

Оригинальная статья

УДК 576.316

<https://doi.org/10.35885/1684-7318-2025-3-253-267>

АДАПТИВНЫЕ СТРАТЕГИИ ВИДОВ-ДВОЙНИКОВ КУСТАРНИКОВЫХ ПОЛЕВОК КАВКАЗА (RODENTIA, ARVICOLINAE, *MICROTUS*) В УСЛОВИЯХ СИМПАТРИИ

М. И. Баскевич^{1✉}, Т. А. Миронова¹, А. С. Богданов²

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

Россия, 119071, г. Москва, Ленинский проспект, д. 33

² Институт биологии развития им. Н. К. Кольцова РАН

Россия, 119334, г. Москва, ул. Вавилова, д. 26

Поступила в редакцию 06.12.2024 г., после доработки 17.01.2025 г., принята 20.01.2025 г., опубликована 15.10.2025 г.

Аннотация. Исследованы особенности экологии видов-двойников *M. (T.) majori* и *M. (T.) daghestanicus* в местах их контакта на Большом и Малом Кавказе. Осуществлен анализ симбиотопичных выборок видов-двойников из двух пунктов в Карачаево-Черкесии (правобережье р. Кизгич и окрестности пос. Верхний Архыз) и смешанной выборки из зоны симпатрии в окрестностях пос. Анкаван в Армении. Полученные приоритетные данные позволяют утверждать, что важным условием сосуществования видов-двойников *M. (T.) majori* и *M. (T.) daghestanicus* является их разделение по станциям пребывания, а также по ряду экологических особенностей. Показано, что различия в особенностях популяционной структуры (возрастной, половой состав), а также в стратегии размножения позволяют сосуществовать видам-двойникам кустарниковых полевок Кавказа в местах контакта даже в условиях симбиотопии. Обсуждаются известные ранее краниометрические признаки, подтверждающие различия между видами-двойниками кустарниковых полевок Кавказа в пищевых специализациях, которые также могут являться одним из факторов, обеспечивающих их сосуществование в местах контакта.

Ключевые слова: кустарниковые полёвки (подрод *Terricola*), виды-двойники, распространение, симпатрия, адаптивные стратегии, Кавказ

Финансирование. Работа выполнена в рамках государственных заданий Института проблем экологии и эволюции им. А. Н. Северцова РАН (проекты № FFER – 2021-0003, 2024/2028 (тема № 1022040700412-9-1.6.12)) и Института биологии развития им. Н. К. Кольцова РАН (проект № 0088-2024-0011).

Соблюдение этических норм. Протоколы с использованием животных были одобрены Комитетом по биоэтике Института биологии развития им. Н. К. Кольцова РАН (протокол № 37 от 25.06.2020 г.).

Конфликт интересов. Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

✉ Для корреспонденции. Лаборатория микроэволюции млекопитающих Института проблем экологии и эволюции им. А. Н. Северцова РАН.

ORCID и e-mail адреса: Баскевич Марина Исаковна: <https://orcid.org/0000-0003-0632-4949>, mbaskevich@mail.ru; Миронова Татьяна Александровна: <https://orcid.org/0000-0002-4827-7530>, talmir84@mail.ru; Богданов Алексей Станиславович: <https://orcid.org/0000-0002-2106-3989>, bogdalst@yahoo.com.

Для цитирования. Баскевич М. И., Миронова Т. А., Богданов А. С. Адаптивные стратегии видов-двойников кустарниковых полевков Кавказа (Rodentia, Arvicolinae, *Microtus*) в условиях симпатрии // Поволжский экологический журнал. 2025. № 3. С. 253 – 267. <https://doi.org/10.35885/1684-7318-2025-3-253-267>

ВВЕДЕНИЕ

Кустарниковые полевки, обитающие в горных и равнинных ландшафтах большей части Европы, Кавказа и Малой Азии, в настоящее время относятся к роду *Microtus* и подроду *Terricola*; последний в мировой фауне представлен 14 – 15 видами (Chaline et al., 1988; Pavlinov, 2003; Musser, Carleton, 2005; Kryštufek, Shenbrot, 2022), из которых на Кавказе обитает 2-3 (Khatukhov et al., 1978; Gromov, Yerbaeva, 1995). Не вдаваясь в противоречивую историю изучения проблем таксономии *Terricola* Кавказа (см. Ognev, 1950), отметим, что большой прогресс в построении естественной системы кустарниковых полевков Кавказа внесли хромосомные методы исследования. Обнаружение двух кариологически дискретных видов (видов-двойников) кустарниковых полевков (род *Microtus* подрод *Terricola*): *M. majori* Thomas, 1906, кустарниковая – со стабильным кариотипом ($2n = 54$, $NF = 60$) и *M. daghestanicus* Shidlovsky, 1919, дагестанская полевка, представленная 11 кариоморфами с различным числом хромосом ($2n = 54, 53, 52, 46, 45, 44, 43, 42$ “А”, 42 “В”, $40, 38$) при стабильном числе плеч хромосом ($NF = 58$) (Ivanov, Tembotov, 1972; Khatukhov et al., 1978; Lyapunova et al., 1988; Akhverdyan et al., 1992), подтвердило результаты экспериментальной гибридизации и видовую обособленность *M. majori* и *M. daghestanicus* (Mambetov, 1989). Хотя формы с $2n = 38$ и $2n = 42$ “А” рассматриваются некоторыми исследователями в качестве самостоятельного вида *M. nasarovi* Shidlovsky, 1938 (Khatukhov et al., 1978). Использование хромосомных, а позднее и молекулярных маркеров позволило уточнить особенности распространения видов-двойников кустарниковых полевков Кавказа. Так, было установлено, что *M. majori* – обитатель лесного пояса Большого, Малого Кавказа и Восточного Понта (Tembotov et al., 1976; Tembotov, Khatukhov, 1979; Kryštufek, Shenbrot, 2022), как правило, не поднимающийся в горы выше 1550 м над ур. м., хотя известны редкие высокогорные находки (Baskevich et al., 1984; Kryštufek, Vohralik, 2005), тогда как *M. daghestanicus* – субальпийский вид, обитающий, преимущественно, в субальпийском, а также в альпийском поясах Большого, Малого Кавказа и Восточного Понта на высотах более 1550 м над ур. м. (Tembotov et al., 1976; Tembotov, Khatukhov, 1979; Baskevich et al., 1984; Akhverdyan et al., 1992; Kryštufek, Vohralik, 2005; Kryštufek, Shenbrot, 2022), хотя в литературе имеется упоминание о редкой колонии дагестанской полевки в низкогорье (Tembotov, Shhashamishv, 1984). Таким образом, накопленная информация свидетельствует об аллопатричном распространении видов-двойников кустарниковых полевков в горах Кавказа и их биотопической разобщенности. Несмотря на значительный прогресс в изучении особенностей распространения, а также таксономии и филогении подрода *Terricola* (Mezhzherin et al., 1995; Baskevich, 1997; Baskevich et al., 2015, 2016; Tougaard, 2017; Bogdanov et al., 2021), проблемы биологии многих

видов кустарниковых полевок остаются недостаточно освещенными, хотя по аллопатрическим популяциям видов-двойников кустарниковых полевок Кавказа такие исследования и проводились (Mambetov, 1989; Okulova et al., 2014; Dzuyev et al., 2020). Такие работы позволили, в первую очередь, оценить влияние абиотических факторов на формирование экологических особенностей конкретных аллопатрических популяций. По симпатрическим популяциям видов-двойников *Terricola* Кавказа, о редких случаях обнаружения которых в горах Кавказа сообщалось ранее (Khatukhov et al., 1978; Baskevich et al., 1984, 2015; Bogdanov et al., 2021), сведения, связанные с изучением особенностей их экологии и факторов их определяющих, отсутствовали. До сих пор такие исключительные случаи сосуществования видов-двойников кустарниковых полевок на Кавказе интересовали исследователей только в плане изучения цитогенетических механизмов, поддерживающих их репродуктивную изоляцию в местах контакта (Baskevich, 2010; Baskevich et al., 2016), тогда как их адаптивные стратегии оставались за пределами внимания зоологов.

В задачу настоящей статьи входит рассмотрение случаев симпатрии и симбиотопии видов-двойников подрода *Terricola* в Кавказском регионе в плане сопоставления их адаптивных стратегий в местах контакта.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Использованный в работе материал по кустарниковым полевым Кавказа, собиравшийся с 1979 г. по настоящее время, включал 40 кариологически датированных особей, добытых в конце июня – начале июля в период полевых сезонов 1979, 1980 и 1981 гг. в трех пунктах Кавказа: из них в двух точках на Большом Кавказе, в Карачаево-Черкесии: 1) на правом берегу р. Кизгич ($n = 7$), где отловы проводили в средней части лесного пояса на разнотравно-злаковом лугу на высоте 1550 м над ур. м.; 2) в окрестностях пос. Верхний Архыз ($n = 18$), где кустарниковых полевок добывали в парковом лесу на высоте 1550 м над ур. м.; и 3) в одном пункте С-З Армении – в высокогорье Малого Кавказа на Памбакском хребте ($H = 2100$ м над ур. м.) в окрестностях пос. Анкаван ($n = 15$), где сбор материала производился на границе субальпийского луга и высокоствольного леса.

Хромосомный анализ. Видовая принадлежность кустарниковых полевок осуществлялась с помощью хромосомного анализа. Хромосомные препараты, полученные из клеток костного мозга по стандартному методу воздушно-высушенных препаратов (Ford, Hamerton, 1956), окрашивали краской Gimza и исследовали с помощью микроскопа Amplival (Carl Zeiss Jena, Германия) при 1000-кратном увеличении.

Популяционно-экологические исследования. Видовой состав совокупных сборов определяли визуально, а для видов-двойников представителей подрода *Terricola* и рода *Sicista* – с использованием хромосомных маркеров (Ford, Hamerton, 1956). Идентификация представителей других мелких млекопитающих: роды *Sylvaemus*, *Sorex*, *Talpa* и др. ограничивалась определением до рода, а их общее количество в конкретном пункте учитывалось при подсчете доли каждого вида-двойника подрода *Terricola* в сообществе мелких млекопитающих в точке сбора материала. Долю каждого определенного вида-двойника кустарниковых полевок в

выборке из конкретного пункта, выраженную в % (индекс доминирования), принимали за *показатель обилия вида* в сообществе мелких млекопитающих в регионе исследования

Численность. Численность изъятых из природы кустарниковых полевок, добытых с помощью ловчих канавок с врытыми в них конусами, определяли по формуле: где в числителе число отловленных особей (N), а в знаменателе произведение количества использованных конусов ($нк$) на количество учетных суток ($нс$); результат деления умноженный на 100, выраженный в экз./100 конусо-суток, отражает численность вида (Yudin et al., 1979; Sheftel, 2018). Всего в этих пунктах было отработано 1200 конусо-суток.

Для изучения *размножения* видов-двойников кустарниковых полевок Кавказа популяцию вида подразделяли на возрастные группы. В качестве *возрастных критериев* применялись размерные показатели: *ad* – взрослые, *sad* – полувзрослые, *juv* – ювенильные. Состояние половой системы исследовали у самцов (измеряли длину и ширину семенников), и самок (наличие эмбрионов, число темных пятен, состояние матки).

В изучении *характера питания* у изъятых из природы и кариологически идентифицированных видов-двойников кустарниковых полевок исследовали, используя собственные ранее опубликованные краниометрические данные, включающие сведения об абсолютных промерах 32 параметров черепа (таблица) по всему пулу идентифицированных (как симпатричных так и аллопатричных) находок *M. (T.) majori* из Кабардино-Балкарии (окрестности кордона Экипцоко, $n = 17$), Карачаево-Черкесии (долина р. Кизгич $n = 3$) и *M. (T.) dagestanicus* из Кабардино-Балкарии (ущелье Адыл-Су, $n = 11$; верховья р. Дзегемчай $n = 16$; окрестности ст. Азау, $n = 2$), Северной Осетии (окрестности с. Нижний Цей, $n = 2$; долина р. Цейдон, $n = 1$) и Карачаево-Черкесии (долина р. Кизгич $n = 1$) (Mironova et al., 2013), следующие относительные промеры черепа (=индексы), связанные со степенью семеноядности: ширина первого коренного зуба (отношение Bm^1/Lm^1); отношение длины первого верхнего коренного зуба к длине верхнего зубного ряда Lm^1/Lm^{1-3} , отношение длины верхнего зубного ряда к длине нижней челюсти Lm^{1-3}/Lmd , а также сравнительную длину диастемы ($D1$).

Абсолютные промеры черепа у *M. (T.) dagestanicus* и *M. (T.) majori* (по данным Mironova et al., 2013)

Table. Absolute skull measurements in *M. (T.) dagestanicus* and *M. (T.) majori* (according to Mironova et al., 2013)

Признак / Measurement	<i>M. (T.) dagestanicus</i>		<i>M. (T.) majori</i>	
	<i>n</i>	$M \pm m$	<i>n</i>	$M \pm m$
1	2	3	4	5
<i>Cbl</i> (кондило-базальная длина / condylobasal length)	32	20.966±0.147	16	22.375±0.249
<i>Br</i> (длина мозговой части черепа / neurocranium length)	32	8.994±0.067	16	9.591±0.125
<i>Fac</i> (длина лицевой части черепа / viscerocranium length)	33	11.950±0.110	17	12.663±0.213
<i>Zyg</i> (скуловая ширина / zygomatic width)	34	12.160±0.107	16	13.057±0.183
<i>Iob</i> (межглазничное расстояние / interorbital width)	34	3.706±0.025	17	3.868±0.033
<i>Hmax</i> (высота верхней челюсти перед первым верхним коренным / maxilla height before the first upper molar)	34	5.684±0.046	17	6.128±0.091

Окончание таблицы
Table. Continuation

1	2	3	4	5
<i>Lna</i> (длина носовых костей / nasal bone length)	31	5.742±0.085	17	6.182±0.148
<i>Bna</i> (ширина носовых костей / nasal bone width)	32	2.422±0.027	17	2.476±0.050
<i>D1</i> (длина верхнечелюстной диастемы / maxillary diastema length)	34	6.388±0.080	17	6.700±0.115
<i>LM¹⁻³</i> (длина верхнего зубного ряда / maxillary tooth-row length)	34	4.953±0.037	17	5.250±0.074
<i>Lm¹</i> (длина первого верхнего коренного зуба / length of first upper molar)	34	1.850±0.013	17	1.950±0.028
<i>Bm¹</i> (ширина первого верхнего коренного зуба / width of first upper molar)	34	1.000±0.009	17	1.079±0.015
<i>Lm³</i> (длина третьего верхнего коренного зуба / length of third upper molar)	34	1.628±0.017	17	1.729±0.039
<i>Bm³</i> (ширина третьего верхнего коренного зуба / width of third upper molar)	34	0.749±0.009	17	0.768±0.012
<i>Lbull</i> (длина слухового барабана / length of auditory bulla)	33	6.167±0.051	17	6.506±0.076
<i>Bbull</i> (ширина слухового барабана / width of auditory bulla)	33	3.924±0.044	17	4.347±0.048
<i>Lfi</i> (длина резцового отверстия / incisive foramen length)	34	3.678±0.053	17	3.871±0.065
<i>Bfi</i> (ширина резцового отверстия / incisive foramen width)	34	0.904±0.014	17	1.015±0.017
<i>Bcra</i> (ширина черепа в области слуховых барабанов / skull width in the area of auditory bulla)	32	10.249±0.083	16	11.173±0.106
<i>Hcra</i> (высота черепа в области слуховых барабанов / skull height in the area of auditory bulla)	31	7.794±0.041	15	8.368±0.106
<i>M¹⁻¹</i> (расстояние между первыми верхними коренными зубами / distance between the first upper molars)	34	1.681±0.017	17	1.706±0.021
<i>Lpal</i> (длина костного нёба / hard palate length)	34	4.647±0.059	17	5.076±0.066
<i>Pal</i> (длина нёбной кости / palatal length)	34	2.012±0.045	17	2.224±0.041
<i>Lipar</i> (длина межтеменной кости / interparietal bone length)	33	6.924±0.040	17	7.703±0.108
<i>Fr</i> (расстояния между наружными краями лобных костей / distance between the outer edges of the frontal bones)	34	4.521±0.038	17	5.018±0.057
<i>Post</i> (расстояние между заглазничными выступами / distance between the postorbital process)	34	8.976±0.037	17	9.512±0.069
<i>Cond</i> (расстояние между затылочными мыщелками / distance between the occipital condyles)	32	3.139±0.030	16	3.347±0.029
<i>Lmd</i> (длина нижней челюсти / mandible length)	34	12.866±0.132	17	13.422±0.157
<i>D2</i> (длина нижней диастемы / mandibular diastema length)	34	3.237±0.035	17	3.374±0.040
<i>Hmd1</i> (высота нижней челюсти перед первым нижним коренным зубом / mandible height before the first lower molar)	34	6.012±0.058	17	6.350±0.104
<i>Hmd2</i> (максимальная высота нижней челюсти / maximum mandibular height)	34	3.746±0.036	17	3.812±0.059
<i>Lm₁₋₃</i> (длина нижнего зубного ряда / mandibular tooth-row length)	34	4.969±0.038	17	5.185±0.077

Примечание. *n* – количество исследованных особей, *M±m* – среднее значение и ошибка среднего; жирным шрифтом выделены связанные со степенью семеноядности признаки, использованные в работе.

Note. *n* is the number of individuals studied, *M±m* – the mean value and standard deviation of the mean; characteristics related to the degree of seed eating used in the study are highlighted in bold.

Статистическая обработка данных определения изученных видов проводилась стандартными методами. Показателем обилия идентифицированного вида (кариоморфы) служила доля зверьков, выраженная в %, присутствующих в выборке.

Анализ географического распространения использованных в исследовании находок видов-двойников *M. (T.) majori* и *M. (T.) daghestanicus*. Географические координаты пунктов отлова исследованных симпатричных и симбиотопичных находок определяли с помощью GPS-навигатора Etrex Garmin (Garmin Ltd., США) с точностью до одной минуты, или же использовали с той же точностью географические координаты пунктов отлова из собственных, ранее опубликованных источников (Baskevich et al., 2022). Нанесение точек на карту проводили с помощью компьютерных программ ArcGis (Esri, США).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Симпатрия определенных по кариотипу видов-двойников кустарниковых полевок Кавказа *M. majori* ($2n = 54$, $NF = 60$) и *M. daghestanicus* ($2n = 54$, $NF = 58$) была выявлена нами в ходе маршрутных экспедиций по Кавказу в окрестностях пос. Гузерибль в Адыгее ($n = 3$), в двух пунктах Карачаево-Черкесии: на правобережье р. Кизгич ($n = 7$) и в окрестностях пос. Верхний Архыз ($n = 18$) (рис. 1), а также в окрестностях пос. Анкаван ($n = 15$) в Армении (Baskevich et al., 1984). Ввиду фрагментарности материала из первого пункта (Гузерибль – $n = 3$) мы ограничимся сведениями по трем остальным пунктам.

На правобережье р. Кизгич проводили отловы в средней части лесного пояса на разнотравно-злаковом лугу на высоте 1550 м над ур. м. В начале первой декады июля 1981 г. (3 – 4.07.1981 г.) в этом пункте было отработано 80 конусо-суток и добыто 12 особей мелких млекопитающих, среди которых были выявлены представители подрода *Terricola* ($n = 7$) и рода *Sicista* ($n = 5$). Использование хромосом-

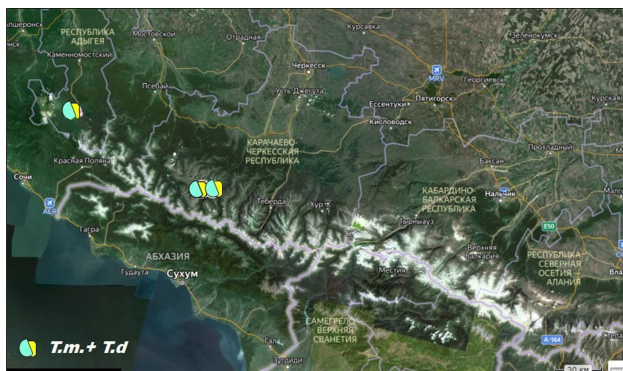


Рис. 1. Обнаруженные нами с помощью хромосомных маркеров места контакта видов-двойников кустарниковых полевок (*M. majori* и *M. daghestanicus*) на Северном Кавказе

Fig. 1. Contact places of the sibling species of pine voles (*M. majori* and *M. daghestanicus*) discovered by us in the North Caucasus by using chromosomal markers

ных маркеров позволило уточнить видовую принадлежность добытых зверьков, в том числе и кустарниковых полевок. Среди них были обнаружены 4 особи *M. majori* ($2n = 54$, $NF = 60$), что составило 33% от общего количества добытых зверьков (численность = 5.0 экз./100 конусо-суток), и 3 экз. *M. daghestanicus* ($2n = 54$, $NF = 58$) (доля в отлове – 25%; численность вида в выборке = 3.7 экз./ 100 конусо-суток). В выборке из популяции *M. majori* ($n = 4$,

все самцы) преобладали взрослые особи ($n = 3$), а у *M. daghestanicus* ($n = 3$) – сеголетки (2 ♂ и 1 ♀): т.е. здесь у видов-двойников прослеживаются межвидовые отличия в возрастной структуре популяций (рис. 2), а также в уровнях численности. Выявленные на материале исследованной смешанной выборки видов-двойников кустарниковых полевов из правобережья р. Кизгич различия в их популяционных характеристиках являются основой для их сосуществования в местах контакта.

В окрестностях пос. Верхний Архыз Карачаево-Черкесии кустарниковых полевов добывали в парковом лесу на высоте 1550 м над ур. м. в период с 22.06 по 3.07.1979 г. Всего в этом пункте было отработано 720 конусо-суток и отловлено с помощью ловчих линий 68 особей мелких млекопитающих (представители подрода *Terricola*, роды *Sicista*, *Sorex*). Среди *Terricola* доминировали особи *M. daghestanicus* ($n = 15$, $2n = 54$, $NF = 58$), что составило 22% от общего количества отловленных ловчими линиями зверьков (численность вида в выборке = 2.1 экз./100 конусо-суток), тогда как в это же время в этом же пункте удалось добыть только 3 экз. сосуществующего с дагестанской полевкой вида-двойника кустарниковых полевов, *M. majori* ($2n = 54$, $NF = 60$) (доля в отлове – 4.5%; численность вида в выборке = 0.4 экз./100 конусо-суток). Особи обоих видов были добыты на одних и тех же ловчих линиях в те же временные сроки. Поэтому возникает естественный вопрос, какие популяционные характеристики позволяют видам-двойникам сосуществовать в этом конкретном пункте? Выборка из 15 особей, определенных по кариотипу как *M. daghestanicus* ($2n = 54$, $NF = 58$), включала 8 взрослых самцов с крупными семенниками ($t = 9.3 \times 6.2$), 6 взрослых самок, среди которых: три самки с 4 эмбрионами каждая, три самки, в матках каждой из которых найдены темные пятна (по 5, 5 и 3 соответственно) и 1 самка *sad*, с нитевидной маткой, тогда как ограниченная выборка ($n = 3$) сосуществующего вида-двойника *M. majori* состояла из 2 готовых к размножению самцов ($t = 9.5 \times 6.0$) и одной неполовозрелой самки *sad* (рис. 3). Очевидно, здесь в зоне контакта прослеживаются межвидовые различия как в уровнях численности, так и в стратегиях размножения: у доминирующей в сборах конца июня – начала июля 1979 г. *M. daghestanicus* наблюдается активная фаза размножения (в отличие от таковой у *T. majori*) (доля беременных самок составляет 41%, а самок с темными

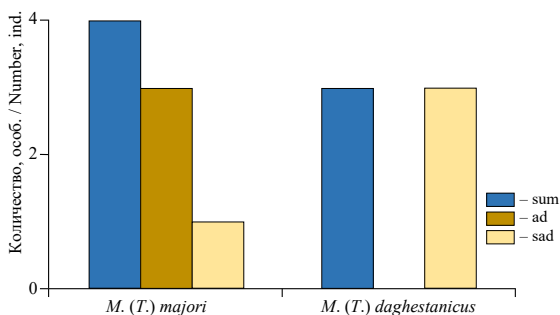


Рис. 2. Возрастной состав выборки (03.07 – 04.07.1981 г.) из популяций видов-двойников кустарниковых полевов *M. (T.) daghestanicus* и *M. (T.) majori*, сосуществующих в правобережье р. Кизгич, Карачаево-Черкесия: sum – всего, ad – взрослые, sad – полувзрослые

Fig. 2. Sample age composition (03.07–04.07.1981) from the populations of the sibling species of pine voles *M. (T.) daghestanicus* and *M. (T.) majori*, coexisting on the right bank of the Kizgich river, Karachay-Cherkessia: sum – total, ad – adults, sad – half-adults

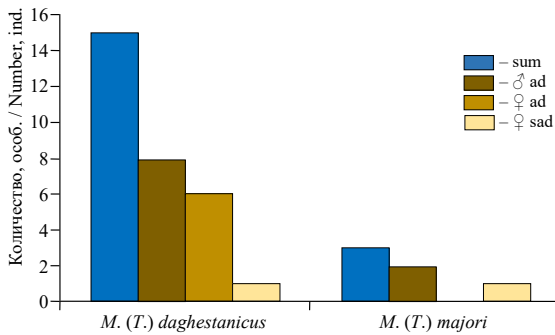


Рис. 3. Половой и возрастной состав выборки (22.06 – 03.07.1979 г.) из популяций видов-двойников кустарниковых полевков *M. (T.) daghestanicus* и *M. (T.) majori*, сосуществующих в окрестностях пос. Верхний Архыз, Карачаево-Черкесия. Условные обозначения см. рис. 2

Fig. 3. Sex and age composition of the sample (22.06–03.07.1979) from the populations of the sibling species of pine voles *M. (T.) daghestanicus* and *M. (T.) majori*, coexisting in the vicinity of the village of Verkhni Arkhyz, Karachay-Cherkessia. See Fig. 2 for designations

двойникам кустарниковых полевков по всему Кавказу (отловы 1979 – 1985 гг.), для аллопатричных популяций *M. daghestanicus* из Кабардино-Балкарии (сборы конца июня – начала июля) характерны более высокая доля беременных самок (60%) и более низкий процент самок с плацентарными (темными) пятнами (32%) (см. рис. 4). Средний размер помета у *M. daghestanicus* в месте контакта с видом-двойником *M. majori* в окрестностях пос. Верхний Архыз в конце июня – начале июля 1979 г. составил 4.2 детенышей на одну размножающуюся самку (подсчитано по 6 самкам вида), тогда как по литературным сведениям этот показатель для аллопатричных популяций *M. daghestanicus* в аналогичный сезон года был меньше, составляя 3.1 детенышей на одну размножающуюся самку (Mambetov, 1989). Различия в стратегиях размножения между аллопатричными и симпатричными (симбиотическими) популяциями дагестанской полевки могут быть связаны с взаимным влиянием видов-двойников кустарниковых полевков в местах контакта. Напомним, что подобный феномен известен и для других видов грызунов, например, для видов-двойников лесных мышей *Sylvaeus ponticus* и *S. uralensis* из низкогорий Северо-Западного Кавказа, когда в отдельные годы в результате взаимного влияния под действием высокой численности вида-доминанта (*S. ponticus*) сосуществующий вид-двойник (*S. uralensis*) перестает размножаться (Okulova et al., 2014).

В окрестностях пос. Анкаван на северо-западе Армении кустарниковых полевков добывали на границе высокоствольного леса и субальпийского луга на высоте 2100 м над ур. м. в период с 21.06 по 30.06.1980 г. Всего в этом пункте было отработано 400 конусо-суток и отловлено с помощью ловчих линий 31 экз. мелких млекопитающих (представители подрода *Terricola*, роды *Sorex*, *Talpa*, *Dryomys*).

пятнами (т.п.) – также 41% (рис. 4), тогда как у симбиотического вида-двойника *T. majori* каких-либо признаков размножения на полученном фрагментарном материале ($n = 3$) не просматривается. Интересно сопоставить представленные для конкретного сезона (конец июня – начало июля) данные по особенностям размножения в популяции *M. daghestanicus* из зоны симпатрии видов-двойников кустарниковых полевков (Верхний Архыз) с таковыми относительно близкой популяции вида вне зоны их контакта (случай аллопатрии). По сведениям А. Х. Мамбетова (Mambetov, 1989), собиравшего и исследовавшего материал по видам-

Среди *Terricola* доминировали особи *M. majori* ($n = 10$, $2n = 54$, $NF = 60$), что составило 32% от общего количества отловленных ловчими линиями зверьков (численность вида в выборке = 2.5 экз./100 конусо-суток), тогда как в это же время в этом же пункте удалось добыть только 5 экз. сосуществующего с собственно кустарниковой полевкой вида-двойника кустарниковых полевков, *M. daghestanicus* ($2n = 54$, $NF = 58$) (доля в отлове – 16%; численность вида в выборке = 1.25 экз./100 конусо-суток). Выборка из 10 особей, определенных по кариотипу как *M. majori* ($2n = 54$, $NF = 60$), состояла из 4 самцов и 6 самок. Идентифицированная выборка самцов включала одного взрослого с крупными семенниками ($t = 9.1 \times 5.8$), двух неполовозрелых со средним размером семенников ($t = 5.5 \times 3.9$) и одного ювенильного (juv) самца с очень мелкими семенниками ($t = 3.0 \times 2.0$). Выборка из самок включала трех взрослых особей, из которых 2 были беременными с 4 и 3 эмбрионами соответственно, а в матке третьей были

обнаружены темные пятна (3+1 т.п.), двух самок sad с нитевидной маткой и одной ювенильной (juv), весящей менее 12 г с зачаточной маткой особи (см. рис. 4). Собранный там же и тогда же выборка из 5 особей, определенных по кариотипу как *M. daghestanicus* ($2n = 54$, $NF = 58$), состояла из двух с крупными семенниками (средний размер $t = 10.2 \times 5.7$) взрослых самцов, двух самцов sad ($t = 5.6 \times 4.1$) и одной самки sad с нитевидной маткой; ювенильные особи в выборке из популяции этого вида в данном пункте отсутствовали (рис. 5). Следует отметить, что смешанная выборка кустарниковых полевков, добытая в окрестностях пос. Анкаван в горных районах Малого Кавказа в северо-западной Армении, включала симпатричные популяции видов-двойников, разделенные по станциям пребывания: для *M. majori* характерны более влажные участки над верхней границей леса (у ручья),

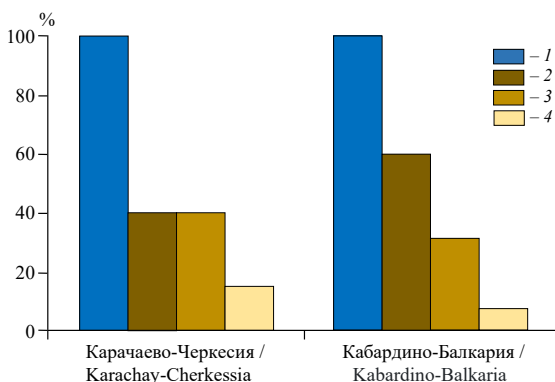


Рис. 4. Состояние половой системы самок *M. (T.) daghestanicus* в выборке из популяции, симпатричной с таковой вида-двойника *M. (T.) majori*, добытых в окрестностях пос. Верхний Архыз (Карачаево-Черкесия) в период с 22 июня по 3 июля 1979 г. – случай симпатрии – по нашим данным, сравниваемый с литературными сведениями, полученными в аналогичный период времени для аллопатричной популяции вида из соседнего региона, Кабардино-Балкария (Mambetov, 1989): 1 – всего, 2 – беременные, 3 – с темными пятнами, 4 – с нитевидной маткой

Fig. 4. Sexual system condition of *M. (T.) daghestanicus* females in a sample from the population, sympatric with that of the sibling species *M. (T.) majori*, obtained in the vicinity of the village Verkhniy Arkhyz (Karachay-Cherkessia) in the period from June 22 to July 3, 1979 – a case of sympatry – according to our data, compared with the published information obtained during the same period for an allopatric population of the species from the neighboring region, Kabardino-Balkaria (Mambetov, 1989): 1 – total, 2 – pregnant, 3 – with dark spots, 4 – with a thread-like uterus

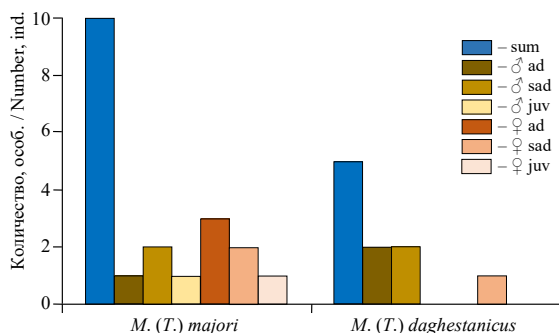


Рис. 5. Половой и возрастной состав выборки (3-я декада июня 1980 г.) из популяций видов-двойников кустарниковых полевков *M. (T.) daghestanicus* и *M. (T.) majori*, симпатричных в окрестностях пос. Анкаван (С-З Армения). Условные обозначения см. рис. 2

Fig. 5. Sex and age composition of the sample (3rd decade of June 1980) from the populations of the sibling species of pine voles *M. (T.) daghestanicus* and *M. (T.) majori*, sympatric in the vicinity of Ankavan town (North-Western Armenia). See Fig. 2 for designations

а для *M. daghestanicus* – соседние высокотравные участки субальпийского луга. Очевидно, что здесь в зоне симпатрии видов-двойников кустарниковых полевков Кавказа из окрестностей пос. Анкаван в северо-западной Армении прослеживаются межвидовые различия в станциях пребывания, уровнях численности, возрастном составе и стратегиях размножения. Так, в выборке из популяции *M. daghestanicus* какие-либо признаки размножения, включая наличие ювенильных особей, отсутствуют, тогда как у доминирующей в сборах конца июня 1980 г. *M. majori* наблюдается активная фаза размножения и роста: доля беременных самок составляет 20%, а

самок с темными пятнами (т.п.) – 10%, также в выборке из популяции вида из этого пункта обнаружена значительная доля ювенильных особей (20%). Интересно, что в отсутствие симпатрии видов-двойников кустарниковых полевков Кавказа для аллопатричных популяций *M. majori* из Кабардино-Балкарии доля ювенильных особей в третьей декаде июня может достигать 60% (Mambetov, 1989). Средний размер помета у *M. majori* в месте контакта с видом-двойником *M. daghestanicus* в окрестностях пос. Анкаван в 3-й декаде июня 1980 г. составил 4.0 детенышей на одну размножающуюся самку (подсчитано по 3 самкам вида), тогда как по литературным сведениям этот показатель для аллопатричных популяций *M. majori* из Кабардино-Балкарии в аналогичный сезон года составлял 4.2 детенышей на одну размножающуюся самку (Mambetov, 1989), или 3.08 – по средним показателям за сезон размножения в низкогорьях Большого Сочи (Okulova et al., 2014). Различия между полученными нами и известными из литературы (Mambetov, 1989; Okulova et al., 2014) данными по выявленным экологическим показателям могут быть связаны как с взаимным влиянием видов-двойников в условиях симпатрии, так и с рядом абиотических факторов (факторы среды: географический, климатический, высотный), поскольку пункт отлова изученной нами смешанной популяции видов-двойников кустарниковых полевков Кавказа из северо-западной Армении в значительной степени отличается по географическим координатам, высотным показателям, климату от сравниваемых точек аллопатрии *M. majori* в горных районах Кабардино-Балкарии (Mambetov, 1989) и низкогорьях Краснодарского края (Okulova et al., 2014).

Можно высказать предположение, что помимо вышеупомянутых экологических особенностей сосуществование видов-двойников кустарниковых полевок Кавказа в местах их контакта может обеспечиваться за счет их различий в пищевых специализациях. Известно, что *M. majori*, демонстрируя тесную связь с комплексом видов растений, произрастающих в лесном поясе, наряду с растительными зелеными кормами в большом количестве поедает желуди и буковые орешки, проявляя черты семеноядности; тогда как *M. daghestanicus*, как правило, обитает в высокогорье субальпийского и альпийского поясов, где среди растительности преобладают длительно вегетирующие кустарниковые формы, что, по-видимому, способствовало возникновению зеленоядности у этого вида (Mambetov, 1989). Анализ полученных нами ранее краниометрических результатов, включающих сведения об абсолютных промерах 32 параметров черепа (см. таблицу), по всему пулу идентифицированных (как симпатричных так и аллопатричных) находок *M. (T.) majori* и *M. (T.) daghestanicus* из ряда пунктов Большого Кавказа (Mironova et al., 2013), позволяет, сделав несложные расчеты, выявить ряд индексов (=относительных промеров черепа), связанных с семеноядностью у *M. (T.) majori* (*T. m*). Так, например, у *M. (T.) majori* по сравнению с таковым у *M. (T.) daghestanicus* (*T. d*) был обнаружен: более широкий первый коренной зуб (отношение $Bm^1/Lm^1 = 0.553$ у *T. m* больше чем этот индекс = 0.541 у *T. d*) и менее длинный по отношению к длине верхнего зубного ряда Lm^1/Lm^{1-3} (0.371 у *T. m* против 0.374 у *T. d*), также для этого вида показан более длинный верхний зубной ряд по отношению к длине нижней челюсти: Lm^{1-3}/Lmd (0.391 у *T. m* против 0.385 у *T. d*) и менее короткая диастема ($D1$) по сравнению с таковой у вида-двойника *M. (T.) daghestanicus* ($D1 = 6.700$ у *T. m* против $D1 = 6.388$ у *T. d*). Все вышеперечисленные немногочисленные признаки черепа (индексы и показатели), указывающие на большую семеноядность у *M. (T.) majori* по сравнению с таковой у *M. (T.) daghestanicus*, могут рассматриваться как отражение на морфологическом уровне адаптивной стратегии видов-двойников кустарниковых полевок Кавказа в характере их питания. Следует полагать, что пищевые специализации видов-двойников кустарниковых полевок Кавказа формировались в условиях аллопатрии, а в ходе длительной эволюции подрода *Terricola* в горах Кавказа (Tougard, 2017) они, или какие-то мутации, сопровождавшие этот процесс, могли закрепиться отбором. И в таком случае различия в пищевых специализациях между видами-двойниками кустарниковых полевок Кавказа также могут являться одним из факторов, обеспечивающих сосуществование *M. (T.) majori* в *M. (T.) daghestanicus* в местах их контакта.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Полученные данные указывают, что важным условием сосуществования видов-двойников *M. (T.) majori* и *M. (T.) daghestanicus* является их разделение по стадиям пребывания

Кроме того, представленные результаты свидетельствуют о том, что различия в особенностях популяционной структуры (возрастной, половой состав), а также в стратегии размножения позволяют сосуществовать видам-двойникам кустарниковых полевок Кавказа в местах контакта даже в условиях симбиотопии.

Известные по литературным данным, в том числе выявленные с помощью крианиметрических подходов, признаки, подтверждающие различия между видами-двойниками кустарниковых полевков Кавказа (в пищевых специализациях *M. (T.) majori* более семенной вид, чем *M. (T.) daghestanicus*), также могут являться одним из факторов, обеспечивающих их сосуществование в местах контакта.

Выражаем сердечную благодарность старшему научному сотруднику Института проблем экологии и эволюции им. А. Н. Северцова РАН Людмиле Айзиковне Хляп за помощь в нанесении на карту с помощью GIS-технологий мест контакта видов-двойников кустарниковых полевков, обнаруженных авторами статьи на Северном Кавказе.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ / REFERENCES

Akhverdyan M. R., Lyapunova E. A., Vorontsov N. N. Kariology and systematics of pine voles of the Caucasus and Transcaucasia (*Terricola*, Arvicolinae, Rodentia). *Zoologicheskii Zhurnal*, 1992, vol. 71, no. 3, pp. 96–110 (in Russian).

Baskevich M. I. Comparison of specific spermatozoa and karyotypes in three species of pine voles: *Terricola majori*, *T. daghestanicus*, and *T. subterraneus* (Rodentia, Cricetidae) in the former Soviet Union countries. *Zoologicheskii Zhurnal*, 1997, vol. 76, no. 5, pp. 597–607 (in Russian).

Baskevich M. I. Chromosomal studies of sibling species of pine voles (Rodentia, Arvicolinae, *Microtus*) in the Caucasus region. In: *The First International Becker Readings: A Collection of Scientific Papers Based on the Conference Materials*. Volgograd, Volgograd State University Publ., 2010, pt. 1, pp. 290–292 (in Russian).

Baskevich M. I., Lukyanova I. V., Kovalskaya Yu. M. Distribution of two forms of the pine voles (*P. majori* Thom. and *P. daghestanicus* Shidl.) in the Caucasus. *Bulletin of Moscow Society of Naturalists. Biological Series*, 1984, vol. 89, no. 1, pp. 29–33 (in Russian).

Baskevich M. I., Potapov S. G., Khlyap L. A., Okulova N. M., Ashibokov U. M., Grigoriev M. P., Dzagurova T. K. Chromosomal and molecular investigations of cryptic species of the subgenus *Terricola* (Rodentia, Arvicolinae, *Microtus*) in the Caucasian region: Analysis of new records. *Zoologicheskii Zhurnal*, 2015, vol. 94, no. 8, pp. 963–971 (in Russian). <https://doi.org/10.7868/S0044513415060045>

Baskevich M. I., Potapov S. G., Mironova T. A. Cryptic species of rodents as models in research on the problems of species and speciation. *Biology Bulletin Review*, 2016, vol. 6, iss. 3, pp. 245–259. <https://doi.org/10.1134/S2079086416030026>

Baskevich M. I., Bogdanov A. S., Khlyap L. A., Litvinova E. M. The role of chromosomal mutations in speciation and adaptive strategy of pine voles (subgenus *Terricola*, genus *Microtus*) of the fauna of Russia. *Mammals in a Changing World: Current Problems of Theriology (XI Congress of the Theriological Society at the Russian Academy of Sciences). Materials of the conference with international participation*. Moscow, KMK Scientific Press, 2022, pp. 30 (in Russian).

Bogdanov A. S., Khlyap L. A., Kefelioğlu H., Selçuk A. Y., Stakheev V. V., Baskevich M. I. High molecular variability in three pine vole species of the subgenus *Terricola* (*Microtus*, Arvicolinae) and plausible source of polymorphism. *Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research*, 2021, vol. 59, pp. 2519–2538. <https://doi.org/10.1111/jzs.12539>

Chaline J., Brunet-Lecomte P., Graf J. D. Validation of *Terricola* Fatio, 1867 pour les campagnols souterrains (Arvicolidae, Rodentia) paléarctiques actuels et fossils. *Comptes rendus de l'Académie des Sciences. Série 3: Sciences de la vie*, 1988, vol 306, no. 15, pp. 475–478.

Dzuyev R. I., Algajola A. A., Dzuyev A. R., Zhilyaeva F. H., Masukawa K. A., Sharipova A. H. Adaptive features of the biology of reproduction Dagestan and Asia minor voles. In: *Biological*

Diversity of the Caucasus and Southern Russia: Materials of the XXII International scientific conference. Makhachkala, ALEF, 2020, pp. 281–285 (in Russian).

Ford C. E., Hamerton J. L. A colchicine hypotonic citrate, squash sequence for mammalian chromosomes. *Stain Technology*, 1956, vol. 31, iss. 6, pp. 247–251. <https://doi.org/10.3109/10520295609113814>

Gromov I. M., Yerbaeva M. A. *The Mammals of Russia and Adjacent Territories. Lagomorphs and Rodents*. Saint Petersburg, Zoological Institute of the Russian Academy of Sciences Publ., 1995. 520 p. (in Russian).

Ivanov V. G., Tembotov A. K. Chromosome sets and taxonomic status of Caucasian pine voles. In: *Fauna, ekologiya i okhrana zhivotnykh Severnogo Kavkaza* [Fauna, Ecology and Conservation of Animals of the North Caucasus]. Nalchik, Kabardino-Balkarian State University Publ., 1972, iss. 1, pp. 45–71 (in Russian).

Khatukhov A. M., Dzuev R. I., Tembotov A. K. New karyotypic forms of pine voles (*Pitymys*) of the Caucasus. *Zoologicheskii Zhurnal*, 1978, vol. 57, no. 10, pp. 1566–1570 (in Russian).

Kryštufek B., Shenbrot G. I. *Voles and Lemmings (Arvicolinae) of the Palaearctic Region*. Maribor, University of Maribor Press, 2022. 449 p.

Kryštufek B., Vohralik V. *Mammals of Turkey and Cyprus. Rodentia I: Sciuridae, Dipodidae, Gliridae, Arvicolinae*. Koper, Zgodovinsko drustvo za južno Primorsko, 2005. 292 p.

Lyapunova E. A., Akhverdyan M. R., Vorontsov N. N., Robertsonian fan in subalpine voles of Caucasus (*Pitymys*, Microtinae, Rodentia). *Doklady Akademii nauk SSSR*, 1988, vol. 273, no. 5, pp. 1204–1208 (in Russian).

Mambetov A. H. *Comparative Studying of Features of Biology of Pitymys majori Tomas and P. daghestanicus Schidl. in the Caucasus*: Thesis Diss. Cand. Sci. (Biol.). Sverdlovsk, 1989. 16 p. (in Russian).

Mezhzhherin S. V., Morozov-Leonov Yu. S., Kuznetsova I. A. Biochemical variation and genetic divergence in palearctic voles (Arvicolidae): Subgenus *Terricola*, true lemmings *Lemmus* Link 1775, pied lemmings *Dicrostonyx* Gloger 1841, steppe lemmings *Lagurus* Gloger 1842, mole voles *Ellobius* Fischer von Waldheim 1814. *Genetika*, 1995, vol. 31, no. 6, pp. 788–797 (in Russian).

Mironova T. A., Sapelnikov S. F., Khlyap L. A., Okulova N. M., Baskevich M. I. Comparative craniological studies of pine voles of the subgenus *Terricola* (Microtus, Arvicolinae) from Russian. *Zoologicheskii Zhurnal*, 2013, vol. 92, no. 1, pp. 87–98 (in Russian). <https://doi.org/10.7868/S004451341301008X>

Musser G. G., Carleton M. D. Family Muridae. In: Wilson D. E., Reeder D. M., eds. *Mammal Species of the World. A Taxonomic and Geographic Reference*. 3rd ed. Washington, Smithsonian Institution Press, 2005, pp. 956–1038.

Ognev S. I. *The Mammals of USSR and Adjacent Countries (The Mammals of Eastern Europe and Northern Asia)*. Moscow, Leningrad, Academy of Science of the USSR, 1950, vol. 7. 706 p. (in Russian).

Okulova N. M., Vasilenko L. E., Mironova T. A., Baskevich M. I. Reproduction and population composition of voles of the genus *Terricola* in the Northwest Caucasus. *Mountain Ecosystems and Their Components: Proceedings of the V All-Russian Conference with International Participation*. Nalchik, Institute of Ecology of Mountainous Territories of the Kabardino-Balkarian Scientific Center of the Russian Academy of Sciences Publ., 2014, pp. 47–48 (in Russian).

Pavlinov I. Ya. *Systematics of Recent Mammals*. Moscow, Moscow University Press, 2003. 293 p. (in Russian).

Sheftel B. I. Methods for estimating the abundance of small mammals. *Russian Journal of Ecosystem Ecology*, 2018, vol. 3, iss. 3, pp. 1–21 (in Russian).

Tembotov A. K., Khatukhov A. M. On landscape occurrence and evolution of karyotypic forms of Eurasian *Pitymys*. In: *Fauna, ekologiya i okhrana zhivotnykh Severnogo Kavkaza* [Fauna,

Ecology and Conservation of Animals of the North Caucasus]. Nalchik, Kabardino-Balkarian State University Publ., 1979, iss. 4, pp. 40–83 (in Russian).

Tembotov A. K., Shhashamishev H. H. *Zhivotnyy mir Kabardino-Balkarii* [Fauna of Kabardino-Balkaria]. Nalchik, Elbrus 1984.192 p. (in Russian).

Tembotov A. K., Khatukhov A. M., Ivanov V. G., Grigoriev G. I. Ecological and geographical aspects of the evolution of Caucasian pine voles. In: *Fauna, ekologiya i okhrana zhivotnykh Severnogo Kavkaza* [Fauna, Ecology and Conservation of Animals of the North Caucasus]. Nalchik, Kabardino-Balkarian State University Publ., 1976, iss. 3, pp. 3–35 (in Russian).

Tougard C. Did the quaternary climatic fluctuations really influence the tempo and mode diversification in European rodents? *Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research*, 2017, vol. 55, iss. 1, pp. 46–56. <https://doi.org/10.1111/jzs.12152>

Yudin B. S., Galkina L. I., Potapkina A. F. *Mammals of the Altai-Sayan Mountainous Country*. Novosibirsk, Nauka, 1979. 296 p. (in Russian).

Adaptive strategies of sibling species of the Caucasian pine voles (Rodentia, Arvicolinae, *Microtus*) under sympatry conditions

M. I. Baskevich ^{1✉}, T. A. Mironova ¹, A. S. Bogdanov ²

¹ A. N. Severtsov Institute of Ecology and Evolution, Russian Academy of Sciences
33 Leninsky Prospekt, Moscow 119071, Russia

² Koltzov Institute of Developmental Biology, Russian Academy of Sciences
26 Vavilova St., Moscow 119334, Russia

Received: December 6, 2024 / revised: January 17, 2025 / accepted: January 20, 2025 / published: October 15, 2025

Abstract: Features of the ecology of the sibling species *M. (T.) majori* and *M. (T.) daghestanicus* in some places of their contact on the Greater and Lesser Caucasus were studied. An analysis of symbiotopic samples of the sibling species from two localities in the Karachay-Cherkessia (the right bank of the Kizgich River and the vicinity of the village of Verkhny Arkhyz) and a mixed sample from the sympatry zone in the vicinity of the village Ankavan in Armenia was made. The obtained priority data make it possible to assert that an important condition for the coexistence of the sibling species *M. (T.) majori* and *M. (T.) daghestanicus* is their separation by residence stations, as well as by a number of environmental features. It has been shown that differences in the peculiarities of the population structure (age and sex composition), as well as in the reproduction strategy, allow the sibling species of the Caucasian pine voles to coexist in places of their contact, even under symbiotopy conditions. The previously known craniometric features, confirming differences between the sibling species of the Caucasian pine voles in food specializations, which may also be one of the factors ensuring their coexistence at the places of contact, are discussed.

Keywords: pine voles (subgenus *Terricola*), sibling species, distribution, sympatry, adaptive strategies, Caucasus

Funding: This work was performed within the framework of the state assignment of the A. N. Severtsov Institute of Ecology and Evolution of the Russian Academy of Sciences (Projects no. FFER-2021-0003 and 2024/2028 (No. 1022040700412-9-1.6.12)) and Koltzov Institute of Developmental Biology, Russian Academy of Sciences (project No. 0088-2024-0011).

Ethics approval and consent to participate: Animal protocols were approved by the Bioethics Committee of Koltzov Institute of Developmental Biology of the Russian Academy of Sciences (protocol No. 37 dated June 25, 2020).

Competing interests: The authors have declared that no competing interests exist.

For citation: Baskevich M. I., Mironova T. A., Bogdanov A. S. Adaptive strategies of sibling species of the Caucasian pine voles (Rodentia, Arvicolinae, *Microtus*) under sympatry conditions. *Povolzhskiy Journal of Ecology*, 2025, no. 3, pp. 253–267 (in Russian). <https://doi.org/10.35885/1684-7318-2025-3-253-267>

✉ **Corresponding author:** Laboratory of Mammalian Microevolution, A. N. Severtsov Institute of Ecology and Evolution of the Russian Academy of Sciences, Russia.

ORCID and e-mail addresses: Marina I. Baskevich: <https://orcid.org/0000-0003-0632-4949>, mbaskevich@mail.ru; Tatyana A. Mironova: <https://orcid.org/0000-0002-4827-7530>, talimir84@mail.ru; Alexey S. Bogdanov: <https://orcid.org/0000-0002-2106-3989>, bogdalst@yahoo.com.