



УДК 577.4

**СРАВНИТЕЛЬНОЕ ИЗУЧЕНИЕ НЕКОТОРЫХ ЭКОЛОГО-БИОЛОГИЧЕСКИХ
ОСОБЕННОСТЕЙ ПОЛЕВОК *MICROTUS ARVALIS MACROCRANIUS* OGNEV,
MICROTUS ARVALIS GUDAURICUS OGNEV И ИХ ПОМЕСЕЙ**

**COMPARATIVE STUDYING OF SOME ECOLOGICAL AND BIOLOGICAL
PECULIARITIES OF *MICROTUS ARVALIS MACROCRANIUS* OGNEV AND
MICROTUS ARVALIS GUDAURICUS OGNEV, AND THEIR CROSSBREDS**

Р.И. Дзюев, А.А. Чепракова, Л.А. Ахриева

R.I. Dzuev, A.A. Cheprakova, L.A. Akhrieva

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. Впервые дана сравнительная характеристика эколого-биологических особенностей двух подвидов рода *Microtus* (*M. arvalis macrocranius* Ogn. и *M. a. gudauricus* Ogn.), происходящих с северного макросклона Центрального Кавказа. Сравнительный анализ полученных данных показал, что комплексное изучение внутривидовых форм в природе и в условиях неволи дает возможность более объективно оценить различия между ними и способствует пониманию значения выявленных в природе трансформаций признаков, а это, в свою очередь, создает предпосылки для суждения о генетических взаимоотношениях близких форм.

Abstract. Comparative characteristic of ecological and biological features of two subspecies of the genus *Microtus* (*M. a. macrocranius* Ogn. and *M. a. gudauricus* Ogn.) inhabiting the northern macroslope of the Central Caucasus is given for the first time. The comparative analysis of the received data has shown that complex study of intraspecific forms in the nature and experimental conditions helps to understand the significance of the transformations of signs revealed in the nature, and this in turn, creates preconditions for judgement about genetic mutual relations of interconnected forms.

Aim. The notion about significance of geographical and cytogenetic factors in the course of speciation makes necessary the detailed study of geographical and chromosomal forms of existence of species-subspecies. Study of separate forms in experimental conditions has great value.

Methods. Field observations on studying of biology of *M. a. macrocranius* and *M. a. gudauricus* took place during 5 years. 263 specimens of both subspecies have been subjected to inspection using the standard technique. Both subspecies of *Microtus* were conveyed into the vivarium. 100 broods have been received from them, four generations of the animals which were born and grew up in captivity were studied. 37 crossbreeds of three generations were studied.

Results. We estimate the fertility of crossbreeds on the basis of 32 broods. In any combination of parents' fertility of crossbreeds is not lower than fertility of pure breed animals. The karyotype of all specimens of *Microtus* on the North Caucasus contains 46 chromosomes. Basic number of chromosome limbs of *M. a. macrocranius* is 70, and that of *M. a. gudauricus* is 72.

Heterochromosomal number of both subspecies is presented by X-chromosome, large metacentric, and Y-chromosome is the smallest acrocentric of the number. The karyotype of all the studied animals contains 46 chromosomes. Sex chromosomes are similar to the base form.

The morphological peculiarities of the multiple aged voles revealed during the studying of the postnatal ontogenesis must be specific and hereditarily fixed signs for subspecies.

Researches show that there is a number of permanent morphological differences between *M. a. macrocranius* and *M. a. gudauricus* persisting on animal breeding in captivity during several generations. Changes of separate signs of animals depending on the conditions of their development and growth are different, their trends are often opposite. Crossing of *M. a. macrocranius* and *M. a. gudauricus* and any variants of backcrossing are resulted by quite a viable posterity capable for further reproduction. However, we could not discover any heterotic phenomena in the crossbred specimens, and their growth rate in some cases is inferior to the growth rate of the most slowly growing form of *M. a. macrocranius* and *M. a. gudauricus*. The obtained data present a material for judgment about genetic interrelations of *M. a. macrocranius* and *M. a. gudauricus*.

Main conclusion. On the basis of conducted researches we can consider that complex study of intraspecific forms in the nature gives a chance to estimate objectively differences between them. It helps to understand the importance variations of signs observed in the nature and creates precondition for judgment about genetic interrelations of related forms.

Ключевые слова: *Microtus arvalis macrocranius, gudauricus*, метизация (гибридизация), Центральный Кавказ, виварий, помеси, признак, хромосомный набор, изменчивость, потомство, скорость роста.

Key words: *Microtus arvalis macrocranius, gudauricus*, crossbreeding (hybridization), Central Caucasus, vivarium hybrids, a sign, a chromosomal set, variability, posterity, growth rate.



Представление о ведущем значении географических и цитогенетических факторов в процессе видообразования делает необходимым всестороннее изучение географических и хромосомных форм существования вида – подвидов. В этом отношении большое значение имеет изучение отдельных форм в экспериментальных условиях, позволяющее судить о сохранении или изменения подвидовых особенности при изменении условий существования животных, об их способностях к скрещиванию, о закономерностях наследования отдельных признаков.

Исследования, в которых изучение различных внутривидовых форм дополнилось гибридологическими данными, показали большую перспективность этого направления. Они оказались особо плодотворными при работе с грызунами. Достаточно указать труды по метизации различных подвидов серых полевков (Покровский, Большаков, 1979; Кетенчиев, 1984; Мейер, 1984; Мамбетов, 1989; Мамбетов, Дзиев, 1988; Чепракова, 2005), домовый мыши (Gray, 1954; Little, 1928), гудаурской полевки *Chionomys gud* (Хуламханова, 2007; Сижажева, 2012) и некоторых других грызунов. Однако исследования, проведенные в этом направлении, все еще остаются крайне малочисленными. Поэтому нам казалось целесообразным провести сравнительное изучение двух хорошо отличимых подвидов в природе и в условиях содержания в неволе. В качестве объекта исследований мы остановились на двух подвидах обыкновенной полевки – *M. a. macrocranius* Ogn. и *M. a. gudauricus* Ogn. Как известно, эти подвиды морфологически заметно отличаются и могут быть безошибочно диагностированы по отдельно взятым одновозрастным особям.

Географически они частично изолированы. Первый подвид занимает равнинные части северного макросклона Большого Кавказа (от уровня мирового океана до 500–900 м н.у.м.), а второй – горные луга (от 1000 до 2000 м н.у.м.), т.е. биологически сравнимые формы также заметно отличаются.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Полевые наблюдения по изучению биологии *M. a. macrocranius* проводились в течение 5 лет (2000–2005 годы) в степной зоне Кабардино-Балкарской Республики. Морфофизиологическому обследованию по общепринятой методике было подвергнуто 150 особей. Для кариологического изучения особенностей хромосомного набора зверьков этого подвида было использовано 59 особей обоего пола.

Изучение *M. a. gudauricus* проводилось в различных районах субальпийского пояса (1500–2000 м) северного макросклона Центрального Кавказа в течение 2001–2004 годов, проведено морфофизиологическое обследование 113 половозрелых особей. Хромосомный набор изучен у 46 особей.

В 2001 году в виварий нашей лаборатории были привезены полевки обоих подвидов. От *M. a. macrocranius* было получено 60 пометов, изучены четыре поколения появившихся и выросших в неволе зверьков. От *M. a. gudauricus* получено 40 пометов, принадлежащих трем поколениям. С 2002 года начались опыты по метизации подвидов. К настоящему времени получено и изучено 37 помесных животных трех поколений и проведено 11 эффективных скрещиваний.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Проведенное одним из авторов (Чепракова, 2005) изучение биологии *M. a. macrocranius* в различных районах северного макросклона Центрального Кавказа показало, что в природных условиях равнинный подвид характеризуется более ранним началом размножения (в разгаре зимы) и высокой плодовитостью. Средняя плодовитость *M. a. macrocranius* в летнее время приближается к 5 молодым зверькам на одну самку. Эти данные должны быть учтены при оценке результатов скрещивания интересующих нас форм в лабораторных условиях. Плодовитость животных в неволе превышает максимальное количество, наблюдаемое в природе, варьируемое от 1 до 7 детенышей на одну



самку. Данные, характеризующие некоторые особенности сравниваемых форм в природе, представлены в таблице 1.

Таблица 1

**Материалы, характеризующие некоторые особенности
M. a. macrocranius и *M. a. gudauricus***

Показатели	<i>M. a. macrocranius</i>	<i>M. a. gudauricus</i>
Период размножения	Начало размножения – конец февраля – начало марта (Чепракова, 2005), конец размножения – начало декабря (Темботов, Шхашамишев, 1984)	Начало размножения – апрель, конец размножения – октябрь (Дзуев, Малкаров, 1976; Чепракова, 2005)
Плодовитость	Средняя плодовитость колеблется в пределах 2–5, максимальная – 7 (Чепракова, 2005)	Средняя величина выводка – 4,4, максимальная – 8 (Чепракова, 2005)
Скорость полового созревания	Колеблется от 20 до 23 дней	Отмечены случаи созревания самок в возрасте около 16 дней, самцов – 18 дней

M. a. macrocranius и *M. a. gudauricus* легко скрещиваются между собой и дают вполне плодовитое потомство. Никакого нарушения половой аттракции при формировании смешанных пар не наблюдается, в 19 случаях нами было точно определено время от подсадки животных до появления потомства. В 13 случаях самки принесли молодых на 20 день, что говорит об их покрытии в первый же день после подсадки. В 6 случаях – через 21–23 дня. Учитывая, что при формировании чистых пар нередко наблюдаются случаи задержки появления потомства, эти данные следует рассматривать в том смысле, что в период скрещивания в поведении животных одного и того же или разных подвидов не наблюдается разницы. При этом самец или самка могут быть любого подвида.

Плодовитость помесей нами оценивалась на основании 32 пометов. Оказалось (табл. 2), что при любом сочетании родителей плодовитость помесей во всяком случае не ниже, чем у пар одного подвида. Если при анализе их плодовитости в летний период исключить одну самку, давшую только одного детеныша (явное отклонение от нормы), то средняя плодовитость в этот период года – 4,1 молодых особей на одну самку, что соответствует средней плодовитости равнины формы в природе.

Смертность помесных животных в молодом возрасте низка, не выше, чем у исходных форм. Гибель только шести молодых из 127 помесей, рожденных в экспериментальном виварии КБГУ, видимо, можно приписать пониженной жизнеспособности новорожденных или нехватке молока у матери.

Таблица 2

**Материалы, характеризующие плодовитость
Microtus arvalis при скрещивании разных подвидов и их помесей
(указано число молодых в помете в различное время года)**

	Месяц рождения										
	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X	XI
♂ <i>M. a. macrocranius</i> × ♀ <i>M. a. gudauricus</i>	3; 2	3	4	3; 4							
♂ <i>M. a. gudauricus</i> ♀ <i>M. a. macrocranius</i>		1; 3	2; 3	5	4	3; 4	3	2; 3	1; 4		2
♂ <i>M. a. macrocranius</i> ♀ (<i>M. a. macrocranius</i> × <i>M. a. gudauricus</i>)				4	4	3		2		1	
♂ <i>M. a. gudauricus</i> × ♀ (<i>M. a. macrocranius</i> × <i>M. a. gudauricus</i>)		3	1; 2	4	1; 1		4		2		



♂ (<i>M. a. macrocranius</i> × <i>M. a. gudauricus</i>) × ♀ <i>M. a. macrocranius</i>			4	5	3			2; 3			
Помеси второго и последующих поколений	2	2; 3	4; 3; 3	3; 4		5	4		3		

Хромосомный набор. Особенности кариотипа – признак, по которому изучаемые подвиды отличаются, пожалуй, с наибольшей отчетливостью. Для *M. a. macrocranius* характерно в двойном наборе, как и у всех представителей этого рода на Северном Кавказе, 46 хромосом, при $NF = 70$, а для *M. a. gudauricus* при 46 хромосомах в наборе основное число плеч хромосом равно 72, т.е. в наборе этого подвида содержится больше на одну мелкую двуплечую хромосому. Гетерохромосомный комплекс у обоих подвигов представлен X-хромосомой – крупный метацентрик, Y-хромосомой – самый мелкий акроцентрик набора. У всех изученных помесных зверьков кариотип состоит из 46 хромосом. Половые хромосомы аналогичны с исходной формой.

Окраска. Особенности окраски, как отмечают многие териологи (Огнев, 1950; Громов и др., 1963; Темботов, Шхашамишев, 1984), – признак, по которому изучаемые подвиды различаются. Для половозрелых зверьков первого подвида (*M. a. macrocranius*), завезенных в экспериментальный виварий КБГУ, характерна окраска верха относительно тусклая, темная, серовато-бурая, без заметной желтизны. Хвост нерезко двуцветный. Сверху черноватый, беловатый. Для *M. a. gudauricus*, которые относятся к группе *subadultus*, окраска меха на внешней стороне (верха) светлее и желтее, а хвост окрашен более однообразно, чем у предыдущей формы. Изучение шкурок и тушек животных, как добытых в природе, так и выращенных в виварии, показывает, что в пределах каждого из подвигов наблюдается значительное варьирование в окраске, не сглаживающееся, однако, существующими между ними различиями. Эти различия полностью сохраняются и при длительном разведении животных в неволе в течение ряда поколений. Помесные зверьки занимают по своей окраске промежуточное положение.

Общие размеры тела и черепа. Наряду с окраской различия в общих размерах тела – одно из основных отличий между сравниваемыми формами. Насколько существенны эти различия, видно из таблицы 3, в которой представлены данные, характеризующие максимальные размеры тела и черепа полевок обоих форм.

Таблица 3

Максимальные размеры тела и черепа *M. a. macrocranius* и *M. a. gudauricus*

Подвид	Пол	Масса тела (г)	Длина тела (мм)	Длина хвоста (мм)	Кондилобазальная длина (мм)	Наибольшая длина (мм)
<i>M. a. macrocranius</i>	♂	38,7	113,0	39,3	24,1	24,5
	♀	55,0	118,1	40,4	25,2	25,7
<i>M. a. gudauricus</i>	♂	24,0	102,1	35,0	22,8	23,3
	♀	24,7	110,9	37,1	23,4	23,7

Постнатальный онтогенез. Новорожденные зверьки обыкновенной полевки имеют массу тела от 1,2 до 2,9 г ($\bar{X} = 2,55$ г) зимой, весной – от 1,2 до 3,1 г ($\bar{X} = 2,07$ г), летом – от 1,1 до 1,7 г ($\bar{X} = 1,45$ г) и осенью – от 1,2 до 2,5 г ($\bar{X} = 2,05$ г). При сравнении средней массы новорожденных полевок зимой и весной выявлено достоверное различие ($t=9,3$), зима-лето ($t=13,6$); зима-осень ($t=6,25$); весна-лето ($t=10,33$); весна-осень ($t=0,33$) и лето-осень ($t=10$) (рис. 1).

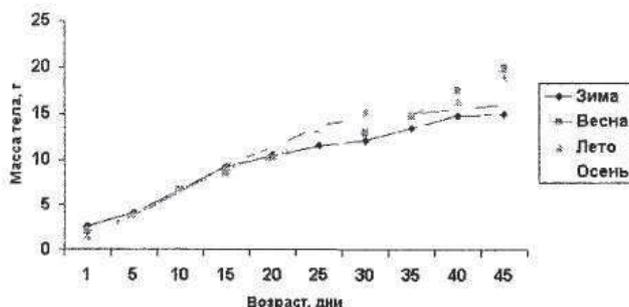


Рис. 1. Изменение массы тела обыкновенной полевки с возрастом (виварные условия) в зависимости от сезона рождения

В первые пять дней ежесуточная прибавка массы тела обыкновенной полевки составляет в среднем 0,32 г зимой, 0,34 г весной, 0,47 г летом и 0,34 г осенью. В последующие пять суток прирост достигает в среднем 0,51 г зимой, 0,54 г весной, 0,6 г летом, 0,55 г осенью; в этот период масса тела составляет соответственно по сезонам года 6,62 г, 6,46 г, 6,80 г и 6,49 г. К 15-дневному возрасту интенсивность роста у молодняка в летний период несколько снижается и среднесуточный привес достигает 0,4 г, а в остальные сезоны года среднесуточная прибавка массы тела держится почти на прежнем уровне. С 20-дневного возраста интенсивность роста во все сезоны года (исключение составляет молодняк в летний период) начинает снижаться, а летние, наоборот, достоверно ($t < 5$) прибавляют массу тела, что в среднем за сутки составляет 0,76 г. В остальные сезоны года (зима, весна, осень) разница массы тела между 15- и 20-дневными полевками в среднем составляет зимой 1,32 г, весной – 0,74 г и осенью – 0,84 г, а среднесуточная прибавка соответственно 0,24 г, 0,30 г и 0,40 г. Интенсивность роста начинает вновь увеличиваться с 20- до 25-дневного возраста в весенних и осенних выводках, а в зимних и летних заметно снижается, особенно в летних. Ежесуточная прибавка массы тела в этот период весной составляет 0,21 г, а летом – 0,08 г. В возрасте 45 дней зверьки обыкновенной полевки весят в среднем в зимнем выводке 14,97 г, в весеннем – 19,9 г, в летнем – 19,0 г и в осеннем – 15,98 г. Достоверность различия по средней массе тела у экспериментальных полевков к 45-дневному возрасту с учетом сезона года составляет: зима-весна – 7,25; зима-лето – 10,6; зима-осень – 3,17; весна-лето – 1,22; весна-осень – 5,59 и лето-осень – 7,02.

Скорость формирования наружных ушных раковин у детенышей обыкновенной полевки, родившихся в различные периоды (сезоны) года, одинакова. Весь период растянут на 2 дня, причем у основной массы детенышей на 3 день ушные раковины уже сформированы. Прорезывание резцов на нижней челюсти у детенышей начинается на 5-й день и завершается на 7-й независимо от периода рождения, а на верхней челюсти соответственно на 6–7-й день. Наиболее быстро резцы появляются на нижней челюсти (к 6-дневному возрасту 99 % этих зверьков имеют нижние резцы), в то время как число детенышей с верхними резцами в этом возрасте составляет 59,79 %. Сезонная изменчивость скорости прорезывания нижних и верхних резцов с учетом сезона рождения детенышей нами не выявлена ($t < 1$).

Расхождение пальцев на конечностях также происходит в разные сроки – сначала на передних, а потом на задних. Этот процесс у детенышей на передних конечностях происходит на 6–7-й день постнатального онтогенеза, а для задних – на 9–10-й день, основная масса детенышей (55 %) зимой имеет разошедшиеся пальцы на передних конечностях на 6-й день, в то время как на задних у основной массы зверьков этот процесс завершается к 9 дню развития (74,58 %). Заканчивается этот процесс у детенышей, родившихся зимой, к 7-дневному возрасту на передних конечностях, а на задних – на 10-й день.



Сходная картина расхождения пальцев на передних и задних конечностях нами выявлена и для детенышей в остальные сезоны года (весна, лето, осень).

Весь период прозревания детенышей у обыкновенной полевки растянут на 4 дня, причем основная масса детенышей (более 94,89 %) прозревает на 9–10-й день, а начинается оно во все исследуемые сезоны с 8-го дня жизни, исключение составляют зверьки осенней генерации, где некоторые зрячие полевки появляются лишь на 9-й день, и в массе детеныши этого периода прозревают на 9–10-й день постнатального онтогенеза.

Почти синхронно с прорезанием нижних резцов происходит открывание слухового прохода. У основной массы обыкновенных полевок этот признак проявляется почти одновременно по всем сезонам года на 6-й день жизни, а начинается на 5-й день. Весь период открывания слухового прохода занимает около 3 дней.

Формирование шерстного покрова начинается у детенышей обыкновенной полевки на 2–3-й день, а у основной массы (93 %) формирование признака происходит на 10-й день.

Выявленные в ходе изучения онтогенеза морфологические особенности разновозрастных обыкновенных полевок ($2n=46$, $NF=72$), вероятно, являются подвидоспецифичными и наследственно закрепленными признаками, которые сохраняются при разведении животных в стационарных условиях в течение нескольких поколений.

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ И ВЫВОДЫ

Проведенные исследования показывают, что между *M. a. macrocranius* и *M. a. gudauricus* имеется ряд стойких морфологических отличий, сохраняющихся при разведении животных в неволе в течение ряда поколений. *M. a. macrocranius* отличается от *M. a. gudauricus* большими размерами, большей скоростью роста, меньшей плодовитостью, особенностями окраски, более длинным хвостом, большей задней ступней, менее высоким черепом, более широким межглазничным промежутком, большей кондилобазальной длиной черепа.

Изменение условий роста и развития ведут к изменению характерных для сравниваемых подвидов признаков, что особенно отчетливо проявляется при сопоставлении животных, родившихся и выросших в разные сезоны года. Поэтому указанные различия по отдельным, в том числе диагностически наиболее важным признакам, проявляются только в том случае, когда сравниваемые формы представлены группой особей не только сопоставимых размеров, но и сопоставимого времени рождения. Несоблюдение этого условия может привести к тому, что даже одинаковые по размерам животные разных форм не будут отличаться по таким признакам, по которым они при правильном сравнении отличаются очень резко. Естественно, что этот вывод имеет и обратное значение. Даже между вполне идентичными формами могут быть обнаружены существенные различия, если они будут представлены особями, добытыми в различные сезоны года. На наш взгляд, это обстоятельство может иметь значение при подвидовой диагностике.

Изменения отдельных признаков животных в зависимости от условий их развития и роста различны, их направления часто диаметрально противоположны. Это ведет к очень важному следствию. Несмотря на то, что изменение условий существования животных может привести к экстерьерному и интерьерному их сходству по отдельным признакам, это не приводит к общему морфологическому сближению животных, так как по отдельным признакам различия между ними уменьшаются, а по другим – увеличиваются.

Изменение условий существования вызывает изменение окраски животных. У *M. a. macrocranius* и *M. a. gudauricus* при содержании в виварии они выражены в различной степени и не проявляются в сходном направлении. При этом следует отметить, что визуальная оценка окраски показывает, что пределы ее варьирования вполне сопоставимы с пределами варьирования размеров тела и черепа. *M. a. macrocranius* и *M. a. gudauricus* легко скрещиваются между собой и дают вполне плодовитые гибриды.



По мнению Большакова и Покровского (1969), при оценке полученных данных необходимо учитывать, что при скрещивании различных внутривидовых форм часто получаются весьма разноречивые результаты, свидетельствующие о том, что степень родственной близости этих форм и наследственной совместимости весьма различна.

Также известно, что потомки от скрещивания близких форм отличаются повышенной жизнеспособностью (гетерозис), внешним выражением которой являются их крупные размеры, большая скорость роста, повышенная плодовитость, пониженная детская смертность и т.д. Можно было бы ожидать, что аналогичные явления будут наблюдаться и при скрещивании подвидов. Это в действительности наблюдалось, некоторые подвиды ведут себя при скрещивании как виды, оставаясь бесплодными или давая нежизнеспособное потомство (Кетенчиев, 1984; Мамбетов, 1989; Мамбетов, Дзуев, 1988).

Из наших наблюдений следует, что в результате скрещивания *M. a. macrocranius* и *M. a. gudauricus* и любых вариантов обратных скрещиваний получается вполне жизнеспособное потомство, способное к дальнейшему размножению. Однако никаких гетерозисных явлений у помесных особей обнаружить не удалось, а скорость их роста в ряде случаев даже несколько уступает скорости роста наиболее медленно растущей формы *M. a. macrocranius*. По всем признакам, по которым между ними наблюдается хиатус (окраска), помеси заполняют его. Доминирование особенностей одной из родительских форм ни по одному из признаков установить не удалось. По-видимому, мы имеем дело с типичным случаем наследственности.

Диапазон изменчивости по тем признакам, в отношении которых это удалось изучить, если и превышает изменчивость родительских форм, то, во всяком случае, незначительно. Несмотря на это, диапазон изменчивости основных признаков у помесных животных таков, что захватывает крайние варианты исходных форм.

Полученные данные дают материал для суждения о генетическом взаимоотношении *M. a. macrocranius* и *M. a. gudauricus*. Это, безусловно, подвиды одного вида – об этом свидетельствуют их хромосомные наборы и неограниченная плодовитость. Между тем представляется, что некоторые их особенности свидетельствуют о том, что их дивергенция зашла далеко и идет по пути их видового обособления. Об этом, видимо, свидетельствует отсутствие гетерозиса, который с наибольшей отчетливостью проявляется при скрещивании близких внутривидовых форм, различная реакция на изменение условий существования и т.д.

Исходя из проведенных исследований, можно считать, что комплексное изучение внутривидовых форм в природе дает возможность наиболее объективно оценить различия между ними, помогает понять значение наблюдающихся в природе варьирований признаков и тем самым создает предпосылки для суждения о генетических взаимоотношениях близких форм.

БИБЛИОГРАФИЧЕСКИЙ СПИСОК

- Большаков В.Н., Покровский А.В. 1969. О степени репродуктивной изоляции между памирской (*Microtus juldashi* Severzov) и арчовой (*M. carrutheris* Thomas) полевыми. Доклады АН СССР. 188(4): 910–942.
- Громов И.М., Гуреев А.А., Новиков Г.А., Соколов И.И., Стрелков П.П., Чапский К.К. 1963. Млекопитающие фауны СССР. Ч. I. М. – Л.: Изд-во АН СССР. 640 с.
- Дзуев Р.И., Малкаров С.М. 1976. О распространении и биотопической приуроченности кариотипических форм обыкновенной полевки на Кавказе. В кн.: Фауна, экология и охрана животных Северного Кавказа. Вып. 3. Нальчик: Изд-во КБГУ: 136–141.
- Кетенчиев Х.А. 1984. К сравнительному изучению биологии субальпийских видов кустарниковых полевок Кавказа. Автореф. дисс. ... канд. биол. наук. Новосибирск. 24 с.
- Мамбетов А.Х. 1989. Сравнительное изучение особенностей биологии кустарниковой и дагестанской полевок Кавказа. Автореф. дисс. ... канд. биол. наук. Свердловск, 16 с.
- Мамбетов А.Х., Дзуев Р.И. 1988. Таксономические аспекты гибридизации рода *Pitymys* Кавказа. В кн.: Вопросы горной экологии. Нальчик: Изд-во КБГУ: 29–57.



- Мейер М.Н. 1984. Комплексный таксономический анализ в систематике грызунов на примере серых полевков (род *Microtus*) фауны СССР. Автореф. дисс. ... докт. биол. наук. Л. 41 с.
- Огнев С.И. 1950. Звери Восточной Европы и Северной Азии. Т. 7. М. – Л: Изд-во АН СССР. 706 с.
- Покровский А.В., Большаков В.Н. 1979. Экспериментальная экология полевков. М.: Наука. 147 с.
- Сижажева А.М. 2012. Молекулярно-генетическое и экологическое разнообразие рода *Chionomys* на Кавказе. Автореф. дисс. ... канд. биол. наук. Владикавказ. 23 с.
- Темботов А.К., Шхашамишев Х.Х. 1984. Животный мир Кабардино-Балкарии. Нальчик: Эльбрус. 190 с.
- Хуламханова М.М. 2007. Эколого-биологические особенности гудаурской полевки (*Chionomys gud* Satunin, 1909) на Кавказе. Автореф. дисс. ... канд. биол. наук. Махачкала. 23 с.
- Чепракова А.А. 2005. Особенности экологии и биологии центральнокавказских популяций обыкновенной полевки (*Microtus arvalis* Pall.) в природных и экспериментальных условиях. Автореф. дисс. ... канд. биол. наук. Махачкала. 23 с.
- Gray A.P. 1954. Mammalian hybrids, a check-list with bibliography: Technical communication no. 10 of the Commonwealth Bureau of Animal Breeding and Genetics, Edinburgh. 144 p.
- Little C.C. 1928. Preliminary report on a species cross in rodents, *Mus musculus* × *Mus wagneri*. *Papers of Michigan Academic Sciences, Arts and Letters*. 8: 393–399.

REFERENCES

- Bolshakov V.N., Pokrovsky A.V. 1969. About degree of reproductive isolation between *Microtus juldashi* Severzov and *M. carrutheris* Thomas. *Doklady AN SSSR*. 188(4): 910–942 (in Russian).
- Чепракова А.А. 2005. Особенности экологии и биологии тсентрал'нокавказских популяций обыкновенной полевки (*Microtus arvalis* Pall.) в природных и экспериментальных условиях [Features of ecology and biology of the Central Caucasian populations of the common vole (*Microtus arvalis* Pall.) in natural and experimental conditions: PhD Abstract]. Makhachkala. 23 p. (in Russian).
- Dzuev R.I., Malkarov S.M. 1976. On biotopical distribution of different karyotypic forms of common vole in the Caucasus. *In: Fauna, ekologiya i okhrana zhivotnykh Severnogo Kavkaza* [Fauna, ecology and protection of animals of the North Caucasus]. Iss. 3. Nalchik: Kabardino-Balkarian State University Publ.: 136–141 (in Russian).
- Gray A.P. 1954. Mammalian hybrids, a check-list with bibliography: Technical communication no. 10 of the Commonwealth Bureau of Animal Breeding and Genetics, Edinburgh. 144 p.
- Gromov I.M., Gureev A.A., Novikov G.A., Sokolov I.I., Marksman P.P., Chapskij K.K. 1963. Mlekopitayushchie fauny SSSR. Chast 1 [Mammal fauna of the USSR. Part I]. Moscow – Leningrad: Academy of Science of the USSR. 640 p. (in Russian).
- Ketenchiev Kh.A. 1984. K sravnitel'nomu izucheniyu biologii subal'piyskikh vidov kustarnikovykh polevok Kavkaza [To the comparative studying of biology of subalpine Pine Voles of the Caucasus: PhD Abstract]. Novosibirsk. 24 p. (in Russian).
- Khulamkhanova M.M. 2007. Ekologo-biologicheskie osobennosti gudaurskoy polevki (*Chionomys gud* Satunin, 1909) na Kavkaze [Ecological and biological features of *Chionomys gud* Satunin, 1909 in the Caucasus: PhD Abstract]. Makhachkala. 23 p. (in Russian).
- Little C.C. 1928. Preliminary report on a species cross in rodents, *Mus musculus* × *Mus wagneri*. *Papers of Michigan Academic Sciences, Arts and Letters*. 8: 393–399.
- Mambetov A.H. 1989. Sravnitel'noe izuchenie osobennostey biologii kustarnikovoy i dagestanskoy polevok Kavkaza [Comparative studying of features of biology of *Pitymys majori* Tomas and *P. daghestanicus* Schidl. in the Caucasus: PhD Abstract]. Sverdlovsk. 16 p. (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: KBSU:29–57 (in Russian).
- Meyer M.N. 1984. Kompleksnyy taksonomicheskiy analiz v sistematike gryzunov na primere serykh polevok (rod *Microtus*) fauny SSSR [A complex taxonomic analysis in the systematics on the example of *Microtus* fauna of the USSR: ScD Abstract]. Leningrad. 41 p. (in Russian).
- Ognev S.I. 1950. Animal of the Eastern Europe and Northern Asia. Vol. 7. Moscow – Leningrad: Academy of Science of the USSR. 706 p. (in Russian).
- Pokrovsky A.V., Bolshakov V.N. 1979. Eksperimental'naya ekologiya polevok [Experimental ecology of voles]. Moscow: Nauka. 147 p. (in Russian).
- Sizhazheva A.M. 2012. Molekulyarno-geneticheskoe i ekologicheskoe raznoobrazie roda *Chionomys* na Kavkaze [Molecular genetic and ecological diversity of the genus *Chionomys* in the Caucasus: PhD Abstract]. Vladikavkaz. 23 p. (in Russian).
- Tembotov A.K., Shhashamishev H.H. 1984. Zhivotnyy mir Kabardino-Balkarii [Fauna of Kabardino-Balkaria]. Nalchik: Elbrus 190 p. (in Russian).