

СЕКЦИЯ ЗООЛОГИИ

Генетические подходы к изучению родентофауны (Rodentia, Mammalia) Кавказа.

Итоги и перспективы применения

М.И. Баскевич

Институт проблем экологии и эволюции РАН, Москва

За последние четверть века в систематике грызунов нашли широкое распространение генетические методы исследования, в т.ч. кариология и электрофорез, а в последние годы и молекулярно-генетический анализ ядерной и внеядерной ДНК. Новые подходы, основанные на применении моногенно и кодомипантно наследуемых признаков, так называемых генетических маркеров (хромосомные перестройки, аллозимы белков, молекулярно-генетические маркеры) позволили значительно расширить возможности таксономической дифференциации.

Использование генетических подходов подтвердило видовой статус ряда спорных форм, т.к. 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 и для уточнения внутривидовой структуры, открывая новые возможности в изучении микроэволюционных процессов. Существенной оказалась также роль генетических подходов в изучении эволюции и филогении отдельных групп грызунов.

В настоящем сообщении на нескольких примерах Кавказской родентофауны иллюстрируется вклад генетических подходов в изучение видового разнообразия, внутривидовой структуры и зоогеографии грызунов Кавказа. Дается оценка

Работа поддержана РФФИ, грант N 01-04-49438; и ГНТИ "Приоритетные направления генетики" (грант 4-702).

роли генетических подходов в разработку проблем эволюции и филогении рассмотренных групп грызунов, намечены перспективы дальнейшего применения генетических подходов к изучению Кавказской родентофауны. Это сообщение представляет собой попытку обобщить собственные, стартовавшие в 1976 г. и продолжавшиеся с небольшими перерывами в течение 12 полевых сезонов, исследования и известные из литературы данные по генетической изменчивости грызунов Кавказа. Из-за ограниченности объема данной статьи внимание фокусируется на результатах генетической маркировки морфологически сходных видов кустарниковых полевков рода (подрода) *Terricola*, одноцветных мышовок Кавказа, лесных мышей подрода *Sylvaemus* и видов-двойников надвидового комплекса *Microtus arvalis sensu lato*.

О ГЕНЕТИЧЕСКОЙ МАРКИРОВКЕ КАВКАЗСКИХ TERRICOLA

Интенсивные исследования кариотипов кавказских *Terricola*, в т.ч. и напы, частично опубликованные (Баскевич и др., 1984, 1997) данные по кариотипированию 102 экземпляров особей *Terricola* из 18 пунктов Северного Кавказа, северо-западной Армении и северной Грузии, выявили значительную хромосомную изменчивость в этой группе грызунов (Иванов, Темботов, 1972; Хатухов и др., 1978; Ляпунова и др., 1988; Ахвердян и др., 1988; 1992 и др.). Было показано, что кустарниковые полевки Кавказа и Закавказья являются довольно сложной в таксономическом отношении группой, в пределах которой темпы хромосомной эволюции оказались более значительными, чем морфологической, что обусловило сходство морфологических признаков и значительную дифференциацию хромосомных наборов. В настоящее время в этом регионе известны 13 кариоморф (Иванов, Темботов, 1972; Хатухов и др., 1978; Баскевич и др., 1984; Ляпунова и др., 1988, Ахвердян и др., 1989, 1992) и признается 3 вида кустарниковых полевков (Громов, Ербаева, 1995):

1. Эндемик горно-лесного пояса Талыша полевка Шелковникова *M. (T.) schelkovnikovi* ($2n=54$ и $NF=62$);
2. Кустарниковая полевка *M. (T.) majori*, представленная ши-

роко распространенной на Большом и Малом Кавказе лесной формой, характеризующейся стабильным кариотипом ($2n=54$, $NF=60$);

Дагестанская полевка *M. (T.) daghestanicus*, объединяющая субальпийских полевок Большого и Малого Кавказа, представленных 13 кариоморфами с различным числом хромосом $2n=54,53,52,46,45,44,43,42$ "А",42"В",40,38 при стабильном числе плеч хромосом $NF=58$ (робертсоновский веер).

Кариоморфы, составляющие робертсоновский веер, характеризуются аллопатрическим распространением (Иванов, Темботов, 1972, Хатухов и др., 1978, Ляпунова и др., 1988, Ахвердян и др., 1992). Напротив, следует отметить семисимпатричность ареалов *T. daghestanicus* и *T. majori*. Однако, ни в одном случае их совместного обитания гибридизация отмечена не была (Хатухов и др., 1978, Баскевич и др., 1984).

Хромосомная маркировка кустарниковых полевок Кавказа, основанная на особенностях рутинной окраски хромосом, является надежным критерием их диагностики как на видовом, так и на внутривидовом уровнях. Так, например, проведенное нами хромосомное тестирование особей *T. majori ciscaucasicus* из terra typica этой формы (окрестности Владикавказа) доказывает их принадлежность к *T. daghestanicus*. По мнению Ахвердяна (1989) хромосомные перестройки робертсоновского типа маркируют некоторые подвиды *T. daghestanicus*: *T. d. suramensis* ($2n=54$, $NF=58$), *T. d. daghestanicus* ($2n=52,58$), *T. d. nasarovi* ($2n=42$, $NF=58$) и, вероятно, другие пока не описанные подвиды.

Детали дифференциально окрашенных кариотипов лишь дополняют общую картину. Так у *T. schelkovnikovi* обнаруживается наибольшее количество гетерохроматина (Ахвердян, 1989). У остальных форм, за исключением *T. daghestanicus suramensis* (Ахвердян, 1989, Баскевич, 1997) гетерохроматин сосредоточен, главным образом, в гетерохромосомах. Причем, у всех кариоморф надвида *T. daghestanicus* прослеживается маркерная С-окраска гетерохромосом: X-

хромосома несет двойной блок гетерохроматина прицентромерном районе и в интеркалярной области длинного плеча, У-хромосома полностью гетерохроматизирована (Ахвердян, 1989, Баскевич, 1997). По локализации ядрышкообразующих районов также резко отличается *T. Schelkovnikovi*. (Ахвердян, 1989).

В историческом аспекте на первом этапе хромосомной эволюции кустарниковых полевок преобладали перицентрические инверсии и перестройки типа изменения положения центромеры, а в последующем доминирующее положение приобрели робертсоновские транслокации (Иванов, Темботов, 1972; Ахвердян и др., 1992; Баскевич, 1997).

Хромосомная маркировка кустарниковых полевок находит свое подтверждение при сравнении с аллозимной (Григорьсва, Темботов, 1979, Межжерин и др., 1995) изменчивостью, в т.ч. и при сопоставлении с европейским видом *T. subterraneus*. При этом отмечена несогласованность хромосомной и морфологической эволюции (Nadokhovskii et al., in press). Последний блок результатов в совокупности с известными из литературы палеонтологическими данными (Chaline, 1987) используется для обсуждения на териологическом материале гипотезы возвратного изоморфизма, регламентирующей вопросы формирования двух в настоящее время семисимпатричных морфологически сходных кавказских видов *T. majori* и *T. daghestanicus*. Не исключено, что формирование этих двух видов происходило в условиях географической изоляции, а черты необычайного фенотипического сходства они могли приобрести как явление вторичное, возникшее после перекрывания их ареалов.

Молекулярно-генетические исследования *Terricola* Кавказа пока весьма фрагментарны. Они включают данные таксонопринтного анализа и RAPD PCR для одного представителя кустарниковых полевок *T. majori*, сравниваемого с другими *Microtinae* (Потапов, 1998). По результатам молекулярно-генетической маркировки не найдено оснований для выделения подрода *Terricola* в самостоятельный род (Потапов,

1998). Интересно, что молекулярно-генетические данные по кавказским *Terricola* согласуются с результатами, полученными с помощью еще одного пока редкого для кавказской родостауны генетического подхода: ЭМ анализа синаптонемных комплексов (Бородин и др., 1991; Малыгин и др., 2000). Показано, что для *Terricola*, как и для большинства представителей р. *Microtus* характерно асинаптическое поведение X и Y хромосом в мейозе самцов (Бородин и др., 1991; Малыгин и др., 2000).

ХРОМОСОМНАЯ МАРКИРОВКА ОДНОЦВЕТНЫХ МЫШОВОК КАВКАЗА

Проведенные нами хромосомные исследования не только подтвердили видовой ранг кавказской мышовки, но обнаружили 5 кариологически дискретных хромосомных форм, в настоящее время рассматриваемых в рамках четырех морфологически близких видов: кавказской *S. caucasica* ($2n=32$, $NF=48$), клухорской *S. kluchorica* ($2n=24$, $NF=44$), казбекской *S. kazbegica* ($2n=42$, $NF=52$; $2n=40$, $NF=50$) и армянской *S. armenica* ($2n=36$, $NF=52$) мышовок (Соколов и др., 1981; 1986; Соколов, Баскевич, 1988, 1992; Баскевич, 1996).

В настоящее время хромосомные маркеры служат основой дифференциальной диагностики одноцветных мышовок Кавказа и позволяют охарактеризовать распространение географически замещающих форм. *S. caucasica* населяет среднегорья и высокогорья Большого Кавказа к западу от р. Большой Зеленчук, включая территорию Кавказского заповедника. *S. kluchorica* отмечена в 9 пунктах бассейна верхнего течения р. Кубань и в Приэльбрусье. Ареал *S. kazbegica* расположен в бассейне верхнего течения р. Терек. *S. armenica*, пока кариологически датированная из одного пункта в северозападной Армении, по-видимому, является узкоареальным видом высокогорий Малого Кавказа (Соколов и др., 1987; Дзиев, 1988; Баскевич, 1996). Требуется уточнения на основе кариологической датировки видовой принадлежности находок одноцветных мышовок Кавказа из верховий реки Черек Бегенгийский в центральной части Кабардино-Балкарии и с

южных склонов Большого Кавказа в горной Сванетии и Абхазии.

Детали дифференциальной окраски хромосом у одноцветных мышовок Кавказа делают вклад, скорее, в разработку филогении группы, а не в дифференциальную диагностику (Баскевич, 1996). Очевидно, что группа одноцветных мышовок Кавказа может служить примером значительного опережения темпов хромосомной эволюции по сравнению с морфологической.

О ГЕНЕТИЧЕСКОЙ МАРКИРОВКЕ *SYLVAEMUS* КАВКАЗА

Блестящим примером важного значения применения генетических подходов может служить их использование в изучении систематики лесных мышей р. *Apodemus* (*Sylvaemus*) Кавказа. Не вдаваясь детально в историю изучения вопроса, насчитывающую более 70 лет и полную противоречивых оценок, отметим лишь, что в последней сводке по кавказским млекопитающим для Кавказского перешейка признавалось 3 вида лесных мышей р. *Apodemus* подрода *Sylvaemus* (среди них нет кавказских эндемиков): *A. fulvipectus* кавказская желтопятная, *A. flavicolis* желтогорлая и *A. sylvaticus* лесная мышь (Верещагин, 1959).

Использование аллозимных и хромосомных маркеров привело к полной переоценке систематики этого рода (подрода) в Кавказском регионе. Было показано наличие четырех генетически дискретных, репродуктивно изолированных видов подрода *Sylvaemus* на Кавказе: широко распространенных степной *A. (S.) fulvipectus* и малой *A. (S.) uralensis* мышей и эндемичных для Кавказа кавказской *A. (S.) ponticus* и талыпской *A. (S.) hyrcanicus* мышей (Воронцов и др., 1988, 1989, 1992; Наджафова, 1989, Козловский и др., 1990, Боескоров и др., 1992, Лавренченко, Лихнова, 1995). По мнению Орлова и др. (1996) *A. uralensis* s.lato - это надвид, включающий два вида: *A. (S.) mosquensis* и *A. (S.) ciscaucasicus*, различающиеся исключительно особенностями С-окраски хромосом. На Кавказе обитает *A. (S.) ciscaucasicus*. Интересно отметить, что на уровне рутинной окраски хромосом кавказские виды подрода

Sylvaemus не отличаются ($2n=48$; $NF=48$). Диагностика этих видов на хромосомном уровне, разработанная на симпатричных популяциях видов-двойников из Азербайджана (Наджафова, 1989; Козловский и др., 1990) и в последующем проверенная на некоторых смешанных выборках из Закавказья (Боескоров, 1992; Орлов и др., 1996), связана исключительно с применением методов дифференциальной окраски хромосом. Хромосомная идентификация новых находок видов-двойников лесных мышей Кавказа представляет безусловный интерес, во-первых, для проверки стабильности используемых хромосомных маркеров, а во-вторых, для уточнения преаллов аллопатрических форм, и в частности для уточнения северной границы распространения *A. (S.) ciscaucasicus*. До изложения собственных результатов считаем необходимым напомнить генетические диагнозы кавказских видов-двойников подрода *Sylvaemus* (рода *Apodemus*).

A. ponticus - кавказская мышь, эндемик Кавказа, характеризуется полиморфизмом (наличием двух аллелей) по *LdhA*, *Sdh*, *G-Pgdh* и наиболее быстрым вариантом *Idh-1* (см. Воронцов и др., 1992; Межжерин и др., 1992). По данным Лавренченко и Лихновой (1995) *A. ponticus* легко дифференцируется от сосуществующих с ним видов *A. uralensis* и *A. fulvipectus* по медленному аллелю *Hb* и медленному аллелю *Np*. ЯОР имеют исключительно теломерную локализацию (Козловский и др., 1990, Боескоров и др., 1995, Орлов и др., 1996). С-окраска также видоспецифична - гетерохроматина относительно много, в основном центромерной локализации. Имеется маркерная аутосомная пара (No 14), обнаруживающаяся при С-окраске как центромерный так и теломерный гетерохроматин. X-хромосома несет крупные центромерный и дистальный интеркалярный блоки. (Орлов и др., 1996). С помощью аллозимных маркеров вид был зарегистрирован во многих пунктах Краснодарского края, Дагестана и Грузии, а на основе кариологической датировки были идентифицированы особи из окр. Хачмаса в Северо-Восточном Азербайджане (Козловский и др., 1990). Наши хромосомные данные,

основанные на результатах дифференциальной окраски хромосом подтверждают обитание этого вида в Дагестане (окрестности поселка Дылым). В районе Тальша *A. ponticus* замещается другим кавказским эндемиком: *A. hyrcanicus*.

A. hyrcanicus тальшская мышь - узкоареальный эндемик Тальша, - отличается наименее подвижными аллелями Est-1 и Xdh-1, быстрым вариантом аллеля Gpd-2 (Воронцов и др., 1992). По данным Лавренченко и Лихновой (1995) для *A. (S.) hyrcanicus* характерен особый медленный аллель локуса Nr. Ядрышкообразующие районы (ЯОР) локализируются исключительно в теломерных районах 4-хромосом (Наджафова, 1989, Воронцов и др., 1992, Боескоров и др., 1995, Орлов и др., 1996).

Для *A. fulvipectus* степной мыши аллозимная маркировка определяется фиксацией уникальных аллелей локусов Sod-2 и Sdh (см. Воронцов и др., 1992), а также локусов нуклеозидфосфорилазы (быстрый аллель Nr) и гемоглобина (медленный аллель Hb) (Лавренченко, Лихнова, 1995), а хромосомная - исключительно центромерной локализацией ЯОР и специфической локализацией гетерохроматина (точечные центромерные блоки гетерохроматина выявляются лишь в отдельных средних и мелких парах, теломерные блоки выявляются в 4-х среднеразмерных парах. В X-хромосоме обнаруживается только интеркалярный гетерохроматин) (Козловский и др., 1990). По результатам генетической маркировки *A. fulvipectus* обитает на Северном Кавказе к востоку от Владикавказа до Каспия, в Закавказье, а также на Украине (Аскания-Нова) (см. Воронцов и др., 1992; Межжерин и др., 1992; Лавренченко, Лихнова, 1995; Орлов и др., 1996).

Для *A. uralensis* характерны уникальный аллель плазменной эстеразы-2, полиморфизм по трансферинам и гемоглобину-B (2 аллеля), медленные аллели Idh-1 и Xdh-1, а также фиксация специфических аллелей Sod-2 и Sdh и Idh-1 (Воронцов и др., 1992). Для особей этого вида из смешанных выборок в Дагестане была предложена биохимическая диагностика по локусам гемоглобина (быстрый аллель) и Nr (медленный аллель) (Лавренченко, Лихнова, 1995). Хромосомная

идентификация *A. uralensis* основана на особенностях NOR-окраски. ЯОР в кариотипах *A. uralensis* имеют центромерно-теломерную локализацию. По характеру С-окраски выявлена дифференциация южных и северных популяций *A. uralensis*, рассматриваемых в качестве аллопатрических видов: *A. ciscaucasicus* и *A. mosquensis* (Орлов и др., 1996). В кариотипе *A. ciscaucasicus* отчетливые гетерохроматиновые блоки обнаруживаются в прицентромерных районах семи крупных и в теломерных районах двух среднеразмерных пар аутосом. В X-хромосоме присутствует центромерный и менее интенсивно окрашенный проксимальный интерстициальный гетерохроматин. У-хромосома полностью гетерохроматизирована. Тогда как у *A. mosquensis* центромерный гетерохроматин обнаруживается в большинстве аутосом, за исключением трех мелких пар, а в нескольких парах аутосом с центромерным гетерохроматином обнаруживаются и теломерные блоки. Маркерные среднеразмерные пары аутосом с теломерным, но без центромерного гетерохроматина в кариотипе *A. mosquensis* отсутствуют (см. Орлов и др., 1996).

Мы исследовали с помощью С- и NOR-окраски кариотипы из 22 особей лесных мышей р. *Apodemus* (подрода *Sylvaemus*) из новых, до сих пор кариологически не изученных пунктов Северного Кавказа и Предкавказья: из долины реки Уруп в Ростовской обл. (1 экз.), окр. Невинномыска в Ставропольском крае (1 экз.), окр. пос. Верхний Архыз (4 экз.) и Кизгич (2 экз.) в Карачаево-Черкессии, урочища Хаймаши (2 экз.) и Безенги (1 экз.), в Кабардино-Балкарии, окр. пос. Тарское (1 экз.), Эльхотово (5 экз.) и долины реки Цей (3 экз.) в Северной Осетии, окр. пос. Дылым (2 экз.) в Дагестане.

Лишь один экз. из окр. пос. Дылым был определен нами как *A. ponticus* (теломерная локализация NORов и специфическая С-окраска хромосом: гетерохроматина относительно много, в основном центромерной локализации; имеется маркерная аутосомная пара (№ 14), обнаруживающая при С-окраске как центромерный так и теломерный гетерохроматин; X-хромосома несет крупные центромерный и дистальный ин-

теркалярный блоки, а У-хромосома полностью гетерохроматична. Все остальные исследованные нами особи принадлежали к надвиду *A. uralensis* (центромерно-теломерная локализация NORов) и виду *A. ciscaucasicus* (С-окраска обнаружила прицентромерный гетерохроматин главным образом в 7-ми крупных парах аутосом, а 2 среднеразмерных пары имели теломерные блоки. Х-хромосома маркировалась центромерным и слабо прокрашиваемым проксимальным интеркалярным блоком, У - хромосома была полностью гетерохроматизирована). Напомним, что ранее особи *A. ciscaucasicus* были кариотипированы из нескольких пунктов в Закавказье и лишь в одной точке (окр. Нальчика) на Северном Кавказе (Козловский и др., 1990, Орлов и др., 1996). Полученные нами результаты, подтверждая разработанную ранее хромосомную маркировку, уточняют северную границу распространения формы "ciscaucasicus". К северу, из наиболее близкого к Предкавказью пункта на юге Саратовской обл. нами были кариологически типированы особи, принадлежащие к *A. mosquensis* (надвиду *A. uralensis*) (Баскевич и др., 1999).

Молекулярно-генетическая маркировка на основе таксопринтного анализа и RAPD PCR пока разработана лишь для одного Кавказского вида *A. ponticus* (Потапов, 1998). Результаты молекулярно-генетической маркировки этого вида используются для оценки на новом уровне филогенетических связей в роде *Apodemus*. С данными молекулярно-генетической маркировки согласуются результаты ЭМ анализа синаптонемных комплексов у *A. ponticus*, сравниваемого с популяциями некоторых видов *Apodemus* из Восточной Европы: *A. uralensis*-*A. mosquensis*, *A. flavicollis*. Последний подход обнаружил относительное сходство *A. ponticus* с *A. flavicollis* и его обособленность от *A. uralensis* (Сафронова и др., 2001).

Следует подчеркнуть, что хромосомные маркеры, основанные на различиях в локализации ЯОР и некоторых деталях С-окраски у морфологически сходных 48-хромосомных видов лесных мышей с идентичными кариотипами на уровне рутинной окраски хромосом, в действительности, связаны с

парацентрическими инверсиями, которые имели место в эволюции кариотипа лесных мышей р. *Sylvaemus* (Козловский и др., 1990, наши данные).

О ГЕНЕТИЧЕСКОЙ МАРКИРОВКЕ КАВКАЗСКИХ ПОПУЛЯЦИЙ ВИДОВ-ДВОЙНИКОВ ОБЫКНОВЕННОЙ ПОЛЕВКИ

Кариологический анализ кавказских популяций обыкновенной полевки показал, что обыкновенная полевка на Кавказе представлена видами - двойниками: 54-хромосомной восточноевропейской *M. rossiaemerdionalis* и 46-хромосомной *M. arvalis* "формой *obscurus*" (см. Малыгин, 1983; Ахвердян, 1989; Баскевич, 1996а). В кариотипах особей восточноевропейской полевки из Армении обнаружен мозаицизм, а у экз. из Предкавказья кариотип стабилен. Кариологический анализ популяций *M. arvalis* "obscurus" Закавказья выявил широкий внутривидовой полиморфизм по пятой паре крупных субмета-субтелоцентрических аутосом, обусловленный перичентрической инверсией, в распространении которой какие-либо закономерности не установлены (Ахвердян, 1989). В то же время у *M. arvalis* формы "obscurus" Кавказа нами обнаружена межпопуляционная хромосомная изменчивость, связанная с перестройками типа изменения положения центромеры в нескольких парах мелких аутосом и У-хромосоме (Баскевич, 1996а). Отмеченный результат по межпопуляционной хромосомной изменчивости согласуется с данными электрофоретического анализа. Так, для кавказских популяций *M. arvalis* формы *obscurus* известно наличие полиморфизма по трансферинам. Обнаружено два варианта, соответствующих, вероятно, двум аллелям локуса трансферина Q и S, и отмечена значительная географическая вариабельность частот аллелей по этим локусам (Ляпунова и др., 1988).

Интересным представляется упоминание о хромосомном маркировании эндемичных для Кавказа подвидов обыкновенной полевки. Хромосомное тестирование кавказских подвидов обыкновенной полевки *M.a. macrocranius*, *M.a. gudauricus* и *M.a. ciscaucasicus* показало, что эти так называемые подвиды представляют собой конгломерат разнохромо-

сомных видов-двойников. Т. обр., хромосомные данные показали непригодность использования ранее принимавшейся традиционной внутривидовой системы обыкновенной полевки, по крайней мере для кавказских форм (Малыгин, 1983; Баскевич, 1996а).

Заключение

Таким образом, следует сделать вывод, что на современном этапе доминирующее положение в генетических исследованиях грызунов Кавказа принадлежит хромосомным исследованиям. В то же время именно изучение аллозимной изменчивости, в последующем подкрепленное хромосомной маркировкой, послужило пусковым механизмом для последующей ревизии лесных мышей подрода *Sylvaemus* в Кавказском регионе. Молекулярно-генетические подходы в изучении Кавказской родентофауны пока используются далеко не в полном объеме; очевидно, что область их применения следует расширить: В целом, обзор генетических исследований лишь нескольких групп грызунов Кавказа показал, что за четвертьвековой период, во многом благодаря использованию генетических маркеров, представления о видовом составе и внутривидовой структуре ряда видов Кавказского региона претерпели значительные изменения, открылись новые возможности для рассмотрения эволюционных проблем и изучения филогении сравниваемых на основе генетических подходов форм.

Литература

- Ахвердян М.Р., 1989. Цитогенетика и систематика близких видов и видов двойников полевок фауны Закавказья. Автореф. канд. дисс. М. С. 1-22.
- Ахвердян М.Р., Ляпунова Е.А., Воронцов Н.Н., 1988. Новые данные по кариологии *Pitymys* Кавказа // Грызуны. Тезисы докл. VII Всес. Совещ. Т.1. Свердловск, Уральское отд. АН СССР. С. 58-60.
- Ахвердян М.Р., Ляпунова Е.А., Воронцов Н.Н., 1992. Карио-

- логия и систематика кустарниковых полевок Кавказа и Закавказья (*Terricola*, *Arvicolinae*, *Rodentia*) // Зоол. журн., 71, 3. С. 96-110.
- Ишкеевич М.И., 1996. Кариологическая дифференциация и распространение одноцветных мышовок Кавказа (*Rodentia*, *Dipodoidea*, *Sicista*) // Тр. Межд. Сов. "Состояние териофауны России и сопредельных территорий". М.: Наука. С. 31-38.
- Ишкеевич М.И., 1996а. О кариологической дифференциации кавказских популяций обыкновенной полевки (*Rodentia*, *Cricetidae*, *Microtus*) // Зоол. журн., 75, 2. С. 297-308.
- Ишкеевич М.И., 1997. Сравнительный анализ особенностей сперматозоидов и кариотипов у трех видов кустарниковых полевок: *Terricola majori*, *T. daghestanicus*, *T. subterraneus* (*Rodentia*, *Cricetidae*) с территории бывшего СССР // Зоол. журн., 76, 5, 597-607.
- Ишкеевич М.И., Козловский А.И., Опарин М.Л., 1999. К вопросу о видовом составе грызунов Нижнего Поволжья в свете кариологических данных // VI съезд Териол. Об-ва. М. С. 20.
- Ишкеевич М.И., Лукьянова И.В., Ковальская Ю.М., 1984. К распространению на Кавказе двух форм кустарниковых полевок *Pitymys majori* Thom., *Pitymys daghestanicus* Schid') // Бюлл. Моск. о-ва испыт. природы, отд. биол. Т. 89, N 1. С. 29-33.
- Ишескоров Г.Г., 1992. Генетическая диагностика видов-двойников лесных мышей подрода *Sylvaemus* на Кавказе. Автореф. канд. дисс. М. С. 1-23.
- Игородин П.М., Саблина О.В., Закинян С.М., Нестерова Т.Н., Мейер М.Н., 1991. Морфология и поведение в мейозе половых хромосом у четырех видов полевок рода *Microtus* // Генетика, 27, 6: 1059-1065.
- Иерещягин Н.К., 1959. Млекопитающие Кавказа. М.-Л.: Изд-во АН СССР, 703 с.
- Иоронцов Н.Н., Межжерин С.В., Ляпунова Е.А., Ахвердян

- М.Р., Боескоров Г.Г., 1988. К систематике лесных мышей Кавказа // Грызуны. VII Всес. Совец., 1988. Т. 1. Свердловск. С.65-67.
- Воронцов Н.Н., Межжерин С.В., Боескоров Г.Г., Ляпунова Е.А., 1989. Генетическая дифференциация видов-двойников лесных мышей (*Apodemus*) Кавказа и их диагностика // Докл. АН СССР. Т.309, N 5. С. 1234-1238.
- Воронцов Н.Н., Боескоров Г.Г., Межжерин С.В., Ляпунова Е.А., Кандауров А.С., 1992. Систематика лесных мышей подрода *Sylvaemus* Кавказа (Mammalia, Rodentia, *Apodemus*) // Зоол. журн., Т. 71, вып.3. С. 119-131.
- Григорьева Г.И., Темботов А.К., 1979. 2,3 дифосфоглицерат эритроцитов и электрофоретическая характеристика гемоглобина при адаптации к высокогорью у грызунов // Журн. эволюц. биохимии и физиол. Т. 15, Т 6. С. 620-623.
- Громов И.М., Ербаева М.А., 1995. Млекопитающие фауны России и сопредельных территорий. Санкт-Петербург. 521 с.
- Дзуев Р.И., 1988. Кариологические исследования мышовок (*Sicista*) Центрального Кавказа // VII Всес. Сов. по грызунам. Нальчик. Т. 1. С. 70-71.
- Иванов В.Г., Темботов А.К., 1972. Хромосомные наборы и таксономический статус кустарниковых полевок Кавказа // Фауна, экология и охрана животных Северного Кавказа. Нальчик. Т. 1. С. 45-71.
- Козловский А.И., Наджафова Р.С., Булатова Н.Ш., 1990. Цитогенетический hiatus между симпатрическими формами лесных мышей Азербайджана // Докл. АН СССР. Т.315. N 1. С.219-222.
- Лавренченко Л.А., Лихнова О.П., 1995. Аллозимная и морфологическая изменчивость трех видов лесных мышей (Rodentia, Muridae, *Apodemus*) Дагестана в условиях симбиотопии // Зоол. журн. Т.74, вып. 5. С. 107-119.

- Липунова Е.А., Ахвердян М.Р., Воронцов Н.Н., 1988. Робертсоновский веер изменчивости хромосом у субальпийских полевок Кавказа (*Pitymys*, *Microtinae*, *Rodentia*) // Докл. АН СССР. Т. 273. N 5. С. 1204-1208.
- Малыгин В.М., 1983. Систематика обыкновенных полевок. М.: Наука. С. 1-206.
- Малыгин В.М., Левенкова Е.С., Ахвердян М.Р., Сафронова Л.Д., 2000. Сравнение синаптемных комплексов самцов-гибридов кустарниковых полевок (*Rodentia*, *Microtinae*, *Terricola*) в контексте изучения гибридной стерильности // Зоол. журн. 79,3: 348-356.
- Межжерин С.В., Блескоров Г.Г., Воронцов Н.Н., 1992. Генетические связи европейских и закавказских мышей рода *Apodemus* Kaup // Генетика, 28, 11. С. 111-121
- Межжерин С.В., Морозов-Леонов С.Ю., Кузнецова И.А., 1995. Биохимическая изменчивость и генетическая дивергенция полевок *Arvicolidae* Палеарктики // Генетика, 31, 6. 788-797.
- Наджафова Р.С., 1989. Таксономия и родственные связи видов семейства *Muridae* Восточного Закавказья (Азербайджанская ССР). Автореф. канд. дисс. М. С.1-24.
- Орлов В.Н., Козловский А.И., Наджафова Р.С., Булатова Н.Ш., 1996. Хромосомные диагнозы и место генетически таксонов в эволюционной классификации лесных мышей подрода *Sylvaemus* Европы (*Apodemus*, *Muridae*, *Rodentia*) // Зоол. журн. Т.75. Вып.1. С. 88-102.
- Потапов С.Г., 1998. Диагностические возможности молекулярно-генетических маркеров в систематике млекопитающих (на примере грызунов и копытных). Автореф. канд. дисс. М. С. 1-24.
- Соколов В.Е., Баскевич М.И., 1988. Новый вид одноцветных мышовок Кавказа (*Rodentia*, *Dipodoidca*) с Малого Кавказа // Зоол. журн. Т.67, вып. 2. С. 300-304.
- Соколов В.Е., Баскевич М.И., 1992. Новая хромосомная фор-

- ма одноцветных мышовок Кавказа из Северной Осетии (Rodentia, Dipodoidea, Sicista) // Зоол. журн. Т. 71, вып. 8. С. 94-103.
- Соколов В.Е., Баскевич М.И., Ковальская Ю.М., 1981. Ревизия одноцветных мышовок Кавказа: виды-двойники *Sicista caucasica* Vinogradov и *S. kluchorica* sp.n. (Rodentia, Dipodoidea) // Зоол. журн. Т. 60, вып.9. С. 1386-1393.
- Соколов В.Е., Баскевич М.И., Ковальская Ю.М., 1986. *Sicista kazbegica* sp.n (Rodentia, Dipodoidea) из бассейна верхнего течения реки Терек // Зоол. журн. Т. 65, вып.6. С. 949-952.
- Соколов В.Е., Баскевич М.И., Лукьянова И.В., Тарасов М.А., Курятников Н.Н., Топилина В.Г., 1987. К вопросу о распространении одноцветных мышовок (Rodentia, Zapodidae) Кавказа // Зоол. журн. Т. 66, вып. 11. С. 1730-1735.
- Хатухов А.М., Дзуев Р.И., Темботов А.К., 1978. Новые кариотипические формы кустарниковых полевок (*Pitymys*) Кавказа // Зоол. журн. Т. 57, вып. 10. С. 1566-1570.
- Chaline J., 1987. Arvicolid data (Arvicolidae, Rodentia) and evolutionary concepts // *Evol. Biol.* V. 21. P. 237-310.
- Nadochovski A., P. Brunet-Lecomte, M. Baskevich, G. Baryshnikov. Systematics of Caucasian and Transcaucasian pine voles (*Microtus majori*, *M. daghestanicus*, *M. nasarovi* and *M. schelkovnikovi*) based upon dental traits and their relationship with the European species // *Zool. Vestnik*, in press.
- Safronova L.D., Baskevich M.I., Potapov S.G., 2001. The study of mitotic and meiotic chromosomes and taxonoprint analysis of some representatives from the genus *Apodemus*//14 Int. Chromosome Conf. (Wurzburg, 2001). Abstr. P. 190.