

УДК [599.363:576.316.353.7](470)

**РАЗНООБРАЗИЕ ХРОМОСОМНЫХ ВАРИАНТОВ
У ОБЫКНОВЕННОЙ БУРОЗУБКИ *SOREX ARANEUS*
(EULIPOTYPHIA, MAMMALIA)
НА ЕВРОПЕЙСКОЙ ТЕРРИТОРИИ РОССИИ**

С. В. Павлова, Ф. А. Тумасьян, Н. А. Щипанов

*Институт проблем экологии и эволюции им. А. Н. Северцова РАН
Россия, 119071, Москва, Ленинский просп., 33
E-mail: swpavlova@mail.ru*

Поступила в редакцию 24.06.14 г.

Разнообразие хромосомных вариантов у обыкновенной бурозубки *Sorex araneus* (Eulipotyphla, Mammalia) на Европейской территории России. – Павлова С. В., Тумасьян Ф. А., Щипанов Н. А. – На основе цитогенетического анализа кариотипов обыкновенных бурозубок *Sorex araneus* Linnaeus, 1758 из 14 локалитетов на территории Европейской России получены новые данные о распространении нескольких хромосомных рас (*Москва*, *Молога*, *Пояконда* и *Серов*). В частности, показано, что часть ареала расы *Москва* отделена от основной территории другими расами (*Молога*, *Кириллов* и *Мантурово*). Выявлено несколько различных вариантов хромосомного полиморфизма у расы *Пояконда* (*g/r*, *i/p*) и *Москва* (*j/l*, *j – l*). Подтвержденная на основе кариологических данных принадлежность обыкновенных бурозубок к хромосомной расе *Москва* на территории Дарвинского заповедника и к расе *Серов* на территории заповедника «Денежкин Камень» позволяет использовать накопленные ранее данные по особенностям экологии зверьков для характеристики общих закономерностей экологии определенной расы. Полученные нами результаты позволяют обсудить ряд явлений, связанных с формированием и современным распространением парапатричных хромосомных рас у обыкновенной бурозубки *S. araneus*.

Ключевые слова: кариотипическая изменчивость, хромосомный полиморфизм, ареалы рас, *Sorex araneus*.

Karyotypic variant diversity in the common shrew *Sorex araneus* (Eulipotyphla, Mammalia) in European Russia. – Pavlova S. V., Tumasian Ph. A., and Shchipanov N. A. – New data about the distribution of several chromosomal races (*Moscow*, *Mologa*, *Poyakonda*, and *Serov*) were obtained by using cytogenetic analysis of the common shrew (*Sorex araneus* Linnaeus, 1758) karyotypes from 14 new localities in European Russia. In particular, it is demonstrated that a part of the *Moscow* race area is separated from the main one by other races (*Mologa*, *Kirillov*, and *Manturovo*). Several types of chromosomal polymorphism were revealed within the populations of the *Poyakonda* (*g/r*, *i/p*) and *Moscow* (*j/l*, *j – l*) races. The territory of the Darwin Reserve is occupied by the *Moscow* race, while the *Serov* race inhabits the Denezhkin Kamen Reserve; so these data help us to use our pool of previously collected data about features of the common shrew ecology to characterize general patterns of ecology of a certain chromosomal race. The results allow us to discuss a number of questions about the formation of races in the past as well as of the current distribution of chromosomal races of the common shrew *S. araneus*.

Key words: karyotypic variability, chromosomal polymorphism, distribution, *Sorex araneus*.

ВВЕДЕНИЕ

Обыкновенная бурозубка – вид мелких млекопитающих, характеризующийся огромным разнообразием региональных кариотипических вариантов – хромосом-

ных рас, является одной из уникальных моделей для изучения ранних этапов дивергенции. Особенности распределения кариотипических вариантов у этого вида на территории Западной Европы вызывало наибольший интерес у исследователей в период с 90-х годов прошлого до первого десятилетия текущего века, когда было описано большинство из 72, известных на данный момент, хромосомных рас (Searle et al., 2007). Между тем распределение рас по территории России, а также места локализации межрасовых гибридных зон были установлены лишь в ограниченном числе случаев (Щипанов и др., 2009). В настоящее время можно констатировать заметную потерю интереса исследователей к этому виду. Вместе с тем вопросы формирования и распределения хромосомных рас изучены лишь в самых общих чертах, а ряд положений признается априори, без дополнительной проверки.

Важным аспектом для понимания общего хода эволюции является знание о закономерностях распределения внутривидовых хромосомных рас на ареале вида. Для обыкновенной буроzubки этот аспект биологии вида до сих пор остается недостаточно изученным. В ходе наших предыдущих исследований распределения кариотипических вариантов у *Sorex araneus* на Европейском Северо-Востоке России было установлено, что распространение внутривидовых хромосомных рас нельзя априори связывать с наличием средовых барьеров. В частности, были выявлены территории, где получение новых данных могло бы внести существенный вклад в понимание закономерностей распространения этого вида на послеледниковом пространстве (Shchipanov, Pavlova, 2013).

Одним из таких регионов является бассейн верхней Волги. Ранее было показано, что исток Волги и левый берег Верхневолжских озер занят расой *Селигер* (Vulatova et al., 2007), которая здесь вступает в контакт и образует межрасовую гибридную зону с расой *Москва* (Vulatova et al., 2011), ниже по течению, по крайней мере, до городов Конаково и Савелово Тверской области, по обоим берегам Волги обитает раса *Москва* (Bystrakova et al., 2007). Далее, до г. Костромы данные о расовой принадлежности *S. araneus* отсутствуют, тогда как в окрестностях самой Костромы, на левобережье Волги, локализованы расы *Мантурово*, *Кириллов* и их гибриды, а на правом берегу – раса *Пенза* (Orlov et al., 2007).

Другим малоизученным регионом остается северо-запад Европейской России (севернее широты Петрозаводска). Уже первые исследования в этом регионе позволили обнаружить и описать новую хромосомную расу *Пояконда* (Pavlova, 2010).

В настоящей работе представлены новые данные, которые позволили выявить неожиданное распределение нескольких хромосомных рас и различных кариотипических вариантов у *Sorex araneus* в этих регионах. На основе хромосомных характеристик кариотипированных особей уточнены границы ареалов хромосомных рас *Пояконда*, *Молога* и *Москва*, что поможет скорректировать направления дальнейших поисков зон межрасовых контактов и гибридизации. Кроме того, сведения о присутствии в регионе определенной расы увеличивает возможности анализа ранее собранного материала, так как позволяет связать особенности экологии и морфологии зверьков с принадлежностью к определенной хромосомной расе.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Материалом для цитогенетического анализа послужили обыкновенные бурозубки *Sorex araneus* (всего 33 особи), отловленные в 14 локалитетах центральной России в летне-осенний период 2009 – 2013 гг. Отлов зверьков проводился с помощью трапиковых ловушек-живоловок оригинальной конструкции (Щипанов, 1986), что значительно облегчает сбор полевого материала. Протокол отлова живых зверьков, предусматривающий проверки ловушек с 1.5-часовым интервалом и использование геркулеса, смоченного нерафинированным подсолнечным маслом в качестве приманки, специально разработан для эффективного отлова землероек-бурозубок (Щипанов и др., 2000; Shchipanov et al., 2005). Портативный GPS навигатор использовался для фиксирования координат точек отлова зверьков. Первичная полевая обработка особей проводилась согласно протоколу, приведенному в Bulatova с соавторами (2009).

Препараты митотических хромосом были приготовлены из костного мозга и селезенки после предварительного колхицинирования *in vivo* по стандартной методике Ford and Hamerton (1956) с некоторыми собственными модификациями (Pavlova, Shchipanov, 2014). Суспензии хромосом фиксировались в полевых условиях, а дальнейшая обработка препаратов проводилась в лаборатории. Для идентификации хромосомных плеч использовалось дифференциальное окрашивание препаратов (G-banding) по методике Král, Radjabli (1974). Расовая принадлежность особей определялась согласно номенклатуре для стандартного кариотипа *S. araneus*, принятой Международным Комитетом по цитогенетике *S. araneus*, ISACC (Searle et al., 1991).

РЕЗУЛЬТАТЫ

Цитогенетический анализ кариотипов выявил принадлежность изученных особей к четырем хромосомным расам: *Пояконда*, *Молога*, *Москва* и *Серов* (таблица). Вне зависимости от расовой принадлежности кариотипы всех особей содержали три инвариантных метацентрика (*af*, *bc*, *tu*) и половые хромосомы, которые у самок представлены двумя крупными метацентриками (*XX*), а у самцов – одним *X* и двумя акроцентрическими хромосомами *Y₁* и *Y₂*.

Локализация кариотипических вариантов у хромосомных рас *Sorex araneus* на Европейской территории России

| № п/п | Локалитет | Широта/ долгота | <i>N</i> | <i>2na</i> | Кариотип (<i>g – r</i>) | Раса |
|---------------------|--|----------------------------|----------|------------|----------------------------------|-----------------|
| 1 | 2 | 3 | 4 | 5 | 6 | 7 |
| Республика Карелия | | | | | | |
| 1 | Лоухский район, пос. Приморский, о-в Великий | 66°33' с.ш. 33°06' в.д. | 1 | 19 | <i>g/r, hn, jl, ip, kq, mo</i> | <i>Пояконда</i> |
| | | | 1 | 21 | <i>g, r, hn, jl, i/p, kq, mo</i> | |
| Ярославская область | | | | | | |
| 2 | Угличский район, д. Маймеры, правый берег р. Волга | 57°24' с.ш. 38°08' в.д. | 3 | 18 | <i>gm, hn, io, jl, kr, pq</i> | <i>Молога</i> |
| 3 | Мышкинский район, с. Сера, левый берег р. Волга | 57°41' с.ш. 38°23' в.д. | 2 | 18 | <i>gm, hn, io, jl, kr, pq</i> | <i>Молога</i> |

Окончание таблицы

| 1 | 2 | 3 | 4 | 5 | 6 | 7 |
|----------------------|--|----------------------------|---|----|---------------------------------|---------------|
| 4 | Мышкинский район, д. Синицыно, правый берег р. Волга | 57°54' с.ш. 38°30' в.д. | 6 | 18 | <i>gm, hn, io, jl, kr, pq</i> | <i>Молога</i> |
| Тверская область | | | | | | |
| 5 | Весьегонский район, д. Противье, правый берег р. Молога | 58°30' с.ш. 37°31' в.д. | 2 | 18 | <i>gm, hn, io, jl, kr, pq</i> | <i>Молога</i> |
| 6 | г. Красный Холм, правый берег р. Молога | 58°01' с.ш. 37°06' в.д. | 1 | 18 | <i>gm, hn, io, jl, kr, pq</i> | <i>Молога</i> |
| 7 | Максатинский район, д. Мокшицы, правый берег р. Молога | 57°54' с.ш. 35°50' в.д. | 3 | 18 | <i>gm, hn, io, jl, kr, pq</i> | <i>Молога</i> |
| 8 | Кимрский район, д. Нов. Селищи, правый берег р. Волга | 57°03' с.ш. 37°31' в.д. | 3 | 18 | <i>gm, hi, jl, kr, no, pq</i> | <i>Москва</i> |
| Вологодская область | | | | | | |
| 9 | Череповецкий район, д. Ягница, левый берег р. Молога (ГПБЗ Дарвинский) | 58°44' с.ш. 37°31' в.д. | 1 | 18 | <i>gm, hi, jl, kr, no, pq</i> | <i>Москва</i> |
| 10 | Череповецкий район, д. Борок, левый берег р. Молога (ГПБЗ Дарвинский) | 58°32' с.ш. 37°32' в.д. | 2 | 18 | <i>gm, hi, jl, kr, no, pq</i> | <i>Москва</i> |
| | | | 1 | 19 | <i>gm, hi, jl, kr, no, pq</i> | |
| | | | 1 | 20 | <i>gm, hi, j, l, kr, no, pq</i> | |
| Владимирская область | | | | | | |
| 11 | Собинский район, с. Ельтесуново (Морозово), правый берег р. Колокша | 56°12' с.ш. 39°55' в.д. | 1 | 18 | <i>gm, hi, jl, kr, no, pq</i> | <i>Москва</i> |
| Московская область | | | | | | |
| 12 | Пос. Быково, р. Македонка | 55°38' с.ш. 38°05' в.д. | 2 | 18 | <i>gm, hi, jl, kr, no, pq</i> | <i>Москва</i> |
| 13 | Серпуховский район, ГПБЗ Приокско-Тerrasный, левый берег р. Ока | 54°53' с.ш. 37°30' в.д. | 1 | 18 | <i>gm, hi, jl, kr, no, pq</i> | <i>Москва</i> |
| Свердловская область | | | | | | |
| 14 | ГПЗ Денежкин Камень, кордон Еловка | 59°27' с.ш. 60°29' в.д. | 2 | 18 | <i>go, hn, ip, jl, km, qr</i> | <i>Серов</i> |

Примечание. N – число карiotипированных особей, $2na$ – диплоидное число аутосом. Указаны только диагностические хромосомы ($g-r$).

Раса Пояконда (Ру). В карiotипах обоих самцов-сеголеток, отловленных на о-ве Великий (# 1) в районе пос. Приморский (Беломорская биологическая станция МГУ им. М. В. Ломоносова), диплоидное число аутосом ($2na$) варьировало за счет полиморфных расово-специфичных аутосом i/p ($2na = 21$) и g/r ($2na = 19$). Диагностическими хромосомами для расы *Пояконда* являются метацентрики ip и акроцентрики g и r в гомозиготном состоянии (Pavlova, 2010), и, следовательно, гетерозиготность одного из гомологов приводит к увеличению $2n$ по сравнению с типичным карiotипом расы у особи с i/p и уменьшению – в случае g/r .

Раса Молога (М). Карiotипическая принадлежность к расе *Молога* выявлена у 17 особей из трех локалитетов (## 2 – 4) Ярославской области и трех (## 5 – 7) Тверской области (см. таблицу, рис. 1). Комбинации хромосомных плеч в диагностических метацентриках полностью соответствует описанному ранее карiotипу – gm, hn, io, jl, kr, pq ($2na = 18$) (Orlov et al., 1996).

Раса *Москва* (Mo) обнаружена в шести из 13 обследованных локалитетов в Тверской (# 8), Вологодской (## 9 – 10), Владимирской (# 11) и Московской (## 12 – 13) областях (см. таблицу, рис. 1). Все изученные особи оказались гомозиготными по расово-специфическим метацентрикам *gm*, *hi*, *jl*, *kr*, *no*, *pq* ($2na = 18$). Однако исключение составила выборка из локалитета 10 (Вологодская область, д. Борок, Дарвинский заповедник), в которой помимо гомозиготных особей обнаружены два кариотипа с полиморфными хромосомами *jl/l*. При этом в одном случае в кариотипе содержался один метацентрик *jl* и два гомологичных акроцентрика *j* и *l* (*j*, *jl*, *l*; $2na = 19$), а у второй особи оба гомолога *jl* были представлены в виде отдельных акроцентриков: *j – j*, *l – l*; $2na = 20$ (рис. 2).

Расово-специфические диагностические метацентрики *go*, *hn*, *ip*, *jl*, *kt* и *qr*, выявленные у *S. araneus* из заповедника «Денежкин Камень» (# 14), позволяют отнести эту особь к расе *Серов* (Se). Кариотип ($2na = 18$) полностью соответствует описанному ранее в работе А. Полякова с соавторами (Polyakov et al., 1997).

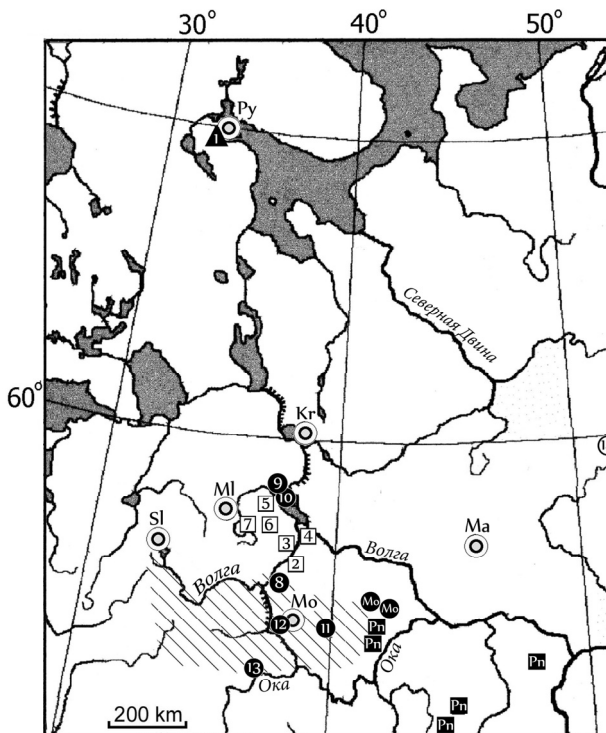


Рис. 1. Локализация хромосомных рас обыкновенной бурозубки *S. araneus* на территории Европейской России. Нумерация пунктов соответствует таблице, типовые локалитеты рас обозначены двойными кружками с сокращенным обозначением расы на латинском языке (Pu – *Пояконда*, Kr – *Кириллов*, Sl – *Селигер*, MI – *Молога*, Mo – *Москва*, Ma – *Мантурово*). Пронумерованные пустые квадраты соответствуют расе *Молога*, кружки с черной заливкой – расе *Москва*, треугольник с черной заливкой – расе *Пояконда* и пустой кружок – расе *Серов*. Залитые черным кружки и квадраты с буквенным обозначением расы – литературные данные по Orlov et al., 2007. Штриховкой обозначен ареал расы *Москва*

ОБСУЖДЕНИЕ

Результаты, полученные в наших текущих исследованиях, позволяют обратить внимание на ряд явлений, связанных с формированием и современным распространением парапатричных хромосомных рас у обыкновенной бурозубки *S. araneus*.

1. Наличие полиморфных кариотипов у расы *Пояконда* обнаружило хромосомную вариабельность в островных условиях. Заметим, что среди шести особей, ранее кариотипированных на материковой части, полиморфные кариотипы не были обнаружены (Pavlova, 2010). Метацентрик *gr* в гомозиготном состоянии известен у прибалтийских рас *Tallinn*, *Papielno*, *Goldap*, *Łęgucki Młyn* и *Guzowy Młyn* (см. Wójcik et al., 2003). Однако раса *Пояконда* отделена от них

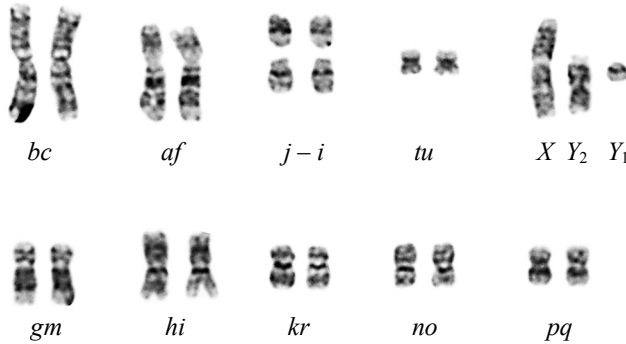


Рис. 2. G-окрашенный кариотип самца обыкновенной буро-зубки *S. araneus* из локалитета 10 с полиморфизмом по метацентрикам *jl*. Половые хромосомы представлены метацентриком *X* и двумя акроцентриками *Y₁* и *Y₂*

двумя другими хромосомными расами – *Санкт-Петербург*, у которой хромосома *g* представлена акроцентриком, а *r* входит в качестве хромосомного плеча в состав метацентрика *nr*; и *Ilomantsi*, у которой хромосомы *g* и *r* либо входят в состав метацентриков *go* – *kr* на территории Финляндии (Halkka et al., 1987), либо, в Карелии, плечо *g* образует акро-

центрическую хромосому, а метацентрик *kr* может находиться в гетерозиготном состоянии *k/r* (Vulatova et al., 2000; Orlov et al., 2007). Плечи *i* и *p* у соседних с *Поякондой* рас образуют либо метацентрик *ip* (гетерозиготу *ip/r* в Карелии), либо входят в состав метацентриков *hi* и *pr* у восточного соседа, расы *Кириллов* (Орлов, Козловский, 2002). Если полиморфизм *ip* можно объяснить проникновением акроцентриков из соседней Карельской популяции расы *Ilomantsi*, то появление метацентрика *gr* может быть связано как с центрическим слиянием Робертсоновского типа (Rb) двух акроцентриков, так и с сохранением метацентрической хромосомы в островном рефугиуме. Подобного рода полиморфизм (метацентрик *go* вместо расово-специфичных акроцентриков *g* и *o*) был описан еще в одном случае – для расы *Селигер* из гибридной зоны Москва – Селигер близ Волговерховья (Павлова и др., 2007). Очевидно, что полученные результаты недостаточны для решения этих вопросов, вместе с тем углубленное изучение причин появления полиморфных кариотипов в островной популяции расы *Пояконда* может внести существенный вклад в понимание общих закономерностей формирования и дальнейшего расселения хромосомных рас *Sorex araneus*.

2. Выше отмечалось, что распределение хромосомных рас на территории Европейской России нельзя однозначно связывать с наличием средовых барьеров. Одна и та же раса на своем ареале пересекает значительные водные преграды, так, например, раса *Мантурово* переходит крупные реки Сев. Двину и Вычегду, раса *Кириллов* – Сев. Двину в нижнем течении и т.п., а места обнаружения межрасовых гибридов или установленные гибридные зоны часто располагаются в однотипной

среде и не связаны с каким-либо внешним препятствием (Shchipanov, Pavlova, 2013). Яркими примерами могут являться гибридная зона хромосомных рас с максимальными кариотипическими различиями – *Москва* и *Селигер* – в верховьях Волги (Vulatova et al., 2007) и тройная гибридная зона *Москва* – *Западная Двина* – *Селигер* на Валдае (Орлов и др., 2010). Даже в случае обнаружения межрасовых гибридов близ реки предполагаемую границу можно провести не вдоль, а поперек русла, как, например, в случае рас *Печора* и *Мантурово* (Щипанов и др., 2009). Сходным образом ведут себя изученные нами расы *Молога* и *Москва*. Можно было бы ожидать, что граница между этими расами будет обусловлена руслом р. Волга, однако оказалось, что раса *Молога* пересекает ее и населяет правый берег ниже Кимрского района Тверской области до д. Борок Вологодской области. Выше оба берега р. Волга заселены расой *Москва* (Vystrakova et al., 2003, 2007; Orlov et al., 2007). Таким образом, курс ожидаемой гибридной зоны, скорее всего, будет проходить поперек, а не вдоль Волги.

Неожиданно раса *Москва* была обнаружена в Дарвинском заповеднике и его ближайших окрестностях (см. рис. 1), при этом раса *Молога* была локализована буквально напротив заповедника (на правом берегу разлившейся р. Молога, расстояние между точками не более 5 км). Принадлежность обыкновенных бурозубок к расе *Москва* в этом месте является неожиданным потому, что на современном уровне изученности ареалов этих хромосомных рас данная популяция оказывается в окружении рас *Молога* с востока, юга и юго-востока, *Мантурово* – с запада и *Кириллов* – с севера и северо-востока. Связан ли ареал расы *Москва* в Дарвинском заповеднике с основным ареалом и как на самом деле распространены расы в этом районе пока неясно. Заметим, что раса *Пенза* (Pn), характеризующаяся идентичным с расой *Молога* кариотипом, была выделена в качестве самостоятельной расы на основании того, что она предположительно отрезана от расы *Молога* ареалом расы *Москва* (Orlov et al., 2007). Представление о возможности изоляции популяций какой-либо расы от ее основного ареала, и, соответственно, прерывание свободного потока генов между изолированными частями одной расы благодаря наличию другой, во многом могло бы объяснять многообразие рас на сравнительно однородной поверхности Европы, особенно с учетом того, что далеко не всегда крупные реки являются препятствиями для их распространения.

Вместе с тем полученные нами результаты показывают, что расу можно обнаружить в самом неожиданном месте, вопреки ожиданиям, следующим из современного состояния изученности распределения кариотипических вариантов. Обратим внимание, что на протяжении около 100 км между крайними точками обнаружения рас *Москва* и *Мантурово* и именно в том месте, где они должны разделять ареал расы *Молога*, кариологические исследования пока не проводили. В связи с этим открытым остается вопрос – сохраняется ли коридор между частями единой расы, названными В. Н. Орловым с соавторами (Orlov et al., 2007) *Молога* (Ml) и *Пенза* (Pn)? Также нельзя априори утверждать, что популяции расы *Москва* в Дарвинском заповеднике не связаны коридором с основным ареалом этой расы. Для окончательного решения данных вопросов необходимы дополнительные цитогенетические исследования.

3. Как отмечалось выше, ожидать присутствия определенной расы в некотором регионе можно лишь с большой осторожностью. Соответственно, относить данные по экологии и морфологии обыкновенных бурозубок, собранные в каком-либо регионе, к определенной расе также можно лишь с некоторой долей вероятности. Это побудило нас получить хромосомные характеристики вида на ряде стационаров, там, где материалы собираются серийно и где ведутся многолетние наблюдения. Одним из таких мест является заповедник «Денежкин Камень» в Свердловской области, который находится в центре ареала расы *Серов* и, как и ожидалось исходя из ареала, здесь была обнаружена именно эта раса. Ранее обитание расы *Серов* было также установлено для всех стационаров Печоро-Ильчского заповедника (Щипанов и др., 2009). Полученные результаты позволяют использовать накопленные в ходе мониторинга в этих заповедниках данные для общей характеристики особенностей биологии обыкновенной бурозубки расы *Серов*.

Авторы выражают искреннюю признательность А. А. Калинину, А. В. Купцову и Л. А. Хляп за помощь в сборе полевого материала.

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований и Программы фундаментальных исследований Президиума РАН «Живая природа: современное состояние и проблемы развития» (подпрограмма «Биоразнообразие: состояние и динамика»).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Орлов В. Н., Борисов Ю. М., Ирхин С. Ю., Ковалева А. А. Особенности зоны контакта трех хромосомных рас обыкновенной бурозубки *Sorex araneus* L. (Mammalia) как показатель конкуренции популяций // Экология. 2010. № 6. С. 459 – 463.

Орлов В. Н., Козловский А. И. О роли ледниковых эпох в формировании хромосомного полиморфизма обыкновенной бурозубки *Sorex araneus* L. (Insectivora, Mammalia) // Докл. РАН. 2002. Т. 386. С. 423 – 426.

Орлов В. Н., Козловский А. И., Балакирев А. Е., Борисов Ю. М. Хромосомные «системные мутации» в популяциях обыкновенной бурозубки (*Sorex araneus* L., Insectivora) бассейна Верхней Волги // Докл. РАН. 2007. Т. 415, № 3. С. 418 – 421.

Павлова С. В., Булатова Н. Ш., Щипанов Н. А. Цитогенетический контроль гибридной зоны двух хромосомных рас *Sorex araneus* перед сезоном размножения // Генетика. 2007. Т. 43, № 12. С. 1619 – 1626.

Щипанов Н. А. К экологии малой белозубки *Crocidura suaveolens* // Зоол. журн. 1986. Т. 66. С. 1051 – 1060.

Щипанов Н. А., Булатова Н. Ш., Павлова С. В., Щипанов А. Н. Обыкновенная бурозубка (*Sorex araneus* L.) – модельный вид эколого-эволюционных исследований // Зоол. журн. 2009. Т. 88, № 8. С. 975 – 989.

Щипанов Н. А., Калинин А. А., Олейниченко В. Ю., Демидова Т. Б., Гончарова О. Б., Нагорнев Ф. В. К методике изучения использования пространства землеройками-бурозубками // Зоол. журн. 2000. Т. 79. С. 362 – 371.

Bulatova N., Shchipanov N., Searle J. B. The Seliger – Moscow hybrid zone between chromosome races of common shrews – an initial description // Russ. J. Theriol. 2007. Vol. 6, № 1. P. 111 – 116.

Bulatova N., Searle J. B., Bystrakova N. V., Nadjafova R. S., Shchipanov N. A., Orlov V. N. The diversity of chromosome races in *Sorex araneus* from European Russia // Acta Theriologica. 2000. Vol. 45. P. 33 – 46.

РАЗНООБРАЗИЕ ХРОМОСОМНЫХ ВАРИАНТОВ У ОБЫКНОВЕННОЙ БУРОЗУБКИ

Bulatova N., Searle J. B., Nadjafova R. S., Pavlova S. V., Bystrakova N. V. Field protocols for the genomic era // *Comparative Cytogenetics*. 2009. Vol. 3, № 1. P. 57 – 62.

Bulatova N., Jones R. M., White T. A., Shchipanov N. A., Pavlova S. V., Searle J. B. Natural hybridization between extremely divergent chromosomal races of the common shrew (*Sorex araneus*, Soricidae, Soricomorpha) : hybrid zone in European Russia // *J. of Evolutionary Biology*. 2011. Vol. 24, № 3. P. 573 – 586.

Bystrakova N. V., Bulatova N., Kovalskaya Y., Shchipanov N. A., Kalinin A. A., Nadjafova R. S., Searle J. B. Geographical limits of chromosomal races of common shrew *Sorex araneus* L in the Middle Volga (East European Russia) // *Mammalia*. 2003. Vol. 67. P. 187 – 191.

Bystrakova N. V., Shchipanov N. A., Bulatova N. Sh., Sheftel B. I., Najafova R. S., Pavlova S. V., Demidova T. B., Bobretsov A. V., Aleksandrov D. Yu., Kalinin A. A., Kouptsov A. V., Volkova A. T., Oleinichenko V. Yu., Searle J. B. New data on the geographic distribution of chromosome races of *Sorex araneus* (Soricidae, Eulipotyphla) in European Russia // *Russ. J. Theriol.* 2007. Vol. 6, № 1. P. 105 – 109.

Ford C. E., Hamerton J. L. A colchicine, hypotonic citrate, squash sequence for mammalian chromosomes // *Stain Technology*. 1956. Vol. 31. P. 247 – 251.

Halkka L., Soderlund V., Skaren U., Heikkila J. Chromosomal polymorphism and racial evolution of *Sorex araneus* L. in Finland // *Hereditas*. 1987. Vol. 106. P. 257 – 275.

Král B., Radjabli S. Banding patterns and Robertsonian fusion in the western Siberian population of *Sorex araneus* (Insectivora, Soricidae) // *Zoologické Listy*. 1974. Vol. 23. P. 217 – 227.

Orlov V., Bulatova N., Kozlovsky A., Nadjafova R., Searle J. B. Karyotypic variation of the common shrew (*Sorex araneus*) in European Russia : preliminary results // *Hereditas*. 1996. Vol. 125. P. 117 – 121.

Orlov V. N., Kozlovsky A. I., Okulova N. M., Balakirev A. E. Postglacial recolonisation of European Russia by the common shrew *Sorex araneus* // *Rus. J. Theriol.* 2007. Vol. 6, № 1. P. 97 – 104.

Pavlova S. V. A distinct chromosome race of the common shrew (*Sorex araneus* Linnaeus, 1758) within the Arctic Circle in European Russia // *Comparative Cytogenetics*. 2010. Vol. 4, № 1. P. 73 – 78.

Pavlova S. V., Shchipanov N. A. A hybrid zone between the Kirillov and Petchora chromosomal races of the common shrew (*Sorex araneus* L., 1758) in north-eastern European Russia. Preliminary description // *Acta Theriologica*. 2014. Vol. 59, № 3. P. 415 – 426.

Polyakov A., Borodin P., Lukáčová L., Searle J. B., Zima J. The hypothetical Old-Northern chromosome race of *Sorex araneus* found in the Ural Mts. // *Ann. Zool. Fennici*. 1997. Vol. 34. P. 139 – 142.

Searle J. B., Fedyk S., Fredga K., Hausser J., Volobouev V. T. Nomenclature for the chromosomes of the common shrew (*Sorex araneus*) // *Mémoires de la Société Vaudoise des Sciences Naturelles*. 1991. Vol. 19. P. 13 – 22.

Searle J. B., Hausser J., Zima J., Fredga K., Wójcik J. M., Volobuev V. T., Bulatova N. S., Nadjafova R. The ISACC heritage // *Russ. J. Theriol.* 2007. Vol. 6. P. 123 – 167.

Shchipanov N. A., Kalinin A. A., Demidova T. B., Oleinichenko V. Yu., Aleksandrov D. Yu., Kouptsov A. V. Population ecology of red-toothed shrews, *Sorex araneus*, *S. caecutiens*, *S. minutus*, and *S. isodon*, in Central Russia // *Advances in the Biology of Shrews II*. Special publication of the Intern. Soc. of Shrew Biologists. N. Y., 2005. P. 201 – 216.

Shchipanov N. A., Pavlova S. V. Contact zones and ranges of chromosomal races of the common shrew, *Sorex araneus*, in north-eastern European Russia // *Folia Zoologica*. 2013. Vol. 62, № 1. P. 24 – 35.

Wójcik J. M., Borodin P. M., Fedyk S., Fredga K., Hausser J., Mishta A., Orlov V. N., Searle J. B., Volobouev V. T., Zima J. The list of chromosome races of the common shrew *Sorex araneus* (updated 2002) // *Mammalia*. 2003. Vol. 68. P. 169 – 179.