УДК 599.323.41:575
ББК 28.693.369.36
А 63

Амшокова А.Х.
Кандидат биологических наук, старший научный сотрудник лаборатории разнообразия позвоночных Института экологии горных территорий им. А.К. Темботова Кабардино-Балкарского научного центра РАН, Нальчик, тел. (8662) 42-24-97, e-mail: iemt@mail.ru

Темботова Ф.А.
Член-корреспондент РАН, доктор биологических наук, профессор, зав. лабораторией по мониторингу лесных экосистем, директор Института экологии горных территорий им. А.К. Темботова Кабардино-Балкарского научного центра РАН, Нальчик, тел. (8662) 42-15-14, e-mail: iemt@mail.ru

Фенетический анализ краниологических признаков двух криптических видов лесных мышей подрода *Sylvaemus* в зоне симпатрии на Западном Кавказе*

(Рецензирована)

Аннотация. *С целью выявления уровня морфологической дифференциации проведен фенетический анализ неметрических признаков черепа двух генетически идентифицированных и симбиотопических видов лесных мышей A. uralensis и A. ponticus Западного Кавказа. Выявленные между видами фенетические дистанции в 15 раз превысили уровень половых различий и составили между самцами MMD=0,3185 и самками MMD=0,4443. В целом, при сравнении A. uralensis и A. ponticus без учета пола дистанция составила MMD=0,389, что соответствует только уровню подвидовых различий (Васильев, 1984; Васильев и др., 2000) [1, 2]. Тем не менее, уровень фенетического обособления A. uralensis и A. ponticus весьма высок, если учесть что сравниваемые виды обитают в сходных ландшафтно-биотопических и климатических условиях, что способствует выработке фенотипического сходства и тем самым объясняет несколько меньшую величину различий.*

Ключевые слова: *фенетика, лесные мыши, криптические виды, краниологические признаки, изменчивость, разнообразие, Западный Кавказ.*

Amshokova A.Kh.
Candidate of Biology, Senior Scientist of Laboratory of Vertebra Diversity, Tembotov Institute of Ecology of Mountain Territories, Kabardino-Balkarian Scientific Center, Russian Academy of Sciences, ph. (8662) 42-24-97, Nalchik, e-mail: iemt@mail.ru

Tembotova F.A.
Corresponding Member of the Russian Academy of Sciences, Doctor of Biology, Professor, Head of Laboratory of Forest Ecosystem Monitoring, Director of the Institute of Ecology of Mountain Territories named after A.K. Tembotov, Kabardino-Balkarian Scientific Center, Russian Academy of Sciences, Nalchik, ph. (8662) 42-15-14, e-mail: iemt@mail.ru

Phenetical analysis of craniological characters in two cryptic species of common field mice from *Sylvaemus* subgenus in the sympatry zone of the Western Caucasus

Abstract. *The phenetical analysis of the cranium nonmetric characters in two genetically identified and symbiotopical species A. uralensis and A. ponticus of the Western Caucasus, has been performed to reveal the level of morphological differentiation. Phenetical distances between the species 15 times exceed the level of sex differences and make up MMD=0.3185 between the males, and MMD=0.443 between the females. All in all, under comparison of A. uralensis and A. ponticus without considering sex, the distance is MMD=0.389 that corresponds only to the level of subspecies differences (Vasilyev, 1984; Vasilyev et al., 2000) [1, 2]. Nevertheless, the level of phenetical isolation between A. uralensis and A. ponticus is high if to consider that the compared species inhabit under similar landscape-biotopical and climatic conditions, and as we suggest, that serves to development of phenotypical similarity, and thus explains the lesser value of differences.*

Keywords: *phenetics, common field mice, cryptic species, craniological characters, variability, diversity, Western Caucasus.*

* *Работа выполнена в рамках Программы Президиума РАН «Живая природа: современное состояние и проблемы развития» и гранта РФФИ № 12-04-01036*

Разработка критериев для разграничения криптических видов, сходных по морфологии, кариологии и поведению с перекрывающимися ареалами, является одной из актуальных проблем систематики. На Кавказе к числу таковых относятся представители подрода *Sylvaemus*. Не вдаваясь в длительную историю изучения данной группы, отметим, что в фауне Кавказа было показано наличие видов-двойников группы «лесных мышей» [3-6]. А с применением молекулярно-генетических методов исследования митохондриального гена цитохрома b было установлено существование на Западном Кавказе двух таксонов видового уровня малой лесной *A.(S.) uralensis* и кавказской *A.(S.) ponticus* мышей [7-10]. Другие авторы второй вид относят к форме желтогорлой мыши *A.(S.) flavicollis* [11]. Однако, как справедливо отмечает Н.М. Окулова с соавторами [12], четких морфологических критериев разграничения этих видов в полевых условиях до сих пор не существует. В контексте изложенного в целях выявления морфологической дифференциации видов-двойников проведен сравнительный анализ неметрических признаков черепа генетически идентифицированных *A. uralensis* и *A. ponticus*, мышей подрода *Sylvaemus* в симбиотических условиях Западного Кавказа.

После работ Г. Грюнберга [13] и Р. Берри [14] данный метод нашел широкое применение не только для внутривидового сравнения, но и для сравнения близких видов и надвидовых таксонов [15-19].

Материал и методы

Использованный в работе материал включал сборы по лесным мышам Западного Кавказа (предгорные и среднегорные районы Республики Адыгея) известной видовой принадлежности. Сбор материала по обоим видам проводили в 2010-2013 гг. (в летний сезон) в следующих точках: окр. пл. Лагонаки (1756 м над ур.м.) и окр. п. Хамышки (604 м над ур.м.) (рис. 1). Всего изучено 104 черепа обоих видов лесных мышей.

Рис. 1. Места сбора материала на территории Западного Кавказа:
1 – окр. пл. Лагонаки, 2 – окр. п. Хамышки

Относительный возраст животных определяли по стертости коренных зубов. Для фенетического анализа (выделения, описания фенов, обработка результатов) использовали методы, разработанные и предложенные А.Г. Васильевым [20, 21].

Работа проводилась с помощью микроскопа Carl Zeiss (Stemi 2000C). Большая часть фенов, используемых в работе, взята из литературных источников [22-24].

Связь проявления фенов с полом, возрастом, друг с другом оценивали на основе расчета непараметрических коэффициентов корреляции Спирмена, после чего небольшую часть признаков, сильно коррелированных с указанными факторами, исключили из дальнейшего анализа [21].

Таблица 1

Частоты встречаемости фенов неметрических признаков черепа *A. uralensis* и *A. ponticus* на Западном Кавказе

Номер и код признака	*A. uralensis*				*A. ponticus*				Хи-квадрат (1-3)	Хи-квадрат (2-4)
	самцы (1)		самки (2)		самцы (3)		самки (4)			
	K/N	%	K/N	%	K/N	%	K/N	%		
1. FEtdu	7/73	9,6	3/44	6,8	2/50	4,0	0/40	0	1,24	3,30
2. FEMs	57/72	79,2	43/44	97,7	49/49	100	39/39	100	99,73***	120,1***
3. FHgsi	32/74	43,2	18/44	40,9	8/50	16,0	5/40	12,5	10,7**	8,76**
4. FHgtr	2/74	2,7	0/44	0	6/50	12,0	4/40	10,0	3,99*	5,58*
5. FRDtr	4/74	5,4	5/44	11,4	0/50	0	0/36	0	3,55	5,72*
6. FLTIdu	13/74	17,6	7/44	15,9	1/50	2,0	1/40	2,5	8,66**	4,51*
7. FMtlg	22/71	31,0	11/44	25,0	18/50	36,0	11/40	27,5	0,33	0,07
8. FPC (M_2)	29/69	42,0	15/44	34,1	11/50	22,0	12/40	30,0	5,25*	0,15
9. FMbac	14/69	20,3	6/44	13,6	7/49	14,3	7/49	17,5	0,10	0,23
10. FMbac (-)	1/69	1,5	1/44	2,3	3/49	6,1	1/40	2,5	1,73	0,01
11. FBsme	2/35	5,71	3/21	14,3	7/25	28,0	3/20	15,0	5,39*	0,00
12. FBsla	26/74	35,1	22/44	50,0	23/50	46,0	14/40	35,0	1,45	1,87
13. FAsac	5/73	6,9	1/44	2,3	0/50	0	0/40	0	4,81*	0,78
14. FMas	15/73	20,6	13/44	29,5	23/50	46,0	24/40	60,0	8,78**	7,84**
15.FPmla	36/74	48,7	14/44	31,8	35/50	70,0	24/40	60,0	5,56*	6,65**
16. FFsOcsi	24/74	32,4	11/44	25,0	13/50	26,0	8/40	20,0	0,56	0,28

Примечание: К – суммарная частота проявления фена на обеих сторонах черепа;
N – число изученных сторон черепа;
уровень значимости межгрупповых различий по отдельным признакам:
* – $P<0,5$; ** – $P<0,01$; *** – $P<0,001$

Перечень 16-ти признаков, оставшихся после первичной выбраковки, приведен в таблице 1 и на рисунке 2.

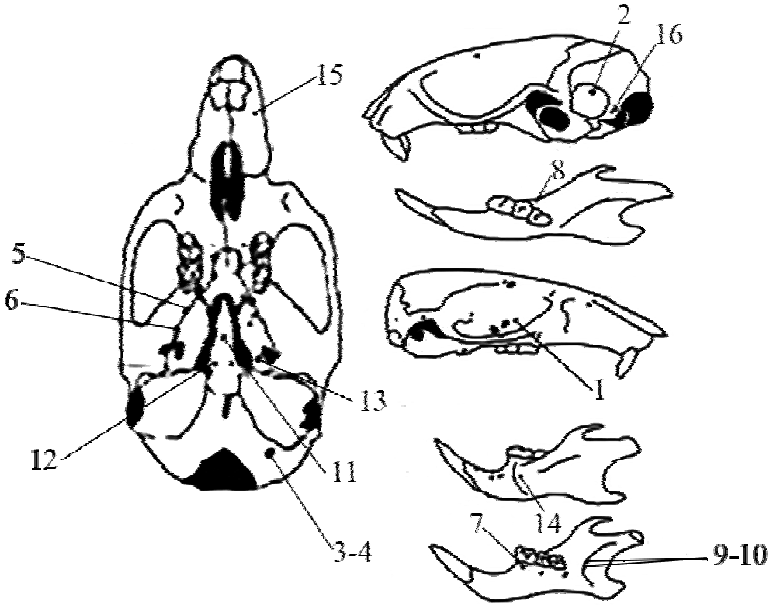

Рис. 2. Расположение фенов неметрических признаков на черепе лесной мыши:
1 – удвоенное решетчатое отверстие; 2 – окно на сосцевидной кости; 3 – одиночное подъязычное отверстие; 4 – утроенное подъязычное отверстие; 5 – утроенное отверстие в области круглого отверстия; 6 – удвоенное отверстие на перегородке между овальным и круглым отверстиями; 7 – одиночное отверстие с лингвальной стороны альвеолы M_1; 8 – одиночное отверстие в области M_2 на внутренней поверхности; 9 – дополнительное нижнечелюстное отверстие в области сочленовно-угловой вырезки; 10 – отсутствие основного нижечелюстного отверстия, расположенного в области сочленовно-угловой вырезки; 11 – медиальное клиновидное отверстие; 12 – боковые отверстия на вентральной поверхности основной клиновидной кости; 13 – двойное крылоклиновидное отверстие; 14 – одиночное отверстие на массетерной площадке нижней челюсти выше linea oblicua; 15 – одиночное боковое предчелюстное отверстие; 16 – одиночное отверстие на затылочной кости в сочленовной ямке

Фенетические дистанции (MMD) между выборками и их средние стандартные отклонения (MSD) рассчитывали по С. Хартману [25]. Различия статистически значимы на уровне $P<0,05$ при MMD>2MSD. Для сравнения выборок также использовали показатель средней уникальности выборок (MMU) – усредненная дистанция данной выборки со всеми остальными [24].

Для статистической оценки фенетического разнообразия использовались предложенные Л.А. Животовским [26, 27] показатели: внутрипопуляционного разнообразия (μ), сходства (r), критерий идентичности (I), соответствующий распределению χ^2 с m–1 степенями свободы, где m – число исследуемых признаков. Также рассчитывались соответствующие статистические ошибки Sμ и Sr. Расчеты перечисленных параметров проведены с использованием пакета прикладных программ PHEN 3.0 [21] и программы Statistica. 10.

Результаты и их обсуждение

По каждому виду поиск признаков проводился отдельно. Большинство из выделенных признаков встречается как у малой лесной, так и у кавказской мышей, но обнаружены и видоспецифичные.

Непараметрическая корреляция Спирмена позволила выявить признаки, связанные с полом, возрастом, стороной тела и друг с другом. Связь проявления встречаемости признаков с возрастом оценена при сравнении животных трех возрастных групп:

subadultus, adultus и senex. Возрастные различия у *A. uralensis* проявились по восьми, а у *A. ponticus* по девяти признакам. У первого вида связь с полом выявлена для четырех, а у второго для семи признаков. Различия выявлены и по встречаемости фенов на левой и правой сторонах черепа (направленная асимметрия): у *A. uralensis* по одному, а у *A. ponticus* по четырем признакам. Интересно, что набор признаков, связанных с возрастом, полом и стороной черепа, практически не совпадает у обоих видов. После исключения коррелирующих друг с другом признаков, анализ проводили по 16-ти оставшимся (рис. 1).

Учитывая, что материал по обоим видам происходит с разных высотных уровней, было проведено сравнение среднегорных (окр. пл. Лагонаки) и предгорных выборок (окр. п. Хамышки). Несмотря на то, что высотная разница между изученными выборками составляет около 1100 м при абсолютном расстоянии 9,59 км, фенетические дистанции между выборками как у малой лесной, так и кавказской лесной мыши оказались статистически недостоверными и составили у первого вида MMD=0,0059±0,0132 (Хи-квадрат=19,77; d.f.=16; P>0,05) и MMD=0,0104±0,0358 (Хи-квадрат=16,91; d.f.=16; P>0,05) у второго вида. В связи с отсутствием значимых различий, выборки с разных высотных уровней по каждому виду были объединены для дальнейшего анализа.

Следующим этапом выявлено, что у малой лесной мыши самцы и самки статистически достоверно различаются только по частоте встречаемости одного признака – FEMs, чаще встречающегося у самок, нежели у самцов (табл. 1). У кавказской лесной мыши таких признаков не выявлено.

Изучение внутривидовой изменчивости по частоте встречаемости фенов у обоих видов с учетом пола показало, что средняя фенетическая дистанция между самцами и самками *A. uralensis* недостоверна и составила 0,0188, как и у *A. ponticus* MMD= -0,0189.

При сравнении обоих видов по частоте встречаемости фенов выявлены достоверные различия у самцов по 9 признакам из 16. При этом признаки 2, 4, 11, 14, 15 достоверно чаще встречаются у *A. ponticus*, таковыми у *A. uralensis* являются признаки 3, 6, 8, 13. Аналогичное сравнение самок выявило значимые различия в частотах встречаемости 7 признаков, из которых 4 (2, 4, 14, 15) чаще отмечаются у кавказской лесной мыши, а 3 признака (3, 5, 6) – у малой лесной мыши. Из полученных результатов видно, что признаки 2, 4, 11, 15 достоверно чаще встречаются у *A. ponticus*, а признаки 3 и 6 – у *A. uralensis.*

К числу признаков, маркирующих особей *A. uralensis* и *A. ponticus*, можно отнести признаки 5 (утроенное отверстие в области круглого отверстия) и 13 (двойное крылоклиновидное отверстие), которые встречаются у первого вида с низкой частотой, а у второго отсутствуют. Важно отметить, что данные признаки не встречаются у кавказской лесной мыши как в условиях предгорий, так и среднегорий. Выборка кавказской лесной мыши характеризуется 100% встречаемостью признака – 2 (окно на сосцевидной кости), что характерно для животных обоих полов.

Фенетические дистанции между *A. uralensis* и *A. ponticus* оказались статистически достоверными (табл. 2). При этом средняя фенетическая дистанция между самцами составляет 0,3185±0,0130, несколько выше дистанция между самками 0,4443±0,0183. Средняя уникальность выборок варьировала от 0,213 до 0,309 (табл. 2). Наиболее своеобразными в фенетическом отношении оказались самки *A. uralensis* (MMU=0,309). Различия у самцов и самок *A. ponticus* по данному показателю выражены слабее.

Примерно такого же уровня дистанции были получены Мироновой Т.А. с соавторами [17] при сравнении четырех кариологически датированных форм кустарниковых полевок Кавказа, принадлежащих трем видам подрода *Terricolla*. Так, по данным авторов, фенетическая дистанция между *M.(T.) majori* и *M.(T.) daghestanicus* составила 0,313, тогда как при сравнении кавказских представителей *Terricolla* с 52 и 54 хромо-

сомными формами *M.(T.) subterraneus* дистанции варьировали от 0,544 до 0,613, что, по мнению авторов, объясняется географической удаленностью сравниваемых выборок. Также авторы высказывают предположение, согласно которому фенотипическое сходство сосуществующих видов-двойников может объясняться как явление вторичное, возникшее после перекрывания их ареалов и как адаптация к сходным условиям обитания [19].

Таблица 2

Фенетические дистанции (MMD) (верхняя треугольная матрица), среднее стандартное отклонение (MSD) (нижняя треугольная матрица) и средняя уникальность (MMU) между *A. uralensis* и *A. ponticus* Западного Кавказа

Вид	*A. uralensis* ♂♂	*A. uralensis* ♀♀	*A. ponticus* ♂♂	*A. ponticus* ♀♀	MMU
A .uralensis ♂♂	-	0,0188*	0,3185	0,3022	0,213
A. uralensis ♀♀	0,0140	-	0,4644	0,4443	0,309
A. ponticus ♂♂	0,0130	0,0164	-	-0,0189*	0,267
A. ponticus ♀♀	0,0149	0,0183	0,0173	-	0,255

Как видно из рисунка 3, величина фенетического разнообразия как самцов, так и самок выше у *A. uralensis,* чем у *A. ponticus.* При этом фенетическое разнообразие самцов достоверно выше, чем самок (P<0,001), что справедливо для обоих видов. Результаты межвидового сравнения также статистически высоко достоверны.

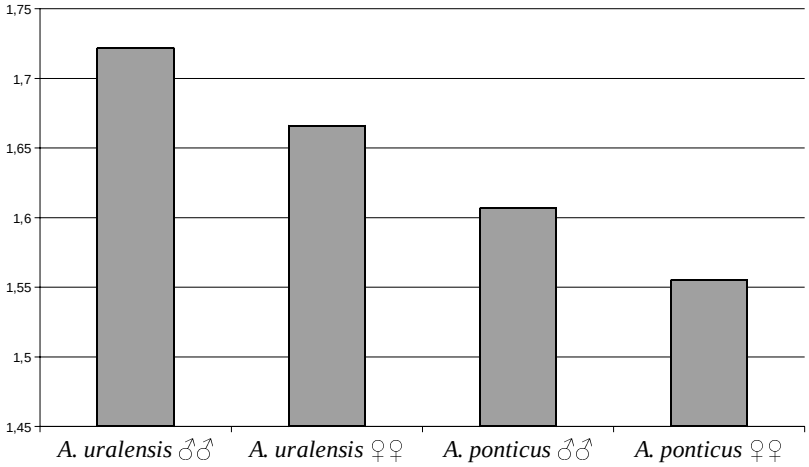

Рис. 3. Фенетическое разнообразие (μ) *A. uralensis* и *A. ponticus* на Западном Кавказе

Анализ попарного сходства выборок, приведенный в таблице 3, показывает, что показатель r имеет наибольшие значения при сравнении самцов и самок кавказской лесной мыши. Затем следуют самцы и самки малой лесной мыши. И наименьшие значения данного показателя отмечаются при межвидовом сравнении самцов.

Внутривидовое сходство между полами высокое (табл. 3). При межвидовом сравнении выявлены статистически высоко достоверные различия (по критерию идентичности I).

Как видно из таблицы 3 критерий идентичности I существенно превышает табличное χ^2, тогда как значения, полученные при сравнении самцов и самок *A. uralensis*, соответствует критическому, а в пределах вида *A. ponticus* оно ниже стандартного и соответственно не достоверно.

Таблица 3

Показатели сходства (верхняя треугольная матрица) и критерий идентичности (нижняя треугольная матрица) лесных мышей *A. uralensis* и *A. ponticus* Западного Кавказа (табличные значения χ^2 равны 24,97 для 5%, 30,58 для 1% и 37,70 для 0,1% уровней значимости)

Вид	*A. uralensis* ♂♂	*A. uralensis* ♀♀	*A. ponticus* ♂♂	*A. ponticus* ♀♀
A. uralensis ♂♂	-	0,992±0,003	0,972±0,005	0,971±0,005
A. uralensis ♀♀	26,91 *P*<0,05	-	0,978±0,005	0,978±0,005
A. ponticus ♂♂	78,85 *P*<0,001	50,61 *P*<0,001	-	0,995±0,002
A. ponticus ♀♀	70,97 *P*<0,001	46,14 *P*<0,001	9,99 -	-

Заключение

Сравнение морфологии черепа *A. uralensi* и *A. ponticus* Западного Кавказа показало, что фенетическая дистанция по неметрическим признакам как между самцами, так и самками оказалась весьма существенной и более чем в 15 раз превысила выявленный уровень половых различий. При этом самки фенетически удалены друг от друга в большей степени (MMD=0,4443), чем самцы (MMD=0,3185). В целом, при сравнении *A. uralensis* и *A. ponticus* без учета пола дистанция составила MMD=0,389±0,0076; (Хи-квадрат=327,65; d.f.=16; *P*<0,001), что, согласно данным Васильева с соавторами [1, 2], соответствует уровню подвидовых различий.

Однако уровень фенетического обособления *A. uralensis* и *A. ponticus* весьма высок, учитывая то, что близкородственные виды обитают симбиотически как в условиях среднегорий, так и предгорий, т.е. в сходных ландшафтно-биотопических и климатических условиях, что, по нашему предположению, способствует выработке фенотипического сходства и тем самым объясняет несколько меньшую величину различий. Следует также отметить, что материал по обоим видам собирался параллельно в одно и то же время, что исключает влияние хронографической изменчивости.

Полученные результаты следует считать предварительными, т.к. исследования проводились на сравнительно небольшом участке ареала исследуемых видов, что, безусловно, требует продолжения дальнейших исследований с вовлечением в анализ большего числа выборок из разных географически удаленных пунктов Кавказа. Проведенный фенетический анализ согласуется с данными молекулярно-генетического анализа и указывает на обособленность двух исследуемых видов *A. uralensis* и *A. ponticus*.

Примечания:

1. Васильев А.Г. Определение фенетических дистанции между популяционными группировками рыжей и красной полевок (Clethrionomys) // Популяционная экология и морфология млекопитающих: сб. ст. Свердловск: УНЦ АН СССР, 1984. С. 3-19.
2. Васильев А.Г., Васильева И.А., Большаков В.Н. Эволюционно-экологический анализ устойчивости популяционной структуры вида (хроногеографический подход). Екатеринбург: Изд-во Екатеринбург, 2000а. 132 с.
3. Генетическая дифференциация видов двойников лесных мышей (Apodemus) Кавказа и их диагностика / Н.Н. Воронцов, С.В. Межжерин,

References:

1. Vasilyev A.G. Detection of the phenetic distance between population groups of red-backed vole and northern red-backed vole (Clethrionomys) // Population ecology and morphology of the mammals: coll. of articles. Sverdlovsk: UNTs of the USSR Academy of Sciences, 1984. P. 3-19.
2. Vasilyev A.G., Vasilyeva I.A., Bolshakov V.N. Evolutionary and ecological analysis of stability of population structure of a species (chronogeographical approach). Yekaterinburg: Yekaterinburg Publishing House, 2000a. 132 pp.
3. Genetic differentiation of species of common field micetwins (Apodemus) of the Caucasus and their diagnostics / N.N. Vorontsov, S.V. Mezhzherin,

Г.Г. Боескоров, Е.А. Ляпунова // Доклады АН СССР. 1989. Т. 309, № 5. С. 1234-1238.

4. Боескоров Г.Г. Генетическая диагностика видов-двойников лесных мышей подрода Sylvaemus на Кавказе: автореф. дис. … канд. биол. наук. М., 1992. 23 с.
5. Хромосомные диагнозы и место генетических таксонов в эволюционной классификации лесных мышей подрода Sylvaemus Европы (Apodemus, Muridae, Rodentia) / В.Н. Орлов, А.И. Козловский, Р.С. Наджафова, Н.Ш. Булатова // Зоологический журнал. 1996. Т. 75, № 1. С. 88-102.
6. Диагностика мышей рода Apodemus (Rodentia, Muridae) из западной части Большого Кавказа в условиях симбиотопии / М.И. Баскевич, С.Г. Потапов, Н.М. Окулова, А.Е. Балакирев // Зоологический журнал. 2004. Т. 83, вып. 10. С. 1261-1269.
7. Богданов А.С., Атопкин Д.М., Челомина Г.Н. Анализ генетической изменчивости и дифференциации малой лесной мыши Sylvaemus uralensis (Rodentia, Muridae) методом RAPD-PCR // Известия РАН. Сер. Биология. 2009. № 3. С. 276-292.
8. Анализ генетической изменчивости и дифференциации лесных мышей рода Sylvaemus по результатам секвенирования фрагмента гена первой субъеденицы цитохромоксидазы / А.С. Богданов, В.В. Стахеев, А.Е.Зыков, В.В. Якименко, М.Г. Малькова // Генетика. 2012. Т. 48, № 2. С. 211-224.
9. Изучение генетической структуры и генетического разнообразия лесных мышей рода Sylvaemus Центрального и Западного Кавказа: анализ полиморфизма гена цитохрома b мт ДНК / Ф.А. Темботова, М.В. Холодова, А.Х. Амшокова, Е.П. Кучинова // Горные системы и их компоненты: материлы IV междунар. конф., посвящ. 80-летию А.К. Темботова и 80-летию Абхазского государственного университета. Нальчик, 2012. С. 82.
10. Амшокова А.Х., Кучинова Е.А., Темботова Ф.А. Перспективность применения молекулярно-генетических методов для оценки разнообразия таксономически сложных групп (на примере лесных мышей рода Sylvaemus Северного Кавказа) // Устойчивое развитие: проблемы, концепции, модели: материалы междунар. симпозиума. Т. 2. Нальчик, 2013. С. 225-227.
11. К вопросу о таксономическом статусе формы ciscaucasicus и ее родственных отношениях с малой лесной мышью Sylvaemus uralensis по данным секвенирования гена цитохрома b мт ДНК / А.Е. Балакирев, М.И. Баскевич, А.П. Гмыль, Н.М. Окулова // Генетика. 2007. Т. 43, № 12. С. 1651-1666.
12. Видовое разнообразие, размещение и численность мелких млекопитающих южных территорий Краснодарского края и республики Адыгея / Н.М. Окулова, Ю.В. Юничева, М.И. Баскевич, Т.Е. Рябова, А.Х. Агиров // Млекопитающие горных территорий: материалы междунар. конф. М.: КМК, 2005. С. 118-121.
13. Berry R.J. Epigenetic polymorphism in wild population of mus musculus // Genetical Res. 1963.

G.G. Boyeskorov, E.A. Lyapunova // Reports of the USSR AS. 1989. Vol. 309, No. 5. P. 1234-1238.

4. Boeskorov G.G. Genetic diagnostics of twinspecies of common field mice of the subsort Sylvaemus in the Caucasus: Diss. abstract for the Cand. of Biol. degree. M., 1992. 23 pp.
5. Chromosomal diagnoses and the place of genetic taxons in evolutionary classification of common field mice of the subsort Sylvaemus of Europe (Apodemus, Muridae, Rodentia) / V.N. Orlov, A.I. Kozlowskiy, R.S. Nadzhafova, N.Sh. Bulatova // The Zoological Journal. 1996. Vol. 75, No. 1. P. 88-102.
6. Diagnostics of mice of the Apodemus (Rodentia, Muridae) sort from the western part of Greater Caucasus in the conditions of a symbiotopia / M.I. Baskevich, S.G. Potapov, N.M. Okulova, A.E. Balakirev // The Zoological Journal. 2004. Vol. 83, Iss. 10. P. 1261-1269.
7. Bogdanov A.S., Atopkin D.M., Chelomina G.N. Analysis of genetic variability and differentiation of a small common field mouse Sylvaemus uralensis (Rodentia, Muridae) by means of RAPD-PCR method // News of the RAS. Ser. Biology. 2009. No. 3. P. 276-292.
8. The analysis of genetic variability and differentiation of common field mice of the sort Sylvaemus by results of sequence analysis of the gene fragment of the first subunit of cytochrome oxidase / A.S. Bogdanov, V.V. Stakheev, A.E. Zykov, V.V. Yakimenko, M.G. Malkova // Genetics. 2012. Vol. 48, No. 2. P. 211-224.
9. The study of the genetic structure and genetic variety of common field mice of the sort Sylvaemus of the Central Caucasus and Western Caucasus: analysis of polymorphism of a gene of b m DNA cytochrome / F.A. Tembotova, M.V. Kholodova, A.Kh. Amshokova, E.P. Kuchinova // Mountain systems and their components: materials of the IV international conf. devoted to A.K. Tembotov's 80th anniversary and the 80th anniversary of the Abkhazian State University. Nalchik, 2012. P. 82.
10. Amshokova A.Kh., Kuchinova E.A., Tembotova F.A. Availability of application of molecular and genetic methods for the assessment of variety taxonomically complex groups (based on common field mice of the sort Sylvaemus of the North Caucasus) // The sustainable development: problems, concepts, models: materials of the international symposium. Vol. 2. Nalchik, 2013. P. 225-227.
11. On the problem of the taxonomical status of the ciscaucasicus form and its relation ship with a small common field mice of Sylvaemus uralensis according to the data of sequence analysis of cytochrome gene b mt DNA / A.E. Balakirev, M.I. Baskevich, A.P. Gmyl, N.M. Okulova // Genetics. 2007. Vol. 43, No. 12. P. 1651-1666.
12. Species diversity, placement and number of small mammals of southern territories of Krasnodar Krai and the Republic of Adyghea / N.M. Okulova, Yu.V. Yunicheva, M.I. Baskevich, T.E. Ryabova, A.Kh. Agirov // Mammals of mountain territories: materials of international conf. M.: KMK, 2005. P. 118-121.
13. Berry R.J. Epigenetic polymorphism in wild population of mus musculus // Genetical Res. 1963.

Vol. 4. P. 193-220.

14. Cruneberg H. Genetical studies on the skeleton of the mouse. I. Minor variations of the vertebral column // J. Genet. 1950. Vol. 50. P. 112-141.
15. Hedges S. R. Epigenetic polymorphism in populations of Apodemus sylvaticus and Apodemus flavicollis (Rodentia, Muridae) // Journal of the Zoological Society of London. 1969. Vol. 159, No. 4. P. 425-442.
16. Васильева И.А., Васильев А.Г., Гилева Э.А. Эпигенетическая дивергенция видов двойников: Microtus arvalis и Microtus rossiaemeridionalis // Популяции в пространстве и времени: сб. материалов VIII Всерос. популяционного семинара, 11-15 апр. 2005. Н. Новгород, 2005. С. 47-49.
17. Большаков В.Н., Васильева И.А., Малеева А.Г. Морфотипическая изменчивость зубов полевок. М.: Наука, 1980. 140 с.
18. Васильева И.А. Фенетический анализ таксономических отношений высокогорной полевки Alticola fetisovi с другими представителями подрода Aschizomys // Экологические проблемы горных территорий: материалы междунар. науч. конф. Екатеринбург: Академкнига, 2002. С. 133-139.
19. Сравнительные краниологические исследования полевок подрода Terricola (Microtus, Arvicolidae) фауны России / Т.А. Миронова, С.Ф. Сапельников, Л.А. Хляп, Н.М. Окулова, М.И. Баскевич // Зоологический журнал. 2013. Т. 92, № 1. С. 87-98.
20. Васильев А.Г. Пакет прикладных программ PHEN 3.0. URL: (http://ecoinf.uran.ru). 1995.
21. Васильев А.Г. Эпигенетические основы фенетики: на пути к популяционной мерономии. Екатеринбург: Академкнига, 2005. 640 с.
22. Васильев А.Г., Васильева И.А., Большаков В.Н. Фенетический мониторинг популяций красной полевки (Clethrionomys rutilus Pall.) в зоне Восточно-Уральского радиоактивного следа // Экология. 1996. № 2. С. 117-124.
23. Песков В.Н., Емельянов И.Г. Фенетика и феногеография водяной полевки (Arvicola terrestris L.) // Вестник зоологии. 2000. № 3. С. 39-44.
24. Феногенетический анализ популяций малой лесной мыши (Apodemus uralensis Pall. 1811) в зоне влияния Восточно-Уральского радиоактивного следа / И.А. Васильева, А.Г. Васильев, Н.М. Любашевский и др. // Экология. 2003. № 6. С. 445-453.
25. Hartman S.E. Geographic variation analysis of Dipodomys ordii using nonmetric cranial trains // J. Mammal. 1980. Vol. 61, No. 3. P. 436-448.
26. Животовский Л.А. Показатели популяционной изменчивости по полиморфным признакам // Фенетика популяций. М.: Наука, 1982. С. 38-44.
27. Животовский Л.А. Показатель внутрипопуляционного разнообразия // Журнал общей биологии. 1980. Т. 41, № 6. С. 828-836.

Vol. 4. P. 193-220.

14. Cruneberg H. Genetical studies on the skeleton of the mouse. I. Minor variations of the vertebral column // J. Genet. 1950. Vol. 50. P. 112-141.
15. Hedges S. R. Epigenetic polymorphism in populations of Apodemus sylvaticus and Apodemus flavicollis (Rodentia, Muridae) // Journal of the Zoological Society of London. 1969. Vol. 159, No. 4. P. 425-442.
16. Vasilyeva I.A., Vasilyev A.G., Gileva E.A. Epigenetic divergence of species of twins: Microtus arvalis and Microtus rossiaemeridionalis // Populations in space and time: coll. of materials of the VIII All-Russia population seminar, 11-15 Apr. 2005. N. Novgorod, 2005. P. 47-49.
17. Bolshakov V.N., Vasilyeva I.A., Maleeva A.G. Morphotypical mutability of voles' teeth. M.: Nauka, 1980. 140 pp.
18. Vasilyeva I.A. Phenetic analysis of the taxonomical relations of the high-mountain vole of Alticola fetisovi with other representatives of the Aschizomys subsort // Environmental problems of mountain territories: materials of international conf. Yekaterinburg: Akademkniga, 2002. P. 133-139.
19. Comparative craniological studies of voles of the subsort Terricola (Microtus, Arvicolidae) of the Russian fauna / T.A. Mironova, S.F. Sapelnikov, L.A. Khlyap, N.M. Okulova, M.I. Baskevich // The Zoological Journal. 2013. Vol. 92, No. 1. P. 87-98.
20. Vasilyev A.G. Application package of PHEN 3.0 programs. URL: (http://ecoinf.uran.ru). 1995.
21. Vasilyev A.G. Epigenetic foundations of phenetics: on the way to population meronomy. Yekaterinburg: Akademkniga, 2005. 640 pp.
22. Vasilyev A.G., Vasilyeva I.A., Bolshakov V.N. Phenetic monitoring of populations of thenorthern red-backed vole (Clethrionomys rutilus Pall.) in the zone of the East Ural radioactive track // Ecology. 1996. No. 2. P. 117-124.
23. Peskov B.Kh., Yemelyanov I.G. Phenetics and phenogeography of the bank vole (Arvicola terrestris L.) // Bulletin of Zoology. 2000. No. 3. P. 39-44.
24. Phenogenetic analysis of populations of a small common field mouse (Apodemus uralensis Pall. 1811) in the zone of influence of the East Ural radioactive track / I.A. Vasilyeva, A.G. Vasilyev, N.M. Lyubashevskiy, etc. // Ecology. 2003. No. 6. P. 445-453.
25. Hartman S.E. Geographic variation analysis of Dipodomys ordii using nonmetric cranial trains // J. Mammal. 1980. Vol. 61, No. 3. P. 436-448.
26. Zhivotovskiy L.A. Indicators of population variability on polymorphic signs // Phenetics of Populations. M.: Nauka, 1982. P. 38-44.
27. Zhivotovskiy L.A. Indicator of an intra population variety // The Journal of General Biology. 1980. Vol. 41, No. 6. P. 828-836.