

УДК: 599.323.4

Попытка гибридизации трех видов лесных мышей (*Sylvaemus uralensis*, *S. fulvipectus*, *S. ponticus*) и различных географических популяций обыкновенной полевки (*Microtus arvalis*) Азербайджана

Г.Н.Кулиев

Институт зоологии Национальной Академии наук Азербайджана (Баку, Азербайджан)
qiyas_q@mail.ru

Сделана попытка внутривидовой и межвидовой гибридизации лесных мышей. Комплексный кариологический анализ помесных пар и их гибридов выявил особенности распределения структурного гетерохроматина, четкие различия в числе и расположении ЯОР. В лабораторных условиях межвидовые гибриды лесных мышей между *S. fulvipectus*, *S. ponticus* и *S. uralensis* не получены. Отмечалась асимметрия в отношениях между особями этих видов по двигательной и исследовательской активности, по нейтральному и агрессивному поведению. Кариологический анализ различных географически изолированных популяций *M. arvalis* Большого и Малого Кавказа Азербайджана выявил неоднородность этого вида по расположению ЯОР и количеству структурного гетерохроматина. Изучение мейоза у гибридных самцов на стадиях диакинез-метафазы I и метафазы II нарушений не выявлено. Отсутствие конъюгации между половыми хромосомами не превышало 0,4%. Отмечалось наличие сперматозоидов у гибридов F2.

Ключевые слова: вид, лесные мыши, полевки, гибридизация, гетерохроматин, хромосомы.

An attempt of hybridization of three species of forest mice (*Sylvaemus uralensis*, *S. fulvipectus*, *S. ponticus*) and different geographic populations of common vole (*Microtus arvalis*) in Azerbaijan

G.N.Kuliev

An attempt has been made to conduct interspecies and intraspecies hybridization of forest mice. Complex karyological analysis of hybridized pairs and hybrids has revealed peculiarities of distribution of structure heterochromatin, clear differences in number and location of NOR. In laboratory conditions it was not possible to get intraspecies hybrids of forest mice *S. fulvipectus*, *S. ponticus* and *S. uralensis*. Asymmetry in relations between individuals of these species by motor and study activities, neutral and aggressive behavior has been noticed. Karyological analysis of different geographically isolated population of *M. arvalis* from Greater and Lesser Caucasus of Azerbaijan has revealed inhomogeneity of this species by location of NOR and amount of structure heterochromatin. Violations in meiosis of hybrid males on the stages of diakinesis-metaphase I and metaphase II have not been discovered. Absence of conjugation between sexual chromosomes did not prevail 0.4%.

Key words: species, forest mice, common vole, hybridization, heterochromatin, chromosomes.

Введение

Для решения вопросов о видовой самостоятельности отдельных форм грызунов и их таксономического ранга с большим успехом в совокупности с другими методами используется метод экспериментальной гибридизации. Ценность и перспективность исследований по гибридизации не вызывает сомнения, так как они не только позволяют выявить природу межпопуляционных различий, оценить степень генетической закрепленности ряда морфофизиологических и экологических особенностей, но и помогают познать и рассмотреть начальные стадии видообразования. Это один из частных методов в исследовании большого комплекса изолирующих механизмов. Как известно, репродуктивная изоляция может возникнуть не только между симпатрическими формами, но и между формами, длительное время разобщенными в пространстве (Мейер и др., 1996). В этом случае генетическую разобщенность форм при их аллопатрии можно установить только опытным путем, в том числе с помощью экспериментальной гибридизации.

По степени репродуктивной изоляции можно оценить степень филогенетической близости видов в пределах подрода и даже рода. Согласно «аллопатрической» теории изолирующие механизмы являются продуктом генетической дивергенции (Майр, 1974; Айяла, 1981). Межвидовые

гібриди, образуються в зоні перекривання видів, по «симпатричеської» теорії Т. Добжанського (Dobzhansky, 1951), будуть елімінуватися в результаті отбору, направленного проти їх формування.

На території Азербайджана перекриваються ареали схожих по морфології, кариології і поведінці видів: *S. fulvipectus*, *S. ponticus* і *S. uralensis*. Поєтому питання міжвидової гібридизації особливо цікаво, так як по синтетическої теорії еволюції репродуктивна ізоляція між близькородственними видами лежить в основі видоформування.

Видвинута В.Г.Гептнером (1940) гіпотеза про гібридизації лісових мишей на Кавказі була підтверджена даними Н.И.Лариной (1961) по гібридам лісових мишей, отриманими в лабораторних умовах. Ці результати розглядалися як приклад «симпатричеського» видоформування на основі гібридизації. Довгий час вважалося, що саме міжвидова гібридизація у лісових мишей призводить до високого морфологічеського різноманітності, а також сприяла походженню *S. fulvipectus*.

Цілью нашого повідомлення було обобщення власних даних по вивченню різних механізмів ізоляції і інтеграції у гризунів. Об'єктом дослідження послужили близькородственні види лісових мишей, знаходячись на різних стадіях дивергенції і звичайні полевки *Microtus arvalis* групи «*obscurus*». Була проведена внутривидова і міжвидова гібридизація лісових мишей. Дослідження велися комплексно з використанням ряду методик. В даній роботі ми обмежилися результатами кариологічеського аналізу помесних пар і їх гібридів. Відповідний підхід був застосований і до представителю роду *Microtus* – *M. arvalis*. Інтерес до цього виду був пов'язаний з виявленими нами раніше відмінностями (морфологічеськими і кариологічеськими) між особями з районів Великого і Малеого Кавказу Азербайджана. В цьому випадку експериментальна гібридизація проводилася між географічеськи ізолюваними популяціями звичайної полевки.

Об'єкти і методи дослідження

Матеріал збирався в 1995–2007 роках на Великому (Ісмаїлінський, Огузський, Шамахілінський р-ни, Піркулі) і Малеому (Кедабекський р-н і Гейгельський р-н, с. Чайкенд) Кавказі. Проаналізовані 52 лісові миші і 33 звичайні полевки. Характеристика матеріала дана в табл. 1 і 2. Животні відлучувалися живоловками типу «Геро». Зміщення і розведення здійснювали в сітчатих тераріумах розмірами 60×30×30 см. Харчовий раціон в зимній час складався з зерна, насіння, різних овочів, яблук, зеленої трави. Температура в виварії підтримувалася в межах від +14 до +25°C. Світловий день складався від 9 до 12 годин.

Пари лісових мишей складалися як з особей однієї популяції, так і з живих різних видів симпатричеських і аллопатричеських популяцій.

Таблиця 1.

Характеристика матеріала при скрещуванні лісових мишей різних видів

Райони	Скрещувані види	Число складених пар	Гібриди F1 і F2
Ісмаїлінський	<i>S. uralensis</i> ♀ × <i>S. ponticus</i> ♂	2	-
	<i>S. ponticus</i> ♀ × <i>S. uralensis</i> ♂	2	-
	<i>S. uralensis</i> ♀ × <i>S. uralensis</i> ♂	1	F1 і F2
	<i>S. ponticus</i> ♀ × <i>S. ponticus</i> ♂	2	F1 і F2
Огузський	<i>S. fulvipectus</i> ♀ × <i>S. uralensis</i> ♂	2	-
	<i>S. uralensis</i> ♀ × <i>S. fulvipectus</i> ♂	2	-
	<i>S. fulvipectus</i> ♀ × <i>S. fulvipectus</i> ♂	1	F1 і F2
	<i>S. uralensis</i> ♀ × <i>S. uralensis</i> ♂	1	F1 і F2
Шамахілінський	<i>S. uralensis</i> ♀ × <i>S. ponticus</i> ♂	2	-
	<i>S. ponticus</i> ♀ × <i>S. uralensis</i> ♂	2	-
	<i>S. uralensis</i> ♀ × <i>S. uralensis</i> ♂	2	F1 і F2
	<i>S. ponticus</i> ♀ × <i>S. ponticus</i> ♂	3	F1 і F2

Проведено 9 вариантов скрещиваний как внутри, так и между популяциями *M. arvalis*, обитающими на Большом (Шамахинский р-н, Пиркули) и Малом (Кедабекский р-н и Гейгельский р-н, с. Чайкенд) Кавказе.

Основные методы исследования – сравнительно-кариологический и метод экспериментальной гибридизации (Ford, Hamerton, 1956; Sumner, 1972; Meredith, 1969; Howell, Black, 1980). Одновременно проводились наблюдения по поведению животных в различных вариантах скрещиваний.

Таблица 2.

Характеристика материала при скрещивании обыкновенных полевых из популяций Большого и Малого Кавказа Азербайджана

№	Варианты скрещиваний	Число опытов	Генеративное состояние потомства (F1 и F2)
1	Кедабекские ♀ × Пиркулинские ♂	2	F1 плодovиты, F2 стерильны
2	Пиркулинские ♀ × Кедабекские ♂	4	F1 плодovиты, F2 стерильны
3	Чайкендские ♀ × Пиркулинские ♂	3	F1 плодovиты, F2 стерильны
4	Пиркулинские ♀ × Чайкендские ♂	3	F1 плодovиты, F2 стерильны
5	Кедабекские ♀ × Чайкендские ♂	2	F1 плодovиты, F2 стерильны
6	Чайкендские ♀ × Кедабекские ♂	2	F1 плодovиты, F2 стерильны
7	Кедабекские ♀ × Кедабекские ♂	5	F1 и F2 плодovиты
8	Пиркулинские ♀ × Пиркулинские ♂	8	F1 и F2 плодovиты
9	Чайкендские ♀ × Чайкенские ♂	4	F1 и F2 плодovиты

Результаты и обсуждение

Проведенные опыты с обыкновенной полевой показали, что она способна размножаться при обычном рационе и обычных условиях содержания. Нормально размножались как помесные пары, так и пары, сформированные из гибридов первого поколения. Об отсутствии нарушений половой аттракции при гибридизации можно было судить по времени, прошедшему от момента формирования пары до рождения первого помета. Этот показатель для исходных форм, помесных пар и гибридов составил 16–25 дней. Как видно из табл. 3, при скрещивании особей *M. arvalis* (первые 3 варианта) из одной и той же популяции в размножении, как правило, участвовало не менее 75% самок. Количество детенышей, приходящихся на 1 самку, зависело от сезона года, в среднем – 4,6 щенка. Потомство было жизнеспособным, нормально развивалось и в последующем размножалось.

Таблица 3.

Характеристика интенсивности размножения *M. arvalis* в разных вариантах внутривидового скрещивания

№	Варианты скрещиваний	Число пар	Размножающиеся пары	
			Абсол. величина	%
1	Кедабекские ♀ × Кедабекские ♂	5	4	80,0
2	Пиркулинские ♀ × Пиркулинские ♂	8	7	87,5
3	Чайкендские ♀ × Чайкендские ♂	4	3	75,0
4	Кедабекские ♀ × Пиркулинские ♂	2	1	50
5	Пиркулинские ♀ × Кедабекские ♂	4	1	25
6	Чайкендские ♀ × Пиркулинские ♂	3	2	66,6
7	Пиркулинские ♀ × Чайкендские ♂	3	1	33,3
8	Кедабекские ♀ × Чайкендские ♂	2	1	50
9	Чайкендские ♀ × Кедабекские ♂	3	1	33,3

В результате кариологического анализа установлено, что особи из Кедабекской популяции обыкновенных полевых имеют 11–12 пар хромосом с центромерными блоками структурного геретохроматина (в 5–6 парах метацентрических и 6 парах акроцентрических хромосом).

Ядрышкообразующие районы (ЯОР) располагаются в 4 парах: в 2 крупных метацентриках и 2 средних акроцентриках. Особи из Пиркулинской популяции центромерные блоки гетерохроматина имели в 6 парах метацентриков и в 5 парах акроцентриков. ЯОР выявлялись только в двух средних акроцентрических хромосомах и отсутствовали у крупных метацентриков гибридных особей. Y-хромосома в обеих популяциях имела акроцентрическую форму и интенсивно окрашивалась на гетерохроматин. Структурный гетерохроматин у обыкновенных полевков из Чайкендской популяции выявлялся в 5 метацентрических и 7 акроцентрических хромосомах. Y-хромосома, представленная мелким метацентриком, была полностью гетерохроматизирована.

Межпопуляционные скрещивания (6 вариантов) *M. arvalis* из разных географически изолированных популяций показали, что гибридизация осуществлялась положительно во всех проведенных опытах. Показатели интенсивности размножения несколько ниже, чем при внутривидовом скрещивании. Число участвующих в размножении самок составляло от 25 до 66,6%. Количество детенышей на одну самку было ниже и составило 2,1–2,5 щенка. Гибриды первого поколения (F1) нормально развивались и оказались плодовитыми только при скрещиваниях самок Пиркулинской и Чайкендской популяций с самцами Кедабекской популяции. При этом отмечались низкие показатели интенсивности размножения (25 и 33,3%). Смертность молодых щенков составляла более 65%. Большинство детенышей не доживали до 10–15 дней. Гибриды F2 в вариантах Пиркулинские ♀ × Кедабекские ♂ и Чайкендские ♀ × Кедабекские ♂ оказались стерильными. Из-за недостаточности имеющегося в нашем распоряжении материала статистическая обработка не была проведена.

У гибридных особей, полученных при скрещивании самок из Пиркулинской популяции и самцов из Кедабекской популяции, гетерохроматин выявлялся в 12 парах хромосом. У средней по величине акроцентрической пары гетерохроматиновый блок (почти на все плечо) был только у одного гомолога. Y-хромосома у самцов была полностью гетерохроматиновой и имела акроцентрическую форму. Ядрышкообразующие районы выявлялись в 4 парах хромосом. Во второй крупной паре ЯОР обнаруживались только лишь у одного гомолога, а в средних акроцентрических парах – у обоих. Еще у одной мелкой акроцентрической пары аутосом в одном из гомологов выявлялся хорошо окрашенный ядрышкообразующий район (рис. 1 и 2).

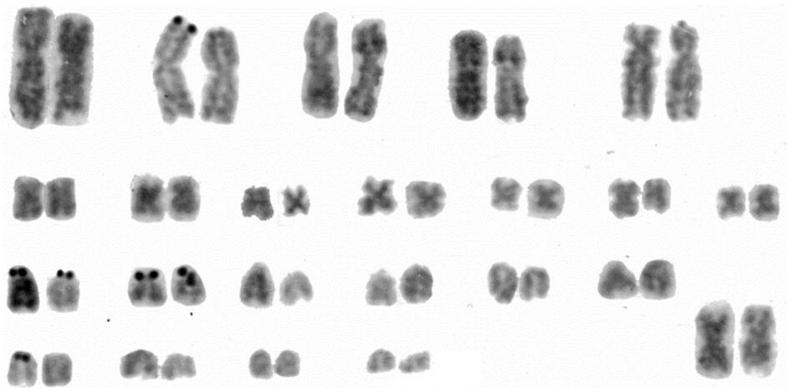


Рис. 1. ЯОР у гибрида самки *M. arvalis* (Пиркулинские ♀ × Кедабекские ♂)

Анализ мейотических препаратов у гибридных самцов F1 и F2 на стадиях диакинез-метафаза I и метафаза II не выявил нарушений в мейотической конфигурации хромосом. Лишь в единичных случаях регистрировалось отсутствие конъюгации между половыми хромосомами (0,4%). В целом процесс сперматогенеза протекал нормально. Наличие сперматозоидов и устойчивость мейотических конфигураций показывают, что гибридные самцы должны размножаться.

Наличие небольших, но устойчивых различий в локализации и количестве ЯОР, а также в характере гетерохроматизации у *M. arvalis* могут расцениваться как явные индикаторы внутривидовых перестроек, которые могут приводить к генетической изоляции. Наши данные по изменчивости кариотипов у гибридных полевков недостаточны для определенных выводов, однако их можно расценивать как первую ступень в изучении закономерностей наследственных признаков

путем гибридизации, которые в дальнейшем могут помочь точно идентифицировать перестройки, ответственные за кариотипические различия в группе «*obscurus*».

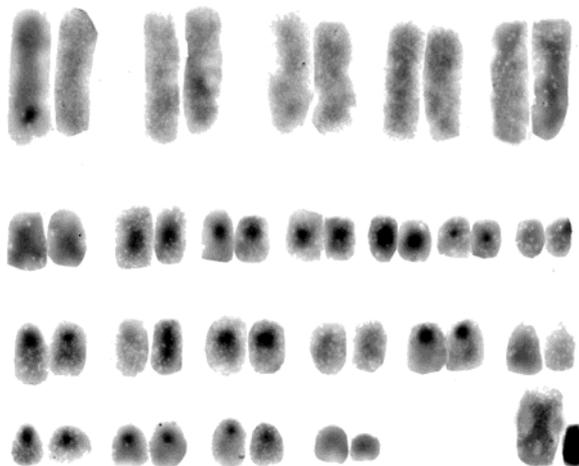


Рис. 2. Структурный гетерохроматин у гибридного самца *M. arvalis* (Пиркулинские ♀ × Кедабекские ♂)

Исследования на лесных мышах показали, что при ссаживании животных разных видов происходят значительные изменения в характере их поведения по сравнению с внутривидовым тестированием. В частности, у самцов *S. uralensis* в паре с другими видами снижалась двигательная и исследовательская активность. Что касается оборонительного поведения и агрессивности, то они не изменялись, оставаясь на уровне внутривидовых контактов. У самок этого же вида наблюдается возрастание числа нейтральных контактов, двигательная и исследовательская активность. Это свидетельствует об асимметрии в отношениях между особями исследуемых видов.

Межвидовая гибридизация вышеуказанных видов лесных мышей во всех сочетаниях не дала положительного результата. Одновидовые пары в тех же экспериментальных условиях успешно размножались, принося жизнеспособное потомство. Средняя величина выводка составляла для *S. uralensis* – 4,2 детеныша, *S. ponticus* – 5,1, *S. fulvipes* – 4,8. Кариологический анализ одновидовых пар из разных районов выявил незначительный полиморфизм по числу ЯОР, количеству и расположению структурного гетерохроматина. Так, *S. uralensis* из Пиркулинской популяции имела ЯОР в прицентромерных участках 3 хромосом и в 6 хромосомах в теломерных зонах. У особей из Огузского и Исмайлинского районов обнаруживали ЯОР в 2 центромерных и 4 теломерных участках хромосом, что свидетельствует о полиморфизме внутри этого вида. Представители *S. fulvipes* в основном имели от 6 до 10 ЯОР только в прицентромерной зоне хромосом. Полиморфизм отмечен по количеству и расположению гетерохроматина. У особей из Пиркулинской популяции гетерохроматин обнаруживается в виде очень мелких слабо окрашиваемых блоков в средних и мелких хромосомах, а в 2-х парах – теломерные блоки. X-хромосома имела интерстициальный блок в дистальной части плеча. Животные из Огузского и Исмайлинского районов обладали средними, хорошо окрашенными гетерохроматиновыми блоками в центромерных районах и в 4-х хромосомах выявлялся теломерный слабо выраженный гетерохроматин. *S. ponticus*, как правило, имела 8–12 ЯОР в теломерных районах. Центромерный гетерохроматин выявлялся во всех крупных, средних и некоторых мелких аутосомах. В 3–4 парах мелких аутосом его не обнаруживали, а 2 пары имели теломерно локализованный гетерохроматин. В одной (14) паре присутствовал центромерный и теломерный гетерохроматин.

Таким образом, выявленные особенности распределения структурного гетерохроматина, четкие различия в числе и расположении ЯОР, отрицательные результаты по межвидовой гибридизации определенно свидетельствуют о реальном цитогенетическом hiatus между лесными мышами. Исследованные формы представляют собой хорошо дифференцированные и репродуктивно изолированные виды: *S. fulvipes*, *S. ponticus* и *S. uralensis*.

Хромосомный полиморфизм – явление, широко распространенное среди многих животных. Так, сравнительное изучение ЯОР 7 видов крыс рода *Rattus* выявило связь локализации в хромосомах ядрышкообразующих районов с дифференциацией видов и видоспецифичность их локализации (Yosida, 1979; Бекасова, 1984; Баскевич и др., 2007). Полиморфизм по расположению и количеству структурного гетерохроматина играет важную роль и в эволюции кариотипа песчанок (роды *Gerbillus* и *Meriones*) (Коробицина, Картавцева, 1984). Существуют разные взгляды на роль хромосомного полиморфизма в микроэволюционных процессах. Одни исследователи предполагают возможность симпатрического видообразования у млекопитающих (Matthey, 1952), другие указывают на географический способ дифференцировки и видообразования (Орлов, Козловский, 1970). Однако серьезную роль при этом играет гибридизация, так как закрепление форм с кариотипами разной структуры происходит благодаря действию различных механизмов, включая мейотический драйв, обеспечивающий фиксацию одних и элиминацию других перестроек (Elisaphenko et al., 1998; Nesterova et al., 1998; Баклушинская, 2007). Поэтому исследования по экспериментальной гибридизации будут способствовать выяснению роли хромосомных перестроек в репродуктивной изоляции у слабо дивергировавших видов, а также для микроэволюционного процесса в целом.

Заключение

Кариологический анализ *M. arvalis* различных популяций Большого и Малого Кавказа Азербайджана выявил неоднородность этого вида. Цитогенетические исследования межпопуляционных гибридов показали различия как в расположении ядрышкообразующих районов, так и в количестве структурного гетерохроматина. При изучении мейоза у гибридных самцов на стадиях диакинез-метафазы I и метафазы II нарушений не выявлено. Отсутствие конъюгации между половыми хромосомами не превышало 0,4%. Наличие сперматозоидов и устойчивость мейотических конфигураций свидетельствуют о способности гибридов F2 размножаться. Однако в наших опытах потомства от них не получено. Возможно, это результат изменений в локализации ЯОР и количественных изменений структурного гетерохроматина.

Попытки получить межвидовые гибриды лесных мышей: *S. fulvipectus*, *S. ponticus* и *S. uralensis* в лабораторных условиях не дали положительного результата. Была отмечена асимметрия в отношениях между особями этих видов по двигательной и исследовательской активности, по нейтральному и агрессивному поведению. Результаты исследования кариологического материала согласуются с таксономической дифференциацией лесных мышей на Кавказе, предложенной А.И.Козловским (Козловский и др., 1990) и В.Н.Воронцовым с соавторами (1992) на основе аллозимных маркеров, биохимической, кариологической и морфологической диагностик. Наши данные подтверждают, что одной из причин цитогенетического хиатуса лесных мышей в Азербайджане являются взаимосвязанные изменения в локализации и количестве структурного гетерохроматина и ядрышкообразующих районов.

Список литературы

- Айяла Ф.Х. Механизмы эволюции // Эволюция. – М.: Мир, 1981. – С. 33–65. /Ayyala F.H. Mekhanizmy evolyutsii // Evolyutsiya. – М.: Mir, 1981. – С. 33–65./
- Баклушинская И.Ю. Особенности хромосомного видообразования у слепушонок рода *Ellobius* (*Mammalia, Rodentia*) // Териофауна России и сопредельных территорий. Матер. межд. совещ. – М., 2007. – С.36. /Baklushinskaya I.Yu. Osobennosti khromosomnogo vidoobrazovaniya u slepushonok roda Ellobius (Mammalia, Rodentia) // Teriofauna Rossii i sopredel'nykh territoriy. Mater. mezhd. soveshch. – М., 2007. – С.36./
- Баскевич М.И., Потапов С.Г., Илларионова Н.А. и др. Неадекватность интерпретации цитогенетических и молекулярно-генетических данных в оценке внутривидовой структуры малой лесной мыши *Apodemus (Sylvaemus) uralensis* // Териофауна России и сопредельных территорий. Матер. межд. совещ. – М., 2007. – С.40. /Baskevich M.I., Potapov S.G., Illarionova N.A. i dr. Neadekvatnost' interpretatsii tsitogeneticheskikh i molekulyarno-geneticheskikh dannyykh v otsenke vnutrividovoy struktury maloy lesnoy myshi Apodemus (Sylvaemus) uralensis // Teriofauna Rossii i sopredel'nykh territoriy. Mater. mezhd. soveshch. – М., 2007. – С.40./
- Бекасова Т.С. Эволюция кариотипов крыс подрода *Rattus (Rodentia, Muridae)* // Эволюционные исследования. Макроэволюция. – Владивосток, 1984. – С. 140–158. /Bekasova T.S. Evolyutsiya kariotipov krys podroda Rattus (Rodentia, Muridae) // Evolyutsionnyye issledovaniya. Makroevolyutsiya. – Vladivostok, 1984. – С. 140–158./
- Воронцов Н.Н., Боескоров Г.Г., Межжерин С.В. и др. Систематика лесных мышей подрода *Sylvaemus* Кавказа (*Mammalia, Rodentia, Apodemus*) // Зоол. журн. – 1992. – Т.71, вып.3. – С. 119–131. /Vorontsov N.N., Boyeskorov G.G., Mezherin S.V. i dr. Sistematika lesnykh myshey podroda Sylvaemus Kavkaza (Mammalia, Rodentia, Apodemus) // Zoolog. zhurn. – 1992. – Т.71, vyp.3. – С. 119–131./

- Гептнер В.Г. Лесные мыши горного Крыма // Тр. Крымского запов. – 1940. – Т.2. – С. 96–101. /Geptner V.G. Lesnyye myshi gornogo Kryma // Tr. Krymskogo zapov. – 1940. – Т.2. – С. 96–101./
- Козловский А.И., Наджафова Р.С., Булатова Н.Ш. Цитогенетический хиатус между симпатрическими формами лесных мышей Азербайджана // Докл. АН СССР. – 1990. – Т.315, №1. – С. 219–222. /Kozlovskiy A.I., Nadzhafova R.S., Bulatova N.Sh. Tsitogeneticheskiy khiatus mezhdru simpatricheskimi formami lesnykh myshey Azerbaydzhana // Dokl. AN SSSR. – 1990. – Т.315, №1. – С. 219–222./
- Коробицына К.В., Картавцева И.В. Некоторые проблемы эволюции кариотипа песчанок подсемейства *Gerbillinae* Alston, 1876 (*Rodentia*, *Cricetidae*) // Эволюционные исследования. Макроэволюция. – Владивосток, 1984. – С. 113–139. /Korobitsyna K.V., Kartavtseva I.V. Nekotoryye problemy evolyutsii kariotipa peschanok podsemeystva Gerbillinae Alston, 1876 (Rodentia, Cricetidae) // Evolyutsionnyye issledovaniya. Makroevolyutsiya. – Vladivostok, 1984. – С. 113–139./
- Ларина Н.И. Скрещивание лесных и желтогорлых мышей в лабораторных условиях // Всес. совещ. по млекопит. Тезисы докл. – М., 1961. – Т.1. – С. 121–122. /Larina N.I. Skreshchivaniye lesnykh i zheltoгорlykh myshey v laboratornykh usloviyakh // Vses. soveshch. po mlekopit. Tezisy dokl. – М., 1961. – Т.1. – С. 121–122./
- Майр Э. Популяции, виды и эволюция. – М., 1974. – С. 1–460. /Mayr E. Populyatsii, vidy i evolyutsiya. – М., 1974. – С. 1–460./
- Мейер М.Н., Голенищев Ф.Н., Раджабли С.И., Саблина О.Л. Серые полевки фауны России и сопредельных территорий. – С-П., 1996. – С. 1–317. /Meyer M.N., Golenishchev F.N., Radzhabli S.I., Sablina O.L. Seryye polevki fauny Rossii i sopredel'nykh territoriy. – S-P., 1996. – С. 1–317./
- Орлов В.Н., Козловский А.И. Хромосомный полиморфизм и его эволюционное значение // Популяционная структура вида у млекопитающих. – М.: Моск. общест. испыт. природы, 1970. – С. 25–26. /Orlov V.N., Kozlovskiy A.I. Khromosomnyy polimorfizm i yego evolyutsionnoye znacheniye // Populyatsionnaya struktura vida u mlekopitayushchikh. – М.: Mosk. obshchest. ispyt. prirody, 1970. – С. 25–26./
- Dobzhansky Th. Genetics and the origin of species. 3-d ed. – New York: Columbia Univ. Press, 1951. – P.446.
- Elisaphenko E.A., Nesterova T.B., Duthie S.V. et al. DNA sequences in the common vole: cloning, characterization and chromosomal localization of two novel complex repeats MS3 and MS4 from the genome of the East European vole *Microtus rossiaemeridionalis* // Chromosome Research. – 1998. – №6. – P. 351–360.
- Ford C.E., Hamerton J.L. A colchicines hypotonic citrate squash sequence for mammalian chromosomes // Stain Technol. – 1956. – Vol.31. – P. 247–251.
- Howell W.M., Black D.A. Controlled silver staining of nucleolus organizer regions with a protective colloidal developer: in a one step method // Experientia. – 1980. – Vol.36. – P. 1014–1015.
- Matthey R. Chromosomes de *Muridae* (*Microtinae* et *Cricetinae*) // Chromosoma. – 1952. – Vol.5. – P.113–138.
- Meredith R.A. A simple method for preparing meiotic chromosome // Chromosoma. – 1969. – Vol.26. – P. 254–258.
- Nesterova T.B., Duthie S.M., Mazurok N.A. et al. Comparative mapping of X-chromosomes in vole species of the genus *Microtus* // Chromosome Research. – 1998. – №6. – P. 41–48.
- Sumner A.T. A simple technique for demonstrating centromeric heterochromatin // Exp. Cell Res. – 1972. – Vol.75. – P. 305–306.
- Yosida T.Y. A comparative study on nucleolus organizer regions (NORs) in 7 *Rattus* species with special emphasis on the organizer differentiation and species evolution // Proc. Jap. Acad. – 1979. – Vol.B55, №10. – P.481–486.

Представлено: Г.Г.Фаталієв / Presented by: G.G.Fataliev

Рецензент: А.В.Некрасова, В.А.Токарський / Reviewer: A.V.Nekrasova, V.A.Tokarsky

Подано до редакції / Received: 25.10.2011