

УДК [599.363:576.316.353.7](470+571)

**ХРОМОСОМНЫЕ ГИБРИДНЫЕ ЗОНЫ
У ОБЫКНОВЕННОЙ БУРОЗУБКИ *Sorex araneus*
(EULIPOTYPHILA, MAMMALIA) НА ТЕРРИТОРИИ РОССИИ**

С. В. Павлова, Р. С. Наджафова

*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.

Хромосомные гибридные зоны у обыкновенной бурозубки *Sorex araneus* (Eulipotyphla, Mammalia) на территории России. – Павлова С. В., Наджафова Р. С. – Без применения генетических методов в современных исследованиях теряется существенная информация по внутривидовой географической, экологической и таксономической структуре видов. Среди млекопитающих отечественной фауны обыкновенная бурозубка (*Sorex araneus* Linnaeus, 1758) характеризуется исключительным уровнем кариотипической изменчивости, а также меж- и внутривидового полиморфизма; ареал этого вида подразделен на множество внутривидовых парапатричных хромосомных рас. В настоящей работе впервые обобщен материал собственных исследований и литературных данных по изучению разнообразия хромосомных рас, границ их ареалов, а также зон контакта и гибридизации. Составлен список всех известных к данному моменту вариантов гибридных кариотипов между 13 расами (из 25 известных) из 14 хромосомных гибридных зон, локализованных на территории России.

Ключевые слова: кариотип, естественная гибридизация, парапатричные расы, внутривидовая изменчивость.

Chromosomal hybrid zones of the common shrew *Sorex araneus* (Eulipotyphla, Mammalia) in Russia. – Pavlova S. V. and Nadjafova R. S. – With no use of genetic techniques in modern studies, essential information on the intraspecific geographical, ecological and taxonomic structure of species may well be lost. Of the mammals of the domestic fauna, the common shrew (*Sorex araneus* Linnaeus, 1758) is characterized by an incredible level of its karyotype variability and inter- and intrapopulation chromosome polymorphism, so the species range is subdivided into many intraspecific parapatric chromosomal races. This paper summarizes our and literature data on the diversity, range boundaries and contact zones of these chromosomal races in Russia. A list of hybrid karyotypes between 13 (from 25 known) chromosomal races occurred in 14 hybrid zones in Russia has been compiled.

Key words: karyotype, natural hybridization, parapatric races, intraspecific variability.

Внутривидовые хромосомные формы или расы нередки среди видов млекопитающих различных систематических групп и с наибольшим разнообразием представлены у обыкновенной бурозубки, *S. araneus* (Soricidae, Eulipotyphla). В целом по ареалу вида в Евразии известно более 70 парапатричных хромосомных рас (White et al., 2010), из которых 25 распространены на территории России (Щипанов и др., 2009; Vulatova et al., 2000; Pavlova, 2010). Хромосомные расы диагностируют на уровне дифференциальной окраски хромосом, по вариантам Робертсоновских слияний в разнообразных попарных сочетаниях 10 хромосомных плеч – исходных акроцентриков (*g, h, i, k, m, n, o, p, q, r*). По сравнению с морфологическими или молекулярными характеристиками лишь хромосомные признаки надежно

позволяют идентифицировать расовую принадлежность каждой особи *S. araneus* и определять межрасовых гибридов (Searle, Wojcik, 1998).

Гибриды – сложные хромосомные гетерозиготы – образуются в зонах контакта ареалов различных рас, при этом каждая раса может гибридизировать с любой из соседних рас. Первая гибридная зона в российской части ареала вида была описана 25 лет назад в Западной Сибири, между расами *Новосибирск* и *Томск* (Анискин, Лукьянова, 1989), сейчас в Сибири идентифицировано 6 рас и 3 гибридные зоны: *Новосибирск – Томск*, *Новосибирск – Серов* и *Томск – Стрелка* (таблица). На Европейской территории России хромосомные расы стали изучать позже, однако за последнее десятилетие их описано уже 19 и стало возможным выявление множественных зон контакта и межрасовой гибридизации (см. таблицу). Разнообразие хромосомных рас выше в северной части ареала вида, и, соответственно, на европейском Севере России выявлено большее число межрасовых гибридных зон, чем в южных областях (Павлова и др., 2006; Nadjafova, 2013; Shchipanov, Pavlova 2013). Среди известных зон наиболее сложными по хромосомным вариациям являются лишь две – между сибирскими расами *Новосибирск* и *Томск* (Polyakov et al., 2011) и европейскими расами *Москва* и *Селдгер* (Bulatova et al., 2007, 2011). Эти гибридные зоны расположены в российской части ареала вида и наиболее детально изучены относительно пространственной и генетической структуры, а также различных факторов (популяционных и экологических), влияющих на тип и локализацию гибридных зон.

Каждая гибридная зона отличается уникальным набором характеристик (различия в кариотипах родительских рас, сложность производимых гибридов, различия в биотопах, особенности пространственного распределения и дисперсии особей и т.п.), что позволяет изучать как генетические, так и экологические аспекты подразделенности вида. Особый интерес вызывают гибридные зоны, локализованные на границах экотонных, а также вблизи физико-географических барьеров, таких как крупные реки (например, зоны *Печора – Кириллов*, *Москва – Нерусса*).

В таблице приведены обобщенные данные по всем известным к настоящему моменту вариантам естественной гибридизации внутривидовых хромосомных рас *S. araneus* на территории России. Названия контактирующих рас перечислены в алфавитном порядке, кариотипические формулы родительских рас и гибридов даны согласно стандартной номенклатуре хромосом этого вида (Searle et al., 1991, 2010), с указанием набора диагностических хромосом. Библиография охватывает 45 публикаций на русском и английском языках с оригинальным описанием или обзором данных по гибридам с участием 13 из 25 российских хромосомных рас *S. araneus* в 14 выявленных к 2013 г. гибридных зонах.

Разнообразие гибридных зон у хромосомных рас обыкновенной бурозубки (*Sorex araneus*), обнаруженных на территории России

Раса	Кариотип	Гибриды	Источник
1	2	3	4
Кириллов (север Европейской России)	<i>gm, hi, kq, no, pr</i>	Мантурово <i>gm/mn/no/go, hi, kq, pr</i> (RIV)	Orlov et al., 2007; Shchipanov, Pavlova, 2013
		Печора <i>gm/gi/hi/hn/no/mo, kq, pr</i> (RVI)	Щипанов и др., 2008; Shchipanov, Pavlova, 2013; Pavlova, Shchipanov, 2014

ХРОМОСОМНЫЕ ГИБРИДНЫЕ ЗОНЫ У ОБЫКНОВЕННОЙ БУРОЗУБКИ

Продолжение таблицы

1	2	3	4
Мантурово (север Европейской России)	<i>go, hi, kq, mn, pr</i>	Кириллов <i>gm/mn/no/go, hi, kq, pr</i> (RIV)	Orlov et al., 2007; Shchipanov, Pavlova, 2013
		Печора <i>gi/hi/hn/mn/mo/go, kq, pr</i> (RVI)	Shchipanov, Pavlova, 2013
		Сок <i>go, kq, hi/ip/pr/mr/mn/hn</i> (RVI)	Shchipanov, Pavlova, 2013
Москва (центр Европейской России)	<i>gm, hi, kr, no, pq</i>	Нерусса <i>gm/go/no/mn, hi, kr, pq</i> (RIV)	Matveevsky et al., 2012; Pavlova, 2013
		Селигер <i>g/gm/mq/pq/pr/kr/ik/hi/hn/no/o</i> (CXI)	Булатова, Павлова, 2007; Павлова и др., 2007; Щипанов, Павлова, 2007; Борисов и др., 2008; Щипанов и др., 2008 б, 2009; Орлов и др., 2010, 2013 б; Павлова, Булатова, 2010; Bulatova et al., 2007, 2011; Pavlova et al., 2008; Horn et al., 2012; Polly et al., 2013
		Западная Двина <i>gm, hi/ip/pq/qr/kr/hk, no</i> (RVI)	Борисов и др., 2008, Щипанов и др., 2009; Орлов и др., 2010, 2013 а, б; Григорьева и др., 2011 а, б; Orlov, Borisov, 2007
Нерусса (центр, запад и юг Европейской России)	<i>go, hi, kr, mn, pq</i>	Москва <i>gm/go/no/mn, hi, kr, pq</i> (RIV)	Matveevsky et al., 2012; Pavlova, 2013
Новосибирск (центр Западной Сибири)	<i>go, hn, ik, mp, qr</i>	Томск <i>o/go/gk/ik/hi/hn/mn/mp/p, qr</i> (CIX)	Анискин, Лукьянова, 1989; Поляков, 2008; Polyakov et al., 1996, 2002, 2003, 2009, 2011; Karamysheva et al., 2007; Horn et al., 2012; Polly et al., 2013
		Серов <i>go, hn, ik/ip/mp/km, qr</i> (RIV)	Поляков и др., 2001; Polyakov et al., 2000 б
Печора (северо-восток Европейской России)	<i>gi, hn, kq, mo, pr</i>	Кириллов <i>gi/hi/hn/no/mo/gm, kq, pr</i> (RVI)	Щипанов и др., 2008 а; Shchipanov, Pavlova, 2013; Pavlova, Shchipanov, 2014
		Серов <i>gi/go/mo/km/kq/qr/pr/ip, hn</i> (RVIII)	Shchipanov, Pavlova, 2013
		Сок <i>gi/go/mo/mr/pr/ip, hn, kq</i> (RVI)	Shchipanov, Pavlova, 2013
Селигер (центр Европейской России в верховьях Волги)	<i>g, hn, ik, mq, o, pr</i>	Москва <i>g/gm/mq/pq/pr/kr/ik/hi/hn/no/o</i> (CXI)	Банникова и др., 2006; Павлова и др., 2007; Щипанов, Павлова, 2007; Борисов и др., 2008; Щипанов и др., 2008 б, 2009; Орлов и др., 2010, 2013 а; Павлова, Булатова, 2010; Bulatova et al., 2007, 2011; Pavlova et al., 2008; Horn et al., 2012; Polly et al., 2013
		Западная Двина <i>g/gm/mq/qr/pr/ip/ik/hk/hn/no/o</i> (CXI)	Борисов и др., 2009; Орлов и др., 2013 б

Окончание таблицы

1	2	3	4
Серов (север Европейской России и азиатские территории, прилегающие к Уралу)	<i>go, hn, ip, km, qr</i>	Новосибирск <i>go, hn, ik/ip/mp/km, qr</i> (RIV)	Поляков и др., 2001; Polyakov et al., 2000 <i>b</i>
		Печора <i>gi/go/mo/km/kq/qr/pr/ip, hn</i> (RVIII)	Shchipanov, Pavlova, 2013
		Сок <i>go, hn, ip, km/mr/qr/kq</i> (RIV)	Shchipanov, Pavlova, 2013
		Юрюзань <i>go, hn, ip, km/mq/qr/kr</i> (RIV)	Щипанов и др., 2009; Shchipanov, Pavlova, 2013
Сок (восток Европейской России)	<i>go, hn, ip, kq, mr</i>	Мантурово <i>go, kq, hi/ip/pr/mr/mn/hn</i> (RVI)	Shchipanov, Pavlova, 2013
		Печора <i>gi/go/mo/mr/pr/ip, hn, kq</i> (RVI)	Shchipanov, Pavlova, 2013
		Серов <i>go, hn, ip, km/mr/qr/kq</i> (RIV)	Shchipanov, Pavlova, 2013
		Томск <i>k/gk/go/o, hi, q/r, m, n, p</i> (CIV)	Polyakov et al., 2000 <i>a</i>
Томск (восток Западной Сибири)	<i>gk, hi, mn, o, p, qr</i>	Новосибирск <i>o/go/gk/ik/hi/hn/mn/mp/p, qr</i> (CIX)	Анискин, Лукьянова, 1989; Поляков, 2008; Polyakov et al., 1996, 2002, 2003, 2009, 2011; Karamysheva et al., 2007; Horn et al., 2012; Polly et al., 2013
		Стрелка <i>k/gk/go/o, hi, q/r, m, n, p</i> (CIV)	Polyakov et al., 2000 <i>a</i>
		Москва <i>gm, hi/ip/pq/qr/kr/hk, no</i> (RVI)	Борисов и др., 2008; Щипанов и др., 2009; Орлов и др., 2010, 2012, 2013 <i>a, б</i>
Западная Двина (запад Европейской России)	<i>gm, hk, ip, no, qr</i>	Селигер <i>g/gm/mq/qr/pr/ip/ik/hk/hn/no/o</i> (CXI)	Борисов и др., 2009; Орлов и др., 2013 <i>б</i>
		Серов <i>go, hn, ip, km/mq/qr/kr</i> (RIV)	Щипанов и др., 2009; Shchipanov, Pavlova, 2013
Юрюзань (юго-восток Европейской России)	<i>go, hn, ip, kr, mq</i>	Серов <i>go, hn, ip, km/mq/qr/kr</i> (RIV)	Щипанов и др., 2009; Shchipanov, Pavlova, 2013

Примечание. Для гибридов приведена кариотипическая формула и тип мейотической конфигурации (в скобках), где буквой обозначены кольцо (R) или цепь (C), а цифрой – количество хромосом, включенных в фигуру (IV – XI), например: RIV – кольцо из четырех элементов (ring-of-four), а CIX – цепь из девяти элементов (chain-of-nine) и т.п.

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 14-04-00751).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Анискин В. М., Лукьянова И. В. Новая хромосомная раса и анализ зоны гибридизации двух кариоформ *Sorex araneus* (Insectivora, Soricidae) // Докл. РАН СССР. 1989. Т. 309, № 5. С. 1260 – 1262.

Банникова А. А., Булатова Н. Ш., Крамеров Д. А. Молекулярная изменчивость обыкновенной буроzubки *Sorex araneus* L. Европейской России и Сибири по данным о полиморфизме длин участков ДНК, фланкируемых короткими диспергированными повторами

ХРОМОСОМНЫЕ ГИБРИДНЫЕ ЗОНЫ У ОБЫКНОВЕННОЙ БУРОЗУБКИ

(Inter-SINE-PCR), и взаимоотношения хромосомных рас «Москва» и «Селигер» // Генетика. 2006. Т. 42, № 6. С. 737 – 747.

Борисов Ю. М., Ковалева А. А., Ирхин С. Ю., Орлов В. Н. Зоны контакта и совместного обитания трех хромосомных рас обыкновенной бурозубки *Sorex araneus* L. (Mammalia) на юге Валдайской возвышенности // Докл. РАН. 2009. Т. 428, № 2. С. 275 – 277.

Борисов Ю. М., Козловский А. И., Балакирев А. Е., Демидова Т. Б., Ирхин С. Ю., Малыгин В. М., Окулова Н. М., Потапов С. Г., Щипанов А. В., Орлов В. Н. Контакты хромосомных рас обыкновенной бурозубки *Sorex araneus* L. (Insectivora) на краевых образованиях Вепсовской стадии Валдайского ледника // Сиб. экол. журн. 2008. Т. 15. С. 763 – 771.

Булатова Н. Ш., Павлова С. В. Хромосомная раса в эпицентре гибридных зон // Вестн. ВОГиС. 2007. Т. 11. С. 432 – 435.

Григорьева О. О., Шестак А. Г., Потапов С. Г., Борисов Ю. М., Ирхин С. Ю., Кораблев Н. П., Орлов В. Н. Полиморфизм микросателлитных локусов и поток генов в зоне контакта четырех хромосомных рас обыкновенной бурозубки *Sorex araneus* L. (Mammalia) // Изв. РАН. Сер. биол. 2011 а. № 5. С. 501 – 510.

Григорьева О. О., Шестак А. Г., Сычева В. Б., Потапов С. Г., Борисов Ю. М., Орлов В. Н. Изолирующий эффект узких гибридных зон хромосомных рас обыкновенной бурозубки *Sorex araneus* (Mammalia) // Докл. РАН. 2011 б. Т. 436, № 6. С. 830 – 833.

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., Борисов Ю. М., Черепанова Е. В., Григорьева О. О., Шестак А. Г., Сычева В. Б. Узкая гибридная зона хромосомных рас Москва и Западная Двина и особенности изоляции популяций обыкновенной бурозубки *Sorex araneus* (Mammalia) // Генетика. 2012. Т. 48, № 1. С. 80 – 88.

Орлов В. Н., Сычева В. Б., Черепанова Е. В., Борисов Ю. М. Краниометрические различия контактирующих хромосомных рас обыкновенной бурозубки *Sorex araneus* (Mammalia) как следствие их ограниченной гибридизации // Генетика. 2013 а. Т. 49, № 4. С. 479 – 490.

Орлов В. Н., Борисов Ю. М., Черепанова Е. В., Милюшиников А. Н. Ассортативное скрещивание в гибридных зонах хромосомной расы Западная Двина обыкновенной бурозубки *Sorex araneus* (Mammalia) // Докл. РАН. 2013 б. Т. 451, № 1. С. 110 – 113.

Павлова С. В., Булатова Н. Ш. Идентификация новой WART-подобной хромосомной перестройки у комплексных гетерозигот в межрасовой гибридной зоне обыкновенной бурозубки (*Sorex araneus* L.) // Генетика. 2010. Т. 46, № 9. С. 1269 – 1271.

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.

Павлова С. В., Быстракова Н. В., Булатова Н. Ш., Наджафова Р. С., Поляков А. В. Материалы к кадастру хромосомных рас обыкновенной бурозубки *Sorex araneus* L. (в пределах России) // Биогеография. 2006. № 13. С. 42 – 59.

Поляков А. В. Гибридные зоны хромосомных рас обыкновенной бурозубки Западной Сибири // Сиб. экол. журн. 2008. Т. 15, № 5. С. 773 – 777.

Поляков А. В., Панов В. В., Ладыгина Т. Ю., Бочкарев М. Н., Родионова М. И., Бородин П. М. Хромосомная эволюция обыкновенной бурозубки *Sorex araneus* L. в послеледниковое время на юге Урала и Сибири // Генетика. 2001. Т. 37, № 4. С. 448 – 455.

Щипанов Н. А., Булатова Н. Ш., Демидова Т. Б., Бобрецов А. В. Хромосомные расы обыкновенной бурозубки (*Sorex araneus* L.) на европейском северо-востоке России : ограничивают ли физические преграды их распространение? // Докл. РАН. 2008 а. Т. 422, № 5. С. 714 – 717.

Щипанов Н. А., Булатова Н. Ш., Павлова С. В. Распределение обыкновенных бурозубок (*Sorex araneus* L.) двух хромосомных рас в зоне интерградации : может ли изменение типа расселения поддерживать независимость генных частот? // Генетика. 2008 б. Т. 44, № 6. С. 734 – 745.

Щипанов Н. А., Булатова Н. Ш., Павлова С. В., Щипанов А. Н. Обыкновенная бурозубка (*Sorex araneus*) – модельный вид эколого-эволюционных исследований // Зоол. журн. 2009. Т. 88, вып. 8. С. 975 – 989.

Щипанов Н. А., Павлова С. В. Гибридизация хромосомных рас обыкновенной бурозубки *Sorex araneus* L. Москва и Селигер : вероятность скрещивания и выживание гибридов // Докл. РАН. 2007. Т. 417, № 6. С. 847 – 849.

Bulatova N. Sh., 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. Evol. Biol. 2011. Vol. 24. P. 573 – 586.

Bulatova N., Shchipanov N., Searle J. B. The Seliger – Moscow hybrid zone between chromosomal races of common shrews – an initial description // Rus. J. Theriol. 2007. Vol. 6. P. 111 – 116.

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

Horn A., Basset P., Yannic G., Banaszek A., Borodin P. M., Bulatova N. S., Jadwiszczak K., Jones R. M., Polyakov A. V., Ratkiewicz M., Searle J. B., Shchipanov N. A., Zima J., Hausser J. Chromosomal rearrangements do not seem to affect the gene flow in hybrid zones between karyotypic races of the common shrew (*Sorex araneus*) // Evolution. 2012. Vol. 66. P. 882 – 889.

Karamysheva T. V., Belonogova N. M., Rodionova M. I., Rubtsov N. B., Polyakov A. V., Searle J. B., Borodin P. M. Temporal and spatial distribution of Rad51 protein in spermatocytes of the common shrew *Sorex araneus* L. (Soricidae, Eulipotyphla) // Rus. J. Theriol. 2007. Vol. 6. P. 15 – 19.

Matveevsky S. N., Pavlova S. V., Acaeva M. M., Kolomiets O. L. Synaptonemal complex analysis of interracial hybrids between the Moscow and Neroosa chromosomal races of the common shrew *Sorex araneus* showing regular formation of a complex meiotic configuration (ring-of-four) // Comp. Cytogen. 2012. Vol. 6. P. 301 – 314.

Nadjafova R. S. Bibliography of studies on hybrid zones of the common shrew chromosome races distributed in Russia // Comp. Cytogen. 2013. Vol. 7. P. 293 – 303.

Orlov V. N., Borisov Y. M. Chromosome races of the common shrew *Sorex araneus* Linnaeus, 1758 (Mammalia : Insectivora) from the south part of Valdai Heights (Russia) // Comp. Cytogen. 2007. Vol. 1. P. 101 – 106.

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. P. 97 – 104.

Pavlova S. V. Cytogenetic analysis of a hybrid zone between the Moscow and Neroosa chromosomal races of the common shrew (*Sorex araneus*) differing by a single WART-like chromosome rearrangement // Tsitologiya. 2013. Vol. 55. P. 271 – 274.

Pavlova S. V., Kolomiets O. L., Bulatova N. Sh., Searle J. B. Demonstration of a WART in a hybrid zone of the common shrew (*Sorex araneus* Linnaeus, 1758) // Comp. Cytogen. 2008. Vol. 2. P. 115 – 120.

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 northeastern European Russia : a preliminary description // Acta Theriol. 2014. Vol. 59. P. 415 – 426.

Polly P. D., Polyakov A. V., Ilyashenko V. B., Onischenko S. S., White T. A., Shchipanov N. A., Bulatova N. S., Pavlova S. V., Borodin P. M., Searle J. B. Phenotypic variation across chromoso-

ХРОМОСОМНЫЕ ГИБРИДНЫЕ ЗОНЫ У ОБЫКНОВЕННОЙ БУРОЗУБКИ

mal hybrid zones of the common shrew (*Sorex araneus*) indicates reduced gene flow // PLoS One. 2013. Vol. 8. P. e67455.

Polyakov A. V., Volobouev V. T., Borodin P. M., Searle J. B. Karyotypic races of the common shrew (*Sorex araneus*) with exceptionally large ranges : the Novosibirsk and Tomsk races of Siberia // Hereditas. 1996. Vol. 125. P. 109 – 115.

Polyakov A. V., Zima J., Banaszek A., Searle J. B., Borodin P. M. New chromosome races of the common shrew *Sorex araneus* from Eastern Siberia // Acta Theriol. 2000 a. Vol. 45, Suppl. 1. P. 11 – 17.

Polyakov A. V., Zima J., Searle J. B., Borodin P. M., Ladygina T. Chromosome races of the common shrew *Sorex araneus* in the Ural Mts: a link between Siberia and Scandinavia // Acta Theriol. 2000 b. Vol. 45, Suppl. 1. P. 19 – 26.

Polyakov A. V., Onischenko S. S., Iliashenko V. B., Searle J. B., Borodin P. M. Morphometric difference between the Novosibirsk and Tomsk chromosome races of the common shrew (*Sorex araneus*) in a zone of parapatry // Acta Theriol. 2002. Vol. 47. P. 381 – 387.

Polyakov A. V., Volobouev V. T., Aniskin V. M., Zima J., Searle J. B., Borodin P. M. Altitudinal partitioning of two chromosome races of the common shrew (*Sorex araneus*) in West Siberia // Mammalia. 2003. Vol. 67. P. 201 – 207.

Polyakov A. V., Ilyashenko V. B., Onischenko S. S., Panov V., Borodin P. AFLP diversity between the Novosibirsk and Tomsk chromosome races of the common shrew (*Sorex araneus*) // Comp. Cytogen. 2009. Vol. 3. P. 85 – 89.

Polyakov A. V., Borodin P. M., White T. A., Jones R. M., Searle J. B. Natural hybridization between extremely divergent chromosomal races of the common shrew (*Sorex araneus*, Soricidae, Soricomorpha) : hybrid zone in Siberia // J. Evol. Biol. 2011. Vol. 24. P. 1393 – 1402.

Searle J. B., Wójcik J. M. Chromosomal evolution: the case of *Sorex araneus* // Evolution of shrews // eds. J. M. Wójcik, M. Wolsan / Mammal Research Institute, Polish Academy of Sciences. Białowieża, 1998. P. 219 – 268.

Searle J. B., Fedyk S., Fredga K., Hausser J., Volobouev V. T. Nomenclature for the chromosomes of the common shrew (*Sorex araneus*) // Mém. Soc. Vaud. Sci. Nat. 1991. Vol. 19. P. 13 – 22.

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

Searle J., Fedyk S., Fredga K., Hausser J., Volobouev V. T. Nomenclature for the chromosomes of the common shrew (*Sorex araneus*) // Comparative Cytogenetics. 2010. Vol. 4, № 1. P. 87 – 96.

Shchipanov N. A., Pavlova S. V. Contact zones and ranges of chromosomal races of the common shrew, *Sorex araneus*, in northeastern European Russia // Folia Zool. 2013. Vol. 62. P. 24 – 35.

White T. A., Bordewich M., Searle J. B. A network approach to study karyotypic evolution : The chromosomal races of the common shrew (*Sorex araneus*) and house mouse (*Mus musculus*) as model systems // Systematic Biology. 2010. Vol. 59. P. 262 – 276.