохромосомы представлены акроцентрическими элементами. Аутосомный набор включает 8 пар крупных, 8 пар среднего размера и 8 пар мелких акроцентриков. X-хромосома — один из крупных, а Y-хромосома — самый мелкий элемент набора.  $NF = 50$ . Этот кариотип был обнаружен у особей с о. Сахалин (Соколов и др., 1982) и из южного Сихотэ-Алиня (Соколов, Ковальская, 1990б).

РАСПРОСТРАНЕНИЕ. Горные тёмнохвойные леса Сахалина, Приморья, сев.-вост. Китая, под вопросом Кореи (Шенброт и др., 1995).

КОММЕНТАРИЙ. Наибольшее для представителей *Sicista* число хромосом может указывать на более древнее по сравнению с другими видами происхождение *S. caudata*. Кроме хромосомных характеристик дано описание *gl. penis* (Виноградов, 1937; Огнёв, 1948; Соколов и др., 1982; Sokolov et al., 1987) и диагностических особенностей сперматозоидов (Баскевич, 1988), отличающих этот вид от *S. tianshanica* (Соколов и др., 1982). Видовой статус подтверждается хромосомными данными (Соколов и др., 1982; Sokolov et al., 1987; Соколов, Ковальская, 1990а). Изучение взаимосвязи между *S. caudata* и *S. concolor* требует дополнительных исследований, включая использование хромосомного подхода.

#### 4.4.3. *Sicista concolor*

ТИПОВОЕ МЕСТОНАХОЖДЕНИЕ. Китай, Ганьсу, сев. склоны гор Синина, Гуидуша (Guiduisha).

Синонимы. *flavus*, *leathemi*, *weigoldi* (Ellerman, Morrison-Scott, 1951).

ГЕНЕТИЧЕСКИЙ ДИАГНОЗ. Кариотип не изучен. Сиквенсы ядерного гена *IRBP* (образец JF835089) использованы в сравнительных филогенетических реконструкциях на уровне рода *Sicista* (Cserkesz et al., 2015) и надсемейства *Dipodoidea* (Zhang et al., 2013). Показано, что во всех филогенетических построениях *S. concolor* занимает базальное положение.

РАСПРОСТРАНЕНИЕ. Синьцзян, Цинхай, Ганьсу, Шаньси и зап. Сычуань, Кашмир, сев. Пакистан (Ma et al., 1987; Wang, 1990; Шенброт и др., 1995).

КОММЕНТАРИЙ. Вопрос о возможной близости *S. concolor* к *S. caucasica* и *S. caudata* (Бобринский и др., 1965; Corbet, 1978; Walker, 1983) или к *S. tianshanica*

(Ellerman, Morrison-Scott, 1951) требует дополнительных комплексных исследований, включая изучение особенностей кариотипа. Сравнительные молекулярно-генетические (IRBP) данные, охватывающие всего 6 видов *Sicista*, поддерживают обособленность *S. concolor* от *S. tianschanica* (Cserkesz et al., 2015). Конспецифичность всех форм, относящихся к *S. concolor*, вызывает вопросы (Павлинов и др., 1995); Шенброт и др. (1995) придают видовой ранг всем номинальным формам, традиционно включаемым в этот вид.

#### 4.4.4. *Sicista napaeva*

ТИПОВОЕ МЕСТОНАХОЖДЕНИЕ. Россия, Алтайский край, Горный Алтай, Семинский пер. (Тапучай).

Синонимы. *tschingisauca* (Бибиков, Стогов, 1963).

ГЕНЕТИЧЕСКИЙ ДИАГНОЗ. Диплоидное число хромосом  $2n = 42$ ,  $NF = 52$ . Хромосомный набор содержит 5 пар двуплечих элементов (пара крупных субметацентриков, 3 пары среднеразмерных и мелких метацентриков и пара субтелоцентриков) и 15 пар акроцентрических аутосом. X-хромосома — акроцентрик средней величины, Y-хромосома — самый мелкий в наборе акроцентрический элемент. Описаны кариотипы особей из нескольких пунктов Чарышского и Шабалинского р-нов Алтайского края, принадлежащие к номинальному подвиду. Хромосомная изменчивость не выявлена (Vorontsov, Malygina, 1973; Шубин, Сучкова, 1975; Соколов и др., 1982; Sokolov et al., 1987). Кариотип *S. n. tschingisauca*, описанного Бибиковым и Стоговым (1963), не изучен. Дифференциальная окраска хромосом (*G*-banding) дана в сводке (O'Brien et al., 2006).

РАСПРОСТРАНЕНИЕ. Открытые станции от лесостепных участков у подножия до

альпийского пояса Алтая в России (Алтайский край), вост. части Казахстана и, возможно, Монголии на высотах от 400 до 2200 м н. у. м. (Слудский и др., 1977; Шенброт и др., 1995).

КОММЕНТАРИЙ. Соколов и др. (Соколов и др., 1982; Sokolov et al., 1987) представили описание признаков *gl. penis*, по которым отличают алтайскую мышовку от *S. pseudonapaeva* и *S. betulina*. По этим признакам вид наиболее сильно обособлен в роде (Шенброт и др., 1995). Однако некоторые авторы (Павлинов и др., 1995) предполагают его возможную тесную связь с *S. tianschanica* и *S. pseudonapaeva*.

## 5. Заключение

На основании проведенного цитогенетического анализа рода *Sicista* показано, что использование хромосомных подходов послужило пусковым механизмом для таксономических ревизий некоторых политипических видов и таксономически сложных форм, что в итоге привело к увеличению объема рода за счёт обнаружения кариологически дискретных видов-двойников. Позднее хромосомная диагностика видов была дополнена молекулярной.

Продемонстрирован вклад хромосомных и молекулярных маркеров в видовую диагностику и в уточнение внутривидовой структуры *Sicista*.

Подчеркнута доминирующая роль молекулярных подходов (секвенирование генов ядерной и митохондриальной ДНК) в рассмотрении проблем эволюции рода.

## Благодарности

Исследование поддержано Российским фондом фундаментальных исследований (грант № 16-04-00032-а).



**Литература**

- Анискин В.М., Богомолов П.Л., Ковальская Ю. М. и др., 2003а. Кариологическая дифференциация мышовок группы «*subtilis*» (Rodentia, *Sicista*) на юго-востоке Русской равнины. — Аверьянов А.О., Абрамсон Н.И. (ред.). Систематика, филогения и палеонтология мелких млекопитающих. Материалы международного совещания. Санкт-Петербург: Зоологический институт РАН. С. 27–29.
- Анискин В.М., Горелов Ю.К., Ковальская Ю.М. и др. 2003б. Изменчивость кариотипа темной мышовки *Sicista severtzovi severtzovi* (Rodentia): к проблеме сохранения генофонда малых популяций. — Орлов В.Н. (ред.). Териофауна России и сопредельных территорий. Материалы Международного совещания. Москва: Изд-во РАН. С. 19–20.
- Банникова А.А. 2004. Молекулярные маркеры и современная филогенетика млекопитающих. — Журнал общей биологии, 65 (4): 278–305.
- Баскевич М.И. 1987. Районы ядрышкового организатора в кариотипах восьми форм *Sicista* (Rodentia, Dipodoidea). — Молекулярные механизмы генетических процессов. Международный симпозиум (Москва, 1987 г.). Москва: Изд-во РАН. С. 61–62.
- Баскевич М.И. 1988. Особенности строения сперматозоидов у мышовок и трех видов тушканчиков (Rodentia, Dipodoidea). — Соколов В.Е. (ред.). Тушканчики фауны СССР. Тез. Всесоюзного совещания (Нукус, 1988), Вып. 2. Ташкент: Изд-во «Фан» УзССР. С. 13–16.
- Баскевич М.И. 1989. Систематика и инвентаризация фауны мышовок. — Соколов В.Е., Сыроечковский Е.Е., Баянов М.Г. и др. (ред.). Всесоюзное совещание по проблеме кадастра и учета животного мира. (Уфа, 1989), Вып. 1. Уфа: Башкирское книжное изд-во. С. 67–69.
- Баскевич М.И. 1996. Кариологическая дифференциация и распространение одноцветных мышовок Кавказа. — Соколов В.Е. (ред.). Труды Международного совещания «Состояние териофауны в России и ближнем зарубежье» (февраль 1995, Москва). Москва: Наука. С. 31–38.
- Баскевич М.И. 2002а. *Sicista caucasica*, кавказская мышовка. <http://www.biodiversity.ru/programs/rodent.html>.
- Баскевич М.И. 2002б. *Sicista kluchorica*, клухорская мышовка. <http://www.biodiversity.ru/programs/rodent.html>.
- Баскевич М.И. 2002в. *Sicista kazbegica*, казбегская мышовка. <http://www.biodiversity.ru/programs/rodent.html>.
- Баскевич М.И. 2002г. *Sicista armenica*, армянская мышовка. <http://www.biodiversity.ru/programs/rodent.html>.
- Баскевич М.И. 2011. Изменчивость структурного гетерохроматина в эволюции и адаптивной стратегии видов-двойников *Sicista* (Rodentia, Dipodoidea) фауны Восточной Европы. — Кунах В.А. (ред.). Материалы Международной конференции «Факторы экспериментальной эволюции организмов» (Алушта, 26–30 сент. 2011 г.). Сборник научных трудов. Т. 10. Киев: Изд-во «Логос». С. 10–14.
- Баскевич М.И. 2012. Изменчивость ядрышкообразующих районов хромосом в эволюции близких видов *Sicista* (Rodentia, Dipodoidea). — Кунах В.А. (ред.). Достижения и проблемы генетики, селекции и биотехнологии. Сборник научных трудов IX съезда УОГИС. Т. 4. Киев: Изд-во «Логос». С. 22–27.
- Баскевич М.И., Малыгин В.М. 2009. Хромосомные подходы в изучении закономерностей формирования генетического и таксономического разнообразия грызунов Кавказа на примере мышовок, *Sicista* (Rodentia, Dipodoidea) фауны Кавказского региона. — Рожнов В.В., Темботова Ф.А. (ред.). Горные экосистемы и их компоненты. Материалы III Международной Конференции, 24–29 авг. 2009 г., Нальчик, Ч. 2. Москва: Т-во науч. изд. КМК. С. 204–210.
- Баскевич М.И., Окулова Н.М. 2003. Сравнительная кариология и краниология мышовок (*Sicista*, Dipodoidea, Rodentia) группы «*betulina*». — Зоологический журнал, 82 (8): 996–1009.

- Баскевич М.И., Окулова Н.М., Власов А.А. и др. 2005а. Хромосомная и краниометрическая изменчивость у мышовки Штранда *Sicista strandi* (Rodentia, Dipodoidea) на Кавказе и Русской равнине. — Рожнов В.В., Темботова Ф.А. (ред.). Млекопитающие горных территорий. Материалы Международной конференции, 4–9 сент. 2005 г., Нальчик. Москва: Т-во науч. изд. КМК. С. 18–23.
- Баскевич М.И., Окулова Н.М., Потапов С.Г. и др. 2004. Диагностика, распространение и эволюция одноцветных мышовок Кавказа (Rodentia, Dipodoidea, *Sicista*). — Зоологический журнал, 83 (2): 220–233.
- Баскевич М.И., Окулова Н.М., Потапов С.Г. и др. 2005. К вопросу о диагностике и распространении видов-двойников мышовок (Rodentia, Dipodoidea, *Sicista*) на территории Русской равнины и Кавказа. — Труды Зоологического института РАН, 360: 22–40.
- Баскевич М.И., Опарин М.Л. 2000. О новой находке мышовки Штрандта *Sicista strandi* (Rodentia, Dipodoidea), уточняющей северо-восточную границу распространения вида. — Зоологический журнал, 79 (7): 1133–1136.
- Баскевич М.И., Опарин М.Л. 2009. Хромосомные подходы в изучении таксономического и генетического разнообразия грызунов Нижнего Поволжья. Итоги и перспективы применения. — Поволжский экологический журнал, 1: 3–15.
- Баскевич М.И., Опарин М.Л., Черепанова Е.В. и др. 2010. Хромосомная дифференциация степной мышовки, *Sicista subtilis* (Rodentia, Dipodoidea) в Саратовском Поволжье. — Зоологический журнал, 89 (6): 749–757.
- Баскевич М.И., Потапов С.Г. 2005. Генетические подходы к изучению систематики, филогении и эволюции мышовок (Rodentia, Dipodoidea, *Sicista*) фауны России и сопредельных территорий. — Воробьева Э.И., Стриганова Б.Р. (ред.). Эволюционные факторы формирования животного мира. Труды Всероссийского совещания «Современные проблемы эволюции и филогении животных», 3–5 дек. 2001 г., Москва. Москва: Т-во науч. изданий КМК. С. 238–247.
- Баскевич М.И., Потапов С.Г., Илларионова Н.А. 2003. Цитогенетическая и молекулярно-генетическая дифференциация в группе степных мышовок (Rodentia, Dipodoidea, *Sicista*). — Аверьянов А.О., Абрамсон Н.И. (ред.). Систематика, филогения и палеонтология мелких млекопитающих. Материалы международного совещания. Санкт-Петербург: Зоологический институт РАН. С. 44–46.
- Баскевич М.И., Потапов С.Г., Окулова Н.М. и др., 2015а. Структура вида у мышовок группы «*betulina*» (Rodentia, Dipodoidea, *Sicista*) фауны Восточной Европы в свете хромосомных, молекулярных и краниометрических данных. — Структура вида у млекопитающих. Материалы конференции, 21–23 окт. 2015 г., Москва. Москва: Т-во науч. изд. КМК. С. 15.
- Баскевич М.И., Потапов С.Г., Миронова Т.А. 2015б. Криптические виды грызунов Кавказа как модели в изучении проблем вида и видообразования. — Журнал Общей Биологии, 75 (4): 333–349.
- Баскевич М.И., С.Г. Потапов, М. Л. Опарин и др. 2012. Генетическое и таксономическое разнообразие мышовок (Rodentia, Dipodoidea, *Sicista*) в антропогенно трансформированных ландшафтах Восточной Европы в свете кариологических и молекулярно-генетических данных. — Багров Н.В. (ред.). Биоразнообразие и устойчивое развитие. Материалы международной конференции, 12–16 сент. 2012 г., Алушта. Симферополь: Изд-во «Крымский научный центр НАН Украины». С. 147–150.
- Баскевич М.И., Потапов С.Г., Хляп Л.А. и др. 2011а. Генетическое и таксономическое разнообразие одноцветных мышовок (Rodentia, Dipodoidea, *Sicista*) Кавказа в свете кариологических и молекулярно-генетических данных. Исторические реконструкции и современное состояние популяций. — Биологическое разнообразие и проблемы охраны фау-

- ны Кавказа. Материалы международной конференции, 26–30 сент. 2011 г., Ереван. Ереван: Асогик. С. 72–77
- Баскевич М.И., Сапельников С.Ф., Власов А.А. 2011. Новые данные по хромосомной изменчивости темной мышовки (*Sicista severtzovi*, Rodentia, Dipodoidea) из Центрального Черноземья. — Зоологический журнал, 90 (1): 59–66
- Баскевич М.И., Сапельников С.Ф., Потапов С.Г. и др. 2010а. О видах-двойниках мышовок (Rodentia, Dipodoidea, *Sicista*) в Курской области: диагностика, изменчивость, особенности биологии. — Власов А.А. (ред.). Исследования по Красной книге Курской области. Курск: Изд-во Центрально-Черноземного заповедника. 2: 3–7.
- Баскевич М.И., Хляп Л.А. 2011. Хромосомные исследования в изучении видового разнообразия и особенностей биологии одноцветных мышовок (Rodentia, Dipodoidea, *Sicista*) Кавказа. — Териофауна России и сопредельных территорий. Материалы Международного совещания, 1–4 февр. 2011 г., Москва. Москва: Т-во науч. изд. КМК. С. 44
- Бибиков Д.И., Стогов И.И. 1963. Материалы по млекопитающим Чингиз-Тау. — Бюллетень Московского общества испытателей природы. Отд. Биол., 68 (4):14–23.
- Бобринский Н.А., Кузнецов Б.А., Кузякин А.И. 1965. Род мышовки, Genus *Sicista* — Кузякин А.П. (ред.). Определитель млекопитающих СССР. 2 изд. Москва: Просвещение. С. 287–289.
- Быстракова Н.В. 2000. Таксономическое и генетическое разнообразие мелких млекопитающих Среднего Поволжья. — Автореф. дисс. ... канд. биол. наук. Москва: ИПЭЭ РАН. 24 с.
- Виноградов Б.С. 1937. Тушканчики. — Фауна СССР. Млекопитающие. Т. 3 (4). Москва–Ленинград: Изд-во АН СССР. 298 с.
- Громов И.М., Баранова Г.И. (ред.). 1981. Каталог млекопитающих СССР. Плиоцен–современность. Л.: Наука. 455 с
- Громов И.М., Гуреев А.А., Новиков Г.А. и др. 1963. Млекопитающие фауны СССР. Ч. 1 (Определители по фауне России, издаваемые Зоологическим институтом АН СССР, 83). Москва–Ленинград: Зоологический институт АН СССР. 639 с.
- Громов И.М., Ербаева М.А. 1995. Млекопитающие фауны России и сопредельных территорий. Зайцеобразные и грызуны (Определители по фауне России, издаваемые Зоологическим институтом РАН, 167). Санкт-Петербург: Зоологический институт РАН. 521 с.
- Дзуев Р.И. 1988. Кариологические исследования мышовок (*Sicista*) Центрального Кавказа. — Раменский С.Е. (ред.). Грызуны. VII Всесоюзное совещание, 27 сент. – 1 окт. 1988 г., Нальчик. Т. 1. Свердловск: УрО АН СССР. С. 70–71
- Загороднюк И.В. 2007. Аловиди грузунів групи *Sicista "betulina"* просторові взаємнi з огляду на концепцію лімітувальної схожесті. — Вісник Дніпропетровського університету. Серія Біологія, Екологія, 15: 45–53.
- Загороднюк И.В., Кондратенко А.В. 2000. *Sicista severtzovi* и близкие к ней формы грызунов в Украине: цитогенетический и биогеографический анализ. — Вестник зоологии, Suppl. 15: 101–107.
- Жажигин В.С., Лопатин А.В. 2000. Эволюция, филогения и классификация Dipodoidea. — Агаджанян А.К., Орлов В.Н. (ред.). Систематика и филогения грызунов и зайцеобразных. Москва: Т-во науч. изд. КМК. С. 50–52.
- Ковальская Ю.М., Аксенова Т.Г., Шаповалов А.С. 2007. К распространению видов-двойников мышовок (р. *Sicista*) и серых полевок (р. *Microtus*) в Белгородской области (Rodentia, Mammalia). — Рожнов В.В. (ред.). Териофауна России и сопредельных территорий. Материалы Международного совещания (VIII Съезд териологического об-ва), 31 янв. – 2 февр. 2007 г., Москва. Москва: Т-во науч. изд. КМК. С. 205.
- Ковальская Ю.М., Тихонов И.А., Тихонова Г.Н. и др. 2000. Новые находки хромосомных форм мышовок группы «*subtilis*» и описание *Sicista severtzovi cimlanica* subsp. n. (Mammalia, Rodentia) из среднего течения Дона. — Зоологический журнал, 79 (8): 954–964.

- Ковальская Ю.М., Федорович Е.Ю. 1997. К распространению хромосомных форм степной мышовки *Sicista subtilis* (Rodentia, Dipodoidea). — Зоологический журнал, 76 (12): 1430–1433.
- Огнёв С.И. 1948. Звери СССР и прилежащих стран. Грызуны. Т. 6. Москва–Ленинград: Изд-во АН СССР. 559 с.
- Окулова Н.М., Баскевич М.И. 2003. Многомерный анализ краниометрических признаков у одноцветных мышовок Кавказа (*Sicista*, Rodentia, Mammalia) как один из подходов к изучению видовой разнообразия этой группы грызунов. — Доклады Академии Наук, 390 (2): 283–285.
- Опарин М.Л., Тихонов И.А., Ковальская Ю.М. и др. 2001. К распространению темной мышовки *Sicista severtzovi* Ognev, 1935 (Mammalia) на Русской равнине. — Роль биостанций в сохранении биоразнообразия России. Материалы конференции, посвященной 250-летию МГУ им. М.В. Ломоносова. Москва: Изд-во Московск. госуд. универ. С. 121–123.
- Павлинов И.Я. 2003. Систематика современных млекопитающих. — Труды Зоологического музея Московск. госуд. универ., 46. 297 с.
- Павлинов И.Я., Россолимо О.Л. 1987. Систематика млекопитающих СССР. — Труды Зоологического музея Московск. госуд. универ., 25. 285 с.
- Павлинов И.Я., Яхонтов Е.Л., Агаджанян А.К. 1995. Млекопитающие Евразии. Rodentia. Систематико-географический справочник. — Труды Зоологического музея Московск. госуд. универ., 32. 240 с.
- Русин М.О., Шрамко Г., Черкес Т. 2015. Ревизия степных мышовок (*Sicista subtilis* s. l.) Европейской части ареала. — Структура вида у млекопитающих. Материалы конференции, 21–23 окт. 2015 г., Москва. Москва: Т-во науч. изд. КМК. С. 71.
- Слудский А.А., Бекенов А., Борисенко В.А. и др. 1977. Грызуны [кроме сурков, сусликов, земляной белки, песчанок и полевок]. — Слудский А.А. (ред.). Млекопитающие Казахстана. Алма-Ата: Наука. 1 (2). 536 с.
- Соколов В.Е. 1977. Систематика млекопитающих. Ч. 2. Отряды зайцеобразных и грызунов. Москва: Высшая школа. 494 с.
- Соколов В.Е., Баскевич М.И. 1988. Новый вид одноцветных мышовок (Rodentia, Dipodoidea) с Малого Кавказа. — Зоологический журнал, 67 (2): 300–304.
- Соколов В.Е., Баскевич М.И. 1992. Новая хромосомная форма одноцветных мышовок из Северной Осетии (Rodentia, Dipodoidea, *Sicista*). — Зоологический журнал, 71 (8): 94–103.
- Соколов В.Е., Баскевич М.И., Ковальская Ю.М. 1981. Ревизия одноцветных мышовок Кавказа: виды-двойники *Sicista caucasica* Vinogradov, 1925 и *S. kluchorica* sp. n. (Rodentia, Dipodidae). — Зоологический журнал, 60 (9): 1386–1393.
- Соколов В.Е., Баскевич М.И., Ковальская Ю.М. 1986а. *Sicista kazbegica* sp. n. (Rodentia, Dipodidae) из бассейна верхнего течения реки Терек. — Зоологический журнал, 65 (6): 949–952.
- Соколов В.Е., Баскевич М.И., Ковальская Ю.М. 1986б. Изменчивость кариотипа степной мышовки, *Sicista subtilis* Pallas (1778) и обоснование видовой самостоятельности *S. severtzovi* Ognev, 1935 (Rodentia, Zapodidae). — Зоологический журнал, 65 (2): 1684–1692.
- Соколов В.Е., Баскевич М.И., Лукьянова И.В. и др. 1987. К вопросу о распространении одноцветных мышовок (Rodentia, Zapodidae) Кавказа. — Зоологический журнал, 66 (11): 1730–1736.
- Соколов В.Е., Ковальская Ю.М. 1990а. Система рода *Sicista* и хромосомные формы тьяншанской мышовки, *S. tiancshanica* Salensky, 1903. — Тезисы докладов V Съезда Всесоюзного териологического об-ва (Москва, 29 янв. – 2 февр. 1990 г.). Москва: Изд-во АН СССР. 1: 99–100.
- Соколов В.Е., Ковальская Ю.М. 1990б. Кариотипы мышовок Северного Тянь–Шаня и Сихотэ–Алиня — Зоологический журнал, 69 (5): 152–157.
- Соколов В.Е., Ковальская Ю.М., Баскевич М.И. 1982. Систематика и сравнительная цитогенетика некоторых видов мышовок рода *Sicista* фауны СССР (Rodentia,

- Dipodoidea). — Зоологический журнал, 61 (1): 102–108.
- Соколов В.Е., Ковальская Ю.М., Баскевич М.И. 1989. О видовой самостоятельности мышовки Штранда *S. strandi* Formosov (Rodentia, Dipodoidea). — Зоологический журнал, 68 (10): 95–106.
- Шенброт Г.И. 1992. Кладистический подход к анализу филогенетических отношений тушканчикообразных. — Сборник трудов Зоологического музея Московск. госуд. универ., 29: 176–201.
- Шенброт Г.И., Соколов В.Е., Гептнер В.Г., Ковальская Ю.М. 1995. Тушканчикообразные. — Соколов В.Е. (ред.). Млекопитающие России и сопредельных регионов. Москва: Наука. 573 с.
- Шубин И.Г., Сучкова Н.Г. 1975. Биология алтайской одноцветной мышовки (*Sicista paraea*). — Зоологический журнал, 54 (3): 473–479.
- Baker R.J., Bradley R.D. 2006. Speciation in mammals and the genetic species concept. — *Journal of Mammalogy*, 87 (4): 643–662.
- Baker R.J., Hamilton M.J., van der Bussche R.A. et al. 1996. Small mammals from the most radioactive sites near the Chernobyl nuclear power plant. — *Journal of Mammalogy*, 77 (2): 155–170.
- Baskevich M.I. 1996. About morphologically similar species in the genus *Sicista*. — *Bonner Zoologische Beiträge*, 46 (1–2): 133–140.
- Corbet G.B. 1978. The mammals of the Palearctic Region: a taxonomic review. London: Cornell Univ. Press. 314 p.
- Corbet G.B., Hill J.E. 1986. A World list of mammalian species, 2nd ed. London: British Museum (Natural History). 241 p.
- Cserkesz T., Aczel-Fridrich Z., Hegyeli Z. et al. 2015. Rediscovery of the Hungarian birch mouse (*Sicista subtilis trizona*) in Transylvania (Romania) with molecular characterization of its phylogenetic affinities. — *Mammalia*, 79 (2): 215–224.
- DeBry R.W. 2003. Identifying conflicting signal in a multigene analysis reveals a highly resolved tree: the phylogeny of Rodentia (Mammalia). — *Systematic Biology*, 52 (4): 604–617.
- DeBry R.W., Sagel R.W. 2001. Phylogeny of Rodentia (Mammalia) inferred from the nuclear-encoded gene IRBP. — *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 19 (2): 290–301.
- Ellerman J.R. 1940. The families and genera of living rodents. Vol. 1. Rodents other than Muridae. London: Trustees of the British Museum (Natural History). 689 p.
- Ellerman J.R., Morrison-Scott T.C.S. 1951. Checklist of Palearctic and Indian Mammals from 1758 to 1946. London: British Museum (Natural History). 810 p.
- Fan Z., Liu Sh., Liu Y., et al. 2009. Molecular phylogeny and taxonomic reconsideration of the subfamily Zapodinae (Rodentia: Dipodidae), with an emphasis of Chinese species. — *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 51 (3): 447–453.
- Fedyk S., Chetnicki W., Ruprecht A.L., Cichocki J. 2011. Chromosome polymorphism in Polish populations of Northern birch mouse *Sicista betulina*. — *Folia Zoologica*, 60 (1): 31–36.
- Ham I., Tvrtković N., Kataranovski D., Soldatović B. 1983. New data on southern birch mouse (*Sicista subtilis* Pallas, 1773; Rodentia, Mammalia) from Deliblatska pešcara (Vojvodina, Yugoslavia). — *Rad Jugoslavenske akademije znanosti i umjetnosti*, 404 (1): 171–181.
- Holden M.E. 1993. Family Dipodidae. — Wilson D.E., Reeder D.M. (eds). *Mammal species of the world. A taxonomic and geographic reference*. 2nd ed. Baltimore: The Johns Hopkins University Press. P. 487–499.
- Holden M.E., Musser G.G. 2005. Family Dipodidae. — Wilson D.E., Reeder D.M. (eds). *Mammal species of the world. A taxonomic and geographic reference*. 3rd ed. Vol. 2. Baltimore: The Johns Hopkins University Press. P. 21–42.
- Honacki J.H., Kinman K.E., Koepl J.W. (eds). 1982. *Mammal species of the World*. Lawrence (KS): Allen Press. 694 p.
- Jansa S.A., Weksler M. 2004. Phylogeny of muroid rodents: relationships within and among major lineages as determined by IRBP gene sequences. — *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 31 (2): 256–276.
- Kovalskaya Y.M., Aniskin V.M., Bogomolov P.L. et al. 2011. Karyotype reorganization in

- the subtilis group of birch mice (Rodentia, Dipodidae, *Sicista*): Unexpected taxonomic diversity within a limited distribution. — Cytogenetic and Genome Research, 132 (4): 271–288.
- Lebedev V.S., Bannikova A.A., Pages M. et al. 2013. Molecular phylogeny and systematics of Dipodoidea: a test of morphology-based hypotheses. — Zoologica Scripta, 42 (2): 231–249.
- Ma Y., Wang F., Jin S., Li S. 1987. Glires (Rodents and Lagomorpha) of Northern Xinjiang and their zoogeographical distribution. Beijing: Science press. 274 p.
- Montgelard C., Forty E., Arnal V. et al. 2008. Suprafamilial relationships among Rodentia and the phylogenetic effect of removing fast-evolving nucleotides in mitochondrial, exon and intron fragments. — BMC Evolutionary Biology, 8: 321.
- Nowak R.M. 1991. Walker's Mammals of the World. 5th ed. Baltimore & London: Johns Hopkins University Press. Vol. 2. 1629 p.
- O'Brien, S.J., Menninger J.C., Nash, W.G. (eds). 2006. Atlas of mammalian chromosomes. Hoboken (NJ): John Wiley & Sons. 714 p.
- Pisano J., Condamine F.I., Lebedev V. et al. 2015. Out of Hymalaya: the impact of past Asian environmental changes on the evolutionary and biographical history of Dipodoidea (Rodentia). — Journal of Biogeography, 42 (5): 856–870.
- Pucek Zd., 1982. Family Zapodidae. — Handbuch der Säugetiere Europas. Bd. 2/1. Weisbaden: Academic Verlag. P. 497–538.
- Sokolov V.E., Kovalskaya Yu.M., Baskevich M.I. 1987. Review of karyological research and the problems of systematics in the genus *Sicista* (Zapodidae, Rodentia, Mammalia). — Folia Zoologica, 36 (1): 35–44
- Stein B. 1990. Limb miology and phylogenetic relationships in the superfamily Dipodoidea (birch mice, jumping mice, and jerboas). — Zeitschrift für Zoologische Systematik und Evolutionsforschung, 28 (4): 299–314.
- Vorontsov N.N., Malygina N.A. 1973. Karyological studies in Jerboas and birch mice (Dipodidae, Rodentia, Mammalia). — Carinologia, 26 (2): 193–212.
- Vinogradov B.S. 1925. On the structure of the external genitalia in Dipodidae and Zapodidae (Rodentia) as a classificatory character. — Proceedings of the Zoological Society of London, 2: 577–584.
- Walker E.P., Warnik F., Hamlet S.E. et al. 1964. Mammals of the world. V. 2 Baltimore. London: Hopkins University Press. P. 647–1500.
- Walknowska J. 1960. Les chromosomes chez *Sicista betulina* Pall. — Folia Biologica, 8 (1–2): 65–70.
- Wang T. 1990. On the fauna and zoogeographical reorganisation of Glires (including Rodents and Lagomorpha) in Shaanxi province. — Acta theriologica sinica, 10 (2): 128–136.
- Wu S., Wu W., Zhang F. et al. 2012. Molecular and paleontological evidence for a Post-Cretaceous origin of Rodents. — PLoS One, 7: e46445
- Zhang Q., L. Xia, Yu. Kimura et al. 2013. Tracing the origin and diversification of Dipodoidea (Order: Rodentia): evidence from fossil record and molecular phylogeny. — Evolutionary Biology, 40 (1): 32–44.