

УДК 575.174.015.3:599.323.4:591.9(470.62)

**К ВИДОВОМУ СОСТАВУ, РАСПРОСТРАНЕНИЮ
И ЭКОЛОГИИ ПОЛЁВОК (MAMMALIA, CRICETIDAE, MICROTINA)
СЕВЕРО-ЗАПАДНОГО КAVKAZA**

**А. Е. Балакирев¹, Т. А. Миронова¹, Л. А. Хляп¹,
Л. Е. Василенко², Н. М. Окулова¹**

¹ *Институт проблем экологии и эволюции им. А. Н. Северцова РАН
Россия, 117071, Москва, Ленинский просп., 33
E-mail: natmichok@mail.ru*

² *Сочинское противочумное отделение Причерноморской противочумной станции
Россия, 354000, Сочи, Тоннельная, 19
E-mail: vasilenko_mila@mail.ru*

Поступила в редакцию 11.05.16 г.

К видовому составу, распространению и экологии полёвок (Mammalia, Cricetidae, Microtina) Северо-Западного Кавказа. – Балакирев А. Е., Миронова Т. А., Хляп Л. А., Василенко Л. Е., Окулова Н. М. – Проведено молекулярно-генетическое типирование полёвок из окрестностей кордона Пслух (юг Кавказского государственного заповедника), Красной Поляны и из заповедника «Утриш» (полуостров Абрау). На основании нуклеотидной последовательности митохондриального гена цитохрома *b* полёвок из Красной Поляны и кордона Пслух следует отнести к малоазийским (*Chionomys roberti*), а зверьков из Утриша – к восточноевропейским полёвкам (*Microtus rossiaemeridionalis*). Малоазийские полёвки принадлежат к северокавказской филогенетической ветви вида. Анализ параметров тела полёвок из Красной Поляны и Лазаревского района (без молекулярного обследования) показал, что эти зверьки, скорее всего, также относятся к малоазийским полёвкам (а не к гудаурским, как ошибочно считалось ранее). Приведены некоторые сведения по экологии малоазийских полёвок в регионе.

Ключевые слова: малоазийская, восточноевропейская полёвка, филогеография, cyt**b**, размеры тела, экология.

On the specific composition, distribution and ecology of voles (Mammalia, Cricetidae, Microtina) in the North-Western Caucasus. – Balakirev A. E., Mironova T. A., Khlyap L. A., Vasilenko L. E., and Okulova N. M. – Molecular-genetic typing was done for voles in the vicinity of the Pslukh forest station (the south of the Caucasus nature reserve), the Krasnaya Polyana, and the Utrish nature reserve (the Abrau peninsula). Based on the nucleotide sequence of the mitochondrial cytochrome *b* gene, the voles from the Krasnaya Polyana and Pslukh station were attributed to Robert's snow vole (*Chionomys roberti*), whereas the animals from the Utrish nature reserve belong to the Eastern-European vole (*Microtus rossiaemeridionalis*). Robert's snow voles belong to the Northern Caucasian phylogenetic branch of the species. Our analysis of body measurements of the voles from the Krasnaya Polyana and Lazarevsky district (without molecular examination) has shown that these animals most probable also belong to Robert's snow voles rather than to the Gudaur snow voles as they were erroneously attributed earlier. Data on the ecology of Robert's snow voles in the region are presented.

Key words: Robert's snow vole, Eastern-European vole, phylogeography, cyt**b**, body measurements, ecology.

DOI: 10.18500/1684-7318-2017-1-14-23

ВВЕДЕНИЕ

На Северо-Западном Кавказе обитают несколько видов полёвок подтрибы *Microtina* Miller, 1896: снеговая (*Chionomys nivalis* Martins, 1842), гудаурская (*C. gud* Satunin, 1909), малоазийская (*C. roberti* Thomas, 1906), обыкновенная (*Microtus arvalis* Pallas, 1778), восточноевропейская (*M. rossiaemeridionalis* Ognev, 1924), дагестанская (*Terricola daghestanicus* Shidlovsky, 1919) и кустарниковая (*T. majori* Thomas, 1906). В последние годы в отечественной литературе появился ряд публикаций, посвященных систематике, экологии и медицинскому значению этих видов (Окулова и др., 2005; Ткаченко и др., 2005; Баскевич и др., 2007, 2015; Сижажева, Дзуев, 2011; Абрамсон, Лисовский, 2012; Банникова и др., 2013 и т.д.). Однако в некоторых случаях возникают трудности в их диагностике.

В ходе многолетней работы по изучению природных очагов болезней зоологами Сочинской противочумной службы было выявлено широкое присутствие полёвок рода *Chionomys* в средне- и высокогорьях к югу от Кавказского заповедника (1978 – 1983 гг. в районе перевалов Аишхо) и на южных границах заповедника (кордон Пслух). В небольшом количестве полёвки этого рода были обнаружены на причерноморском низкогорье в окрестностях аула Наджиги (Лазаревский район). Рядом авторов (Емельянов и др., 1983; Белявцева, Текнеджян, 1983; Окулова и др., 2005; Ткаченко и др., 2005 и т. д.) они были отнесены к гудаурским полёвкам. Для уточнения диагноза этих зверьков, а также полёвок, обнаруженных в заповеднике «Утриш» (Хляп и др., 2015), мы провели генетическое типирование зверьков из этих мест. Полученные результаты дополнены некоторыми морфометрическими и экологическими особенностями исследуемых полёвок.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Экологические материалы и образцы тканей на генетическое типирование были собраны по стандартным методикам. Тотальную геномную ДНК выделяли из фиксированной этанолом печени методом фенол-хлороформной депротеинизации после обработки гомогената тканей протеиназой K (Sambrook et al., 1989). Полную последовательность митохондриального гена цитохрома *b* (1140 пн) амплифицировали с универсальной парой праймеров подобранной для грызунов H15915R и CytbRglu (Kocher et al., 1989; Irvin et al., 1991). Реакцию амплификации (40 циклов) проводили на ДНК-амплификаторе Mastercycler nexus gradient («Eppendorf», Germany) по следующему протоколу: денатурация при температуре 94°C в течение 40 с; отжиг при температуре 56°C – 1 мин; синтез при температуре 72°C – 1 мин. Предварительная денатурация – 3 мин при 94°C, финальная элонгация – 5 мин при 72°C. Чтение нуклеотидной последовательности полученных ПЦР-продуктов (по обеим цепям) осуществлялось на секвенаторе ABI PRISM 3730xl Genetic Analyzer (Applied Biosystems, USA) с использованием набора реагентов BigDye® Terminator v3.1 Cycle Sequencing Kit в соответствии с протоколом производителя. Полученные последовательности зарегистрированы в базе данных Генбанка (номера см. в табл. 1).

Исследуемая выборка составила 17 образцов из 3 локалитетов Северо-Западного Кавказа. Были секвенированы образцы от 8 полёвок, отловленных в 2014 г. в заповеднике «Утриш» и 9 полёвок, отловленных в 2012 г.: 2 близ кордона

Пслух и 7 – в окрестностях Красной Поляны. Перечень образцов, географические локалитеты, шифры проб и их номера в Генбанке приведены в табл. 1. Для целей сравнительной филогеографии были привлечены 22 последовательности гена цитохрома *b* из базы Генбанка, представляющие все известные на сегодня филогенетические линии этих видов (Банникова и др., 2013; Baker et al., 1996; Jaarola et al., 2004; Yannic et al., 2012).

Таблица 1

Места отлова полёвок, подвергнутых генетическому типированию

№	Место, биотоп, высота над уровнем моря	Широта, долгота	Кол-во особей	Шифр проб (№ на рисунке)	№ в Генбанке
1	Кордон Пслух, лес в пойме реки, 1160 м	43.39° с.ш., 40.24° в.д.	2	12–193; 12–194	KU958004; KU958005
2	Пос. Красная Поляна, лес в пойме р. Бешенка, 900 м	43.42° с.ш., 40.10° в.д.	9	12–85; 12–86; 12–249; 355; 558; 560, 663	KU958003; KU958002 KU958006; KU958007; KU958008; KU958009; KU958010
3	Заповедник «Утриш», урочище Сухой Лиман, влажные луга, 300 м	44.76° с.ш., 37.46° в.д.	8	12Ch–16Ch, 19Ch–21Ch	12Ch KU957994; 13Ch KU957995; 14Ch KU957996; 15Ch KU957997; 16Ch KU957998; 19Ch KU957999; 20Ch KU958000; 21Ch KU958001

Выравнивание последовательностей проводили в программном пакете BioEdit 7.0 (Hall, 1999) с доводкой и верификацией вручную. Филогенетический анализ по методу минимальной эволюции (minimal evolution, ME) и его визуализация (построение дерева) выполнены в программе MEGA 6 (Tamura et al., 2013). Для проверки устойчивости клад использовался метод бутстрэпа с 1000 псевдорепликациями. Генетические дистанции вычислялись по трёхпараметрическому алгоритму Тамуры (ТЗР) в программе MEGA 6 (Tamura, Kumar, 2002).

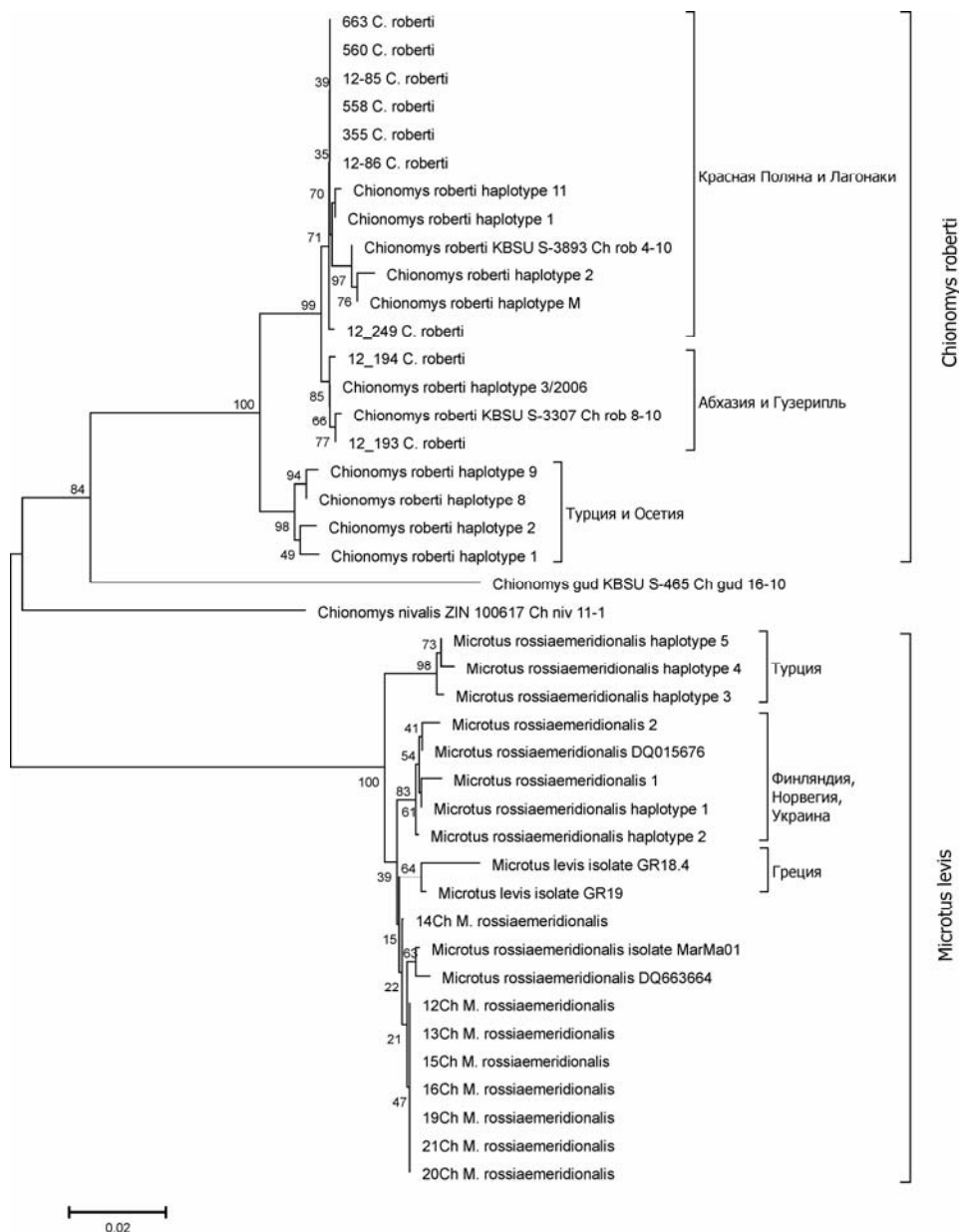
Кроме указанных в табл. 1 мест отлова полёвок рода *Chionomys*, они обнаружены нами в 2012 г. в пойме р. Ачипсе (1 особь) на высоте 490 м над уровнем моря. Присутствовали они и в отловах 1978 – 1989 гг., когда к югу от Кавказского заповедника в междуречье рек Мзымта и Цахвоа работал зоологический высокогорный стационар «Аишхо» (Мостовской район) Сочинского отделения Новороссийской ПЧС. Здесь было отловлено 189 полёвок рода *Chionomys*. В 2001 – 2009 гг. на юго-западном, черноморском, склоне Большого Кавказского хребта, в окрестностях аула Наджиги (Лазаревский район), было отловлено ещё 4 полёвки рода *Chionomys*.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Результаты генетического типирования

Малоазийская полёвка. Наши результаты сходны с полученным А. А. Банниковой с соавторами (2013). Ими было показано, что малоазийские полёвки делятся на две относительно отдаленные группы: 1) северная (Адыгейско-Абхазская), куда отдельными кластерами входят особи из Лагонаки, Гузерипля, а также из Абхазии; 2) южная (Осетино-Турецкая), куда входят зверьки из Северной Осетии, Грузии и севера Центральной Турции. Наши образцы (рисунок) представляют 4 гаплотипа

К ВИДОВОМУ СОСТАВУ, РАСПРОСТРАНЕНИЮ И ЭКОЛОГИИ ПОЛЁВOK



Филогенетическое древо родственных отношений западнокавказских популяций малоазийских и восточноевропейских полёвок (ME, minimum evolution, уровень поддержки клад над соответствующими узлами)

двух филогенетических линий, входящих в Адыгейско-Абхазскую группу. Из двух полёвок, отловленных на кордоне Пслух, одна кластеризуется с линией из Абхазии (озеро Рица), а другая – с линией из-под Гузерипля, тем самым сближая эти линии. Оставшиеся 7 особей (2 гаплотипа), добытые в окрестностях Красной Поляны, кластеризуются с образцами из Лагонаки. Средняя межгрупповая генетическая дистанция (d , ТЗР) между этими близкими, но достоверно отделяемыми линиями, составляет всего 0.006 ± 0.002 . Вместе они образуют сестринскую группу по отношению к Осетино-Турецкой, дистанция между ними составляет уже 0.032 ± 0.016 . Таким образом, очевидно северокавказское происхождение исследованных популяций.

Восточноевропейская полёвка. У обследованных нами восточноевропейских полёвок из Утриша выявлено 2 близкородственных гаплотипа. Несмотря на широкое распространение и высокую численность, филогеография этого вида для популяций Русской равнины почти не исследована, поэтому сравнение можно провести лишь в отношении немногих северо- и восточно-европейских линий. Наши гаплотипы проявляют наибольшее сходство с гаплотипами из Греции, Норвегии (Svalbard) и Финляндии (Kauhava) (Jaarola et al., 2004), группой близких гаплотипов из-под Чернобыля (Украина – Baker et al., 1996), а также образцами из неизвестного локалитета, уровень дивергенции от которых составляет менее процента (d , ТЗР = 0.004 ± 0.002). Дистанции до сестринского турецкого кластера значительно выше (d , ТЗР = 0.017 ± 0.005), что указывает на североευропейское происхождение популяции полёвок из Утриша.

Размеры и экология полёвок рода *Chionomys* в районе работ

Размеры тела. Промеры генотипированных полёвок (табл. 2) мы использовали для расчета отношения длины хвоста, тела и уха к длине тела и дальнейшего сравнения полученных индексов с аналогичными показателями зверьков, которые не были генотипированы (табл. 3).

Таблица 2

Размеры тела генотипированных и пойманных совместно с ними (отмечены звездочкой) малоазийских полёвок

Место, биотоп, высота над уровнем моря	№ на рисунке	Пол	Возраст	Вес, г	L	C	Pl	A
Кордон Пслух, лес в пойме реки, 1160 м	12–193	♂	ad	60.1	129	95	22	14
	12–194	♀	sad	23.3	99	71	21	13
Пос. Красная Поляна, пойма р. Бешенка, 900 м	12–86	♀	ad	74.1	138	99	24	15
	559*	♀	ad	55.6	130	89	26	15
	558	♀	ad	52.5	133	88	25	17
	282*	♀	ad	36.7	112	60	23	13
	355	♀	sad	29.3	96	70	20	10
	12–249	♀	sad	21.4	84	61	20	17
	560	♂	ad	65.7	135	90	26	15
	663	♂	sad	43.8	110	79	25	15
12–85	♂	sad	31.8	109	73	25	12	
Красная Поляна, пойма р. Ачипсе, 490 м	404*	♂	juv	33.4	111	91	25	14

Примечание. Длина, мм: L – тела, C – хвоста, Pl – задней ступни (без когтей), A – уха; * – образец не годен для молекулярного изучения.

К ВИДОВОМУ СОСТАВУ, РАСПРОСТРАНЕНИЮ И ЭКОЛОГИИ ПОЛЁВОК

Работы на высокогорном стационаре «Аишхо», выполненные при участии зоологов В. А. Текнеджяна, Т. Е. Рябовой и др., показали, что снеговые полёвки (их тогда считали «гудаурскими») широко распространены в среднегорьях и высокогорьях внутреннего Кавказа на высотах 1700 – 3000 м над ур. м. Сохранившиеся данные за 1980 – 1982 гг. позволяют рассчитать индекс хвоста и, используя его, отнести большинство пойманных здесь снеговых полёвок к малоазийским (*C. roberti*), а не к гудаурским (*C. gud*). Лишь 8 экземпляров из названной высокогорной выборки отличаются длиной хвоста, составляющей менее половины длины тела, по-видимому, их следует относить к «гудаурским» (см. табл. 3). Наложение ареалов гудаурских и малоазийских полёвок в этой части Кавказа показано А. М. Сижажевой и Р. И. Дзюевым (2011). Описан также (Баникова и др., 2013) отлов обоих видов из одного места сбора (Адыгея, Лагонаки). Кроме малоазийских и гудаурских полёвок, зоологи Сочинского ПЧО отловили на стационаре «Аишхо» 16 крупных полёвок, которые были ими предварительно идентифицированы как *Chionomys nivalis*, но подтвердить или опровергнуть такую диагностику сейчас затруднительно.

Таблица 3

Размеры и пропорции тела снеговых полёвок из различных частей
Северо-Западного Кавказа

Вид, место и годы сбора	Пол	L, мм		Отношение к длине тела					
				C/L		PI/L		A/L	
		n	M±m	n	M±m	n	M±m	n	M±m
<i>C. roberti</i> * Пос. Красная Поляна, р. Бешенка, 2012	♂	3	116.67±6.17	3	0.758±0.031	3	0.208±0.019	3	0.124±0.008
	♀	6	109±8	6	0.674±0.003	6	0.224±0.021	6	0.113±0.007
	Всего	9	114.22±6.18	9	0.679±0.06	9	0.290±0.009	9	0.115±0.005
<i>C. roberti</i> ** р. Ачипсе, 2012	♂	1	111	1	0.82	1	0.225	1	0.126
<i>C. roberti</i> ** аул Наджиго, 2001 – 2009	♂	1	120	1	0.783	–	–	–	–
	♀	3	120.67±5.36	3	0.735±0.072	–	–	–	–
	Всего	4	121.25±3.80	4	0.747±0.052	–	–	–	–
<i>C. roberti</i> ** стационар «Аишхо», 1980 – 1982	♂	74	121.93±2.27	71	0.633±0.007	74	0.194±0.007	73	0.136±0.004
	♀	91	127.01±1.74	89	0.613±0.010	91	0.180±0.007	91	0.128±0.002
	Всего	165	126.57±1.49	160	0.620±0.007	165	0.186±0.003	164	0.132±0.002
<i>C. roberti</i> Всего	♂	79	121.87±2.14	76	0.640±0.008	78	0.194±0.006	78	0.135±0.004
	♀	100	126.91±1.70	91	0.641±0.007	90	0.185±0.003	90	0.128±0.002
	Всего	179	124.0±1.36	167	0.640±0.005	167	0.189±0.003	167	0.131±0.002
<i>C. gud</i> ** стационар «Аишхо», 1980 – 1982	♂	1	135	1	0.370	1	0.163	1	0.126
	♀	7	152.29±7.88	7	0.353±0.039	7	0.143±0.009	7	0.118±0.10
	Всего	8	150.125±7.16	8	0.355±0.034	8	0.146±0.008	8	0.119±0.009

Примечание. * – подтверждено секвенированием, ** – определено на основании пропорций хвоста.

Полёвок, отловленных на черноморском склоне Большого Кавказского хребта в окрестностях аула Наджиго (4 экземпляра), мы, учитывая индекс хвоста, отнесли к малоазийским (см. табл. 3).

Полёвки рода *Chionomys* из высокогорья (стационар «Аишхо») имеют достоверно большую длину тела, чем в низко- и среднегорьях (Наджиго, Красная Поляна).

на) при $p \leq 0.05$, и большую относительную длину уха: $p \leq 0.01$ (см. табл. 3). Для дальнейшего изучения высокогорных полёвок необходимо более детально разработать методики для определения их видовой принадлежности. Проверка различий в пропорциях тела у полёвок рода *Chionomys* из окрестностей стационара Аишхо показала, что можно выделить 2 группы, достоверно различающиеся по индексу хвоста. Первая группа имела относительно длинный хвост: расчётный индекс хвоста был сходен (хотя и достоверно более короткий) с этим показателем у генотипированных малоазийских полёвок (0.620 ± 0.007 и 0.699 ± 0.023 , $p \leq 0.01$); при этом он с большей достоверностью отличается от полёвок другой группы, которых мы считаем гудаурскими (0.355 ± 0.034 , $p \leq 0.001$). Другими словами, хвост малоазийских полёвок составляет почти две трети длины тела, а у гудаурских – около 1/3. По индексу задней ступни различия также статистически значимы: на стационаре «Аишхо» длина задней ступни относительно длины тела у гудаурских полёвок короче, чем у малоазийских ($p \leq 0.001$). Достоверны также различия по длине тела – малоазийские полёвки мельче гудаурских ($p \leq 0.01$), а по индексу уха различия этих двух видов недостоверны.

Биотопы и численность. В низкогорьях малоазийские полёвки заселяли влажные местообитания, в окрестностях аула Наджиги они жили в узком, сыром, заросшем травой ущелье возле водопада «Серенада любви». Линии ловушек стояли и в пойме р. Бешенка, и в грабово-буково-каштановом лесу, но малоазийские полёвки попадались только у берега среди травы и камней. Численность малоазийских полёвок здесь, как и в низкогорье, была крайне низка, что видно уже из того, что в этих местах за более чем 10 лет работы поймано всего 14 особей, хотя за это время было выставлено более 20 тыс. ловушко-суток (л/с) учёта (плашки Геро) и поймано более 4000 зверьков.

На стационаре «Аишхо» малоазийские полёвки были более многочисленны. Здесь расположены хребты, их склоны и межхребтовые понижения, так что высота колеблется. Выделяются участки низкогорий (высота 1300 – 1800 м над ур. м.), среднегорий (1700 – 2300 м над ур. м.) и высокогорий (2000 – 3000 м над ур. м.). Малоазийские полёвки встречались на различных высотах. Многолетняя средняя численность их на стационаре составила 0.92 на 100 л/с, а доля в населении мелких млекопитающих – 6% (при объёме работ 29600 л/с и общем числе пойманных зверьков 4506). В низкогорьях (1300 – 1800 м над ур. м.) эти зверьки встречались только на лесных полянах среди каштаново-букового леса, где их численность составила 0.17 на 100 л/с. Те же биотопы в среднегорьях (1700 – 2300 м над ур. м.) малоазийская полёвка не заселяла, а предпочитала зелень среди каменистых осыпей, где её численность была максимальной и составляла 2.46 на 100 л/с. Субальпийские луга стационара представляют собой мозаичные заросли рододендрона среди вейниково-полевицево-пестроовсяницево-разнотравных лугов. В субальпийских лугах средне- и высокогорий (1700 – 3000 м над ур. м.) численность этих зверьков составляла до 0.36 на 100 л/с. На альпийских лугах (низкоосоковые пестроовсяницевые колкотравно-голостебельно-гераниевые луга) малоазийских полёвок было ещё меньше – 0.27 на 100 л/с.

Динамика численности малоазийских полёвок изучалась на стационаре «Аишхо» по отловам 1980 – 1989 гг. Отмечены два пика численности (1984 и 1988 г. по

К ВИДОВОМУ СОСТАВУ, РАСПРОСТРАНЕНИЮ И ЭКОЛОГИИ ПОЛЁВОК

2 экз. на 100 л/с). Численность малоазийской полёвки в эти годы менялась по результатам учетов в июле – августе не более чем в 4 раза (от 0.5 до 2), тогда как у доминирующей здесь малой лесной мыши (*Sylvaemus uralensis* f. *ciscaucasicus* Ognev, 1924) – в 26.2 раза (от 0.6 до 15.7). Численность вида-субдоминанта – дагестанской полёвки (*T. daghestanicus*) изменялась незначительно – в 2.9 раза (от 3.7 до 10.6).

Состав популяции. В июле при повышенном уровне численности доля размножающихся взрослых зверьков составляла 83.9%, в годы с пониженной численностью – 68.5%. Доля самцов среди взрослых в июле составляла 38.4 и 45.2% соответственно. Таким образом, годы повышенной численности отличались повышенной долей взрослых зверьков и самцов среди взрослых.

Размножение. Процент размножающихся самок в популяции в июле менялся без особых закономерностей от 75 до 100%, в среднем составлял 91.3%, при этом беременных было 47.8%, а кормящих – 34.7%. В год пика процент беременных был выше (88.8), кормящих – ниже (11.2), чем в другие годы: при средней численности соответственно 37.5 и 72.2%, в год спада – 30 и 70%. Среднее число эмбрионов составило в июле 3.73, в год пика было 3.4, в годы средней численности – 4.1, спада – 3.3.

Восточноевропейские полёвки

Полёвки рода *Microtus* отмечены в заповеднике «Утриш», но до этой работы они не были диагностированы. Ближайшие места отлова с последующим кариотипированием, где найдены восточноевропейские полёвки, лежат в 60 км к северу (Темрюк) (Баскевич и др., 2007). В заповеднике полёвки были отловлены в урочище Сухой лиман, растительность которого представлена луговыми рядами различного увлажнения от рогозово-дурманникового до разнотравно-подорожничково-мятликового. Численность в 2014 г. составляла здесь 15.8 на 100 л/с. В конце июня доля размножающихся взрослых зверьков составляла 89%. При этом самцы среди взрослых зверьков составляли 25%, 5 из 6 отловленных самок (83%) были беременны, одна из них повторно. Шестая самка – кормящая. Среднее число эмбрионов на одну самку – 4.2.

ВЫВОДЫ

1. Генотипирование позволило уточнить диагностику полёвок некоторых видов на Западном Кавказе. Впервые доказано обитание восточноевропейских полёвок в заповеднике «Утриш», показано их европейское происхождение и близость с североевропейскими. Это самая юго-западная находка данного вида. Подтверждено обитание малоазийских полёвок в Красной Поляне и на юге Кавказского заповедника. Малоазийские полёвки здесь имеют северокавказские корни.

2. Показано, что малоазийские полёвки могут отличаться от гудаурских относительной длиной хвоста и относительно короткой задней лапой. Хвост малоазийских полёвок составляет почти две трети длины тела, а у гудаурских – около 1/3.

3. Получены некоторые показатели динамики численности и состава популяции малоазийской полёвки на Западном Кавказе. С 1980 по 1989 г. на стационаре «Аишхо» отмечено 2 пика численности. В годы высокой численности в июле от-

мечали повышенную долю взрослых зверьков и самцов среди взрослых; процент беременных был выше, а кормящих – ниже, чем в другие годы.

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проекты № 16-04-00032, 16-34-01373).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Абрамсон Н. И., Лисовский А. А. Подсемейство / Subfamily Arvicolinae Gray, 1821 // Сб. тр. Зоол. музея МГУ. Т. 52. Млекопитающие России : систематико-географический справочник. М. : Т-во науч. изд. КМК, 2012. С. 220 – 276.

Банникова А. А., Сижажева А. М., Маликов В. Г., Голенищев Ф. Н., Дзюев Р. И. Генетическое разнообразие рода *Chionomys* (Mammalia, Arvicolinae) и сравнительная филогеография трех видов снеговых полевков // Генетика. 2013. Т. 49, № 5. С. 649 – 664.

Баскевич М. И., Потапов С. Г., Окулова Н. М., Власов А. А., Соколенко О. В., Опарин М. Л., Малыгин В. М., Хляп Л. А., Черепанова Е. В., Миронова Т. А., Авилова Е. А. Хромосомная и молекулярно-генетическая маркировка новых находок *Microtus arvalis* L. в Восточной Европе // Териофауна России и сопредельных территорий : материалы 8-го съезда Териол. о-ва. М. : Т-во науч. изд. КМК, 2007. С. 41.

Баскевич М. И., Потапов С. Г., Хляп Л. А., Окулова Н. М., Ашибокоев У. М., Григорьев М. П., Дзагурова Т. К. Хромосомные и молекулярные исследования криптических видов подрода *Terricola* (Rodentia, Arvicolinae, *Microtus*) в Кавказском регионе. Анализ новых находок // Зоол. журн. 2015. Т. 94, вып. 8. С. 963 – 971.

Белянцева Л. И., Текнеджян В. А. О блохах районов хребтов Аишко Краснодарского края // Тез. докл. расширенного заседания науч.-произв. совета Армянской противочумной станции, посвящ. профилактике чумы и других особо опасных инфекций / Армянская противочумная станция. Ереван, 1983. С. 33 – 34.

Емельянов П. Ф., Текнеджян В. А., Квасов Е. М. К экологии гудаурской полёвки на западном Кавказе // Профилактика природно-очаговых инфекций : тез. докл. Всесоюз. науч.-практ. конф. / Науч.-исслед. противочум. ин-т Кавказа и Закавказья. Ставрополь, 1983. С. 148 – 149.

Окулова Н. М., Юничева Ю. В., Баскевич М. И., Рябова Т. Е., Агуров А. Х., Балакирев А. Е., Василенко Л. Е. Видовое разнообразие, размещение и численность мелких млекопитающих южных территорий Краснодарского края и республики Адыгея // Млекопитающие горных территорий : материалы междунар. конф. М. : Т-во науч. изд. КМК, 2005. С. 122 – 130.

Сижажева А. М., Дзюев Р. И. Основные тенденции в распространении и численности мелких млекопитающих Кавказа, обусловленные динамикой природно-климатических факторов (на примере рода *Chionomys*) // Юг России : экология, развитие. 2011. Т. 6, № 3. С. 75 – 83. DOI:10.18470/1992-1098-2011-3-75-83.

Ткаченко Е. А., Окулова Н. М., Юничева Ю. В., Морзунов С. П., Хайбулина С. Ф., Рябова Т. Е., Василенко Л. Е., Башкирцев В. Н., Горбачкова Е. А., Деконенко А. Е., Дзагурова Т. К., Седова Н. В., Балакирев А. Е., Дроздов С. Г. Эпизоотологические особенности природного очага геморрагической лихорадки с почечным синдромом в субтропической зоне Краснодарского края // Вопросы вирусологии. 2005. Т. 50, вып. 3. С. 14 – 19.

Хляп Л. А., Малыгин В. М., Банникова А. А., Богданов А. С., Артюшин И. В., Петросян В. Г. К изучению разнообразия млекопитающих (Mammalia) заповедника «Утриш» // Науч. тр. гос. природного заповедника «Утриш». Т. 3. Охрана биоты в государственном природном заповеднике «Утриш». Майкоп : Полиграф-юг, 2015. С. 311 – 320.

Baker R. J., Van Den Bussche R. A., Wright A. J., Wiggins L. E., Hamilton M. J., Reat E. P., Smith M. H., Lomakin M. D., Chesser R. K. High levels of genetic change in rodents of Chernobyl // Nature. 1996. Vol. 380, № 6576. P. 707 – 708.

К ВИДОВОМУ СОСТАВУ, РАСПРОСТРАНЕНИЮ И ЭКОЛОГИИ ПОЛЁВOK

Hall T. A. BioEdit : a user-friendly biological sequence alignment editor and analysis program for Windows 95/98/NT // Nucleic Acids Symposium. 1999. Ser. 41. P. 95 – 98.

Irwin D., Kocher T. D., Wilson A. S. Evolution of the cytochrome *b* gene of mammals // J. of Molecular Evolution. 1991. Vol. 32, iss. 2. P. 128 – 144.

Jaarola M., Martinkova N., Gunduz I., Brunhoffa C., Zimab J., Nadachowskie A., Amorif G., Bulatova N. S., Chondropoulos B., Fragedakis-Tsolis S. Molecular phylogeny of the speciose vole genus *Microtus* (Arvicolinae, Rodentia) inferred from mitochondrial DNA sequences // Molecular Phylogenetics and Evolution. 2004. Vol. 33, iss. 3. P. 647 – 663.

Sambrook J., Fritsch E. F., Maniatis T. Molecular Cloning : A Laboratory Manual. N. Y. : Cold Spring Harbor Lab. Press, 1989. 398 p.

Kocher T. D., Thomas W. K., Meyer A., Edwards S. V., Paabo S., Villablanca F., Wilson A. Dynamics of mitochondrial DNA evolution in animals : amplification and sequencing with conserved primers // Proc. of National Academy of Sciences of USA. 1989. Vol. 86. P. 6196 – 6200.

Tamura K., Stecher G., Peterson D., Filipski A., Kumar S. MEGA6 : Molecular Evolutionary Genetics Analysis version 6.0 // Molecular Biology and Evolution. 2013. Vol. 30, iss. 12. P. 2725 – 2729.

Tamura K., Kumar S. Evolutionary distance estimation under heterogeneous substitution pattern among lineages // Molecular Biology and Evolution. 2002. Vol. 19, iss. 10. P. 1727 – 1736.

Yannic G., Burri R., Malikov V. G., Vogel P. Systematics of snow voles (*Chionomys*, Arvicolinae) revisited // Molecular Phylogenetics and Evolution. 2012. Vol. 62, iss. 3. P. 806 – 815.