

СОВРЕМЕННЫЙ ГЕНЕТИЧЕСКИЙ СТАТУС ЗУБРА НА ЗАПАДНОМ КАВКАЗЕ

Т.П. Сипко¹

История истребления и последующего восстановления зубра на Кавказе подробно освещена в публикациях (Сипко, 2002; Зубр на Кавказе, 2003; Трепет, 2005; Sipko et al., 2010). К началу 21 в. на Кавказе сохранилась единственная вольноживущая жизнеспособная популяция зубров (*Bison bonasus montanus*), традиционно называемых «горные зубры». Эта популяция, в основном, обитает на территории Кавказского заповедника.

Необходимо отметить, что попытки натурализовать другие формы зубров (*Bison bonasus*) в горных условиях в большинстве случаев не увенчались успехом. Как видно из табл. 1., репродуктивный успех у этих животных, по сравнению с горными зубрами в Кавказском заповеднике, чрезвычайно низок.

Таблица 1
Репродуктивный успех у зубра в различных горных популяциях

Популяция	Ввезено животных		Годы ввоза зубров	Численность популяции через 30 лет после её основания
	Всего	Самок		
Кавказ				
Кавказский заповедник	20	4	1940-	1300
Нальчикское охотхозяйство	35	17	1959-	380
Цейский заказник	48	32	1964-	240
Тебердинский заповедник	23	12	1968-	55
Ассинский заказник	49	26	1970-1975	44
Канада				
Маккензи (лесной бизон)	18 (16)	10	1963	1700
Карпаты				
Бещадская популяция, Польша	63	29	1963-	241
Буковинская популяция, Украина	23	14	1970-	225

Из табл. 2 можно узнать, что в генофонде горных зубров имеется небольшая примесь крови американского бизона. Это обстоятельство не помешало натурализоваться животным в сложнейших горнолесных биотопах Западного Кавказа. Однако оно же до настоящего времени вызывает дискуссии о таксономическом статусе горных зубров.

Заметим, что гибридизация присутствует в реальной жизни и развитии целой группы популяций копытных. Так, северный олень (*Rangifer tarandus*), обитающий на островах архипелага Новая Земля, имеет значительную примесь от домашнего (Тихонов, Хахин, 2003), лошадь Пржевальского (*Equus ferus przewalskii*) также имеет кровь домашней лошади (*Equus ferus caballus*) (Треус, 1968; Климов, 1990; Wallner et al., 2003). Благородный олень (*Cervus elaphus*) и в Беловежской пуще (Карцев, 1903) и в Австрии (Лоренц, 1978) является гибридом с американским оленем вапити (*Cervus elaphus subspp.*). Недавние исследования по генетике лосей (*Alces alces*) выявили, что на западе его ареала в Европе в популяции обнаружены гены американского лося (Niedzialkowski et al., 2008), и таким образом подтверждено гибридогенное происхождение лосей, обитающих на территории Польши и Белоруссии. Также среди не менее трети современных равнинных американских бизонов имеются гаплотипы домашнего скота (*Bos taurus taurus*) (Halbert et al., 2005), т.е. эти животные являются гибридными.

Таблица 2
Генетический пул («доля крови») основателей в современных популяциях зубра (вольных популяциях, а также основных зарубежных центрах разведения зубров), %

Группировка	Зубры (номера по ЕВРВ)									Бизон
	45, 42***	89, 87	15, 16	123, 1л22 (126, 147)	100	96, 95	32, 33 (35, 36)	46	50, 51, 65	
Кавказский заповедник	31.40	17.63	18.58	1.86	5.29	10.42	1.81	0	6.61**	6.40
Цейский заказник	62.79	18.34	9.42	0.19	2.25	6.76	0	0	0	0
Тебердинский заповедник	61.25	18.91	9.92	0	2.48	7.44	0	0	0	0
Буковинское хозяйство	62.80	18.94	9.59	1.06	2.32	6.96	0	0	0	0
Цуманское хозяйство	58.81	20.54	0.70	0	2.67	8.02	0	0	0	0
Великоозерское хозяйство	94.29	2.98	1.90	0.88	0	0	0	0	0	0
Усть-кубенское хозяйство	75.43	11.96	7.10	0.20	1.32	3.94	0	0	0	0
Фоминское	55.27	18.80	13.35	0	3.45	8.35	0.62	0.15	0	0

Брянский лес до 2000 года	57.56	20.07	10.73	0	3.08	8.19	0.29	0	0	0
Орловское полесье до 2000	76.32	6.77	9.09	0.06	1.97	5.80	0.05	0	0	0
Скнятинское хозяйство	57.15	20.03	11.05	0.02	2.64	7.73	0.06	0	0	0
Польша, Беловежская пуца	73.30	8.40	13.80	4.60	0	0	0	0	0	0
Беларусь, Беловеж. пуца	78.77	11.82	6.37	2.65	0	0	0	0	0	0
Авеста (Avesta)*	25.9	33.4	16.7	0	6.9	15.2	1.8	0	0	0
Шпринге (Springe)*	35.1	22.3	18.4	2.4	7.0	9.9	3.0	2.1	0	0
Hardehausen*	32.9	8.4	18.4	1.1	13.8	11.7	8.0	5.8	0	0
Damerover Werder*	49.5	27.6	10.8	0	3.2	8.6	0.3	0	0	0
Тросcianky*	26.6	28.9	9.8	0	4.3	9.2	1.2	0	0	0
Whipsnade*	56.3	13.1	14.7	2.5	4.8	5.3	2.8	0.7	0	0
Sabadurg*	47.3	21.1	12.6	0	6.0	9.8	2.4	0.9	0	0
В мире*	46.3	17.8	14.8	0.6	6.7	9.2	3.2	1.3	0	0

Примечания. * по W. Olech (1989), остальные оценки получены на основе международной родословной книги зубров (ЕВРВ). ** Из них 5.18% унаследовано от Белостока (ЕВРВ N 50), 0.73%

Таксономический обзор

В систематике быкообразных к настоящему времени так и не сложилось однозначного мнения, и разные исследователи различаются в подходах к её трактовке. У всех видов, относящихся к подтрибе *Vovina*, включающей роды *Bison*, *Poephagus*, *Bos* и подрод *Bibos* (Павлинов и др., 1995) число хромосом равно 60, и только у гаура (*Bibos gaurus*) их 58. При этом гибридизация между ними возможна в любых сочетаниях и гибридные самки фертильны, а самцы стерильны (Стеклёнев, 1983). Между этими видами в аутозомах существенных морфологических различий не установлено. Анализ результатов дифференциальной окраски хромосом разных представителей родов *Bos* и *Bison* говорит о высокой степени гомологии хромосом родов *Bos* и *Bison* (Графодатский и др., 1988; Кленовицкий и др., 2002; Sipko et al., 2004).

Для сравнения можно обратить внимание на компоновку рода *Equus* (Павлинов и др., 1995), куда включены животные, имеющие кариотипы $2n = 44, 54, 62, 64, 66$ хромосом. Все они могут давать гибридов почти во всех комбинациях, у которых, в основном, стерильны и самцы и самки (Стеклёнев, 1983). Еще один пример: род *Ovis* (Павлинов и др., 1995) состоит из форм, имеющих кариотипы $2n = 52, 54, 56, 58$ хромосом (Schmitt, Ulbrich, 1968; Nadler et al., 1973), между которыми можно получить в любых комбинациях гибриды, у которых гибридные и самки и самцы фертильны (Стеклёнев, 1983; Кашкаров, 2004).

Также различаются мнения непосредственно по составу рода *Bison*. Так, имеются исследователи, которые разделяют на разные виды зубра и бизона (Соколов, 1959, Geptner et al., 1961, Wilson, Reeder, 1993). Флеров (1979), поддерживая такой же вариант, выделяет в отдельный вид лесного бизона (*B. b. athabascae*). С другой стороны, Van Zyll de Jong (1986), также выделяя в отдельный вид *B. b. athabascae* считает, что и зубр, и бизон, не более чем подвиды. Многие исследователи (Bohlken, 1958, Haltenoth 1963, Nowak, 1991) обосновывают, что род *Bison* составлен только подвидами.

Привлечение современных методов генетики к решению этого вопроса пока также не дало однозначного решения. Следует указать, что по исследованиям митохондриального ДНК (mtDNA), эти формы практически не дифференцируются (Cronin, 1986), а по исследованию варибельности микросателлитных локусов (Wilson, Strobeck, 1999) эти две формы могут рассматриваться только как подвиды. После изучения цитохрома (cytb) (Prusak et al., 2004) авторы сделали выводы, что зубр и бизон это близкие формы, но они все-таки должны рассматриваться как отдельные виды. При этом значительная генетическая схожесть этих форм подтверждена многими сравнительными исследованиями (Miyamoto, et al., 1989; Рысков и др., 1994; Sipko et al., 1997; Ломов и др., 1999).

Подытожив обзор мнений по таксономии рода *Bison* можно заключить, что и зубры и бизоны - это близкие между собой формы таксономически не более чем подвиды одного вида, основное различие которых заключается в том, что они выходцы с разных континентов.

Систематика внутри вида зубра (*B. bonasus*) также имеет разные трактовки. Трансильванско-карпатский подвид зубра (*B. b. hungarorum* Kretzoi, 1946) описан по единственному голотипу, представляющему собой фрагмент мозгового отдела черепа с правым роговым стержнем. Этот дериват к настоящему времени не сохранился (Флеров, 1979). Зубры в Карпатском регионе истреблены к концу 18 века (Флеров, 1979) или в начале 19 века (Карцев, 1903), т.е. это произошло до того, когда ими заинтересовались таксономисты, поэтому информация о карпатских зубрах чрезвычайно мала. Учитывая, что Карпатский регион не имеет географической и экологической изоляции, которая смогла бы быть существенной для зубра, правомерность выделения этого зубра в отдельный подвид не достаточно обоснованна. Можно добавить, что благородный олень из этого региона многими систематиками не выделяется в отдельный подвид из числа остальных оленей материковой Европы (Данилкин, 1999).

Кавказский подвид зубра (*B. b. caucasicus* Satunin, 1904) описан на основе малой выборки, которая, несомненно, не могла включить в себя весь совокупный полиморфизм в морфологии зубра этого региона. Правомерность выделения этой формы зубра в отдельный подвид также дискуссионная. Рассматривая область распространения зубра на Кавказе можно отметить, что основной занимаемой им территорией были поймы больших рек и

предгорья (Sirko et al., 2010), а в горах он появился в результате изменения этнополитической карты на Западном Кавказе в 19 веке. Также на всем пространстве Северного Причерноморья от Кубани до Карпат и Дуная не было препятствий для жизни зубра, и он встречался там везде (Кириков, 1997). Вероятно, при отсутствии преград для жизни зубра, в этом регионе имеющиеся у него признаки могли клинально изменяться с востока на запад и наоборот.

Разведение зубра

На протяжении двух веков до начала 20 в. зубр в природе обитал только на территории России. Известно, что 40 особей зубра (Заблочкий, 1956) было вывезено за пределы России. И из них 12 особей стали основателями современных популяций зубра в мире.

Для разведения зубра, сохранившегося к началу 20 в. только в неволе, были использованы методы племенной работы, применяемые в зоотехнии. Что естественно отличается от комплекса подходов, свойственных классической зоологии. Это обстоятельство часто препятствует унификации подходов к сохранению этого вида.

Зоопарковская линия. Это группа зубров, разводимая в зоопарках Германии, её изолированное разведение было прекращено к середине 20 века.

Плесская линия. Была представлена животными, в середине 19 в. вывезенными из зверинца Беловежской пуши в охотничьей парк, расположенный в Силезии. В начале 20 в. из этих зубров сохранились только 2 особи, и через несколько десятилетий её изолированное разведение было свернуто из-за высокого инбридинга.

Беловежская линия. Потомки 5 особей беловежских зубров, которых стали содержать и разводить в питомнике в Беловежской пуше на территории Польши. Эта линия характеризуется высоким уровнем инбридинга, составляющем, в среднем, 43,98% (Olech, 1998). На наш взгляд, продолжать поддерживать её изоляцию не перспективно. В России её изолированное разведение прекращено с 1998 г.

Кавказско-беловежская линия. Это потомки 12 основателей, включая тех, которые являются основателями и беловежской линии. Основное её отличие составляет присутствие «крови» быка, вывезенного с Кавказа № 100 ЕВРВ (Таблица 1). Так как подвидовой статус аборигенных зубров Кавказа сомнителен, то аргументов для продолжения её изолированного разведения немного.

Горная линия. Эта линия создана искусственно для замещения истребленного зубра на Кавказе. В основе её присутствуют предки современных зубров, американские бизоны, а также зубры, сохранившиеся к началу 20 в. в Аскани-Нова (табл. 3). Пропорции вклада основателей в эту линию разведения обозначены в табл. 1. Зубров горной линии было предложено рассматривать как новый подвид *B. b. montanus* (Раутиан и др., 2002). Но другие исследователи считают, что это в настоящее время преждевременно (Данилкин, 2005).

Таблица 3
Зубры в питомнике Аскания-Нова в первой половине XX века.

Год	Численность	Ввоз	Откуда был получен
1901	0		
1902-1903	2	Белосток 50, Биала 51	Зверинец Беловежской пуши в России
1904-1905	3		
1906	4		
1907	5		
1908-1909	4		
1910-1911	6		
1912-1919	4		
1920-1925	3	Петер 65, Бирон 126	Зоопарк Петербурга. Зоопарк Шенбрунн в Австрии
1926	2		
1927-1930	3	Белизар 23	Зоопарк Берлина затем Шаброва в Германии
1931-1932	2		
1933-1946	1	Бодо 193	Зоопарк Бойтценбурга в Германии

Генетические исследования

Результаты сравнительных генетических и краниометрических исследований зубров различных линий разведения, бизонов, а также крупного рогатого скота приведены в табл. 4. Они свидетельствуют о том, что все линии разведения зубра не существенно отличаются друг от друга. Кроме того, американский степной бизон также генетически отстоит от них не более чем как другой подвид.

Таблица 4
Индексы генетического сходства между линиями зубра,
бизона и крупного рогатого скота

	Линии разведения зубра										
	Беловежская				Кавказско-беловежская				Горная		
	1	2	3	4	1	2	3	4	1	2	3
Кавказско-беловежская	0.89	0.85	0.87	0.92							
Горная	0.88	0.87	0.80	0.91	0.87	0.97	0.75	0.97			
Американский бизон	0.68	0.98	0.67	-	0.67	0.84	0.61	-	0.70	0.87	0.72
Черно-белый домашний скот	-	-	0.56	-	-	-	0.58	-	-	-	0.54

Примечания.

- 1 – антигенный индекс (Сипко и др., 1995);
- 2 – краниометрический индекс (Немцев, 1990);
- 3 – индекс ДНК-полиморфизма комплекса гистосовместимости в DQB, DRB и локусов Каппа казеина (Сипко и др., 1994; Удина и др., 1994);
- 4 – биохимические индексы (Сипко и др., 1996).

Впервые произведено сравнительное исследование микросателитного ДНК (msDNA) всех представителей в роде *Bison* (Сипко и др., 2011). В полученном распределении *B. priscus* распределился достаточно далеко от остальных представителей рода. Это обстоятельство не удивительно, так как эта форма отстоит также далеко от остальных и географически и во времени.

Формы *B.b.bison*, *B.b. athabascae* и *B.b.bonassus* расположились на примерно одинаковом расстоянии друг от друга, образовав компактные группы. При этом *B.b.bison* и *B.b. athabascae* почти смыкаются (возможно, с увеличением выборки распределение будет несколько иным). Следует указать, что по исследованиям mtDNA эти формы практически не дифференцируются (Cronin, 1986), но по исследованию вариабельности микросателитных локусов (Wilson, Strobeck, 1999) эти две формы могут рассматриваться как подвиды.

В изучении микросателитного ДНК (msDNA) зубра нами рассматривались 5 форм: *B.b.bonassus* беловежский современный и живший более 100 лет назад; кавказско-беловежский, полученный в результате гибридизации *B.b.bonassus* и *B.b.caucasicus*; истребленный *B.b.caucasicus*; горный *B.b.montanus*, полученный при гибридизации *B.b.bonassus* и *B.b.bison* и имеющий около 5% крови американского бизона. При достаточно разнообразном происхождении, все эти формы кластеризуются вместе и образуют плотную группу. Наибольшее удаление отмечается для образца от животного, относящегося к высоко инбредной Плесской линии разведения зубров (рис.). Также в некотором удалении располагаются беловежские зубры, жившие в 19 веке.

Y-хромосома. Уникальной особенностью этой хромосомы является то, что её присутствие определяет мужской пол. Она специфична для самцов и передается от отца к сыну без рекомбинации в большей части (не рекомбинирующий регион NRY). При этом мутации, возникающие в Y-хромосоме, сохраняются и передаются единым блоком в неизменном виде от поколения к поколению. И эта хромосома содержит набор так называемых «самцовых» признаков и комплекс генов, сцепленных с полом. Понимая биологическую значимость этой хромосомы в сохранении и передаче по наследству полиморфизма у зубра, мы по имеющимся племенным записям провели генеалогический анализ в истории зубра.

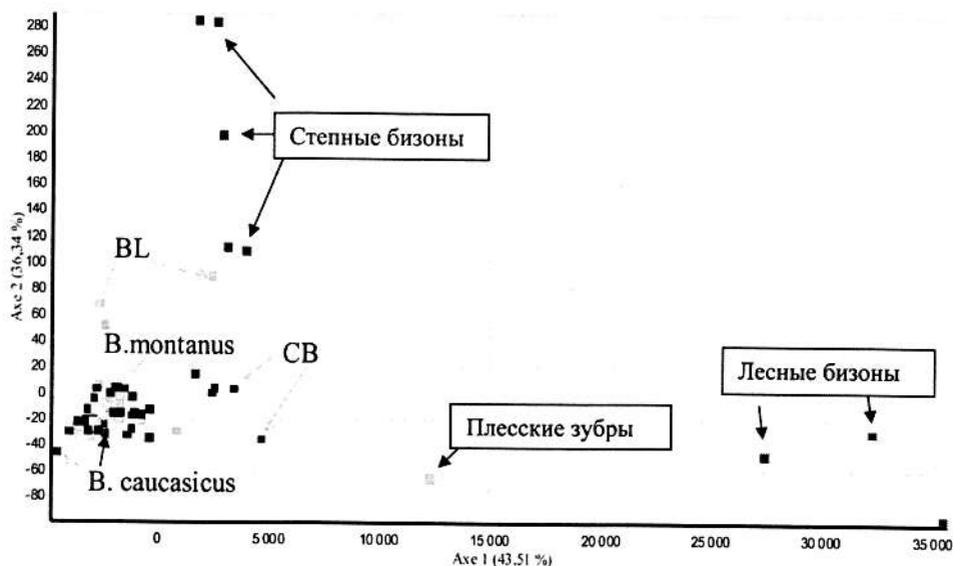


Рисунок. Распределение зубров различных линий по данным исследования микросателлитного ДНК:

- BL – зубры беловежской линии (желтые),
- CB - зубры кавказско-беловежской линии (синие),
- V.m- современные горные зубры (белые),
- V.c- аборигенные зубры Кавказа (зеленые)

Среди 12 основателей современных зубров к началу 20 века было 5 быков. Отцовская линия от 2 особей быков-основателей прервалась навсегда в первой части 20 века; сохранились только потомки по отцовской линии от быка № 45 ЕВРВ (Plebejer), от быка № 100 (Kaukas) и от быка № 15 (Begrunder). Среди ныне живущих быков зубров в мире более 90% наследуют «Y»-хромосому от быка № 45.

Бык, получивший кличку Кавказ и номер 100 в ЕВРВ, был единственным зубром, вывезенным из аборигенной кавказской популяции. Его потомки в настоящее время разводятся в виде отдельной племенной линии, которая названа «кавказско-беловежской». В числе основателей горной линии разведения присутствовал бык по кличке Бодо № 193 ЕВРВ. Он приходится правнуком быка Кавказа по отцовской линии и, следовательно, является носителем «Y»-хромосомы кавказского зубра. Таким образом, в начальный период восстановления зубры-самцы в Кавказском заповеднике являлись по отцовской линии потомками аборигенного зубра. Однако с 1949 по 1960 гг. в зубропарк заповедника завозились чистокровные самцы зубров, которых использовали в разведении животных. Отцовская линия от быка «Кавказа» тогда прервалась. Все горные зубры в настоящее время имеют «Y» хромосому только от быка

№ 45 ЕВРВ по кличке Plebejer, предки которого были вывезены из зверинца Беловежской пуши в 1865 году.

Митохондриальная ДНК. Митохондриальная ДНК наследуется только по материнской линии и передается от матери к дочери в митохондриях. Это обстоятельство позволяет проследить особенности истории формирования популяций животных, прошедших через значительное сокращение численности. Нами проведен молекулярно-генетический анализ образцов, полученных от 23 чистокровных зубров из различных популяций. ДНК выделена с использованием набора реактивов «Diatom DNA Prep 200» («Изоген», Москва). Амплификация контрольного региона *mt*ДНК проводилась с использованием 2 мкл готовой смеси для полимеразной цепной реакции («Диалат», Москва) и праймеров SaiPro и SaiPhe. Электрофорез и чтение нуклеотидных последовательностей продукта амплификации выполнялся на автоматическом секвенаторе ABI PRISM 3130 (Applied Biosystems) с использованием набора реактивов BigDye Terminator kit 3.1 (Applied Biosystems). Обработка данных проводилась в программе Bioedit (Hall, 1999) с использованием сетевого ресурса <http://www.ncbi.nlm.nih.gov/> и системы поиска “Blast”.

У всех исследованных животных выявлен один общий гаплотип, идентичный ранее описанному гаплотипу *Bison bonasus* из GenBank (EU272053.1) (Сипко, Звычайная, 2011 и др.. Ранее он также был обнаружен у 81 из 87 исследованных зубров из Польской части Беловежской Пуши (Wojcik et al., 2009). При этом автор всего выявил 3 гаплотипа в изучаемой выборке. По данным генеалогического анализа племенных записей зубров (Slatis, 1960; Сипко, 2002), из 12 родоначальников современных чистокровных зубров 7 особей являются самками, не родственными между собой по материнской линии. Эти самки в разные годы были вывезены из беловежского зверинца, где их разводили с 1860 года (Карцев, 1903). Таким образом, максимальное число возможных гаплотипов *mt*ДНК может быть не более 7. Дальнейшие исследования позволят выявить недостающие гаплотипы, если конечно они сохранились. Гаплотип «EU272053.1» можно идентифицировать как наследующийся от зубрицы Planta № 42 ЕВРВ, процент крови, которой и доминирует среди современных зубров.

Также нами были изучены зубры горной линии разведения из Кавказского заповедника. В исследовании, проведенном на выборке из 14 особей, был выявлен так называемый «бизоний» гаплотип, отличный на 6 нуклеотидных замен. Наиболее близкий к нему - ранее описанный гаплотип «U12958.1» (Polzhihn et al., 1995). Кроме того, были исследованы образцы от 3 особей бизонов, полученные из питомника Приокско-Террасного заповедника. У этих животных был определен «бизоний» гаплотип, идентичный ранее описанному гаплотипу «EU272056.1» (Wojcik et al., 2009). Изучение истории и генеалогических особенностей в формировании популяции горных зубров на Кавказе позволило подтвердить, что их предком по материнской линии действительно

была только одна самка – бизонка по кличке «Старшая», которая родилась в 1903 году в Аскании-Нова.

Материал для исследования *mt*ДНК бизонов был получен от животных, обитающих в штате Альберта (Канада). Гаплотипы этих бизонов (Polzhihn et al., 1995; Wojcik et al., 2009) очень похожи на гаплотипы зубров из Кавказского заповедника. Результаты этих исследований позволяют утверждать, что предки бизонки по кличке «Старшая» были родственны бизонам из Альберты. Следует добавить, что в штат Альберта бизоны были ввезены из сопредельного штата Монтана (США) (Margo et al., 2012). В Монтане располагается северная часть национального парка Йеллоустон, где сохраняется единственная в мире популяции степного бизона. Эти бизоны относятся к подвиду *B.bison oregonus* Bayle, 1932, ранее распространенному на западе континента в районе Скалистых гор. Можно предположить, что бизоны этого подвида имеют наследственно закрепленные адаптации к условиям горных биотопов. Соответственно, привлечение бизонов подвида *B.b. oregonus* могло быть одним из слагаемых успеха адаптации горных зубров к условиям, имеющимся на Западном Кавказе.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ:

Таким образом, были проведены комплексные исследования по определению уровня дивергенции по генетическим маркерам между различными формами зубра и в сравнении с бизоном.

По результатам сравнительных исследований современных линий разведения зубра с применением целого комплекса методов генетики можно сделать вывод, что все они представляют собой единый кластер, дивергенция внутри которого не превышает уровень внутривидовых дистанций. Поэтому придавать отдельный таксономический статус каждой из трёх линий разведения зубра (горной, кавказско-беловежской и беловежской) и считать, что это разные таксоны, нет оснований. Все эти животные генетически тождественны.

Наши исследования уровня дивергенции между зубром и американским бизоном подтвердили мнение тех систематиков и генетиков, которые утверждают, что эти две формы таксономически соотносятся не более чем подвиды одного вида.

Современные представления систематики рода *Bison*, как его положение относительно родственных таксонов, так и его внутривидовая структура требуют проведения ревизии с привлечением новых данных генетических исследований.

ЛИТЕРАТУРА:

- Графодатский А.С., Раджабли С.И. Хромосомы сельскохозяйственных и лабораторных животных. Атлас. Новосибирск: Наука.1988. 67 с.
- Данилкин А.А., 1999. Олени. М.: ГЕОС. 552 с.
- Данилкин А.А., 2005. Полорогие. М.: КМК. 550 с.
- Заблоцкий М.А. 1956. Экстерьер зубров и методика его оценки // Государственная племенная книга зубров и бизонов (чистокровных, чистопородных и гибридных). М.: Изд-во Мин. Сель. Хоз. СССР. Т. 1. С. 17-29.
- Зубр на Кавказе, 2003. М. – Майкоп: Качество. 292 с.
- Карцов Г.П. 1903. Беловежская пушча. СПб.: Изд-во. Маркса. 419 с.
- Кашкаров Е.П., Вырыпаев В.А., Шило Р.А. Необходимость сохранения генофонда красных популяций аргали и ирбиса в России. Информационный сборник Евроазиатской региональной ассоциации зоопарков и аквариумов. В. 23. М.: ЗОО, 2004. С. 392-394
- Кириков С.В. 1979. Распространение зубра на территории Советского Союза в XI-XX вв. // Зубр: Морфология, систематика, эволюция, экология. М.: Наука, с. 476-487.
- Кленовицкий П.М., Никишов А.А., Иолчиев Б.С., Багиров В.А. Хромосомы одомашненных животных и родственных им видов. Дубровицы, ВИЖ. 2002. 44 с.
- Климов В.В. 1990. Лошадь Пржевальского. М., Агропромиздат. 254 с.
- Ломов А.А., Банникова А.А., Сипко Т.П., Долгов В.А. Использование рестрикционного анализа геномной ДНК для решения проблем систематики и филогении млекопитающих. Редкие виды млекопитающих России и сопредельных территорий. Сборник статей. А.А. Арисов, ред. М., 1999. С. 204-215
- Лоренц К.З., 1978. Кольцо царя Соломона. Изд. 2-е М., Знание.208 с.
- Немцев А.С.1990. Эволюция некоторых механизмов резистентной адаптации зубров Северо-Западного Кавказа // Механизмы адаптации животных и растений к экстремальным факторам среды. Ростов-на-Дону. С.94-97.
- Павлинов И.Я., Борисенко А.В., Крускоп С.В., Яхонтов Е.Л. млекопитающие Евразии. II.(Исследования по фауне). М.: Изд-во МГУ,1995. 336 с.
- Раутиан Г.С., Калабушкин Б.А., Немцев А.С. 2000. Новый подвид зубра *Bison bonasus montanus* ssp. nov. (Bovidae, Artiodactyla) // Докл РАН. Т. 375, N 4. С. 563-567.
- Рысков А.П., Кудрявцев И.В., Васильев В.А., Потапов С.Г., Кудрявцев П.И., Сипко Т.П. Диагностические возможности молекулярно-генетических подходов к таксономии трибы BOVINI // Зоологический журнал 1994, т 73, вып 11, С. 115-123.
- Сипко Т.П. 2002. Зубр. Популяционно-генетический анализ \\\ Вопросы современного охотоведения. М., Изд-во ГУ «Центрохотконтроль», 2002. С. 386-405.
- Сипко Т.П., Гордеева Н.В., Трелет С.А. 2011. Генетическая дивергенция в роде BISON // Териофауна России и сопредельных территорий. Международное совещание IX Съезд Териологического общества при РАН. 1-4 февраля 2011 Биологический факультет Московского государственного университета им. М.В. Ломоносова г. Москва С. 440.
- Сипко Т.П., Звычайная Е.Ю. 2011. Предварительные данные в исследовании митохондриальной ДНК в роде бизонов // Там же. С. 444.
- Сипко Т.П., Раутиан Г.С., Удина И.Г., Ракицкая Т.А. Полиморфизм биохимических маркеров зубра.//Генетика, 1996, т. 32, N3, С. 400-405
- Сипко Т.П., Раутиан Г.С., Удина И.Г., Уханов С.В., Берендяева З.И. Изучение полиморфизма групп крови у зубров (*Bison bonasus*) // Генетика 1995, т 31, N 1, с. 93-100.
- Сипко Т.П., Удина И.Г., Бадагуева Ю.Н., Сулимова Г.Е. 1994. Сравнительная характеристика полиморфизма ДНК гена каппа-казеина у представителей семейства Bovidae. / Генетика, Т. 30, N 2, с.225-229.

- Соколов И.И. 1959. Копытные звери (отряды Perissodactyla и Artiodactyla) Фауна СССР. Млекопитающие. М.-Л.: Совет. наука. Т. 1. Вып. 3. Зоол. инст. АН СССР. Нов. Сер. № 71. 639 с.
- Стеклёнов Е.П. Теоретические аспекты отдаленной гибридизации млекопитающих // Цитология и генетика. 1983. №6. С. 62-78.
- Тихонов А.А., Хахин Г.В., 2003. Новоземельский северный олень // В сб. Северный олень в России, 1982-2002 гг. С. 113-118.
- Трепет С.А. Гибель кавказского зубра (*Bison bonasus caucasicus*): уроки истории // Млекопитающие горных территорий. Материалы международной конференции. М.: Т-во научных изданий КМК, 2005. С.188-195.
- Треус В.Д. 1968; Акклиматизация и гибридизация животных в Аскании-Нова. К., Урожай. 316 с.
- Удина И.Г., Сипко Т.П., Соколова С.С., Сулимова Г.Е. 1994. Сравнительная характеристика полиморфизма ДНК локусов DQB и DRB главного компонента гистосовместимости у представителей семейства Bovidae. Генетика, Т. 30, N 3, с. 352-356.
- Флеров К.К. 1979. Часть I. Систематика и эволюция // Зубр: Морфология, систематика, эволюция, экология. М.: Наука. С. 9-127.
- Bohlken H., 1958 – Vergleichende Untersuchungen an Wildrindern (Tribus Bovini, Simpson 1945). Zoologische Jahrbucher ABT für Allgemeine Zoologie und Physiologie der Tiere 68, 113-202.
- Cronin, M. A. 1986. Genetic relationships between white-tailed deer, mule deer, and other large mammals inferred from mitochondrial DNA analysis. M. Sc. thesis. Montana State University (Bozeman, MT). 49 pp.
- Geptner V.G., Nasimovich A.A., Bannikov A.G., 1961 – Mammals of the Soviet Union. Nauka Publisher, Moscow, vol. 1, 776 pp
- Halbert N.D., Ward T.J., Schnabel R.D., Taylor J.F., Derr J.N.(2005) Conservation genomics: disequilibrium mapping of domestic cattle chromosomal segments in North American bison populations. Molecular Ecology 14, 2343-2362.
- Hall. T. A. 1999. BioEdit: a User-Friendly Biological sequence Alignment Editor and Analysis Program for Windows 95/98/NT. // Nucl. Acids. Symp. 1999. Ser. V. 41. P. 95-98
- Haltenorth, T. 1963. Klassifikation der Säugetiere : Artiodactyla . Handbuch. der Zoologie. 8 , Berlin, 32 (18) , 1 – 167 .
- Margo J. Pybus and Todd K. Shury 2012. Sense and Serendipity: Conservation and Management of Bison in Canada • New Directions in Conservation Medicine Applied Cases of Ecological Health Edited by A. Alonso Aguirre, Richard Ostfeld and Peter Daszak 672 p. section 28, P. 409-423.
- Miyamoto, M.M., Tanhauser, S.M., Laipis, P.J., 1989. Systematic relationships in the Artiodactyl tribe Bovini (family Bovidae), as determined from mitochondrial DNA sequences. Systematic Zoology 38, 342-349.
- Nadler Ch. F., Koroditsina K.V., Vorontsov N.N. Citogenetic differentiation, geographic distribution and domestication in Palearctic sneep (*Ovis*)// Zeitschr. F. Säugetierkunde. 1973. V. 38. P. 109-125.
- Niedziałkowski, K., Jedrzejewski, W., Jedrzejewska B., Niedziałkowska M., Sidorovich V. 2008. Genetic diversity of moose (*Alces alces*) population in Europe – Introduction to the on-going project. Труды VI Международного симпозиума по лосю. Лось в девственной и измененной человеком среде. Якутск 14-20 августа 2008. С. 93
- Nowak, R. M. Walker's Mammals of the World, Volume 2. Fifth edition. Baltimore: The Johns Hopkins University Press, 1991. pp. 1266-1274.
- Olech, 1998 Olech W. 1998. The inbreeding of European bison (*Bison Bonasus L.*) Population and its Influence on Viability. 49th EAAP meeting, Warsaw, Poland, August 24-27.
- Olech, W.1989. The participation of ancestral genes in the existing population of European bison. Acta. Theriol. 34:397-407
- Polzhieln, R.O., Strobeck C., Sheraton J., and R. Beech R.N., 1995 Bovine mtDNA Discovered in North American Bison Populations. Conservation Biology 9:6; 1638-43.

Rusak B., Grzybowski G., Zięba G., 2004 – Taxonomic position of *Bison bison* (Linnaeus, 1758) and *Bison bonasus* (Linnaeus, 1758) based on analysis of *cytb* gene. *Animal Science Papers and Reports* 22, (1), 27-35.

Schmitt J., Ulbrich F. Die chromosomen verschiedener Caprini. // *Zeitschr. F. Säugetierkunde*. 1968. V. 33. №3. P. 18—186.

Sipko T.P., Udina I.G., Rautian G. S., 1997. Conservation of Genetic Material from Endangered and Economically Important Ungulate Species in the Establishment of Cryobanks // *Physiology and Gen. Biol. Rev.*, Harwood Acad. Publ. 1997. v. 13., part 3, p. 35-99

Sipko T.P., Strelchenko N.S., Adreeva L.V. Comparative karyotypes of European bison and domestic cattle. // *Proceeding of the Conference "European Bison Conservation"* Mammal Research Institute PAS, Centre of Excellence BIOTER Białowieża, 2004, P. 129-134.

Sipko T.P., Trepel S.A., Gogan P. Ph. D., Mizin I.A. 2010. BRINGING WISENT BACK TO THE CAUCASUS MOUNTAINS: 70 YEARS OF A GRAND MISSION. *European bison Conservation Newsletter*. Warszawa. Vol 3, P. 33-44.

Slatis H.,M. 1960. An analysis of inbreeding in the European bison. *Genetics* 45: 275-287 p.

Van Zyll de Jong, C. G. 1986. A systematic study of recent bison, with particular consideration of the wood bison. *National Museum of Natural Sciences Publication in Natural Science* No. 6. 69 pp.

Wallner B., Brem G., Muller M., Achmann R., 2003. Fixed nucleotide differences on the Y chromosome indicate clear divergence between *Equus przewalskii* and *Equus caballus*. // *Animal Genetics*, Vol. 34, № 6. P.453-456.

Wilson and Reeder 1993 Wilson, D. E. and Reeder D. M. (Editors). 1993. *Mammal species of the World*. Smithsonian Institution Press (Washington, DC). 1206 pp.

Wilson, G. and Strobeck C. 1999. Genetic variation within and relatedness among wood and plains bison populations. *Genome* 42:483 – 496.

Wojcik, J. M., Kawałko A., Tokarska M., Jaarola M., Vallenback P., Pertoldi C. 2009. Post-bottleneck mtDNA diversity in a free-living population of European bison: implications for conservation. *Journal of Zoology* 277, 81-87