

Генетика, 2007. Т. 43, № 12. С. 1651-1666.

УДК 577.21:599.323.4

К ВОПРОСУ О ТАКСОНОМИЧЕСКОМ СТАТУСЕ МАЛОЙ КАВКАЗСКОЙ
ЛЕСНОЙ МЫШИ (*Sylvaemus ciscaucasicus*) И ЕЁ РОДСТВЕННЫХ
ОТНОШЕНИЯХ С МАЛОЙ ЛЕСНОЙ МЫШЬЮ (*Sylvaemus uralensis*).

Балакирев А.Е.,^{1,2} Гмыль А.П.,² Окулова Н.М.,² Андреева Т.А.,¹ Соколенко О.В.,¹

Малыгин В.М.,³ Хляп Л.А.,¹ Опарин М.Л.,¹ Орлов В.Н.,¹ Баскевич М.И.^{1*}

¹Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН.

119071 Москва. Ленинский проспект 33. admin@sevin.ru

²Институт полиомиелита и вирусных энцефалитов им. М.П. Чумакова РАМН

142782 Московская обл. Ленинский р-н. п/о "Институт Полиомиелита"

³Московский Государственный Университет им. М.В. Ломоносова

Введение

Лесные и полевые мыши рода *Apodemus s. lato* широко распространены на всём пространстве Палеарктики. В Европе, Азии и Северной Африке данные виды являются фоновым, часто доминирующим компонентом сообществ мелких млекопитающих [1-3]. На сегодняшний день выделяют от 14 до 21 вида *Apodemus*, объединяющих примерно 35 форм подвидового ранга и подразделяемых на 2-4 подрода [4-6].

Основные этапы видообразования *Apodemus* проходили в течение длительного периода времени (10-12 млн. лет) захватывающего весь плейстоцен вплоть до современности. При этом, существует мнение о возможности активных видо- и формообразовательных процессов лесных и полевых мышей в настоящее время [4-10]. Тот факт, что эволюция рода протекала не только весьма длительное время, но и на огромных географических пространствах, с разной скоростью и в значительной мере независимо внутри различных эволюционных ветвей, позволяет использовать данную группу как удобную природную модель для изучения целого комплекса биологических проблем, в том числе проблем видообразования и систематики малых таксонов.

Исследование филогенетических отношений внутри рода *Apodemus* привлекает внимание многих исследователей. Решение проблемы систематики этих мышей было достигнуто в последнее время благодаря привлечению современных генетических подходов. Для этих целей первоначально использовались белковые маркеры [11-32] и анализа тонкой структуры хромосом [33-34], а в последнее десятилетие акцент исследований сместился на уровень мтДНК [35-43], а также яДНК [35, 38, 41, 44-48], в частности IRBP-гена и микросателлитов. В данных работах была достаточно убедительно обоснована структура рода на уровне подродов и групп видов [49-50]. На сегодняшний момент устоявшимся можно считать представление о наличии внутри рода следующих групп подродового ранга: *Sylvaemus*, *Apodemus s.str.*, *Argenteus*, и *Gurkha*, однако, родственные отношения внутри этих групп, в особенности внутри наиболее молодой из них — *Sylvaemus*, остаются не вполне определёнными. Между исследователями не существует единства даже в отношении

правомочности видового статуса ряда форм входящих в данную группу. Последнее касается, прежде всего, многочисленных внутривидовых форм малой лесной мыши *A. uralensis*.

Малая лесная мышь впервые описана с территории Словакии под названием *Apodemus microps* Kratochvil, Rosicky 1953. При этом авторы описания уже тогда указали на возможную идентичность описываемого ими вида с лесной мышью Татари (подвиду *uralensis*) и Восточного Казахстана (подвиду *microtis*). В конце 70-х годов гипотеза более широкого распространения малой лесной мыши получила прямое подтверждение. Присутствие этого вида доказано в Малой Азии и Закавказье, а также на основании ряда интерьерных признаков предполагается и для Горного Крыма [51] Тем не менее, долгое время *Apodemus microps* не признавался отечественными систематиками и впервые в сводки по фауне млекопитающих бывшего СССР попал только в 80-е годы [52-53], после того как его присутствие было доказано в Закарпатье [54] и Молдавии [55]. Проведенное в конце 80-х начале 90-х гг. биохимическое генное маркирование географических форм лесной мыши *Apodemus sylvaticus*. [11-13, 16-17, 56] показало, что большая часть подвидов лесной мыши, описанных в России, Крыму, на Кавказе и в Центральной Азии на самом деле относятся к *Apodemus microps*. В соответствии с правилами приоритета номенклатура *A. microps* была заменена на *A. uralensis*. Поэтому все вышесказанное относится именно к этому виду.

Орлов с соавторами [3, 57] в ходе сравнительных хромосомных исследований популяций малой лесной мыши *S. uralensis* с территории Европейской России и Кавказа, выявили кариологическое своеобразие кавказских малых лесных мышей и предложили рассматривать последних в качестве

самостоятельного вида *S. ciscaucasicus*. Ареал *S. caucasicus* по данным этих же авторов [57] охватывает помимо Кавказа, также Карпаты и Балканы. Однако видовой ранг за этими формами признаётся лишь некоторыми исследователями [3, 57-60]. Корень этой давней проблемы лежит в разной оценке эволюционной и, как следствие, филогенетической значимости хромосомных маркеров (прежде всего числа и расположения С-гетерохроматиновых блоков) в качестве видовых. Данная точка зрения была подвергнута критике [10, 15, 37, 61-65], и в дальнейшем не получила поддержки [42] прежде всего, по причине высокой географической изменчивости числа гетерохроматиновых блоков. В данной ситуации, окончательное решение спора о правомочности придания кавказской форме малой лесной мыши видового статуса возможно лишь путём анализа степени генетической изоляции и масштаба генетического обмена между ними.

Известно, что результаты исследования мтДНК могут представлять не только самостоятельный интерес, но и служить хорошим тестом для проверки филогенетических гипотез основанных на других признаках. Отсутствие явления рекомбинации, вчетверо меньший по сравнению с ядерными генами эффективный размер популяции, высокая скорость эволюции и низкая вероятность гомоплазий (в коротком масштабе времени) делают такой подход оптимальным для решения поставленной задачи. Наилучшим подходом для такого анализа является исследование географического распространения митохондриальных гаплотипов цитохрома *b* в популяциях.

Таким образом, целью данной работы явилась оценка уровня генетической дивиргенции и вероятности современной или недавней генетической изоляции в паре видов *S. uralensis*/*S. ciscaucasicus* для окончательной оценки правомочности

придания последнему статуса отдельного вида. Кроме того, в данной работе мы предприняли попытку оценки популяционной структуры Западно-кавказских популяций *S.ciscaucasicus* на основе анализа фрагментов (422 п.н.) начальной части гена цитохрома b мтДНК.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Исследования проведены на серии из 10 экземпляров малых кавказских лесных мышей формы *ciscaucasicus*, отловленных в 6 пунктах на территории Краснодарского Края и Республики Адыгея к югу от р. Кубань. Как группа сравнения была использована серия из 17 особей (А.) *S. uralensis* из 7 популяций из различных областей Русской равнины (Табл. 1, Рисунок 1). Для сравнения в исследование были включены образцы, полученные от желтогорлых, *S. flavicollis* (2 экз., отловленные в окрестностях Самары) и кавказских *S. ponticus* (6 особей, добытых в Краснодарском крае) мышей. [Пара видов *A.flavicollis/A.ponticus* является по общему признанию наименее дивергировавшей среди всего рода *Arodemus* и может, таким образом, представлять хороший эталон минимальной межвидовой генетической дистанции].

К исследованию также были привлечены последовательности цитохрома b двух экз. представителей *Sylvaemus* (*S. uralensis* и *A. flavicollis*), депонированные в GenBank (Табл. 1, Рисунок 1). В качестве внешней группы использовались образцы полученные от желтогорлых и кавказских лесных мышей (9 особей) отловленные в Самарской области и Краснодарском Крае, а также последовательности цитохрома b домовый мыши из западной Европы, депонированные в GenBank.

Рисунок 1.

Места отлова материала.

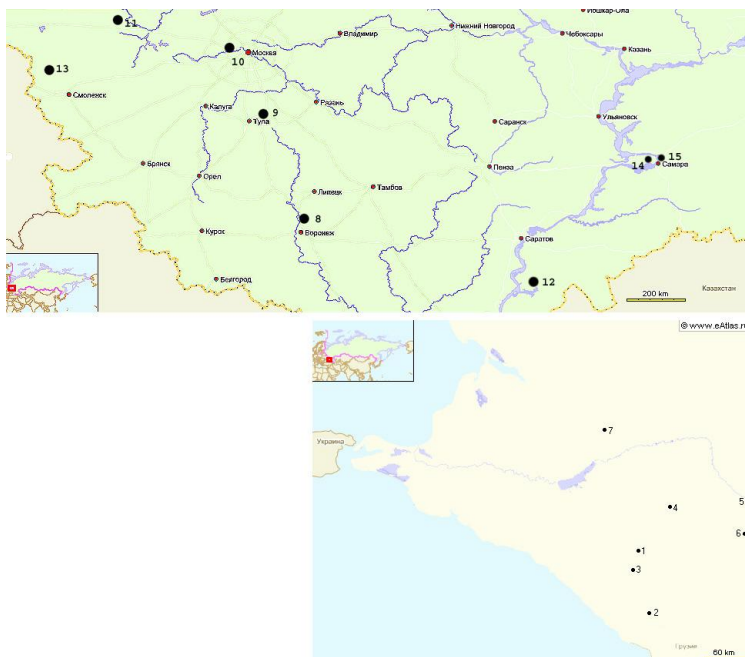


Таблица 1.

Список использованных в работе образцов.

Наименование образца	Видовая принадлежность	№ локалитета*	Локалитет	GenBank accession №
Sochi 25	<i>S.ciscaucasicus</i>	3	Краснодарский Край п. Хомышки	
Sochi 50	<i>S.ciscaucasicus</i>	1	Краснодарский Край п. Победа	
Sochi 52	<i>S.ciscaucasicus</i>	1		
Sochi 53	<i>S.ciscaucasicus</i>	1		
Sochi 79	<i>S.ciscaucasicus</i>	1		
Sochi 249	<i>S.ciscaucasicus</i>	4	Краснодарский Край п. Кожехабель	
Sochi 259	<i>S.ciscaucasicus</i>	6	Краснодарский Край п. Отрадное	
Sochi 312	<i>S.ciscaucasicus</i>	2	Краснодарский Край п. Красная Поляна	
Sochi 911	<i>S.ciscaucasicus</i>	5	Краснодарский Край Усманский р-н. д. Маламино	
Sochi 912	<i>S.ciscaucasicus</i>	5		
Krasnodar 03-174	<i>S. uralensis</i>	7	Краснодарский Край Выселковский р-н.	
Voronezh 6	<i>S. uralensis</i>	8	Воронежская обл. Верхнехавский р-н.	
Voronezh Zap 311	<i>S. uralensis</i>	8		
Tula 2	<i>S. uralensis</i>	9	Тульская обл. Новомосковский р-н. с/х Коммунар	
Tula 3	<i>S. uralensis</i>	9		
Tula 5	<i>S. uralensis</i>	9		
Tula 19	<i>S. uralensis</i>	9		
Tula 25	<i>S. uralensis</i>	9		
Moscow 03-175	<i>S. uralensis</i>	10	Московская обл. Звенигородский р-н. Биостанция МГУ	
Moscow 03-176	<i>S. uralensis</i>	10		
Moscow 03-177	<i>S. uralensis</i>	10		

Tver 52	<i>S. uralensis</i>	11	Тверская обл. Крутицкий р-н.
Saratov 3	<i>S. uralensis</i>	12	?
Saratov 7	<i>S. uralensis</i>	12	
Smolensk 04-3	<i>S. uralensis</i>	13	Смоленская обл. Нац. Парк. "Смоленское Поозерье"
Smolensk 04-7	<i>S. uralensis</i>	13	
Smolensk 04-107	<i>S. uralensis</i>	13	
Sochi 2	<i>S. ponticus</i>	3	Краснодарский Край п. Хомышки
Sochi 28	<i>S. ponticus</i>	3	
Sochi 30	<i>S. ponticus</i>	3	
Sochi 31	<i>S. ponticus</i>	3	
Sochi 39	<i>S. ponticus</i>	3	
Sochi 78	<i>S. ponticus</i>	1	Краснодарский Край п. Победа
Gzigulevsk-101	<i>S. flavicollis</i>	14	Самарская обл Жигулёвский зап-к.
Samara-60	<i>S. flavicollis</i>	15	г. Самара

*Номер соответствует обозначению точки отлова на рисунке 1.

Суммарную ДНК выделяли из печени фиксированной в 96% этаноле стандартным фенол-хлороформным методом после предварительной обработки протеиназой К [66].

Полимеразную цепную реакцию и прямое секвенирование участка гена цитохрома b проводили с помощью CycleReader™ DNA Sequencing Kit (Fermentas) в соответствии с рекомендациями производителя. Амплификацию продукта выполняли в 50 мкл. реакционной смеси содержащей 10мМ Трис-НСl (рН 8,3), 50мМ КСl, 0,01% желатина, 2,0 мМ MgCl₂, 0,2 мМ каждого из dNTP, по 0,05 мМ каждого праймера, 1u. Tag ДНК-полимеразы (Fermentas) и 0,2-0,6 мкг суммарной ДНК в качестве матрицы. Реакция проводилась на термоциклере Терцик, модель 2 (ДНК-Технология). Протокол амплификации: первичная денатурация при 95 °С — 4 минуты, затем 40 циклов с 60 секундной денатурацией при 95 °С, 40 секундным отжигом при 50 °С и 60 секундной элонгацией при 72°С вслед за которыми проводилась финальная 10 минутная элонгация при 72°С.

Фрагмент гена цитохрома *b* длиной 849 п.н. амплифицировался с использованием универсальных праймеров L-14724 (CGAAGCTTGATATGAAAAACCATCGTTG) и H-15573 (AATAGGAAGTATCATTCGGGTTTGATG) [67]. Для проведения секвенирования использовался тот же праймер L-14724, а так же праймер M101 (CTTACAGGCСТАТТТСТАGC). Суммарная длина секвенированного фрагмента составила 422 п.н. начальной части гена цитохрома *b*. Все полученные последовательности депонированы в GenBank.

Для филогенетических реконструкций были применены методы объединения ближайших соседей (NJ) и максимальной парсимонии (MP). Расчеты и построение деревьев выполнялись с помощью программы MEGA version 3.1. [68], анализ достоверности полученных деревьев выполнялся при помощи бутстреп-метода по 1000 репликаций. Матрица дивергенции гаплотипов строилась по двухпараметрическому алгоритму Кимуры (K2P) с учётом и транзиций и трансверсий и независимо от положения нуклеотида. Расчёты внутри и межгрупповых дистанций производились в этой же программной среде и при тех же настройках.

Минимальное древо эволюции гаплотипов (minimal spinning tree) было построено при помощи программы TSC 1.18. [69].

РЕЗУЛЬТАТЫ

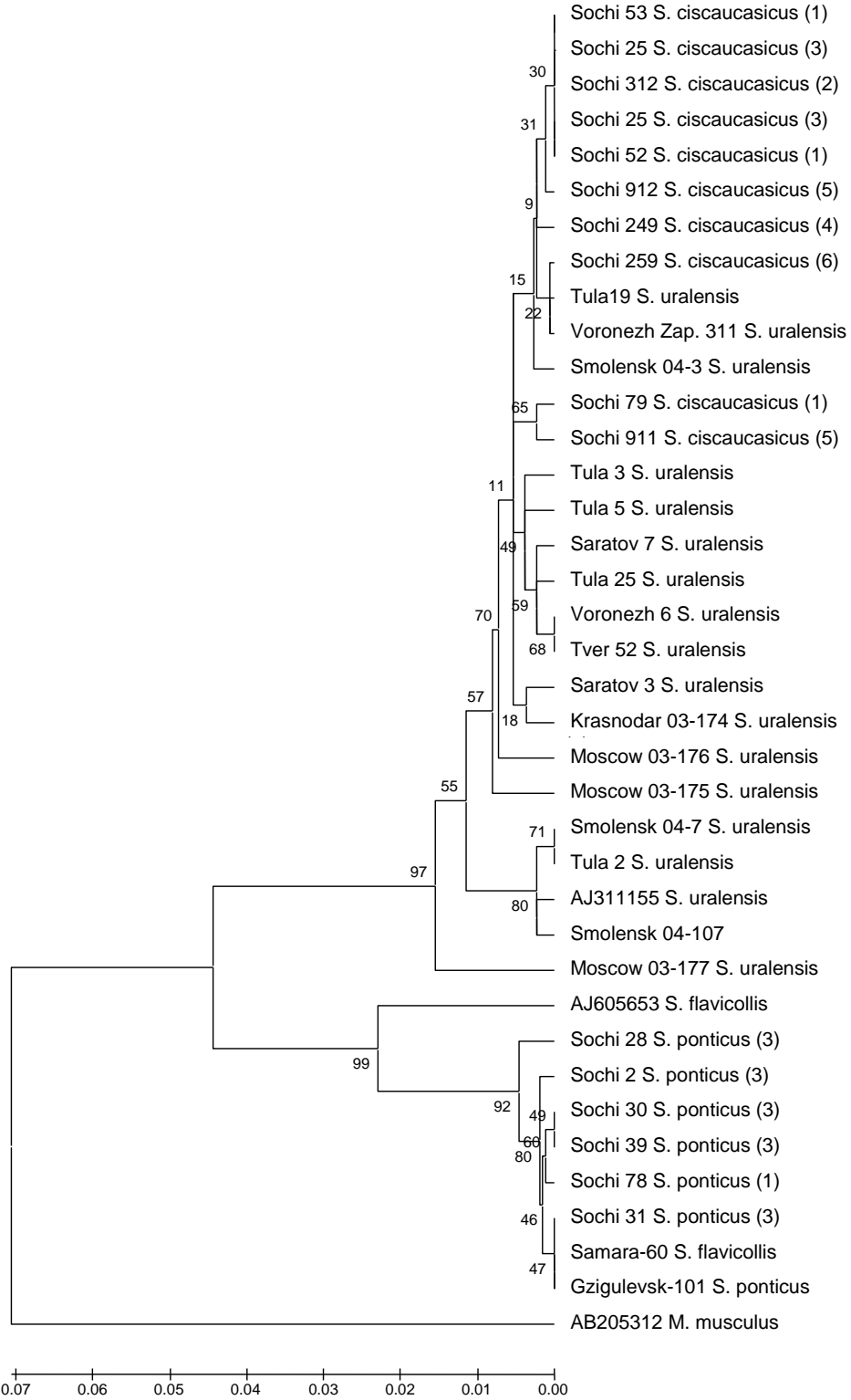
Нуклеотидный состав полученного участка гена цитохрома *b* отражает таблица 2. Как можно видеть, на исследуемом участке присутствует 84 альтернативных сайта, ещё один обнаружен у одной особи в некодирующей части

гена. Столь большая генетическая гетерогенность объясняется тем, что в исследуемую выборку была включена домовая мышь как внешняя родовая группа, а так же желтогорлые и кавказские лесные мыши как ближайшие внешние группы. Уровень генетической дифференциации внутри собственно лесных мышей значительно ниже, лишь 25 сайтов. При этом практически все они являются синонимичными заменами в третьем положении.

На основании полученных первичных нуклеотидных последовательностей были построены филогенетические деревья. Топология этих деревьев, построенных как по методу «ближайшего соседа», так и «максимальной парсимонии» были идентичны, по этому, мы приводим здесь лишь первое из них, как дающее несколько большие величины поддержки (Рисунок 2). Как можно видеть из рисунка, выборка характеризуется следующими особенностями: 1) Как и следовало ожидать, уверенным подразделением на родовом уровне. 2) Уверенным отделением ветви объединяющей лесных мышей вне зависимости от их географической принадлежности от таковой объединяющей желтогорлых мышей. 3) Совершенно гомогенным распределением особей внутри последних двух кластеров и отсутствие каких-либо региональных группировок имеющих поддержку хотябы близкую к минимально допустимой для достоверных оценок (70%). Среди лесных мышей уверенно выделяется в особый кластер с поддержкой 97% лишь единственная особь, отловленная близ Звенигорода. При этом ещё две особи, отловленные там же, отделяются от общего пула недостоверно.

Рисунок 2.

Филогенетическое древо лесных мышей *S. uralensis* / *S. ciscaucasicus* и *S. flavicollis* / *S. ponticus* по данным анализа 422 фрагмента гена цитохрома b (по методу ближайшего соседа).



* В узлах древа значения уровня поддержки (bootstrap).

Цифры в названии образцов соответствуют месту отлова в таблице 1.

Образование на филогенетическом древе общего пула с неразрешимой топологией ветвей является самой важной и наглядно демонстрируемой чертой полученного дерева для лесных мышей. В данной группе абсолютно равномерно распределяются как особи, отловленные на Кавказе (*S. ciscaucasicus*) независимо от конкретной точки отлова так и типичные представители *S. uralensis* центрально-европейских популяций. Гомогенность выборки видна и при анализе таблицы нуклеотидных замен. В исследованной части гена цитохрома *b* нет ни одного альтернативного сайта, замена в котором отражала бы географическое положение популяции. То есть в выборке отсутствуют любые следы географической подразделённости.

То же самое, в принципе можно сказать и про исследованную выборку желтогорлых и кавказских лесных мышей которые также образуют единую гомогенную группу, уровень генетической гетерогенности внутри которой за исключением референтной особи из Западной Европы ещё ниже нежели в группе лесных мышей. Средние внутригрупповые и межгрупповые генетические дистанции внутри различных географических и видовых группировок исследуемых мышей приведены в таблицах 3 и 4. Как видно из таблицы 3, средние внутригрупповые генетические дистанции d , рассчитанные по 2-параметрическому алгоритму Кимуры в Кавказских популяциях мышей минимум втрое ниже, нежели в Европейских, что говорит о некоторой обеднённости генофонда. Последнее может косвенно указывать на генетическую обособленность исследуемых популяций, но так же может отражать и факт инсуляризации части популяции в ближайшем геологическом прошлом. Одновременно, межгрупповые дистанции в соответствующих парах видов (*S.*

uralensis/S. ciscaucasicus и S. flavicollis/ S. ponticus) невелики и сопоставимы с таковыми внутри данных групп, что может указывать на неправомерность группового деления. И, наконец, проведённый тест Таямы на нейтральность дал значение $D = -2.157$, ($p < 0.01$), что указывает на значительную недавнюю или современную популяционную экспансию, отсутствие эффекта прохождения через «бутылочное горлышко» что так же часто может указывать на отсутствие строгой географической подразделённости.

Таблица 3

«Средние внутригрупповые генетические дистанции в популяциях лесных мышей, Kimura 2-parameter, рассчитанные по 400 п.н. отрезку гена цитохрома b.»

	d	S.E.
S. ponticus	0.0053	0.0021
S. flavicollis	0.0315	0.0075
S. uralensis	0.0179	0.0038
S. ciscaucasicus	0.0062	0.0021

Таблица 4.

«Средние межгрупповые дистанции между географическими группировками лесных мышей. Kimura 2-parameter, рассчитанные по 422 п.н. участку гена цитохрома b.»

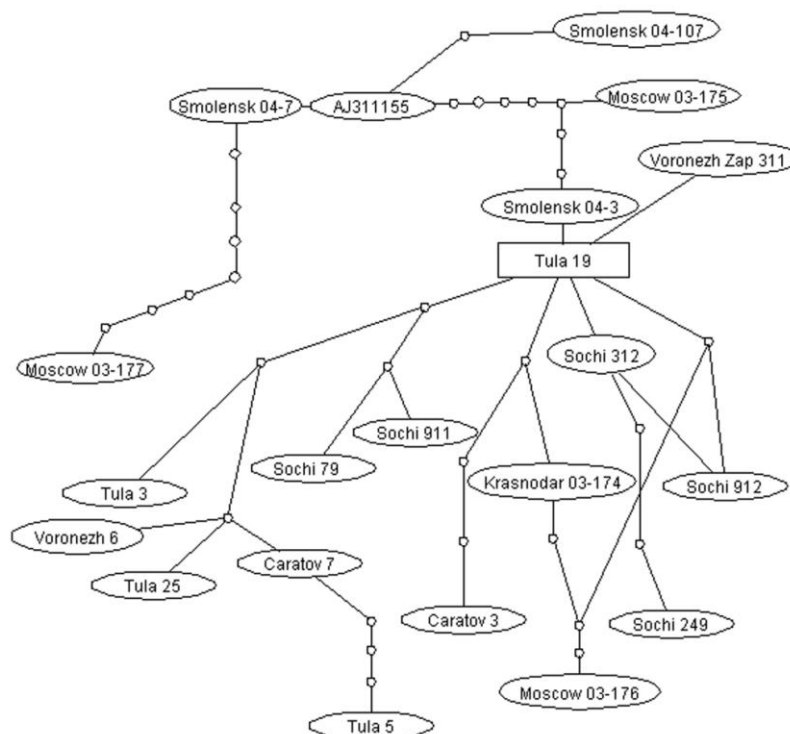
	[1]	[2]	[3]	[4]
[1] S.ponticus		0.0041	0.0144	0.0153
[2] S.flavicollis	0.0177		0.0140	0.0150
[3] S.uralensis	0.0860	0.0893		0.0036
[4] S.ciscaucasicus	0.0900	0.0935	0.0152	

*Слева внизу таблицы значения d, в справа верху соответствующие значения S.E.

Наилучшим методом проверки гипотезы о наличии/отсутствии той или иной степени генетической обособленности части популяции, по нашему мнению, является построение минимального пространственного дерева/сети гаплотипов (minimal spinning tree/net). Метод ближайшего соседа, наиболее общепотребимый сейчас метод филогенетического анализа, строит топологию дерева исходя из матрицы средних генетических дистанций, однако, такой подход

деперсонифицирует индивидуальные образцы и по этому полученное древо не отражает возможную последовательность эволюционных событий, приведшую к появлению того или иного выявленного гаплотипа, но только меру дистанций между ними. То есть, часто мы не можем исходя из этого метода, найти все имеющиеся альтернативные независимые эволюционные филумы среди общей выборки/популяции. А именно их нахождение может являться основой для выделения тех или иных систематических категорий. Этого недостатка лишён метод цепей Маркова, реализуемый при построении минимальных пространственных деревьев, позволяющий проследить всю серию элементарных эволюционных событий приведших к наблюдаемому генетическому разнообразию. Применение этого метода позволило построить пространственную сеть, приведённую на рисунке 3.

Рисунок 3.
Минимальная пространственная сеть гаплотипов цитохрома b лесных мышей



* Дерево построено исходя из 95% уровня достоверности, гаплотипы имеющие неразрешённые замены из рассмотрения исключены. Пустые круги означают элементарное эволюционное событие — нуклеотидную замену.

Прежде всего, программа на 95% уровне значимости уверенно отделяет внешние группы (*M. musculus* и *S. flavicollis/S. ponticus*) от *S. uralensis/S. ciscaucasicus* помещая их в разные схемы. Здесь мы приводим лишь схему для последней группы, поскольку прочие представлены недостаточным числом особей и брались исключительно как группы сравнения. Из схемы видно, что в популяции прослеживается образование трёх филогенетических ветвей имеющих в качестве предкового гаплотип мтДНК особи Тула 19. Одна из них, наиболее дивергировавшая, последовательно включает часть особей отловленных в Подмосковье и Смоленской области. Вторую образуют особи из под Тулы, Воронежской области, один из образцов из Саратовской области и 2 образца из

Кавказского региона. Третью, представляющую собой не единичный филум а сеть, формируют бóльшая часть особей с Кавказа вместе с единичными представителями из Московской и Саратовской областей и Краснодарского Края. Сравнение данной схемы с ранее рассматриваемым филогенетическим древом позволяет подтвердить ранее сделанное предположение о том, что кавказские представители малых лесных мышей не представляют собой отдельного филума, пусть даже и близкородственного европейским популяциям, а являются частью более широкой популяционной системы *S. uralensis*. Более того, данная популяционная система не может быть охарактеризована как серия географических популяций, мы видим сосуществующих в рамках практически любой исследованной популяции представителей принадлежащих к различным филогенетическим ветвям. Последнее говорит о широком генетическом обмене и отсутствии заметных следов современной или же эволюционно недавней генетической изоляции.

ОБСУЖДЕНИЕ.

Совокупность полученных данных позволяет нам достаточно аргументированно говорить о неправомерности придания кавказским популяциям малой лесной мыши «*S. ciscaucasicus*» статуса отдельного вида. Полученные данные указывают на генетическое единство внутри популяций малой лесной мыши *S. uralensis* на исследуемой (достаточно значительной) части ареала. Несмотря на вероятно имеющуюся в настоящее время [] географическую разобщённость Европейских и Кавказских популяций данного вида, следов генетической изоляции данных популяций не наблюдается. Кавказские популяции *S. uralensis* являются лишь несколько обеднённым вариантом

восточноевропейских. На исследуемом материале нам удалось показать, что в данном регионе присутствуют следы двух из трёх выявленных внутри данного вида филогенетических линий. Здесь отсутствуют следы лишь одной единственной линии, по-видимому, западного происхождения и, вероятно, более древней.

При всём при этом, нам не удалось выявить никаких следов географической подразделённости популяций как на пространстве Русской равнины, (что представлялось вполне возможным в силу отсутствия явных географических преград для распространения), так и для кавказских популяций, для которых это предположение казалось вполне вероятным. По всей видимости, географическая структура этих популяций в недавнее время подвергалась, а возможно подвергается и в историческое время, многократным явлениям популяционной экспансии со стороны более северных европейских популяций. Явные следы этого обмена, как в одну, так и в другую сторону, мы можем наблюдать.

Одновременно, нельзя отрицать, что кавказские популяции *S. uralensis* имеют достаточно явные хромосомные маркеры, (прежде всего увеличенное число прицентромерных С-блоков) позволяющие говорить о их своеобразии [9, 57-58, 63]. Это своеобразие и его географический аспект позволяет нам рекомендовать использование эпитета «*ciscaucasicus*» не в качестве видového, а для обозначения географической формы малой лесной мыши *S. uralensis* населяющей Кавказ. Вопрос о правомочности придания данной категории статуса подвида может быть решён положительно, но требует дальнейших исследований, прежде всего направленных на установление границ ареала данной формы,

которые (особенно северные) в настоящее время известны весьма приблизительно.

В общих чертах, вышесказанное может относиться и к кавказской форме желтогорлой мыши. К сожалению, в данной работе объём обследованного материала по данной паре видов и его географическая приуроченность не позволяют утверждать это вполне уверенно, но выявляемая при помощи филогенетического анализа абсолютно идентичная вышеописанной картина объединения в один кластер как восточноевропейских, так и кавказских экземпляров позволяет предположить, что на более представительном материале факт их фактического единства может быть показан вполне явно.

ЛИТЕРАТУРА

1. Corbet G.B. The Mammals of the Palearctic Region: A taxonomic review. London and Ithaca, NY, British Museum (Natural History), Cornell University Press. 1978. 230 p.
2. Corbet G.B., Hill J.E. The Mammals of the Indomalayan region: A systematic review. London: Oxford University Press. 1992
3. Orlov V.N., Bulatova N.Sh., Nadjafova R.S., Kozlovsky A.I. Evolutionary classification of European wood mice of the subgenus *Sylvaemus* based on allozyme and chromosom date. // Bonn. Zool. Beitr. 1996. 46. p. 191-202.
4. Громов И.М., Баранов Т.И. Каталог млекопитающих СССР. Л.: Наука, 1981. 455 С.
5. Павлинов И.Я., Яхонтов Е.Л., Агаджанян А.К. Млекопитающие Евразии. I. Rodentia. М.: Изд-во МГУ, 1995. 117 С.
6. Mammalia species of the World. // Eds. Wilson D.E., Reader D.M. 2-nd ed. Washington, London: Smithsonian Inst. Press. 1993. 1206 P.
7. Воронцов Н.Н., Боескоров Г.Г., Межжерин С.В., и др. Систематика лесных мышей подрода *Sylvaemus* Кавказа (Mammalia, Rodentia, Apodemus) // Зоол. журн. 1992. Т. 73. №3. с. 119-131.
8. Filippucci M.G., Simson S., Nevo E. Evolutionary biology of the genus *Apodemus* in Israel: Allozymic and biomethric analysis with description of a new species: *Apodemus hermanensis* (Rodentia, Muridae). // Boll. Zool. 1989. V. 56. P. 361-376.
9. Орлов В.Н., Козловский А.И., Наджафова Р.С., Булатова Н.Ш. Хромосомные диагнозы и место генетических таксонов в эволюционной классификации лесных мышей подрода *Sylvaemus* Европы (*Apodemus*, Muridae, Rodentia). // Зоол. журн. 1996. Т. 75. №1. с. 88-102.

10. Челомина Г.Н. Молекулярная филогения лесных и полевых мышей рода *Apodemus* (Muridae, Rodentia) по данным рестрикционного анализа суммарной яДНК. // Генетика, 1998, Т. 34, №9. с. 1286-1292.(Chelomina G.N. Molecular Phylogeny of forest and field mice of the genus *Apodemus* (Muridae, Rodentia) based on the data on restriction analysis of total nuclear DNA. // Rus. J. Genetics. 1998. V. 34. № 9 P.1286-1292.)
11. Межжерин С.В. Генетическая дивергенция лесных мышей подрода *Sylvimus*. // Доклады АН СССР. 1987. Т. 286. №5. С.1255-1257.
12. Межжерин С.В. Аллозимная изменчивость и генетическая дивергенция лесных мышей подрода *Sylvaemus* (Ognev et Vorobiev). // Генетика. 1990. Т. 26, № 8. С. 1046-1054.
13. Межжерин С.В. Генетические связи и видовая принадлежность лесной мыши (Rodentia, Muridae, *Sylvaemus*) Памиро-Алая. // Известия РАН. Сер. биол. 1996 Т. 30, № 1. С. 30-38.
14. Межжерин С.В. Генетическая дифференциация и филогенетические связи мышей – Muridae Палеарктики // Генетика. 1997а Т. 33. №1. С. 78-86.
15. Межжерин С.В. Систематическая ревизия мышей рода *Apodemus* Каур, 1829 (Rodentia, Muridae). // Вестник зоологии. 1997б. № 4. С.29-41.
16. Межжерин С.В., Михайленко А.Г. О видовой принадлежности *Apodemus sylvaticus tscherga* (Rodentia, Muridae) Алтая // Вестник зоологии. 1991. № 3. С. 35-43.
17. Воронцов Н.Н., Межжерин С.В., Ляпунова Е.А., Ахвердян М.Р., Боескоров Г.Г. Генетическая дифференциация видов-двойников лесных мышей (*Sylvaemus*) Кавказа и их диагностика // Доклады АН СССР. 1989. Т. 309. № 5. С. 1234-1238.
18. Воронцов Н.Н., Боескоров Г.Г., Межжерин С.В., Ляпунова Е.А., Кандауров А.С. Систематика лесных мышей подрода *Sylvaemus* Кавказа (Mammalia, Rodentia, *Apodemus*). // Зоол. журн. 1992. Т. 71. № 3 . с.119 – 131.
19. Лавренченко Л.А., Лихнова О.П. Аллозимная и морфологическая изменчивость трех видов лесных мышей (Rodentia, Muridae, *Apodemus*) Дагестана в условиях симбиотопии. // Зоол. журн. 1995. Т. 74. № 5. С. 107-119.
20. Gemmeke H. Protein variation bei Zweigwaldmausen (*Apodemus microps* Kratochvil und Rocicky, 1952). // Z. Säugetierkunde. 1983. V. 48. N. 1. S. 33-38.
21. Filippucci M.G., Simson S., Nevo E. Evolutionary biology of the genus *Apodemus* in Israel: Allozymic and biomethric analysis with description of a new species: *Apodemus hermanensis* (Rodentia, Muridae). // Boll. Zool. 1989. V. 56. P. 361-376.
22. Filippucci M.G. Allozyme variation and divergence among European, Middle Eastern, and North African species of the genus *Apodemus* (Rodentia, Muridae). // Isr. J. Zool. 1993. V. 43. N 3. P. 427-430.

23. Filippucci M.G., Storch G., Macholán M. Taxonomy of the genus *Sylvaemus* in western Anatolia — morphological and electrophoretic evidence (Mammalia, Rodentia, Muridae). // *Senck. Biol.* 1996. 75. p. 1-14.
24. Engel W., Vogel W., Voiculescu L., Rogers H., Zenzes M., Bender K. Cytogenetic and biochemical differences between *Apodemus sylvaticus* and *Apodemus flavicollis* possibly responsible for the failure to interbreed. // *Comp. Physiol. Biochem.* 1973. 44B. p. 1165-1173.
25. Benmehdi F., Britton-Davidian J., Thaler L. Premier apport de la génétique biochimique des populations à la systématique des mulots de France Continentale et de Corse. // *Bioch. Genet. Evol.* 1980. 8. P. 309-315.
26. Csaikl F., Engel W., Schmidtke J. On the biochemical systematics of three *Apodemus* species. // *Comp. Bioch. Physiol.* 1980. 65. p. 411-414.
27. Gemmeke H. Protein variation und taxonomie in der gattung *Apodemus* (Mammals, Rodentia). // *Mammalian Biology*, 1980. 45. p. 248-365.
28. Fraguédakis S.E., Chondropoulos B.R., Lykakis J.J., Ondrias J.C. Taxonomic problems of wood mice, *Apodemus* ssp, of Greece approved by electrophoresis and immunological methods. // *Mammalia*. 1983. 47. p. 333-337.
29. Britton-Davidian J., Vahdati M., Benmehdi F., Gros P., Nance V., Croset H., Guerassimov S., Triantaphyllidis C. Genetic differentiation in four species of *Apodemus* from Southern Europe: *A. sylvaticus*, *A. flavicollis*, *A. agrarius* and *A. mystacinus* (Mammalia, Rodentia). // *Mammalian Biology*. 1991. 56. p. 25-31.
30. Hartl G.B., Suchentrunk F., Willing R., Markowski J., Ansorge H. Inconsistency of biochemical evolutionary rates affecting allozyme divergence within the genus *Apodemus* (Muridae, Mammalia). // *Biochem. Syst. Ecol.* 1992. 20. p. 363-372.
31. Vapa L., Karanovich I., Radovich D., Purger J., Bokorov M., Genetic distances between three species of the genus *Apodemus* Kaup, 1829. // *Proc. Nat. Sc. Matica Srpska Novi Sad*. 1995. 88. p. 27-37.
32. Macholán M., Filippucci M.G., Benda P., Frynta D., Sadlova J. Allozym variation and systematics of the genus *Apodemus* (Rodentia, Muridae) in Asia Minor and Iran. // *J. Mammology*. 2001. 82. p. 799-813.
33. Козловский А.И., Наджафова Р.С., Булатова Н.Ш. Цитогенетический hiatus между симпатрическими формами лесных мышей Азербайджана. // Доклады АН СССР. 1990. Т. 315, №1. С.219-222.
34. Bulatova N.Sh., Nadjafova R.S., Kozlovsky A.I. Cytotaxonomic analysis of species of the genera *Mus*, *Apodemus* and *Rattus* in Azerbaijan. // *Z. zool. Syst. evolut-forforsch.* 1991. B. 29. S. 139-153.
35. Michaux J.R., Filippucci M.G., Libois R.M., Fons R., Matagne R.F., Biogeography and taxonomy of *Apodemus sylvaticus* (the woodmouse) in the Tիրrhenian region: enzymatic variation and mitochondrial DNA restriction pattern analyses. // *Heredity*. 1996a. 76. p. 268-277.
36. Michaux J.R., Libois R.M., Fons R., Diferénciation génétique et morphologique du moulot, *Apodemus sylvaticus*, dans le bassin méditerranéen occidental. // *Vie Milieu*. 1996b. 46. p. 193-203.
37. Челомина Г.Н., Сузуки Х., Сучия К., Мориваки К., Ляпунова Е.А., Воронцов Н.Н. Секвенирование гена цитохрома b мтДНК и реконструкция матриархальных связей лесных и полевых мышей рода *Apodemus* (Muridae,

- Rodentia). // Генетика. 1998. Т. 34. №5. с. 650-661. (Chelomina G.N., Suzuki H., Tsuchiya K., Moriwaki K., Lyapunova E.A., and Vorontsov N.N. Sequencing of the mtDNA cytochrome *b* gene and reconstruction of the maternal relationships of wood and field mice of the genus *Apodemus* (Muridae, Rodentia). // Rus. J. Genetics. 1998. V. 34. № 5. P. 650-661.)
38. Michaux J.R., Libois R.M., Romalinho M.G., Maurois C. On the mtDNA restriction patterns variation of the Iberian wood mouse (*Apodemus sylvaticus*), comparison with other west Mediterranean populations. // *Hereditas*. 1998. 129. p. 187-194.
 39. Martin Y., Gerlach G., Schlötterer C., Meyer A. Molecular phylogeny of European muroid rodents based on complete cytochrome *b* sequences. // *Mol. Phyl. Evol.* 2000. 16. p. 37-47.
 40. Serizawa K., Suzuki H., Tsuchiya K. A phylogenetic view on species radiation in *Apodemus* inferred from variation of nuclear and mitochondrial genes. // *Biochem. Gen.* 2000. 38. p. 27-40.
 41. Libois R.M., Michaux J.R., Romalinho M.G., Maurois C., Sarà M. On the origin and systematics of the northern African wood mouse (*Apodemus sylvaticus*) population: a comparative study of mtDNA restriction pattern. // *Can. J. Zool.* 2001. 79. p. 1503-1511.
 42. Reutter B.A., Petit E., Brünner H., Vogel P. Cytochrome *b* haplotype divergences in West European *Apodemus*. // *Mammalian Biology*. 2003. v. 68. p. 153-164.
 43. Bogdanov A.S. Chromosome differentiation of the pygmy wood mouse *Sylvaemus uralensis* population in the eastern part of its range. // *Entomol. Rev.* 2001. Vol. 81. suppl. №2 p. 303-314.
 44. Илларионова Н.А., Потапов С.Г., Орлов В.Н. ДНК-полиморфизм популяций малых лесных мышей (*Apodemus uralensis*), выявляемый методом РАПД ПЦР. // Бюлл. МОИП, отд. Биологическое. 2005. Т. 110, выпуск 4. с. 78-80.
 45. Michaux J.R., Chevret P., Filippucci M.G., Macholán M. Phylogeny of the genus *Apodemus* with a special emphasis on the subgenus *Sylvaemus* using the nuclear IRBP gene and the mitochondrial markers: cytochrome *b* and 12S rRNA. // *Mol. Phyl. Evol.* 2002. v. 23. p. 123-136.
 46. Gockel J., Harr B., Schlötterer C., Arnold W., Gerlach G., Tautz D. Isolation and characterization of microsatellite loci from *Apodemus flavicollis* (Rodentia, Muridae) and *Clethrionomys glareolus* (Rodentia, Cretetidae). // *Mol. Ecol.* 1997. 6. p. 597-599.
 47. Makova K.D., Patton J.C., Krysanov E. Yu., Chesser R.K., Baker R.J. Microsatellite markers in wood mouse and striped field mouse (genus *Apodemus*). // *Mol. Ecol.* 1998. v. 7. p. 247-255.
 48. Stepan S.J., Adkins R.M., Spinks R.Q., Hale C. Multigene phylogeny of the Old World mice, Murinae, reveals distinct geographic lineages and the declining utility of mitochondrial genes compared to nuclear genes. // *Mol. Phyl. Evol.* 2005. v.37. p. 370-388.
 49. Filippucci M.G., Macholán M., Michaux J.R. Genetic variation and evolution in the genus *Apodemus* (Muridae, Rodentia). // *Biol. J. Linn. Soc.* 2002. v. 75, p. 395-419.

50. Musser G.G., Brother E.M., Carleton M.D., Hutterer R. Taxonomy and distributional records of Oriental and European *Apodemus*, with a review of the *Apodemus/Sylvaemus* problem. // *Bonn. Zool. Beitr.* 1996. v. 46. 143-190.
51. Штейнер Г.М. систематическое положение и географическое распространение *Apodemus microps* Kratochvil et Rosicky // *Зоол. журн.* 1979. Т.58, №9. С. 1430-1432.
52. Громов И.М., Виноградов Б.С. Краткий определитель грызунов фауны СССР. 2-е изд. Л.: 1984. 139 с.
53. Павлинов И.Я., Россолимо О.Л. Систематика млекопитающих СССР. Изд-во Московского ун-та, 1987. 282 с.
54. Полушина Н.А., Вознюк М.Н. Новые данные по *Apodemus microps* Krat. et Ros. территории СССР // *Грызуны. Мат-лы 5 Всес. Совещ. М.: Наука.* 1980. С. 37-38.
55. Мунтяну А.И., Савин А.И. Морфологическая характеристика мышей рода *Apodemus* Каур (1829) Молдавии // *Адаптация птиц и млекопитающих к антропогенному ландшафту.* Кишинев: 1981. С. 66-79.
56. Межжерин С.В., Зыков А.Е. Генетическая дивергенция и аллозимная изменчивость мышей рода *Apodemus* s. lato (Muridae, Rodentia) // *Цитология и генетика.* 1991. Т. 25. № 4. С. 51-59.
57. Orlov V.N., Bulatova N.Sh., Nadjafova R.S., Kozlovsky A.I. Evolutionary classification of European wood mice of the subgenus *Sylvaemus* based on allozyme and chromosom date. // *Bonn. Zool. Beitr.* 1996. 46. p. 191-202.
58. Баскевич М.И., Малыгин В.М. Кариотип как маркер меж- и внутривидовой варибельности у грызунов носителей природноочаговых инфекций в Кавказском регионе. // *Териологические исследования, 2003.* №4 с. 5-12.
59. Баскевич М.И., Потапов С.Г., Окулова Н.М., и др. Сравнение сперматозоидов у 6 видов мышей рода *Apodemus* (Rodentia, Muridae) Восточной Европы и Закавказья. // *Зоол. журн.* 2004а. Том. 83. №6. С. 725-732.
60. Баскевич М.И., Потапов С.Г., Окулова Н.М., Балакирев А.Е. Диагностика мышей рода *Apodemus* (Rodentia, Muridae) в западной части Большого Кавказа в условиях симбиотопии. // *Зоол. журн.* 2004б. Том 83. №10 с. 1261-1269
61. Богданов А.С., Розанов Ю.М. Варибельность размера ядерного генома у малой лесной мыши *Sylvaemus uralensis* (Rodentia, Muridae). // *Генетикаю* 2005. Том 41. № 10. с. 1123-1129. (Bogdanov A.S., Razanov Yu. M. Variability in size of the Nuclear genome in pigmy wood mouse *Sylvaemus uralensis* (Rodentia, Muridae). // *Russian J. Genetics.* 2005. V. 41. № 10, pp. 1123-1129.
62. Bogdanov A.S. Chromosome differentiation of the pygmy wood mouse *Sylvaemus uralensis* population in the eastern part of its range. // *Entomol. Rev.* 2001. Vol. 81. suppl. №2 p. 303-314.
63. Челомина Г.Н., Павленко М.В., Картавецова И.В., и др. Генетическая дифференциация кавказской лесной мыши: Сравнение изозимной, хромосомной и молекулярной дивергенции. // *Генетика.* 1998. Том. 34. №2 с. 151-162. (Chelomina G.N., Pavlenco M.V., Kartavtseva I.V., Boeskorov G.G., Lyapunova E.A., and Vorontsov N.N. Genetic differentiation of Caucasian

- wood mice: Comparison of isosimic, chromosomal and molecular divergence. // Rus. J. Genetics. 1998. V. 34. №2 P. 151-162.)
64. Картавцева И.В. Кариосистематика лесных и полевых мышей (Rodentia, Muridae). В кн. Кариосистематика лесных и полевых мышей (Rodentia, Muridae). Владивосток. Дальнаука. 2002. 256 с.
 65. Богданов А.С. Аллозимная вариация малой лесной мыши *Sylvaemus uralensis* (Rodentia, Muridae) и оценка дивергенции их хромосомных форм. // Генетика. 2004. Том. 40 №8 с.897-909.
 66. Маниатис Т., Фрич Э., Сэмбрук Дж. Молекулярное клонирование. М.: Мир, 1984. 479 с.
 67. Kocher T.D., Thomas W.K., Meyer A., Edwards S.V., Pääbo S., Villablanca F. & Wilson A. Dynamics of mitochondrial DNA evolution in animals: amplification and sequencing with conserved primers. Proceedings of National Academy of Science USA. 1989, V. 86, P. 6196-6200.
 68. Clement, M., D. Posada and K. A. Crandall TCS: a computer program to estimate gene genealogies. Molecular Ecology 2000. v. 9 (10): 1657-1660.
 69. S Kumar, K Tamura, and M Nei MEGA3: Integrated software for Molecular Evolutionary Genetics Analysis and sequence alignment. Briefings in Bioinformatics. 2004. v. 5:150-163.