



ОБЩИЕ ВОПРОСЫ

УДК 569

ОСОБЕННОСТИ КАРИОТИПИЧЕСКОЙ ЭВОЛЮЦИИ МЛЕКОПИТАЮЩИХ В ГОРАХ КАВКАЗА

THE PECULIARITIES OF CAROTYPIC EVOLUTION OF MAMMALIS IN THE CAUCASUS MOUNTAINS

Р.И. Дзюев, А.Р. Дзюев

R.I. Dzuev, A.R. Dzuev

ФБГОУ ВПО Кабардино-Балкарский госуниверситет им. Х.М. Бербекова,
ул.Чернышевского,173, Нальчик, КБР, Россия
FSEBI HPE Kabardino-Balkarian State University after Kh.M. Berbekov,
Chernyshevsky str., 173, Nalchik, Kabardino-Balkar Republic, Russia

Резюме. В настоящей работе изучен хромосомный полиморфизм на основе анализа кариотипов более 100 видов и внутривидовых форм Mammalia Кавказа. Порядок дивергенции ветвей на филогенетических деревьях, полученных по разным хромосомным перестройкам, неоднозначен, что, возможно, есть следствие недавнего и быстрого отделения от основного ствола ряда групп. Впервые отмечено, что морфологическая эволюция не всегда сопровождалась видимыми хромосомными перестройками и наоборот. Полученные данные свидетельствуют в пользу хромосомного видообразования в ряде родов: *Talpa*, *Sicista*, *Pitymys*, *Microtus* и т.д.

Abstract. In the present work chromosomal polymorphism is studied on the basis of karyotypes analysis of more than 100 species and intraspecific forms of Mammalia of the Caucasus. Divergence of branches on the phylogenetic trees received on different chromosomal reorganization is ambiguous, that is probably the consequence of recent and fast separation from the basic trunk of some groups. It is noticed for the first time that the morphological evolution was not always accompanied by visible chromosomal reorganization and the contrary. The obtained data testifies in favour of chromosomal formation of species in some genera: *Talpa*, *Sicista*, *Pitymys*, *Microtus* etc.

Introduction. Studying of chromosomal polymorphism and the role of chromosomal rearrangement in the formation of reproductive isolation is important in evolutionary researches. Robertson type chromosomal rearrangements, redistribution of heterochromatic material and chromosome division have dominating role in the evolution of karyotype.

Methods. During carrying the experimentation out, all landscape areas of the Caucasus were explored; karyological researches were carried out in 243 spots. We succeeded to study chromosomal complement of 100 species, forms and hybrids of the region. Chromosome preparations are received using a method of "dried out" preparations (Ford, Hamerton, 1956; Orlov, Bulatova, 1983).

Results. Karyological peculiarities conditioned by various distribution of structural heterochromatin prevail in *Erinaceus*. Karyotype evolution of moles in the Caucasus went by the way of chromosome division.

Karyotype evolution of *Pitymys* in the Caucasus progressed step-by-step. Preglacial period probably was the longest and is characterized by the genesis of three independent species: *P. schekovnikovi* ($2n = 54$, $NF = 62$), *P. majori* ($2n = 54$, $NF = 60$) and *P. daghestanicus* ($2n = 54$, $NF = 58$). Chromosome evolution in the group "schekovnikovi" resulted from the pericentric inversion of four pairs of autosomes. In the chromosome set of *P. majori* the centromere position in two large autosome pairs changed, and that led to increasing of chromosome arm quantity to 60. As a result of pericentric inversion of the smallest acrocentric pair of *P. daghestanicus* a pair of metacentrics was formed, which is the marker chromosome of all the representatives of the group *P. daghestanicus*, and this led to increasing of chromosome arm quantity in set to 58.

Conclusion. Interaction of plain and mountain landscapes exerts essential influence on the karyotype evolution both in altitude and horizontal directions. Certain law was revealed: species with stable morphological parameter and sibling species possess polymorphous karyotype, and, on the contrary, species, which exophenes are subjected to the marked changeability, have stable karyotype long the whole length of the area. Almost all the types of chromosomal rearrangements known by this time are present in mammals of the Caucasus.

Ключевые слова: кариотип, транслокация, эволюция, диаграмма, гистограмма, млекопитающие, хромосомная (кариотипическая) форма, видообразование, Кавказ.

Key words: karyotype, translocation, evolution, diagramme, histogram, mammals, chromosomal (karyotypical) form, formation of species, Caucasus.



В эволюционных исследованиях важное место занимает изучение хромосомного полиморфизма и роли хромосомных перестроек в становлении репродуктивной изоляции. В 1995 году нами показано существование различных точек зрения о возможных путях кариотипических преобразований (Дзуев, 1995). В большинстве обзорных работ по кариологии млекопитающих (Воронцов, 1958, Воронцов и др., 1969; White, 1969; Matthey, 1973; Орлов, 1974; Анбиндер, 1980; Орлов, Булатова, 1983 и др.) доминирующая роль в эволюции кариотипа отводится хромосомным перестройкам Робертсоновского типа и перераспределению гетерохроматинового материала. Противоположной точки зрения придерживается Тодд (Todd, 1970, 1975), который на псовых и парнокопытных (с привлечением данных по палеонтологии и зоогеографии этих групп) показал преобладание в эволюции кариотипа млекопитающих разделений хромосом. Рассматривая эволюцию кариотипа в конкретных группах, Коробицына и Картавцева (1984, 1992), Картавцева (1988), Fredga (1977), Дзуев (2011) и др. допускают альтернативные варианты кариологических преобразований у млекопитающих. В работе известного кариолога Мэтти говорится о существовании гипотезы разнонаправленной хромосомной эволюции от модального для млекопитающих значения $2n = 48$ (Matthey, 1973, 1976).

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

В основу данной работы положены оригинальные данные, полученные во время многочисленных экспедиций и стационарных исследований, а также материалы экспериментального вивария КБГУ им. Х.М. Бербекова с 1967 по 2013 год. За это время обследованы все ландшафтные районы Кавказа, при этом в 250 точках производились кариологические исследования (рис. 1), а в 800 точках добыты изучаемые животные. Таким образом, нам удалось охватить основные места обитания более 100 видов и внутривидовых форм и их гибридов млекопитающих Кавказа. Всего отловлено и подвергнуто кариологическому анализу 1990 особей обоих полов, в том числе по отрядам: насекомоядные – 501 экземпляр, происходящий из 158 точек; рукокрылые – 282 из 92 точек; грызуны – 1085 из 513 точек; хищные – 123 из 24 точек; парнокопытные – 24 из 23 точек. Приготовлено более 10 тыс. микропрепаратов хромосом.

Хромосомные препараты были получены при помощи трех основных методик: метод так называемых «высушенных» препаратов (Ford, Hamerton, 1956; Орлов, Булатова, 1983), кратковременной культуры клеток (Козловский, 1974) и культуры лейкоцитов периферической крови «Макрометод» (Moorhead et al., 1960; Макгрегор, Варли, 1986). Помимо цитогенетического анализа, проведена гибридизация более 6 представителей рода *Pitymys* Кавказа. Исследован 51 гибридный зверек первого поколения (как самцы, так и самки).

Для анализа и фотографирования метафазных пластинок пользовались микроскопом Amplival и МБН-6, фотопленка «Микрат-200».

Специальных исследований по эволюции кариотипа млекопитающих в горах, в том числе и кавказского региона, не проводилось, но ряд интересных суждений по этому вопросу содержится в отечественной литературе по отдельным группам млекопитающих Кавказа (Иванов, Темботов, 1972; Темботов и др., 1976, 1983; Мамедов, 1978; Фаттаев, 1978; Кулиев, 1979; Дзуев, 1980, 1994; Хатухов, 1982; Коробицына, Картавцева, 1983, 1984, 1992; Картавцева, 1988; Ахвердян, 1989; Ахвердян и др., 1992). Так, у *Erinaceus* преобладают кариологические особенности, обусловленные различным распределением структурного гетерохроматина (Соколов и др., 1992). У кротов Кавказа эволюция кариотипа, по-видимому, шла по пути разделений хромосом (Дзуев, 1980, 1982). Два вида кавказских кротов (*Talpa caucasica* и *T. levantis*), имеющие соответственно 38 и 34 хромосомы в наборах при одинаковом $NF = 66$, очень четко выводятся один из другого с помощью деления хромосом. Суть этой перестройки сводится к центральному раз-

делению одной пары суб- или метацентрических аутосом на две пары акроцентрических элементов и наоборот (рис. 1, 2).

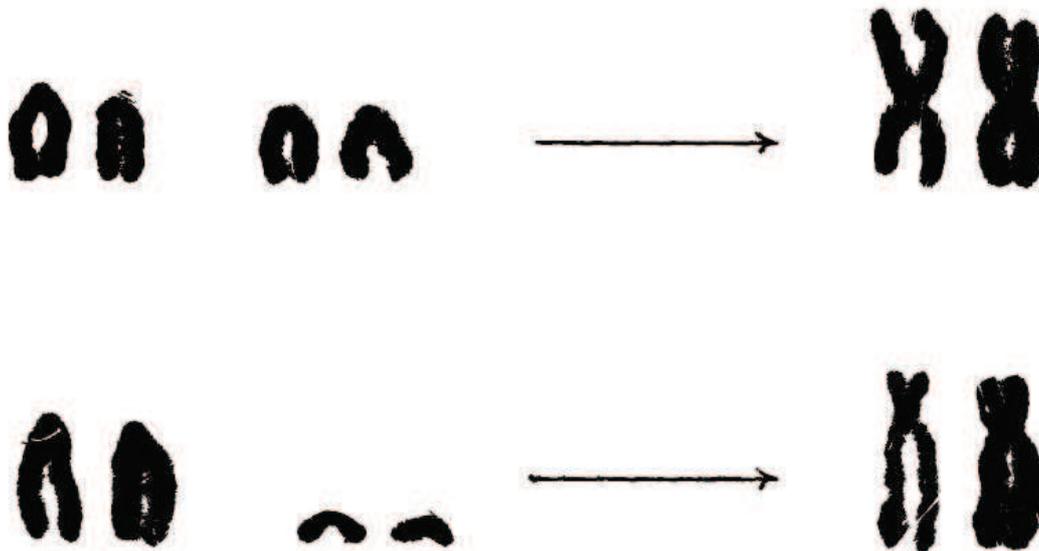


Рис. 1. Схема образования из двух пар акроцентрических аутосом одной пары мета- или субметацентрических хромосом у *T. caucasica* Satunin

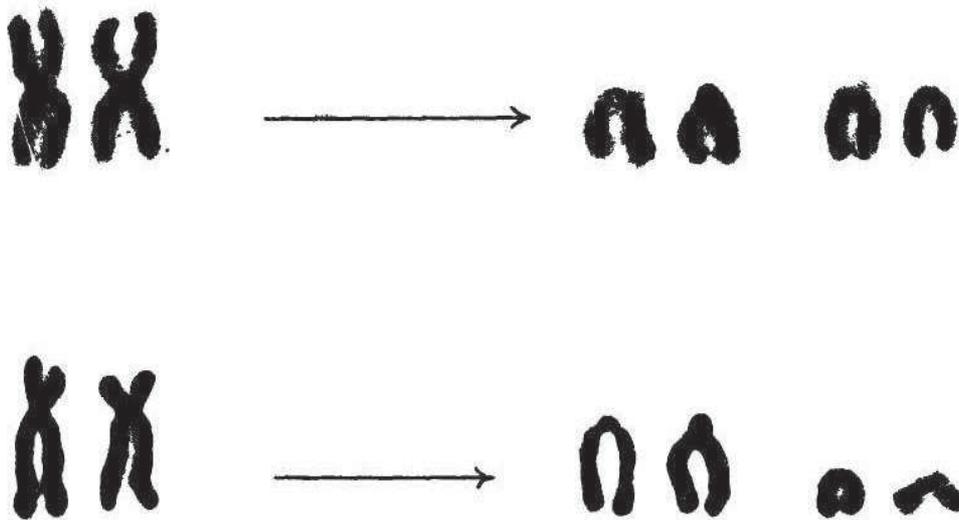


Рис. 2. Схема образования из одной пары мета- или субметацентрических аутосом двух пар акроцентрических элементов у *Talpa levantis* Thomas

Однако число хромосомных плеч в обоих случаях остается неизменным. В пользу разделения хромосом у малого крота Кавказа в ходе эволюции кариотипа и образования нового вида (*T. caucasica*), в кариотипе которого содержится пять пар акроцентрических хромосом, говорит то обстоятельство, что *T. levantis*, по всем имеющимся у нас материалам и палеозоологическим данным, является реликтом третичного периода (Верещагин, 1959; Дзюев, 1980, 1982). В отличие от малого, кавказский крот в рассматриваемом регионе имеет ограниченное распространение, «неразвитый» ареал, занимающий Западный Кавказ и прилегающие районы. В научной литературе содержатся данные о возможности разделения метацентрических элементов на акроцентрические в эволюции кариотипа млекопитающих (Todd, 1970, 1975; Дзюев, 1995; Картавцева, 1988 и др.).



По Картавцевой (1988), эволюция кариотипа песчанок рода *Meriones* Кавказа шла по пути разрывов метацентрических хромосом и образования акроцентрических элементов. К группе видов, возникших таким путем, она относит *M. meridianus* ($2n = 50$), *M. tristrami* ($2n = 72$) и, возможно, *M. crassus* ($2n = 60$) по данным дифференциальной окраски хромосом. Сравнивая хромосомные наборы изученных нами видов рукокрылых и сопоставляя их с литературными данными (как при рутинной, так и дифференциальной окраске хромосом), мы пытались выявить возможные пути эволюции кариотипов этих видов. В семействе Vespertilionidae поздний кожан *Eptesicus serotinus* Scrb. имеет примитивный кариотип, видимо, близкий к предковому – $2n = 50$, $NF = 52$, т.е. все аутосомы акроцентрические. По Фаттаеву (1978), обнаруженная гомология дифференциально окрашенных хромосом позволяет предположить, что все остальные кариотипы изученных представителей этого семейства произошли от «предкового» кариотипа, в котором все хромосомы являются акроцентриками. По роду *Rhinolophus* нами исследованы три вида (*Rh. mehelui* Matsch., *Rh. terrumeguinum* Schreb, *Rh. hipposideros* Bechs.).

В кариотипах этих видов содержится три пары крупных метацентриков. Сопоставление фундаментальных чисел дает основание присоединиться к мнению Капанна и Цивителли (Caranna, Civitelli, 1970), что эти хромосомные пары образовались за счет Робертсоновской транслокации из различных пар хромосом «предкового» кариотипа. Эти выводы подтверждаются гомологией картин G-полос на хромосомах 1, 2, 3 пар мета- и субметацентриков *P. kuhli*, *P. nathusii* и *P. pipistrellus* и соответствующих акроцентриков позднего кожана (Фаттаев, 1978). Мелкие акроцентрические хромосомы в кариотипах первых двух видов, по данным дифференциальной окраски хромосом (Фаттаев, 1978), образовались за счет перичентрической инверсии в одной паре акроцентриков. По данным Фаттаева (1978), это 24 и 23 пары акроцентриков. Хромосомный набор *P. pipistrellus*, в отличие от других видов этого рода, в диплоидном наборе содержит 42 хромосомы при $NFa = 50$. В образовании кариотипа этого вида от «предкового», кроме вышеприведенных соединений акроцентрических элементов, имели место соединения еще как минимум в двух парах акроцентрических аутосом. Сравнение кариотипов *P. kuhlii* и *P. nathusii* показывают, что репродуктивный барьер между этими видами образовался за счет точковых мутаций, так как они идентичны как по диплоидному числу, числу плеч и морфологии аутосом и половых хромосом, так и по G-исчерченности, которая получена для этих видов Фаттаевым (1978) и любезно предоставлена нам для обработки и анализа. Аналогичная картина эволюции кариотипа для изученных видов рода *Myotis* обнаружена нами и другими исследователями (Caranna, Civitelli, 1970; Фаттаев, 1978). Сравнивая наши данные по кариотипам изученных родов гладконосых летучих мышей с литературными сведениями, мы пришли к следующей вероятной схеме эволюции кариотипа этого семейства, которая отличается от схемы, составленной Кузякиным (1950) на основании морфологических данных, и сходна с аналогичной схемой, построенной для этого семейства Капанной и Цивителли (Caranna, Civitelli, 1970), Фаттаевым и Кулиевым (1976), Фаттаевым (1978) (рис. 3).

Схема не претендует на полноту и является одной из попыток реконструкции филогении родов в семействе гладконосых летучих мышей на основании имеющихся данных обычной и дифференциальной окраски хромосом. Как видно из этой схемы, представители рода *Eptesicus*, на наш взгляд, имеют «архаичный» кариотип, так как, по нашим данным, в кариотипе *E. serotinus* все аутосомы акроцентрические. Исходя из этого, мы расположили этот ряд на низшей ступени составленного нами родословного дерева. На следующих ступенях, в порядке увеличения количества двуплечих хромосом, расположены роды *Miniopterus*, *Myotis*, *Pipistrellus*. На самой вершине схемы расположены роды *Barbastella* и *Plecotus*. Интересна стабильность кариотипа внутри родов этого семейства. По-видимому, существуют внутренние факторы, способствующие мутабельности или ограничивающие ее. Замечено широкое распространение у Vespertilionidae маркерной маленькой метацентрической пары хромосом, которая присутствует в родах *Pipistrellus*,



Nyctalus, *Myotis*, *Plecotus* и *Vespertilio*. На наш взгляд, это должно способствовать группированию родов и выяснению порядка происхождения родов и видов. В научной литературе по кариологии содержатся сведения о кариотипах шести видов подковоносых летучих мышей (Saranna, Civitelli, 1970; Фаттаев, 1978). Диплоидное число и основное число плеч в пределах семейства варьируют незначительно, особенно на Кавказе: $2n = 56$, $NF = 58$ при $NF = 64$, $NF = 66$. Исходя из этого, авторы пришли к выводу о медленной эволюции кариотипов в этом семействе. Сравнивая наши результаты с их данными, мы пришли к заключению, что при дифференциации кариотипов изученных нами видов основную роль сыграли точковые мутации и частично Робертсоновские транслокации и перичентрические инверсии. К аналогичному выводу пришел и Фаттаев (1978). Таким образом, сравнительный кариологический анализ родов и видов семейств гладконосых и подковоносых летучих мышей, полученных и другими исследователями, обнаруживает высокую гомологию кариотипов внутри этих групп. Исходя из этих материалов, видимо, можно поддержать гипотезу ряда авторов о монофилетическом происхождении летучих мышей этих семейств.

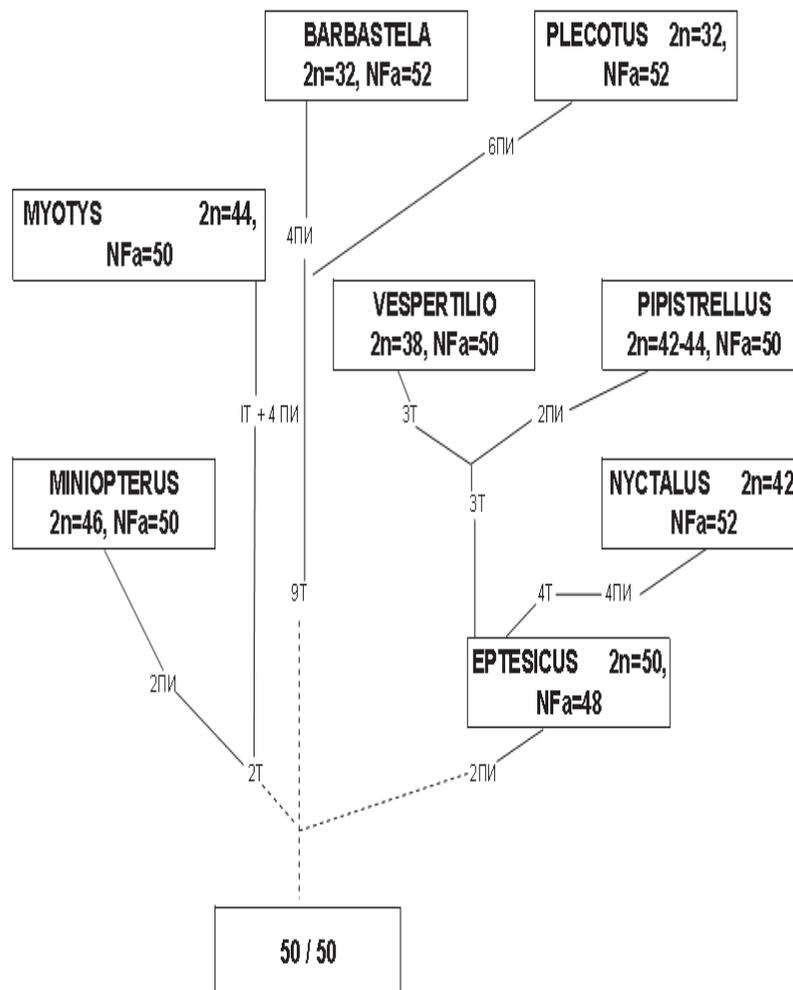


Рис. 3. Вероятная схема эволюции кариотипа родов семейства гладконосых летучих мышей по нашим данным и литературным сведениям. Цифры указывают число транслокаций и перичентрических инверсий. ПИ – перичентрическая инверсия, Т – транслокация



Вопросами происхождения и эволюции кустарниковых полевок Кавказа мы с коллегами занимаемся более тридцати лет. Получены однозначные данные по видовому составу, структуре ареалов, ландшафтной приуроченности и реакции на ряд антропогенных воздействий, закономерностям изменчивости морфологических, физиолого-биохимических и особенно цитогенетических параметров. Проведена серия работ по гибридизации разных форм, позволившая внести уточнения в оценку степени генетической изоляции между ними и тем самым в определение филогенетического родства отдельных видов и кариотипических форм. Анализ всего этого материала и литературных сведений по кариотипам *Pitymys* позволяет нам высказать определенное суждение об эволюции кариотипа этой группы млекопитающих в горах Кавказа. По мнению Темботова (1983), палеонтологические и биогеографические данные свидетельствуют о том, что корни происхождения понто-кавказской группы кустарниковых полевок (*Pitymys*) уходят в третичный период, и к началу среднего плейстоцена уже существовали типично кустарниковые полевки с широким ареалом, охватывающим всю территорию Кавказа. Нахождение костных остатков *P. apscheronicus* на Апшеронском полуострове с полупустынными ландшафтами подтверждает такое мнение. Кавказские *Pitymys* морфологически и кариологически подразделяются на три группы – *schelkovnikovi*, *majori* и *daghestanicus*, последняя из которых крайне гетерогенна по строению кариотипов. Все многообразие ныне описанных форм *Pitymys* Кавказа можно, видимо, свести к одной предковой группе с архаичным исходным кариотипом $2n = NF = 54$, в котором были представлены только акроцентрики. В пользу этого суждения говорят и данные, полученные по дифференциальным типам окрасок хромосом (Кулиев, 1979; Яценко, 1982; Агаджанян, Яценко, 1984; Ахвердян, 1989; Ахвердян и др., 1992 и др.), а также гибридологические материалы по этой группе (Кетенчиев, Мамбетов, 1979; Кетенчиев 1985; Мамбетов, Дзюев, 1988, 1990). Эволюция кариотипа *Pitymys* Кавказа протекала, вероятно, поэтапно. Доледниковый период, видимо, по времени самый продолжительный и характеризуется появлением трех самостоятельных видов: *P. schelkovnikovi* ($2n = 54$, $NF = 62$), *P. majori* ($2n = 54$, $NF = 60$) и *P. daghestanicus* ($2n = 54$, $NF = 58$). Как показали наши данные и G-окраска кариотипов (Кулиев, 1979; Ахвердян, 1989; Ахвердян и др., 1992), хромосомная эволюция в группе *schelkovnikovi* происходила в результате перичентрических инверсий в четырех парах аутосом, которая, по мнению Ахвердяна и др., сопровождалась потерей или активацией прицентромерных гетерохроматиновых участков. Длительная изоляция популяции Талыша, малые ее размеры и специфические ландшафтные условия определили высокую обособленность этого вида от основного ствола. Его внешние, черепные, особенно кариотипические признаки очень стойкие и обладают высоким систематико-таксономическим весом. Дальнейшая эволюция кариотипа предков *Pitymys* Кавказа ($2n = NF = 54$) связана с перичентрической инверсией, приведшей к изменению морфологии половых хромосом из акроцентрических в метацентрические, возникла форма с $2n = 54$, $NF = 56$, которая, вероятно, дала начало современным представителям групп *majori* и *daghestanicus*. В хромосомном наборе у *P. majori* произошло изменение положения центромеры в двух крупных парах аутосом, что привело к увеличению количества плеч хромосом до 60. Эта гипотеза, предложенная нами и нашими коллегам на основании комплексного изучения этой группы полевок более двух десятилетий, подтверждена Ахвердяном и др. (1992), анализами с использованием различных методов дифференциальной окраски хромосом. У *P. daghestanicus* в результате перичентрической инверсии самой мелкой пары акроцентриков образовалась пара метацентриков, которая является маркерной хромосомой у всех представителей группы *daghestanicus*, и это привело к увеличению количества плеч хромосом в наборе до 58. По нашим данным и литературным сведениям (Темботов и др., 1976; Ахвердян, 1989; Ахвердян и др., 1992), в дальнейшем, т.е. в послеледниковый период, эволюционные изменения в каждой группе протекали самостоятельно и независимо. По Темботову (1983) и нашим материалам, последующие этапы эволюции, характеризующиеся быстрыми и большими хромосомными перестройками, обусловлены ксеро-



термической эпохой. Для мезофильных животных, в том числе и *Pitymys* Кавказа, ксерофитизация ландшафтов – явление экстремальное. Оно наиболее остро проявилось в субальпийском поясе и сопровождалось существенной перестройкой ареала. Видовое поселение приобрело пятнистый характер, численность резко упала, круг обитаемых биотопов сократился до минимума, особенно в его юго-восточной части. Однако изменения морфологических признаков (размеры тела и черепа, структура черепа и зубов) были незначительными (Хатухов, 1982; Дзуев, 1995 и др.), тогда как преобразования хромосом оказались весьма ощутимыми. Они, видимо, сопровождались многочисленными транслокациями центромерно-центромерного типа по схеме: $2n = 54, NF = 58 \rightarrow 2T^1 \rightarrow 2n = 52, NF = 58 \rightarrow 6T \rightarrow 2n = 46, NF = 58 \rightarrow 8T \rightarrow 2n = 44, NF = 58 \rightarrow 10T \rightarrow >2n = 42$ «А» и «Б», $NF = 58 \rightarrow 14T \rightarrow 2n = 40, NF = 58 \rightarrow 16T \rightarrow 2n = 38, NF = 58$ и появлением двуплечих хромосом соответственно одной, двух, пяти, шести, семи, восьми и девяти пар. Как видно из изложенного, дифференциация хромосомных форм у субальпийских кустарниковых полевок в основном аналогична таковой у других видов, для которых описаны робертсоновские веера. Видимо, это формы, находящиеся в стадии видообразования. Например, к ним относятся домовые мыши, мыши-легады и слепушонки (Ляпунова и др., 1984; Vorontsov, Lyapunova, 1984; Matthey, 1970; Sapanna, 1980). По нашему мнению и литературным данным, видообразование в этих группах начинается с изменения хромосомных наборов, ведущего к становлению репродуктивной изоляции. Этот начальный этап генетического (хромосомного) видообразования (Воронцов, 1958) принципиально отличается от градуалистического пути географического видообразования (Тимофеев-Ресовский и др., 1969; Eldridge, Gould, 1972 и др.).

Как отмечено выше, у полевок группы *daghestanicus* описано уже 11 хромосомных форм. Для большинства из этих форм экспериментально показана репродуктивная изоляция (Мамбетов, Дзуев, 1988, 1990; Ахвердян и др., 1992 и др.). У общественной полевки, а именно у *M. socialis schidlovskii*, на Кавказе обнаружен хромосомный полиморфизм, вызванный тандемным слиянием двух акроцентрических хромосом в кариотипе в одну, которое сократило количество хромосом у этой формы от 62 до 60 и, соответственно, $NF = 60$ (Ахвердян, 1989). Автор отмечает, что во всех случаях вновь образованная хромосома по своей структуре является дицентрической, но в функциональном отношении моноцентрической. В свою очередь обнаружение 60-хромосомных *schidlovskii* свидетельствует о дальнейшей эволюции кариотипа плоскогорных полевок в сторону уменьшения как числа хромосом в наборе, так и количества плеч хромосом.

В плане эволюции кариотипа и видообразования млекопитающих в горах Кавказа очень интересной, на наш взгляд, оказалась группа одноцветных мышовок Кавказа. Кариологические исследования этой группы показали существование на Кавказе, кроме степной и мышовки Штранда, еще четыре «хромосомных» вида, приуроченных к субальпийскому поясу: казбегская мышовка $2n = 42, NF = 52$, внутри этого вида обнаружен полиморфизм как по числу, так и по количеству хромосомных плеч, $2n = 40, NF = 50$ (Соколов и др., 1992). Проведенный этими авторами сравнительный анализ G-окрашенных хромосом 40- и 42-хромосомной форм казбегской мышовки показал гомологию гетерохромосом и большинства аутосом. Исключение составляет пятая пара двуплечих хромосом у 40-хромосомной кариоморфы, которая соответствует хромосомам пятой пары 42-хромосомной казбегской мышовки после тандемной транслокации на акроцентрические хромосомы 20-й пары. Следующие «хромосомные» виды имеют $2n = 36, NF = 52$ (армянская мышовка). Нет сомнения в том, что в кариотипической эволюции этой группы млекопитающих основную роль, вероятно, сыграла высотно-поясная структура горных ландшафтов. В пользу этого говорит и то положение, что каждый «хромосомный» вид приурочен к определенному типу поясности. Вероятно, в образовании кариотипов этих

¹Цифры указывают число мутаций, T – транслокация робертсоновского типа



видов имел место ряд центрических разделений двуплечих хромосом с последующей транслокацией робертсоновского тандемного типа, а также перицентрической инверсией. В настоящее время у систематиков не вызывает противоречий суждение о том, что эти четыре хромосомные формы одноцветных мышовок достигли уровня «хороших» видов (Соколов и др., 1980, 1992; Дзюев, 1988а, б; 1994; Темботов, Шхашемишев, 1988 и др.). На основании имеющихся к настоящему времени данных о кариотипах кавказских млекопитающих мы построили гистограмму распределения $2n$, которая существенно не отличается от таковой, полученной Мэтти (Matthey, 1976) и Иваницкой (1990), и представляет собой нормальное распределение, почти симметричное относительно пика: по 10 видов $2n = 44$ и 54 , два вида с минимальным значением $2n = 24$ и по одному виду с $2n = 68, 70$ и 72 (видов с $2n = 62, 64$ и 66 не зарегистрировано) (рис. 4).

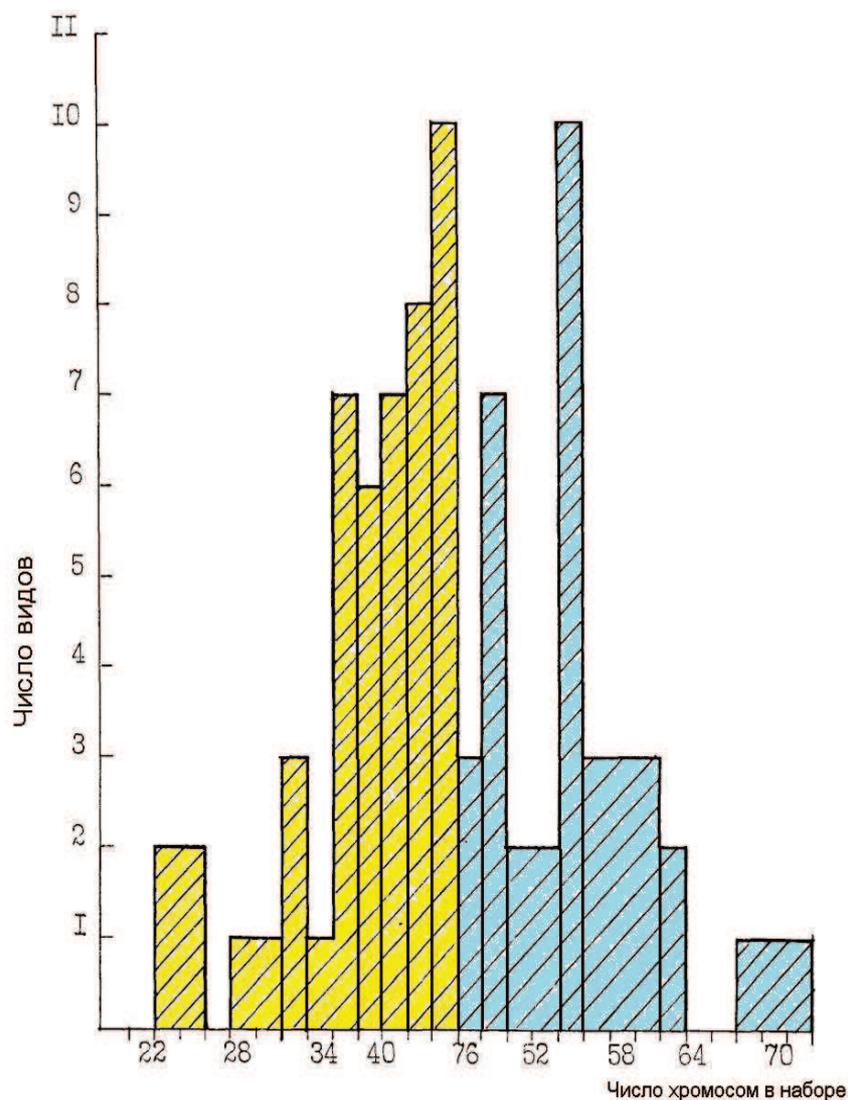


Рис. 4. Гистограмма диплоидных чисел хромосом 87 видов и кариотипических форм млекопитающих Кавказа

Как видно из гистограммы, $2n$ большинства форм расположено в пределах 36–56, и по обе стороны от этих значений наблюдается почти одинаковое повышение и снижение диплоидных чисел хромосом. Полученную картину распределения $2n$ можно, видимо, интерпретировать следующим образом: эволюция кариотипов млекопитающих Кавказа шла главным образом в сторону уменьшения числа хромосом преимущественно за



счет тандемных слияний (центромерно-центромерных, центромерно-теломерных и теломерно-теломерных).

Подводя итоги всему вышеизложенному, следует отметить, что взаимодействие равнинных и горных ландшафтов оказывает существенное влияние на эволюцию кариотипа как в высотном, так и в горизонтальном направлениях. Более того, у ряда (видов) групп млекопитающих (*Sicista*, *Pitymys*, *Microtus*) эта изменчивость более резко выражена в субальпийском высокогорье, чем в нижележащих лесном и лесостепном поясах. В настоящее время, по имеющимся у нас данным и литературным сведениям о соотношении хромосомной и морфологической изменчивости млекопитающих на внутривидовом уровне, пока нет основания считать сколько-нибудь важным вклад структурных преобразований хромосомного набора в изменчивость морфологических признаков.

Другими словами, нами не обнаружено каких-либо закономерных взаимосвязей между этими двумя показателями у изученных видов. Между тем нами выявлена определенная закономерность: виды со стабильными морфологическими параметрами или виды-двойники обладают полиморфным кариотипом, и наоборот, виды, у которых экзотипические признаки подвержены заметной географической и популяционной изменчивости, имеют на всем протяжении ареала стабильный кариотип. Нами подтверждается на основе кариологических исследований млекопитающих Кавказа мнение Гилевой (1990) о том, что эволюционный потенциал внутривидовой хромосомной изменчивости реализуется двумя путями. Во-первых, некоторые из микроэволюционных цитогенетических феноменов являются основой макроэволюции хромосомных наборов. Во-вторых, многие системы хромосомной изменчивости, по всей вероятности, выступают в качестве одного из факторов видообразования, участвуя в образовании репродуктивной изоляции и/или модифицируя фенотипические характеристики носителей разных структурных вариантов хромосом. Выявленные нами случаи полиморфизма по центрическим транслокациям у млекопитающих Кавказа позволяют проследить одну общую закономерность, а именно: размах хромосомной изменчивости всегда много шире между популяциями, чем в пределах одной популяции и нередко между видами. Это справедливо, видимо, в отношении *Pitymys* Кавказа. Наши данные и литературные сведения свидетельствуют о том, что у млекопитающих Кавказа встречаются почти все типы хромосомных перестроек, известные к настоящему времени. Для каждого рода этого класса, вероятно, характерны специфические черты эволюции кариотипа. Высокая стабильность диплоидных чисел, а также основного числа плеч хромосом у большинства исследованных (видов) групп млекопитающих дает основание предполагать, что микроэволюционные процессы, происходящие в различных популяциях этих групп, основываются главным образом на генной дифференцировке и существенно не затрагивают морфологическую структуру хромосом.

БИБЛИОГРАФИЧЕСКИЙ СПИСОК

- Агаджанян А.К., Яценко В.Н. 1984. Филогенетические связи полевок Северной Евразии. *В кн.*: Проблемы изменчивости и филогении млекопитающих. М.: Изд-во МГУ: 135–190.
- Анбиндер Е.М. 1980. Кариология и эволюция ластоногих. М.: Наука. 151 с.
- Ахвердян М.Р. 1989. Цитогенетика и систематика близких видов и видов-двойников полевок фауны Закавказья: Автореф. дисс. ... канд. биол. наук. Москва. 22 с.
- Ахвердян М.Р., Ляпунова Е.А., Воронцов Н.Н. 1992. Кариология и систематика кустарниковых полевок Кавказа и Закавказья (*Terricola*, *Arvicolinae*, *Rodentia*). *Зоологический журнал*. 71(3): 96–109.
- Верещагин Н.К. 1959. Млекопитающие Кавказа. М. – Л.: Изд-во АН СССР. 704 с.
- Воронцов Н.Н. 1958. Значение изучения хромосомных наборов для систематики млекопитающих. *Бюллетень МОИП. Отд. Биол.* 63: 5–36.
- Воронцов Н.Н., Ляпунова Е.А., Закарян Е.Ю., Иванов В.Г. 1969. Кариология и систематика рода *Ellobius* (*Microtinae*, *Rodentia*). *В кн.*: Млекопитающие (эволюция, кариология, фаунистика, систематика). Тезисы к 2 Всесоюзному совещанию по млекопитающим (Москва, 23–27 декабря 1969 г.). Новосибирск: АН СССР: 127–129.
- Гилева Э.А. 1990. Хромосомная изменчивость и эволюция. М.: Наука. 140 с.
- Дзуев Р.И. 1980. К изучению популяционной изменчивости рода *Talpa* Кавказа. *В кн.*: Фауна, экология и охрана животных Северного Кавказа. Вып. 5. Нальчик: КБГУ: 3–16.



- Дзуев Р.И. 1982. Пространственная структура ареалов, популяционная и географическая изменчивость кротов Кавказа: Автореф. дисс. ... канд. биол. наук. Свердловск. 20 с.
- Дзуев Р.И. 1988а. Кариологические исследования мышовок *Sicista* Центрального Кавказа. В кн.: Грызуны: Тезисы докладов VII Всесоюзного совещания (Нальчик, 24 сентября – 1 октября 1988 г.). Свердловск: УрО АН СССР: 70–71.
- Дзуев Р.И. 1988б. Хромосомный набор и таксономический статус куторы Шелковникова (*Neomus schelkovi* Sat., 1913) Кавказа. В кн.: Вопросы горной экологии. Нальчик: КБГУ: 3–11.
- Дзуев Р.И. 1994. О закономерностях хромосомной изменчивости млекопитающих на Северном Кавказе. В кн.: Межреспубликанская научно-практическая конференция: Актуальные вопросы экологии и охраны природы степных экосистем и сопредельных территорий (сборник материалов) (Краснодар, 1994). Краснодар: Кубанский государственный университет: 190–194.
- Дзуев Р.И. 1995. Закономерности хромосомной изменчивости млекопитающих в горах Кавказа. Автореф. дисс. ... докт. биол. наук. Нальчик. 46 с.
- Дзуев Р.И. 2011. Существуют ли закономерности хромосомной эволюции у млекопитающих Кавказа? *Известия Кабардино-Балкарского Государственного Университета*. 1(1): 34–39.
- Иваницкая Е.Ю. 1990. Существуют ли закономерности хромосомной эволюции млекопитающих? В кн.: Эволюционные и генетические исследования млекопитающих: Тезисы докладов Всесоюзного совещания (Владивосток, 22–28 сентября 1990 г.). Владивосток: ДВО АН СССР: 3–16.
- Иванов В.Г., Темботов А.К. 1972. Хромосомные наборы и таксономический статус кустарниковых полевок Кавказа. В кн.: Фауна, экология и охрана животных Северного Кавказа. Вып. 1. Нальчик: КБГУ: 45–71.
- Картавцева И.В. 1988. Изменчивость и эволюция кариотипа песчанок (Rodentia, Gerbillinae): Автореф. дисс. ... канд. биол. наук. Владивосток. 17 с.
- Кетенчиев Х.А. 1985. К сравнительному изучению биологии субальпийских видов кустарниковых полевок Кавказа. Автореф. дисс. ... канд. биол. наук. Новосибирск. 24 с.
- Кетенчиев Х.А., Мамбетов А.Х. 1979. К гибридологическому изучению кустарниковых полевок Кавказа. *Фауна, экология и охрана животных северного Кавказа*. 4: 70–83.
- Козловский А.И. 1974. Возможности посмертного определения кариотипа у мелких млекопитающих. *Зоологический журнал*. 53(12): 1871–1872.
- Коробицына К.В., Картавцева И.В. 1983. К вопросу о путях эволюции кариотипа песчанок родов *Meriones* Illiger, 1811 и *Rhombomys* Wagner, 1841 (Gerbillinae). В кн.: Грызуны: Материалы VI Всесоюзного совещания (Ленинград, 25–28 января 1984 г.). Л.: Наука: 118–121.
- Коробицына К.В., Картавцева И.В. 1984. Некоторые вопросы эволюции кариотипа песчанок подсемейства Gerbillinae, Alston, 1876 (Rodentia, Cricetidae). В кн.: Эволюционные исследования. Макроэволюция. Владивосток: ДВНЦ АН СССР: 113–139.
- Коробицына К.В., Картавцева И.В. 1992. Изменчивость и эволюция кариотипа песчанок. Сообщ. 2. Гетерохроматин и его внутривидовая вариабельность у краснохвостой песчанки *Meriones libycus*. *Зоологический журнал*. 71(3): 83–95.
- Кузякин А.П. 1950. Летучие мыши. М.: Советская наука. 443 с.
- Кулиев Г.Н. 1979. Кариологическая характеристика некоторых видов полевок подсемейства Microtinae, обитающих в Азербайджане (цитотаксономические и эволюционные аспекты): Автореф. дисс. ... канд. биол. наук. Баку. 16 с.
- Ляпунова Е.А., Ивиницкий С.Б., Кораблев В.П., Янина И.Ю. 1984. Полный робертсоновский веер хромосомных форм слепушонок надвида *Ellobius talpinus*. *Доклады АН СССР*. 5: 1209–1213.
- Макгрегор Г., Варли Дж. 1986. Методы работы с хромосомами животных. М.: Мир. 271 с.
- Мамбетов А.Х., Дзуев Р.И. 1988. Таксономические аспекты гибридизации рода *Pitymys* Кавказа. В кн.: Вопросы горной экологии. Нальчик: КБГУ: 29–58.
- Мамбетов А.Х., Дзуев Р.И. 1990. О таксономическом ранге и степени филогенетического родства некоторых форм *Pitymys* Кавказа. В кн.: Эволюционные и генетические исследования млекопитающих: Тезисы докладов Всесоюзного совещания (Владивосток, 22–28 сентября 1990 г.). Владивосток: ДВО АН СССР: 16–17.
- Мамедов Т.О. 1978. Сравнительная кариология диких и домашних полорогих Азербайджана: Автореф. дисс. ... канд. биол. наук. Баку. 20 с.
- Орлов В.Н. 1974. Кариосистематика млекопитающих. М.: Наука. 207 с.
- Орлов В.Н., Булатова Н.Ш. 1983. Сравнительная цитогенетика и кариосистематика млекопитающих. М.: Наука. 405 с.
- Соколов В.Е., Анискин В.М., Лукьянова И.В. 1992. Кариологическая дифференциация двух видов ежей рода *Erinaceus* на территории СССР (Insectivora, Erinaceidae). *Зоологический журнал*. 70(7): 11–120.
- Соколов В.Е., Ковальская Ю.М., Баскевич М.И. 1980. Кариология и систематика мышовок. В кн.: Грызуны: Материалы V Всесоюзного совещания (Саратов, 3–5 декабря 1980 г.). Москва: Наука: 38–39.
- Темботов А.К. 1983. О закономерностях популяционной изменчивости и стратегии охраны генофонда млекопитающих Кавказа. В кн.: Популяционная изменчивость вида и проблемы охраны генофонда млекопитающих: Тезисы докладов Всесоюзного совещания (Пушино, 18–22 октября 1983 г.). Москва: Наука: 186–188.



- Темботов А.К., Хатухов А.М., Иванов В.Г., Григорьева Г.И. 1976. Эколого-географический аспект эволюции кустарниковых полевок Кавказа. *В кн.: Фауна, экология и охрана животных Северного Кавказа*. Вып. 3 Нальчик: КБГУ: 3–35.
- Темботов А.К., Шхашемишев Х.Х. 1988. О закономерностях распространения и географической изменчивости млекопитающих в условиях трехмерного пространства гор Кавказа. *В кн.: Вопросы горной экологии*. Нальчик: КБГУ: 90–124.
- Тимофеев-Ресовский Н.В., Воронцов Н.Н., Яблоков А.В. 1969. Краткий очерк теории эволюции. М.: Наука. 408 с.
- Фаттаев М.Д. 1978. Сравнительная кариология некоторых рукокрылых Азербайджана (цитотаксономический и эволюционный аспекты). Автореф. дисс... канд. биол. наук. Баку. 25 с.
- Фаттаев М.Д., Кулиев Г.К. 1976. Сравнительное исследование кариотипов трех видов летучих мышей из семейства Vespertilionidae с помощью дифференциальной окраски. *Известия АН Азербайджанской ССР: серия биологических наук*. 4: 83–89.
- Хатухов А.М. 1982. Кустарниковые полевки Кавказа: Автореф. дисс. ... канд. биол. наук. Свердловск. 23 с.
- Яценко В.Н. 1982. Сравнительная кариология и филогения полевок: Автореф. дисс. ... канд. биол. наук. М. 23 с.
- Capanna E. 1980. Chromosomal rearrangement and speciation in process in *Mus musculus*. *Folia Zoologica*. 29: 43–57.
- Capanna E., Civitelli M.V. 1970. Chromosomal mechanisms in the evolution of chiropteran karyotype. *Chromosomal tables of Chiroptera. Caryologia*. 23(1): 79–111.
- Eldredge N., Gould S.J. 1972. Punctuated equilibria: an alternative to phyletic gradualism. *In: Models in paleobiology*. San Francisco: Freeman and Cooper: 82–115.
- Ford C.E., Hamerton J.L. 1956. A colchicine hypotonic citrate squash sequence for mammalian chromosomes. *Stain technology*. 31: 247–251.
- Fredga K. 1977. Chromosomal changes in vertebrate evolution. *Proceedings of the Royal Society of London*. B. 199: 377–397.
- Matthey R. 1970. L' "Eventail robertsonien" chez les Mus (Leggada) africains du groupe minutoides – musculoides. *Revue suisse de zoologie*. 77: 625–629.
- Matthey R. 1973. The chromosome formulae of eutherian Mammals. *In: Cytotaxonomy and Vertebrate Evolution*. L.; N.-Y.: Acad. Press: 531–616.
- Matthey R. 1976. Les chromosomes des Eutheriens retrospectives et nouvelles donnees. *Mammalia*. 40(3): 453–446.
- Moorhead P., Nowell P., Meilman W. 1960. Chromosome preparations of leucocytes cultured from human peripheral blood. *Experimental Cell Research*. 20: 613–616.
- Todd N.B. 1970. Chromosomes and equine evolution in the light of recent paleontological evidence. *Mammal chromosomes newsletter*. 11: 136–140.
- Todd N.B. 1975. Chromosomal mechanisms in the evolution of artiodactyls. *Paleobiology*. 1(2): 175–188.
- Vorontsov N.N., Lyapunova E.A. 1984. Explosive chromosomal speciation in seismic regions. *Chromosomes Today*. 8: 279–295.
- White M.J.D. 1969. Chromosomal rearrangements and speciation in animals. *Annual Review of Genetics*. 3: 75–98.

REFERENCES

- Agadzhanian A.K., Yatsenko V.N. 1984. Phylogenetic communications of *Microtus* in Northern Eurasia. *In: Problems of variability mammals [Problemy izmenchivosti i filogenii mlekopitayushchikh]*. Moscow: Moscow State University Publ.: 135–190 (in Russian).
- Akhverdyan M.R., Lyapunova E.A., Vorontsov N.N. 1992. Karyology and Systematics of *Microtus majori* (Terricola, Arvicolinae, Rodentia) in the Caucasus and Transcaucasia. *Zoologicheskii zhurnal*. 71(3): 96–109 (in Russian).
- Akhverdyan M.R. 1989. Tsitogenetika i sistematika blizkikh vidov i vidov-dvoynikov polevok fauny Zakavkaz'ya [Cytogenetics and taxonomy of related species and sibling species of Arvicolinae of Transcaucasia: PhD Abstract]. Moscow. 22 p. (in Russian).
- Anbinder E.M. 1980. Kariologiya i evolyutsiya lastonogikh [Karyology and evolution of pinnipeds]. Moscow: Nauka. 151 p. (in Russian).
- Capanna E. 1980. Chromosomal rearrangement and speciation in process in *Mus musculus*. *Folia Zoologica*. 29: 43–57.
- Capanna E., Civitelli M.V. 1970. Chromosomal mechanisms in the evolution of chiropteran karyotype. *Chromosomal tables of Chiroptera. Caryologia*. 23(1): 79–111.
- Dzuev R.I. 1980. The study of population variability of the gnus *Talpa* in the Caucasus. *In: Fauna, ekologiya i okhrana zhivotnykh Severnogo Kavkaza [Fauna, ecology and animal protection in the North Caucasus]*. Iss. 5. Nalchik: Kabardino-Balkarian State University Publ.: 3–16 (in Russian).
- Dzuev R.I. 1982. Prostranstvennaya struktura arealov, populatsionnaya i geograficheskaya izmenchivost' krotov Kavkaza [Spatial structure of areas, population and geographical variability of moles of the Caucasus: PhD Abstract]. Sverdlovsk. 20 p. (in Russian).
- Dzuev R.I. 1988a. Karyological researches of *Sicista* of the Central Caucasus. *In: Gryzuny: Tezisy dokladov VII Vsesoyuznogo soveshchaniya [Rodents: Abstracts of VII All-Union Conference (Nalchik, September 24 – October 1, 1988)]*. Sverdlovsk: Ural Branch of Academy of Sciences of the USSR: 70–71 (in Russian).



- Dzuev R.I. 1988b. Chromosomal complement and taxonomic status of *Neomus schcelkovnicovi* Sat., 1913 from the Caucasus. *In: Voprosy gornoy ekologii* [Questions of mountain ecology]. Nalchik: Kabardino-Balkarian State University Publ.: 3–11 (in Russian).
- Dzuev R.I. 1994. About laws of chromosomal variability of mammals in the North Caucasus. *In: Mezhprespublikanskaya nauchno-prakticheskaya konferentsiya: Aktual'nye voprosy ekologii i okhrany prirody stepnykh ekosistem i sopedel'nykh territoriy (sbornik materialov)* [Inter-republican scientific-practical conference: Topical issues of ecology and conservation of steppe ecosystems and adjacent territories (Krasnodar, 1994)]. Krasnodar: Kuban State University: 190–194 (in Russian).
- Dzuev R.I. 1995. Zakonomernosti khromosomnoy izmenchivosti mlekopitayushchikh v gorakh Kavkaza [Laws of chromosomal variability of mammals in mountains of the Caucasus: ScD Abstract]. Nalchik. 46 p. (in Russian).
- Dzuev R.I. 2011. Whether there are laws of chromosomal evolution in mammals of the Caucasus? *Izvestiya Kabardino-Balkarskogo Gosudarstvennogo Universiteta*. 1(1): 34–39 (in Russian).
- Eldredge N., Gould S.J. 1972. Punctuated equilibria: an alternative to phyletic gradualism. *In: Models in paleobiology*. San Francisco: Freeman and Cooper: 82–115.
- Fattaev M.D., Kuliev G.K. 1976. Comparative research of karyotypes of three species of bats of the family Vespertilionidae using differential colour. *Izvestiya AN Azerbaydzhanskoj SSR: seriya biologicheskikh nauk*. 4: 83–89 (in Russian).
- Fattaev M.D. 1978. Sravnitel'naya kariologiya nekotorykh rukokrylykh Azerbaydzhana (tsitotaksonomicheskij i evolyutsionnyy aspekty) [Comparative karyology of some bats of Azerbaijan (cytotaxonomy and evolutionary aspects): PhD Abstract]. Baku. 25 p.
- Ford C.E., Xamerton J.L. 1956. A colchicine hypotonic citrate squash sequence for mammalian chromosomes. *Stain technology*. 31: 247–251.
- Fredga K. 1977. Chromosomal changes in vertebrate evolution. *Proceedings of the Royal Society of London*. B. 199: 377–397.
- Gileva E.A. 1990. Khromosomnaya izmenchivost' i evolyutsiya [Chromosomal variability and evolution]. Moscow: Nauka. 140 p. (in Russian).
- Hatuhov A.M. 1982. Kustarnikovye polevki Kavkaza [Pine Voles of the Caucasus: PhD Abstract]. Sverdlovsk. 23 p. (in Russian).
- Ivanitskaya E.Yu. 1990. Are there patterns of chromosomal evolution of mammals? *In: Evolyutsionnye i genicheskie issledovaniya mlekopitayushchikh: Tezisy dokladov Vsesoyuznogo soveshchaniya* [Evolutionary and genetic researches of mammals: Abstracts of All-Union Conference (Vladivostok, 22–28 September 1990)]. Vladivostok: Far Eastern Branch of Academy of Sciences of the USSR: 3–16 (in Russian).
- Ivanov V.G., Tembotov A.K. 1972. Karyotype and taxonomic status of Pine Voles of the Caucasus. *In: Fauna, ekologiya i okhrana zhitovnykh Severnogo Kavkaza* [Fauna, ecology and animal protection in the Northern Caucasus]. Iss. 1. Nalchik: Kabardino-Balkarian State University Publ.: 45–71 (in Russian).
- Kartavtseva I.V. 1988. Izmenchivost' i evolyutsiya kariotipa peschanok (Rodentia, Gerbillinae) [Variability and evolution of karyotype of gerbils (Rodentia, Gerbillinae): PhD Abstract]. Vladivostok. 17 p. (in Russian).
- Ketenchiev Kh.A., Mambetov A.Kh. 1979. To hybridological study of Pine Voles of the Caucasus. *Fauna, ekologiya i okhrana zhitovnykh Severnogo Kavkaza* [Fauna, ecology and animal protection in the Northern Caucasus]. 4: 70–83. (in Russian).
- Ketenchiev Kh.A. 1985. K sravnitel'nomu izucheniyu biologii subal'pijskikh vidov kustarnikovykh polevok Kavkaza [To the comparative studying of biology of subalpine Pine Voles of the Caucasus: PhD Abstract]. Novosibirsk. 24 p. (in Russian).
- Korobitsina K.V., Kartavtseva I.V. 1983. To a question on evolution of karyotype of genera *Meriones* Illiger, 1811 и *Rhombomys* Wagner, 1841 (Gerbillinae). *In: Gryzuny: Materialy VI Vsesoyuznogo soveshchaniya* [Rodents: Proceedings of VI All-Union Conference (Leningrad, 25–28 January 1984)]. Leningrad: Nauka: 118–121 (in Russian).
- Korobitsina K.V., Kartavtseva I.V. 1984. Some problems of evolution of karyotypes of the subfamily Gerbillinae, Alston, 1876 (Rodentia, Cricetidae). *In: Evolyutsionnye issledovaniya. Makroevolyutsiya* [Evolutionary researches. Macroevolution]. Vladivostok: Far East Scientific Centre of Academy of Sciences of the USSR: 113–139 (in Russian).
- Korobitsina K.V., Kartavtseva I.V. 1992. Variability and evolution of karyotype in gerbils 2. Heterochromatin and its intraspecific and intrapopulation variations in red-tailed libian jird *Meriones libicus*. *Zoologicheskii zhurnal*. 71(3): 83–95 (in Russian).
- Korobitsina K.V., Kartavtseva I.V. 1992. Variability and evolution of karyotypes of gerbils (Rodentia, Cricetidae, Gerbillinidae). *Zoologicheskii zhurnal*. 71(3): 83–95 (in Russian).
- Kozlovsky A.I. 1974. Possibilities of posthumous definition of karyotype of small mammals. *Zoologicheskii zhurnal*. 53(12): 1871–1872 (in Russian).
- Kuliev G.N. 1979. The Kariologicheskaya kharakteristika nekotorykh vidov polevok podsemeystva Microtinae, obitayushchikh v Azerbaydzhane (tsitotaksonomicheskije i evolyutsionnye aspekty) [Karyologic characteristic of some Vole species of the subfamily Microtinae, distributed in Azerbaijan (cytotaxonomic and evolutionary aspects): PhD Abstract]. Baku. 16 p. (in Russian).
- Kuzjakina A.P. 1950. Letuchie myshi [Microbats]. Moscow: Sovetskaya nauka. 443 p. (in Russian).
- Lyapunova E.A., Ivinitckij S.B., Korablev V.P., Yanina I.Yu. 1984. Full Robertsonian fanof chromosomal forms of *Ellobius talpinus*. *Doklady AN SSSR*. 5: 1209–1213 (in Russian).



- Mambetov A.Kh., Dzuev R.I. 1988. Taxonomic aspects of hybridization of the genus *Pitymys* in the Caucasus. *In: Voprosy gornoy ekologii* [Questions of mountain ecology]. Nalchik: Kabardino-Balkarian State University Publ.: 29–58 (in Russian).
- Mambetov A.Kh., Dzuev R.I. 1990. On the taxonomic rank and degree of phylogenetic relationships of some forms of *Pitymys* of the Caucasus. *In: Evolyutsionnye i geneticheskie issledovaniya mlekopitayushchikh: Tezisy dokladov Vsesoyuznogo soveshchaniya* [Evolutionary and genetic researches of mammals: Abstracts of All-Union Conference (Vladivostok, 22–28 September 1990)]. Vladivostok: Far Eastern Branch of Academy of Sciences of the USSR: 16–17 (in Russian).
- Mamedov T.O. 1978. Sravnitel'naya kariologiya dikikh i domashnikh polorogikh Azerbaydzhana [Comparative karyology of wild and domestic bovinds of Azerbaijan: PhD Abstract]. Baku: 20 p. (in Russian).
- Matthey R. 1970. L' "Eventail robertsonien" chez les Mus (Leggada) africains du groupe minutoides – musculoïdes. *Revue suisse de zoologie*. 77: 625–629.
- Matthey R. 1973. The chromosome formulae of eutherian Mammals. *In: Cytotaxonomy and Vertebrate Evolution*. L.; N.-Y.: Acad. Press: 531–616.
- Matthey R. 1976. Les chromosomes des Eutheriens retrospectives et nouvelles donnees. *Mammalia*. 40(3): 453–446.
- McGregor G., Varli J. 1986. Metody raboty s khromosomami zhivotnykh [Methods of work with chromosomes of animals]. Moscow: Mir. 271 p. (in Russian).
- Moorhead P., Nowell P., Meiman W. 1960. Chromosome preparations of leucocytes cultured from human peripheral blood. *Experimental Cell Research*. 20: 613–616.
- Orlov V.N. 1974. Kariostatematika mlekopitayushchikh [Karyosystematics of mammals]. Moscow: Nauka. 207 p. (in Russian).
- Orlov V.N., Bulatova N.Sh. 1983. Sravnitel'naya tsitogenetika i kariostatematika mlekopitayushchikh [Comparative cytogenetics and karyosystematics of mammals]. Moscow: Nauka. 405 p. (in Russian).
- Sokolov V.E., Aniskin V.M., Lukjanova I.V. 1992. Karyological differentiation of two species of hedgehogs of the genus *Erinaceus* on territory of the USSR (Insectivora, Erinaceidae). *Zoologicheskii zhurnal*. 70(7): 11–120 (in Russian).
- Sokolov V.E., Kovalskaya Yu.M., Baskevich M.I. 1980. Karyology and systematics of Pine Voles. *In: Gryzuny: Materialy V Vsesoyuznogo soveshchaniya* [Proceedings of V All-Union Conference (Saratov, Russia, 3–5 December 1980)]. Moscow: Nauka: 38–39 (in Russian).
- Tembotov A.K. 1983. About laws of population variability and strategy of protection of gene pool of mammals of the Caucasus. *In: Populyatsionnaya izmenchivost' vida i problemy okhrany genofonda mlekopitayushchikh: Tezisy dokladov Vsesoyuznogo soveshchaniya* [Population variability of species and problem of protecting of the gene pool of mammals: Proceedings of the All-Union Conference (Pushchino, Russia, October 18–22, 1983)]. Moscow: Nauka: 186–188 (in Russian).
- Tembotov A.K., Hatuhov A.M., Ivanov V.G., Grigoriev G.I. 1976. Ecological and geographical aspects of evolution of Pine Voles. *In: Fauna, ekologiya i okhrana zhivotnykh Severnogo Kavkaza* [Fauna, ecology and animal protection of the North Caucasus]. Iss. 3. Nalchik: Kabardino-Balkarian State University Publ.: 3–35 (in Russian).
- Tembotov A.K., Shkhashemishv Kh.Kh. 1988. About laws of distribution and geographical variability of mammals in the conditions of three-dimensional space of mountains of the Caucasus. *In: Voprosy gornoy ekologii* [Questions of mountain ecology]. Nalchik: Kabardino-Balkarian State University Publ.: 90–124 (in Russian).
- Timofeeff-Ressovsky N.W., Vorontsov N.N., Jablov A.V. 1969. Kratkiy ocherk teorii evolyutsii [A Brief Review of the Theory of Evolution]. Moscow: Nauka. 408 p. (in Russian).
- Todd N.B. 1970. Chromosomes and equine evolution in the light of recent paleontological evidence. *Mammal chromosomes newsletter*. 11: 136–140.
- Todd N.B. 1975. Chromosomal mechanisms in the evolution of artiodactyls. *Paleobiology*. 1(2): 175–188.
- Vereschagin N.K. 1959. Mlekopitayushchie Kavkaza [Mammals of the Caucasus]. Moscow – Leningrad: Academy of sciences of the USSR Publ. 704 p. (in Russian).
- Vorontsov N.N. 1958. The value of the study of chromosome sets for the systematics of mammals. *Byulleten Moskovskogo obshchestva ispytateley prirody, otdel Biologicheskyy*. 63: 5–36 (in Russian).
- Vorontsov N.N., Lyapunova E.A. 1984. Explosive chromosomal speciation in seismic regions. *Chromosomes Today*. 8: 279–295.
- Vorontsov N.N., Lyapunova E.A., Zakaryan E.Yu., Ivanov V.G. 1969. Karyology and systematic of the genus *Ellobius* (Microtinae, Rodentia). *In: Mlekopitayushchie (evolyutsiya, kariologiya, faunistika, sistematika). Tezisy k 2 Vsesoyuznomu soveshchaniyu po mlekopitayushchim* [Mammals (evolution, karyology, systematics). Abstracts of the 2nd All-Union Conference on mammals (Moscow, 23–27 December, 1969)]. Novosibirsk: Academy of Sciences of the USSR: 127–129 (in Russian).
- White M.J.D. 1969. Chromosomal rearrangements and speciation in animals. *Annual Review of Genetics*. 3: 75–98.
- Yatsenko V.N. 1982. Sravnitel'naya kariologiya i filogeniya polevok [Comparative karyology of voles: PhD Abstract]. Moscow: 23 p. (in Russian).