

УДК 599.323.4

## ФИЛОГЕНИЯ И ДИФФЕРЕНЦИАЦИЯ ВИДОВ-ДВОЙНИКОВ МЫШОВОК ГРУППЫ *BETULINA* (Rodentia, Dipodoidea, *Sicista*): РЕЗУЛЬТАТЫ АНАЛИЗА ИЗМЕНЧИВОСТИ ФРАГМЕНТА ГЕНА *IRBP* ЯДЕРНОЙ ДНК

© 2020 г. М. И. Баскевич\*, @, А. С. Богданов\*\*, Л. А. Хляп\*, В. М. Малыгин\*\*\*,  
М. Л. Опарин\*, С. Ф. Сапельников\*\*\*\*, Б. И. Шефтель\*

\*Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН, Ленинский просп., 33, Москва, 119071 Россия

\*\*Институт биологии развития им. Н.К. Кольцова РАН, ул. Вавилова, 26, Москва, 119334 Россия

\*\*\*Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова,  
биологический ф-т, Ленинские горы, 1, Москва, 119234 Россия

\*\*\*\*Воронежский государственный заповедник, пос. Краснолесный, 394080 Россия

@E-mail: mbaskevich@mail.ru

Поступила в редакцию 07.05.2019 г.

После доработки 30.07.2019 г.

Принята к публикации 21.08.2019 г.

Показана по результатам анализа изменчивости гена *IRBP* (интерфоторецепторного ретиноидсвязывающего белка) ядерной ДНК у мышовок рода *Sicista* монофилия группы *betulina* и подтверждена существенная генетическая обособленность входящих в нее видов-двойников *S. betulina* и *S. strandi*. С использованием трехпараметрической модели Тамуры T92 установлено, что средние генетические дистанции между *S. betulina* и *S. strandi* составляют 0.7%, что сопоставимо с межвидовыми генетическими дистанциями для видов-двойников мышовок других групп. Выявлена внутривидовая дифференциация видов-двойников группы, особенно выраженная у мышовки Штрандта. У *S. strandi* обнаружена сопоставимая с межвидовыми различиями дифференциация ( $D = 0.8\%$ ) между северными и южными популяциями вида, а у *S. betulina* – обособленность от других европейских и сибирской выборки ( $D = 0.2\%$ ) карпатского образца.

DOI: 10.31857/S0002332920050021

Ранее считалось, что политипический вид лесная мышовка *S. betulina* s. lato Pallas, 1779, широко распространенный от Скандинавии до Забайкалья и от Кавказа до устья Печоры (Pusek, 1982), морфологически однороден в пределах ареала (Виноградов, 1937; Огнев, 1948). Однако в 1989 г. была проведена ревизия (Соколов и др., 1989), итогом которой было повышение таксономического ранга одного из подвидов *S. betulina* s. lato – мышовки Штрандта *S. betulina strandi* Formosov, 1931 – до видового. Самостоятельность видов-двойников *S. strandi* и *S. betulina* (последний далее будет рассматриваться в узком понимании) была доказана в первую очередь на основании кариотипических особенностей: в отличие от собственно лесной мышовки *S. betulina* s. str., кариотип которой включает в себя 32 хромосомы, мышовка Штрандта характеризуется 44-хромосомным набором (Соколов и др., 1989). Степень кариотипических отличий (6 перестроек транслокационного типа и 5–6 перестроек типа изменения положения центромеры и перицентрических инверсий), по

которым различаются кариотипы этих видов, указывает на то, что между ними сформировалась репродуктивная изоляция (Баскевич, Окулова, 2003; Kovalskaya *et al.*, 2011). В настоящее время *S. betulina* s. str. и *S. strandi* наряду с серой мышовкой *S. pseudonapaea* Strautman, 1949 рассматриваются в составе группы *betulina* (Соколов, Ковальская, 1990).

Посредством кариологической диагностики было установлено, что *S. betulina* и *S. strandi* географически замещают друг друга (Соколов и др., 1989). Так, основная часть евразийского ареала *S. betulina* охватывает лесную зону севера Палеарктики, но этот вид встречается и в европейской лесотундре, не избегает лесистых гор и предгорий и обитает также в лесостепи Зауралья и Сибири. С севера на юг ареал *S. betulina* простирается от европейского севера до северной границы смешанных и широколиственных лесов, а с востока на запад – от Забайкалья до Карпат, Скандинавии и Ютландии (Соколов и др., 1989); для северо-западного участка ареала вида характерны изолированные популяции (Pusek,

1982). Мышовка Штранда имеет мозаичное распространение, которое приурочено к островным, байрачным и пойменным лесам юга Русской равнины и Предкавказья, а также к лесостепному и субальпийскому поясам северных склонов Главного Кавказского хребта (Соколов и др., 1989; Шенброт и др., 1995).

Позднее для диагностики видов группы *betulina* успешно использовались еще и молекулярно-генетические маркеры, краниометрические признаки (Баскевич и др., 2005б), а также предпринимались попытки выявить их внутривидовую изменчивость. Посредством кластерного анализа предварительных краниометрических данных была установлена дифференциация северных и южных популяций мышовки Штранда (Баскевич и др., 2005а), согласующаяся с результатами исследования строения *glans penis* самцов (Соколов и др., 1989, Баскевич, Опарин, 2000). Согласно дополненным краниометрическим материалам северная группировка представлена экземплярами *S. strandi* из Курской обл., а южная – выборками с Кавказа, из Предкавказья и Приазовья (Баскевич и др., 2018в). Анализ изменчивости гетерохроматина подтвердил краниометрические данные, дополнив северную популяционную группировку особями *S. strandi* из Саратовской обл. (Баскевич и др., 2005а) и продемонстрировав более сложную структуру этого узкоареального вида, чем предполагалось ранее (Громов, Ербаева, 1995). У *S. betulina* также была выявлена географическая изменчивость в особенностях локализации гетерохроматина: выборки с севера Валдайской возвышенности (Новгородская обл.), из центра европейской части России (Московская обл.) и с Карпат (Ивано-Франковская обл.) отчетливо различались по данному хромосомному признаку (Baskevich, 1996; Баскевич, Окулова, 2003). Кроме того, у лесной мышовки был обнаружен полиморфизм по морфологии второй пары аутосом, которые могут быть субмета-, субтело- или акроцентрическими. Изменчивость и гетероморфизм второй пары аутосом были отмечены у некоторых экземпляров *S. betulina* как в азиатской, так и европейской частях ареала (Соколов и др., 1989; Быстракова, 2000; Feduk *et al.*, 2011), однако природа данной хромосомной перестройки и характер ее распределения по ареалу еще не вполне ясны.

Анализ нуклеотидных последовательностей генов митохондриальной и ядерной ДНК с успехом использовался в диагностике видов мышовок и в исследовании их филогенетических связей (Zhang *et al.*, 2013; Pisano *et al.*, 2015; и др.), но главным образом в группах *subtilis* (Cserkesz *et al.*, 2015, 2016), *saucasica* (Баскевич и др., 2015, 2018а; Rusin *et al.*, 2018), *tianshanica* (Cserkesz *et al.*, 2019). Он до сих пор ограниченно применялся в отношении группы *betulina*, и в частности филогеографии *S. betulina* и *S. strandi*. По фрагменту гена цитохрома *b (cytb)* митохондриальной ДНК было

показано обособленное положение популяции лесной мышовки с севера Валдайской возвышенности относительно других выборок вида с Валдая и Московской обл. (Баскевич и др., 2018б). Другие гены для изучения группы *betulina* до сих пор не привлекались, а оценки филогенетических отношений, характера и уровня дифференциации составляющих ее видов были противоречивыми (Баскевич и др., 2018б; Rusin *et al.*, 2018; Cserkesz *et al.*, 2019).

Цель исследования – определение масштаба внутривидового полиморфизма у *S. betulina* и *S. strandi*, а также их межвидовых различий по фрагменту первого экзона гена *IRBP* (гена интерфоторецепторного ретиноидсвязывающего белка) ядерной ДНК.

## МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Собственный материал, использованный в анализе фрагмента гена *IRBP*, включал в себя 12 кариологически диагностированных образцов *Sicista* группы *betulina* и три образца *Sicista* группы *subtilis* (табл. 1).

Тотальную ДНК выделяли методом фенолхлороформной депротеинизации с предварительной обработкой измельченных тканей протеиназой К по стандартной методике Самбрука и др. (Sambrook *et al.*, 1989). Праймеры, использованные для амплификации и секвенирования фрагмента экзона 1 ядерного гена *IRBP*, представлены в табл. 2. Полимеразную цепную реакцию (ПЦР) проводили в смеси, содержащей 25–30 нг ДНК, 2 мкл 10 × Taq-буфера, 1.6 мкл 2.5 мМ раствора dNTP, 4 рМ каждого праймера, единицу Taq-полимеразы и деионизированную воду до конечного объема 20 мкл. Амплификация была выполнена на приборе ТЕРЦИК (Россия) по следующей программе: предварительный прогрев при 94°C (3 мин), далее 35 циклов в последовательном режиме: 30 с – 94°C, 1 мин – 57°C, 1 мин – 72°C; в завершение реакции была проведена однократная финальная элонгация ПЦР-продуктов при 72°C (6 мин). Автоматическое секвенирование осуществлено с использованием кита ABI PRISM® BigDye™ Terminator v. 3.1 (ABI, США) в ИБР РАН на генетическом анализаторе ABI 3500 (ABI, США).

Помимо собственного материала мы включили в исследование ранее опубликованные и доступные в базе GenBank последовательности гена *IRBP* ряда других представителей рода *Sicista* (табл. 1), а также тушканчиков *Allactaga sibirica* (Jansa, Weksler, 2004; GenBank AY326076) и *Cardiocranius paradoxus* (Lebedev *et al.*, 2013; GenBank JQ347926) в качестве аутгруппы. После выравнивания нуклеотидных последовательностей были получены и проанализированы фрагменты гена *IRBP* длиной 903 пары нуклеотидов (п.н.); их начало соответствует таковым последовательностей, опубли-

**Таблица 1.** Использованный в сиквенс-анализе нуклеотидных последовательностей фрагмента (903 п.н.) гена *IRBP* ядерной ДНК материал по видам-двойникам *Sicista* группы *betulina* и другим представителям рода *Sicista*

Вид	Код образца (GenBank Accession numbers)	2n	Локалитет и его координаты (град. с.ш./град. в.д.)	Источник
<i>S. betulina</i>	13-144 (MN175442), 11-84 (MN175441)	32	Россия, Новгородская обл., Валдайский р-н, оз. Кренье; (43.22/ 42.69)	Наши данные
То же	PTZ 13-60 (MN175437), 14-86(MN175438)	32	Московская обл., Серпуховской р-н, ПТЗ (43.52 /40.62)	То же
»	09-28 (MN175440)	32	Московская обл., Одинцовский р-н, ЗБС МГУ; (42.78/43.90)	»
»	01-11(MN175439)	32	Тверская обл., г. Ржев (56.26/34.33)	»
»	193(MN175443), 369(MN175444)	32	Красноярский край, Туруханский р-н, пос. Мирный (62.31/89.02)	»
»	KF854241	–	Румыния, Suseni (46.37/25.35)	(Cserkesz <i>et al.</i> , 2015)
<i>S. strandi</i>	KF854242	–	Украина, Луганск (48.12/39.8)	То же
То же	11-23 (MN175447), 11-83 (MN175448)	44	Россия, Кабардино-Балкария, близ Экипцоко (43.68/43.08)	Наши данные
»	03-11 (MN175445), 06-70 (MN175446)	44	Курская обл., Стрелецкий участок ЦЧЗ (51.58/36.08)	То же
<i>S. caucasica</i>	07-49 (MN175453)	32	Краснодарский край, верховье р. Мзымта (43.52/40.62)	(Баскевич и др., 2018a)
<i>S. kluchorica</i>	10-40 (MN175452)	24	Кабардино-Балкария, ущ. Адыл-Су (43.22/42.69)	То же
<i>S. kazbegica</i>	10-89 (MN175454)	40	Северная Осетия, верховье р. Сказдон (42.78/43.90)	»
<i>S. tianshanica</i>	AF297288	–	Не указаны	(DeBry, Sagel, 2001)
<i>S. concolor</i>	JF835089	–	Китай, Ginghai	(Zhang <i>et al.</i> , 2013)
<i>S. subtilis nordmanni*</i>	KF854236	26	Румыния, Iasi (47.11/27.27)	(Cserkesz <i>et al.</i> , 2015)
<i>S. subtilis trizona*</i>	KF854237	–	Венгрия, Mezocsat (47.75/20.78)	То же
<i>S. subtilis subtilis*</i>	03-216 (MN175450)	24	Россия, Саратовская обл., Заволжье, Александров Гай (50.14/48.57)	Наши данные
То же	11-3 (MN175449)	23	Саратовская обл., Правобережье, Афанасьевка (51.87 /46.29)	То же
<i>S. severtzovi*</i>	09-10 (MN175451)	19	Курская обл., ЦЧЗ, Баркаловка (51.56 /37.65)	»

Примечание. \* – использована систематика *Sicista* группы *subtilis*, приведенная ранее (Шенброт и др., 1995); “–” – сведения о кариотипе образца не представлены; ПТЗ – Приокско-Тerrasный заповедник, ЦЧЗ – Центрально-Черноземный заповедник, ЗБС МГУ – Звенигородская биологическая станция МГУ.

ликованных Черкезом с соавт. (Cserkész *et al.*, 2015). Статистическая обработка данных была выполнена с помощью компьютерной программы Mega 6.06, разработанной Тамурой с соавт. (Tamura *et al.*, 2013). Подходящую модель нуклеотидных замен выбирали по показателю BIC (bayesian information criterion); мы использовали модель T92+G (Tamura 3-parameter model with gamma distributed) при построении дендрограммы методом Maximum Likelihood (ML) и

расчете генетических дистанций (*D*). Значения бутстреп-поддержки определяли по 1000 репликаций.

### РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Расчет средних межвидовых генетических дистанций (табл. 3) и анализ топологии ML-древа, построенного по фрагменту первого экзона гена *IRBP* (рис. 1), позволяют выделить несколько уровней дифференциации в пределах надсемей-

**Таблица 2.** Праймеры, использованные для амплификации и секвенирования участка (903 п.н.) экзона 1 гена *IRBP* мышовок

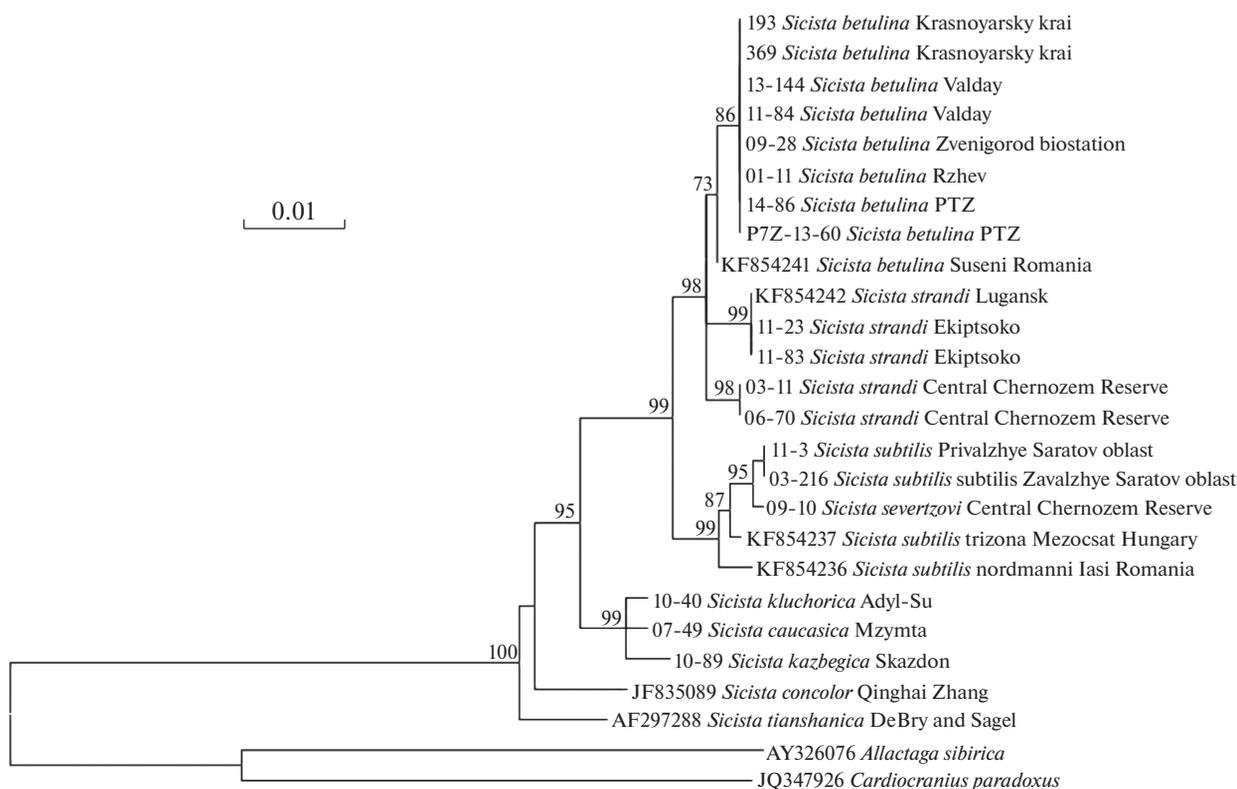
Обозначение праймера	Нуклеотидная последовательность праймера (5'–3')
Прямые праймеры	
IRBP-F	AGCAGGCCATGAAGAGTCG
IRBP-F1int	AGCAGCTCATGGGCACTT
IRBP-F3int	CATTGTGGTGGGTGAGCGGACTG
Обратные праймеры	
IRBP-R	TCATTATCACGGAGGCATCAGC
IRBP-Rint	CAGATCTCCGTGGTGGTATT

Примечание. Праймеры IRBP-F и IRBP-R (Cserkés et al., 2015) использовались для амплификации наиболее протяженного фрагмента гена, прочие праймеры (подобранные нами) соответствовали его различным внутренним участкам.

ства Dipodoidea: внутри групп видов *Sicista* (группы *betulina*, *subtilis*, *caucasica*) (<1%), между указанными группами и представителями других групп (>1.4%), между родами (11–12%). Как видно на дендрограмме, группа *betulina* монофили- тичная с высоким уровнем бутстреп-поддержки. Это согласуется с результатами морфологических исследований, в соответствии с которыми *glans penis* самцов видов данной группы имеет единый тип строения, отличающий ее от других групп рода *Sicista* (Соколов и др., 1981, 1986а, 1986б, 1989;

Соколов, Баскевич, 1988; Cserkés et al., 2019), и с филогенетическими реконструкциями других авторов, включающих в состав группы *betulina* также алтайскую мышовку *S. napaeva* (Pisano et al., 2015; Cserkés et al., 2019).

Результаты проведенного нами анализа фрагмента первого экзона гена *IRBP* ядерной ДНК по дифференциации видов-двойников *Sicista* группы *betulina* согласуются с полученными ранее хромосомными (Соколов и др., 1989) и молеку-



**Рис. 1.** ML-дендрограмма, построенная при сравнении нуклеотидных последовательностей фрагмента (903 п.н.) экзона 1 ядерного гена *IRBP* *Sicista* группы *betulina*, ряда других представителей рода *Sicista* и двух видов тушканчиков. В узлах ветвления дерева указаны значения бутстреп-поддержки, превышающие 70%.

Таблица 3. Средние генетические дистанции между представителями рода *Sicista* и двумя видами тушканчиков *Allactaga sibirica* и *Cardiocranius paradoxus*, рассчитанные по фрагменту (903 п.н.) гена *IRBP* ядерной ДНК

Виды/внутривидовые группировки	<i>S. betulina</i>			<i>S. strandi</i>			<i>S. subtilis</i>				Ssev	Sklu	Scau	Skaz	Scon	Stian	Asib	
	I	II	B	I	II	S	I	II	III	S								
<i>S. betulina</i>	—																	
	0.002	—																
			—															
<i>S. strandi</i>	0.008	0.006	0.008	—														
	0.007	0.004	0.006	0.008	—													
	0.007	0.005	0.007			—												
<i>S. subtilis</i>							—											
							0.004	—										
							0.007	0.006	—									
<i>S. severtzovi</i> (Ssev)			0.014			0.015				—								
			0.016			0.016				0.004	0.008	0.004						
			0.022			0.023				0.024	0.025	0.025	—					
<i>S. kluchorica</i> (Sklu)			0.022			0.023				0.024	0.025	0.025	0.004					
			0.022			0.023				0.024	0.025	0.025	0.004	—				
			0.024			0.024				0.025	0.026	0.026	0.007	0.007	—			
<i>S. concolor</i> (Scon)			0.029			0.030				0.028	0.030	0.030	0.020	0.020	0.023	—		
			0.031			0.030				0.032	0.033	0.033	0.022	0.022	0.024	0.019	—	
			0.128			0.126				0.127	0.129	0.129	0.121	0.121	0.118	0.114	0.114	—
<i>Cardiocranius paradoxus</i>			0.120			0.123				0.127	0.129	0.129	0.111	0.114	0.111	0.109	0.092	

лярно-генетическими (Баскевич и др., 2018б; Rusin *et al.*, 2018) данными, т.е. демонстрируют распределение гаплотипов на дендрограмме в две группы в полном соответствии с кариотипическими особенностями видов мышовок. В состав первой группы входят гаплотипы лесных мышовок *S. betulina* ( $2n = 32$ , где  $n$  — число хромосом), а в состав второй группы — гаплотипы мышовок Штранда *S. strandi* ( $2n = 44$ ). Следует отметить, что некоторыми другими исследователями (Cserkesz *et al.*, 2019) были получены результаты, отличающиеся от наших, что, по-видимому, обусловлено использованием ими единичных представителей видов группы *betulina* с юга Европы. По нашим данным, генетические дистанции между видами-двойниками *S. betulina* и *S. strandi* достигают 0.7% (табл. 3). Это значение сопоставимо с межвидовыми генетическими дистанциями в других группах рода *Sicista*, в частности между видами *S. kazbegica*, *S. caucasica* и *S. kluchorica* группы *caucasica* ( $D = 0.4-0.7\%$ ) (Баскевич и др., 2018а).

В пределах кластера, объединяющего гаплотипы особей *S. strandi*, отчетливо видна подразделенность на два подкластера, которые соответствуют двум внутривидовым группировкам: северной и южной (рис. 1). Северная группировка представлена экземплярами из Центрального Черноземья (Курская обл.), а южная — особями с Северного Кавказа (Кабардино-Балкария) и из окрестностей Луганска. Интересно, что уровень различий между данными внутривидовыми группировками *S. strandi* ( $D = 0.8\%$ ) немного превышает максимальные межвидовые дистанции ( $D = 0.7\%$ ) в группах *betulina*, *subtilis* и *caucasica* (табл. 3). Объяснений может быть два: либо мы имеем дело с двумя генетически дифференцированными формами *S. strandi* (и, возможно, даже с отдельными криптическими видами), либо ген *IRBP* у *S. strandi* очень быстро эволюционирует. Для прояснения ситуации необходимо в дальнейшем вовлечь в анализ дополнительный материал по мышовке Штранда и расширить набор исследуемых генов.

Сравнение по фрагменту гена *IRBP* особей *S. betulina* из шести локалитетов (Карпаты, Валдай, два пункта Московской обл., Тверская обл., Красноярский край) показало высокое сходство гаплотипов лесных мышовок с территории России, как из европейской части страны, так и из азиатской (рис. 1). По ядерному маркеру нами не выявлено отличий северо-валдайской популяции *S. betulina* от прочих восточно-европейских популяций этого вида, что было установлено ранее при исследовании изменчивости у лесной мышовки митохондриального гена *cytb* (Баскевич и др., 2018б). Вероятнее всего, это обусловлено более низкой скоростью эволюции ядерных генов по сравнению с митохондриальными. Тем не менее анализ гена *IRBP* продемонстрировал обособленность карпатского экземпляра ( $D = 0.2\%$ ) от всех

других исследованных лесных мышовок из Восточной Европы и Сибири (рис. 1, табл. 3). Напомним, что ранее было отмечено своеобразие по гетерохроматину хромосом популяции *S. betulina* Восточных Карпат при ее сопоставлении с выборками из центральной части Европейской России и Валдая (Баскевич, Окулова, 2003). Совокупность полученных молекулярных и хромосомных данных подтверждает значение Карпат как рефугиума, игравшего существенную роль в формировании лесной мышовки. Этот вывод согласуется с мнением польских исследователей, обосновавших с учетом многочисленных палеозоологических, палеоботанических и молекулярных сведений существенное значение рефугиумов в Карпатах, на Кавказе и Русской равнине, а также на Урале для формирования и расселения ряда лесных видов фауны и флоры Европы (Jancewicz, Falkowska, 2017).

ML-дерево, построенное нами на основе фрагмента гена *IRBP* ядерной ДНК (рис. 1), не только указывает на возможную рефугиальную роль Карпат в формировании *S. betulina*, но и поддерживает гипотезу о существовании на Кавказе и Русской равнине рефугиумов, длительная изоляция в которых предковых популяций мышовки Штранда способствовала накоплению различий в кавказско-восточно-украинской части ареала вида, с одной стороны, и в популяциях Черноземного региона — с другой. В пользу последнего предположения свидетельствуют не только полученные нами молекулярные, но и известные ранее хромосомные и краниометрические (Баскевич и др., 2005а) данные, поддерживающие дифференциацию между северными и южными популяциями *S. strandi*.

Интересно также сопоставить, как полученные нами молекулярные результаты согласуются с представлениями о естественной системе *Sicista* группы *betulina* (Громов, Ербаева, 1995), хотя до проведения таксономической ревизии и описания видов-двойников (Соколов и др., 1989) выделение подвидов у *S. betulina* s. l. принималось не всеми исследователями (Виноградов, 1937; Огнев, 1948), а описание ряда форм (*montana* Mehely, 1913, *tatricus* Mehely, 1913, *norvegica* Chaworth-Musters, 1927) из Западной Европы сводилось в синонимы *S. betulina* s. l. Полученные нами данные по фрагменту гена *IRBP* на новом уровне подтверждают результаты таксономической ревизии *S. betulina* s. l., иллюстрируя видовой уровень отличий между бывшим подвидом *S. betulina* (= *montana*) *strandii* Formosov, 1931 и *S. betulina* s. str. (Соколов и др., 1989), в настоящее время рассматриваемых в рамках видов-двойников *Sicista* группы *betulina*: *S. betulina* и *S. strandi* (Соколов, Ковальская, 1990).

Следует напомнить, что признаваемая некоторыми систематиками (Громов, Ербаева, 1995) политипическая структура *S. betulina* включает в себя только сибирские подвиды: *S. betulina betulina*

Pallas, 1778 (населяет зауральские и западно-сибирские лесостепи) и *S. betulina taigica* Stroganov et Potapkina, 1950 (обитает в таежной части Западной Сибири), а *S. strandi* рассматривается этими авторами как монотипический вид. Полученные нами молекулярные данные выявили сложную филогенетическую структуру обоих видов-двойников в европейской части ареала группы, тогда как образцы *S. betulina* из Красноярского края не отличались по нуклеотидным последовательностям изученного фрагмента гена *IRBP* от других, за исключением карпатского, исследованных из ряда пунктов Европы образцов (рис. 1, табл. 3). Карпатский образец лесной мышовки был добыт в пределах ареала формы *montana*, ранее сведенной в синонимы *S. betulina*. Его обособленность по использованному нами молекулярному маркеру может указывать на возможность последующего выделения карпатской популяции вида в качестве особого подвида. Аналогичная, а возможно, и более сложная ситуация прослеживается для северной популяции *S. strandi*, в значительной степени обособленной от южных выборок (табл. 3).

Таким образом, полученные нами результаты подтвердили высокий уровень генетических различий между *S. betulina* и *S. strandi*, а также продемонстрировали их внутривидовую дифференциацию, особенно выраженную у второго вида.

Работа выполнена в рамках Государственных заданий 0108-2019-0007 и 0109-2018-0073.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Баскевич М.И., Окулова Н.М. Сравнительная кариология и краниология мышовок (*Sicista*, Dipodoidea, Rodentia) группы *betulina* // Зоол. журн. 2003. Т. 82. Вып. 8. С. 996–1009.
- Баскевич М.И., Опарин М.Л. О новой находке мышовки Штранда *Sicista strandi* (Rodentia, Dipodoidea), уточняющей северо-восточную границу распространения вида // Зоол. журн. 2000. Т. 79. Вып. 7. С. 1133–1136.
- Баскевич М.И., Богданов А.С., Хляп Л.А. Таксономия и филогения видов-двойников мышовок группы “caucasica” и их положение в составе рода *Sicista* (Rodentia, Dipodoidea) по данным секвенирования фрагмента гена *IRBP* ядерной ДНК // Изв. РАН. Сер. биол. 2018а. № 5. С. 476–481.
- Баскевич М.И., Потапов С.Г., Миронова Т.А. Криптические виды грызунов Кавказа как модели в изучении проблем вида и видообразования // Журн. общ. биологии. 2015. Т. 75. № 4. С. 333–349.
- Баскевич М.И., Окулова Н.М., Власов А.А., Опарин М.Л. Хромосомная и краниометрическая изменчивость у мышовки Штранда *Sicista strandi* (Rodentia, Dipodoidea) на Кавказе и Русской равнине // Млекопитающие горных территорий / Под ред. Рожнова В.В., Темботовой Ф.А. М.: КМК, 2005а. С. 18–23.
- Баскевич М.И., Хляп Л.А., Потапов С.Г., Шварц Е.А., Дмитриев С.Г., Малыгин В.М. Эволюционные и экологические аспекты генетического разнообразия валдайских популяций лесной мышовки *Sicista betulina* Pallas, 1778 // Поволж. экол. журн. 2018б. № 2. С. 136–146.
- Баскевич М.И., Богданов А.С., Потапов С.Г., Окулова Н.М., Опарин М.Л., Хляп Л.А., Власов А.А., Стахеев В.В. Хромосомные, молекулярные и краниометрические подходы в изучении популяционно-генетической структуры мышовки Штранда *Sicista strandi* (Rodentia, Dipodoidea) // Матер. XX междунар. конф. “Биологическое разнообразие Кавказа и юга России” (Махачкала, 7–9 ноября 2018 г.). Махачкала: Изд-во ИПЭ РД, 2018в. С. 365–367.
- Баскевич М.И., Окулова Н.М., Потапов С.Г., Илларионова Н.А., Крысанов Е.Ю., Щипанов Н.А., Опарин М.Л., Власов А.А. К вопросу о диагностике и распространении видов-двойников мышовок (Rodentia, Dipodoidea, *Sicista*) на территории Русской равнины и Кавказа // Тр. Зоол. ин-та РАН. 2005б. Т. 360. С. 22–40.
- Быстракова Н.В. Таксономическое и генетическое разнообразие мелких млекопитающих Среднего Поволжья: Автореф. дис. канд. биол. наук. 2000. М.: ИПЭЭ РАН, 2000. 24 с.
- Виноградов Б.С. Тушканчики / Ред. Штакельберг А.А. Фауна СССР. Млекопитающие. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1937. Т. 3 (4). 298 с.
- Громов И.М., Ербаева М.А. Млекопитающие фауны России и сопредельных территорий. Зайцеобразные и грызуны. СПб.: Изд-во РАН, 1995. 552 с.
- Огнев С.И. Звери СССР и прилежащих стран. Грызуны. Т. 6. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1948. 559 с.
- Соколов В.Е., Баскевич М.И. Новый вид одноцветных мышовок (Rodentia, Dipodoidea) с Малого Кавказа // Зоол. журн. 1988. Т. 67. Вып. 2. С. 300–304.
- Соколов В.Е., Ковальская Ю.М. Система рода *Sicista* и хромосомные формы тяньшанской мышовки, *S. tianchshanica* Salensky, 1903 // Тез. докл. V Съезда Всесоюзного териологического об-ва (Москва, 29 янв.–2 февр. 1990 г.). М.: Изд-во АН СССР, 1990. Ч. 1. С. 99–100.
- Соколов В.Е., Баскевич М.И., Ковальская Ю.М. Ревизия одноцветных мышовок Кавказа: виды-двойники *Sicista caucasica* Vinogradov, 1925 и *S. kluchorica* sp.n. (Rodentia, Dipodidae) // Зоол. журн. 1981. Т. 60. Вып. 9. С. 1386–1393.
- Соколов В.Е., Баскевич М.И., Ковальская Ю.М. *Sicista kazbegica* sp.n. (Rodentia, Dipodidae) из бассейна верхнего течения реки Терек // Зоол. журн. 1986а. Т. 65. Вып. 6. С. 949–952.
- Соколов В.Е., Баскевич М.И., Ковальская Ю.М. Изменчивость кариотипа степной мышовки, *Sicista subtilis* Pallas (1778) и обоснование видовой самостоятельности *S. severtzovi* Ognev, 1935 (Rodentia, Zapodidae) // Зоол. журн. 1986б. Т. 65. Вып. 8. С. 1684–1692.
- Соколов В.Е., Ковальская Ю.М., Баскевич М.И. О видовой самостоятельности мышовки Штранда *S. strandi* Forstmosov (Rodentia, Dipodoidea) // Зоол. журн. 1989. Т. 68. Вып. 10. С. 95–106.
- Шенброт Г.И., Соколов В.Е., Гептнер В.Г., Ковальская Ю.М. Тушканчиковообразные // Млекопитающие

- шие России и сопредельных регионов / Под ред. Соколова В.Е. М.: Наука, 1995. 573 с.
- Baskevich M.I. About morphologically similar species in the genus *Sicista* // Bonn. Zool. Beitrage. 1996. V. 46. № 1–2. P. 133–140.
- Cserkész T., Rusin M., Shramko G. An integrative systematic revision of the European Southern birch mice (Rodentia, Sminthidae, *Sicista* subtilis group) // Mamm. Rev. 2016. V. 46. P. 114–130.
- Cserkész T., Aczél-Fridrich Z., Hegyeli Z., Sugár S., Czabán D., Horváth O., Sramkó G. Rediscovery of the Hungarian birch mouse (*Sicista subtilis trizona*) in Transylvania (Romania) with molecular characterisation of its phylogenetic affinities // Mammalia. 2015. V. 79. Iss. 2. P. 215–224.
- Cserkész T., Fulop A., Almerekova Sh., Kondor T., Levente L., Shramko G. Phylogenetic and morphological analysis of birch mice (genus *Sicista*, family Sminthidae, Rodentia) in the Kazak Gradle with description of a new species // J. Mamm. Evol. 2019. V. 26. Iss. 1. P. 147–163.
- DeBry R.W., Sagel R.W. Phylogeny of Rodentia (Mammalia) inferred from the nuclear-encoded gene *IRBP* // Mol. Phyl. Evol. 2001. V. 19. P. 290–301.
- Fedyk S., Chetnicki W., Ruprecht A.L., Cichoński J. Chromosome polymorphism in Polish populations of Northern birch mouse *Sicista betulina* // Fol. Zool. 2011. V. 60. № 1. P. 31–36.
- Jancewicz E., Falkowska E. Glacial refugia in Europe: what do we know about the history of contemporary plant and animal species // SYLWAN. 2017. V. 161. № 12. P. 982–990.
- Jansa Sh.A., Weksler M. Phylogeny of muroid rodents: relationships within and among major lineages as determined by *IRBP* gene sequences // Mol. Phyl. Evol. 2004. V. 31. Iss. 1. P. 256–276.
- Kovalskaya Y.M., Aniskin V.M., Bogomolov P.L., Surov A.V., Tikhonov I.A., Tikhonova G.N., Robinson T.J., Volobuev V.T. Karyotype Reorganization in the subtilis Group of Birch Mice (Rodentia, Dipodidae, *Sicista*): Unexpected Taxonomic Diversity within a Limited Distribution // Cytogenet. Genome Res. 2011. V. 132. № 4. P. 271–288.
- Lebedev V.S., Bannikova A.A., Pages M., Pisano J., Michaux J.R., Shenbrot G.I. Molecular phylogeny and systematics of Dipodoidea: a test of morphology-based hypotheses // Zool. Scripta. 2013. V. 42. Iss. 3. P. 231–249.
- Pisano J., Condamine F.I., Lebedev V., Bannikova A., Quere J.-P., Shenbrot G.I., Pages M., Michaux J.R. Out of Hymalaya: the impact of past Asian environmental changes on the evolutionary and biographical history of Dipodoidea (Rodentia) // J. Biogeogr. 2015. V. 42. Iss. 5. P. 856–870.
- Pucek Z. Family Zapodidae – Handbuch der Säugetiere Europas. Weisbaden: Acad. Verlag, 1982. Pt 2/1. S. 497–538.
- Rusin M., Lebedev V., Matrosova V., Zemlemerova E., Lopatina N., Bannikova A. Hidden diversity in the Caucasian mountains: an example of birch mice (Rodentia, Sminthidae, *Sicista*) // Hystrix, Ital. J. Mamm. 2018. V. 29. P. 61–66.
- Sambrook J., Fritsch E.F., Maniatis T. Molecular cloning: a laboratory manual. N.Y.: Cold Spring Harbor Lab. Press, 1989. 398 p.
- Tamura K., Stecher G., Peterson D., Filipski A., Kumar S. MEGA6: Molecular Evolutionary Genetics Analysis version 6.0 // Mol. Biol. Evol. 2013. V. 30. Iss. 12. P. 2725–2729.
- Zhang Q., Xia L., Kimura Y., Shenbrot G., Zhang Z., Ge D., Yang Q. Tracing the origin and diversification of Dipodoidea (Order: Rodentia): Evidence from fossil record and molecular phylogeny // Evol. Biol. 2013. V. 40. Iss. 1. P. 32–44.

## Phylogeny and Differentiation of Sibling-Species *Sicista* of the Group *Betulina* (Rodentia, Dipodoidea): Results of the Analysis of a Fragment of *IRBP* Gene of Nuclear DNA Variability

M. I. Baskevich<sup>1,\*</sup>, A. S. Bogdanov<sup>2</sup>, L. A. Khlyap<sup>1</sup>, V. M. Malygin<sup>3</sup>, M. L. Oparin<sup>1</sup>, S. F. Sapelnikov<sup>4</sup>, and B. I. Sheftel<sup>1</sup>

<sup>1</sup>Severtsov Institute of Ecology and Evolution, Russian Academy of Sciences, Leninsky prosp. 33, Moscow, 119071 Russia

<sup>2</sup>Koltzov Institute of Developmental biology, Russian Academy of Sciences, ul. Vavilova 26, Moscow, 119334 Russia

<sup>3</sup>Lomonosov State University, Biological Faculty, Leninsky Gory 1, Moscow, 119234 Russia

<sup>4</sup>Voronezh State Reserve, Settlement of Krasnolesny of the Voronezh Region, 394080 Russia

\*e-mail: mbaskevich@mail.ru

The results of the analysis of *IRBP* (the interphotoreceptor retinoid-binding protein) gene of nuclear DNA variability at birch mice of the genus *Sicista* received in the present work reflect a monophyly of the *Betulina* group and confirm essential genetic isolation of sibling-species *S. betulina* and *S. strandi* entering it. It has been shown using the three-parametrical model of Tamura of T92 that average genetic distances between *S. betulina* and *S. strandi* make 0.7% that is comparable to interspecific genetic distances for sibling-species *Sicista* of other groups. Their intraspecific differentiation which is especially expressed at *S. strandi* is also revealed. Differentiation between northern and southern populations of *S. strandi*, comparable to interspecific differences ( $D = 0.8\%$ ) and isolation from others European and Siberian selections ( $D = 0.2\%$ ) of the Carpathian *S. betulina* sample are demonstrated during the research.