

УДК 599.363

ОБЫКНОВЕННАЯ БУРОЗУБКА (*SOREX ARANEUS*) – МОДЕЛЬНЫЙ ВИД ЭКОЛОГО-ЭВОЛЮЦИОННЫХ ИССЛЕДОВАНИЙ

© 2009 г. Н. А. Щипанов, Н. Ш. Булатова, С. В. Павлова, А. Н. Щипанов

Институт проблем экологии и эволюции РАН, Москва 119071, Россия

e-mail: shchipa@mail.ru

Поступила в редакцию 18.06.2008 г.

Представлен обзор известных особенностей биологии хромосомных рас обыкновенной бурозубки. Рассмотрены общие вопросы образования гибридных зон и приведены сведения по гибридным зонам этого вида. Показано, что возникновение и ареалы хромосомных рас не могут быть полностью объяснены существующими гипотезами. Рассмотрена морфологическая и молекулярно-генетическая изменчивость хромосомных рас. Обыкновенная бурозубка формирует ряд иерархически соподчиненных форм: популяции с независимой динамикой численности, хромосомные расы, кариотипические семьи и т.д. вплоть до отдельных видов. Иерархическая структурированность позволяет реконструировать историю разделения вида, а специфика кариотипа делает обыкновенную бурозубку уникальной моделью для изучения эволюционных процессов. Уровни иерархии соответствуют различным уровням независимости функционирования популяций. Такая независимость может возникать и поддерживаться за счет особенностей расселения особей на популяционном пространстве.

На смену типологической концепции вида, в различных вариантах продержавшейся с античных времен и в наиболее совершенной форме выраженной Линнеем, в XX в. приходит биологическая концепция вида: вид предстает как группы скрещивающихся естественных популяций, которые репродуктивно изолированы от других таких же групп (Майр, 1968, 1971; Мауг, 1963). Биологическая концепция объединяет в себе противоречивые представления о дискретности вида в момент его изучения и понимание непрекращающегося процесса видообразования. С незавершенностью видообразования связаны такие затруднения в таксономии, как (Майр, 1974): 1) возникновение репродуктивной изоляции без эквивалентных морфологических изменений, 2) возникновение морфологических различий без репродуктивной изоляции, 3) нерегулярные нарушения изолирующих механизмов (гибридизация). Этим набором свойств определяется выбор модельного объекта для эволюционных исследований.

Виды подразделены на ряд форм, разнообразных по уровню и качеству различий. Причины и уровни структурированности вида, определение его границ составляют основу “проблемы вида” (Reydon, 2004). Свой вклад в решение этой проблемы уже более 70 лет вносит кариология (Dobzhansky, 1937, 1970). На современном уровне рассматриваются возможности анализа генома, связанные с изучением как ядерной, так и митохондриальной ДНК. Развитие исследований митохондриального генома (мтДНК) привело к обозначению филогеографии (Avise, 2000). Любые маркеры структурированности вида могут рас-

сматриваться в филогеографическом аспекте, но только для анализа мтДНК разработаны строгая методология и соответствующий математический аппарат. При этом важно найти репрезентативный модельный вид. Таковым вполне может быть обыкновенная бурозубка (*Sorex araneus* L. 1758). В силу особенностей хромосомного полиморфизма и благодаря большому числу хромосомных рас это – приоритетный объект сравнительной кариологии (Орлов, 1974; Орлов, Булатова, 1983; Орлов и др., 2004; Searle, Wójcik, 1998), филогеномики (Ye et al., 2006) и нового мультидисциплинарного подхода (Searle et al., 2007). Каковы факторы, способствовавшие возникновению хромосомных рас и поддержанию внутривидовой дискретности? Существует ряд предположений и гипотез, которые мы обсуждаем в этой обзорной статье.

Хромосомные расы обыкновенной бурозубки

Можно определенно говорить о подразделенности вида, если наблюдаются очевидные маркеры различной генетической основы изучаемых групп. С этой точки зрения привлекательно выглядят виды, образующие хорошо различимые хромосомные расы. Такие расы известны у многих зоологических видов, а зоны гибридизации хромосомных рас рассматривают как “естественные лаборатории эволюции” (Sites, Moritz, 1987; Hewitt, 1988). Кариотипические различия хромосомных рас маркируют генетические различия особей, в то время как изменчивость энзимов или морфологических признаков может определять-

ся эпигенетической составляющей (Васильев, 2005).

Хромосомные расы *S. araneus* определяются по перестройкам робертсоновского типа: из общего набора одноплечих хромосом (acrocentриков) путем попарного соединения в различных комбинациях образуются целые спектры двулучных хромосом (метацентриков), в которых комбинирующие плечи соединены своими центромерными районами, по схеме: A> <B (AB), B> <C (BC), B> <D (BD), A> <D (AD) и т.д. Под хромосомной расой обыкновенной бурозубки принято понимать "... группу популяций, занимающих единое или недавно разделенное пространство с общим одинаковым наследуемым набором акроцентриков и метацентриков" (Hausser et al., 1994). Расы определяются по G-окраске хромосом, которые в кариотипе разных рас или у близких видов являются самостоятельными акроцентриками или плечами метацентриков. Условно ранжированные по величине от крупных к мелким, такие плечи (каждое с индивидуальным рисунком G-полос), обозначаются строчной латинской буквой в алфавитном порядке (Searle et al., 1991). Для *S. araneus* соединения четырех пар плеч инвариантны, из них три никогда не изменяются (*af*, *bc*, *tu*) и одно (*jl*) обнаруживает робертсоновский полиморфизм, т.е. встречается как метацентрик *jl* и как неслившиеся акроцентрики *j* и *l* в гомозиготном или гетерозиготном состоянии в различных популяциях на низкой частоте. Другие 10 исходно самостоятельных хромосом (*g*, *h*, *i*, *k*, *m*, *n*, *o*, *p*, *q*, *r*) у разных рас соединяются в различной последовательности в метацентрики (*gm*, *gi*, *go*, *gr* или *hi*, *hk*, *hn* и т.д.), обнаруживают как межпопуляционный, так и внутривидовой робертсоновский полиморфизм (например, *g/m*), определяют формулу хромосомной расы (Searle, Wójcik, 1998; Wójcik et al., 2002, 2003) и называются диагностическими (Орлов, Козловский, 2002). Половых хромосом у обыкновенной бурозубки не две, которые обычны для млекопитающих – X и Y, а три: X – метацентрик, образованный слиянием плеч *d* и *e*, Y₁ – собственно Y-хромосома, представленная мелким акроцентриком, и Y₂ – очень большой акроцентрик, гомолог плеча *d* X-хромосомы. Возникновение подобных комплексов половых хромосом объясняют предковой транслокацией между собственно X-хромосомой (гомолог плеча *e*) и аутосомой (*d*), которые в мейозе синаптируют с образованием полового тривалента (Орлов, Булатова, 1983; Sharman, 1991). Половой тривалент этого типа объединяет группу "araneus" в пределах рода *Sorex* (Zima et al., 1998).

В природных популяциях в ареале вида известно 37 вариантов сочетаний плеч в диагностических метацентриках, а комбинации подобных метацентриков реализованы в кариотипах как ми-

нимум 68 хромосомных рас, внесенных в списки Международного комитета по цитогенетике *Sorex araneus* – International *Sorex araneus* Cytogenetic Committee (ISACC) (Zima et al., 1996; Searle, Wójcik, 1998; Wójcik et al., 2003). Новые дополнения способны увеличить общее число рас до 71 (таблица).

Уже из определения хромосомной расы следует, что она, во-первых, состоит из нескольких популяций, каждая из которых может быть подвержена специфическому для местности действию отбора и, следовательно, может быть представлена группировками с различными частотами генов. Во-вторых, группа популяций, образующих хромосомную расу, занимает единое географическое пространство и, следовательно, сохраняет возможность миграции генов на всем своем ареале; в-третьих, хромосомная раса обладает уникальным и единым наследуемым кариотипом и, соответственно, генами, частоты которых независимы от частот таких же генов в других хромосомных расах.

Возникновение и расселение хромосомных рас

По сочетанию различных хромосомных плеч могут быть установлены варианты происхождения (последовательность разделения вида) и иерархия внутривидовой подразделенности обыкновенных бурозубок (Searle, 1984; Hausser, 1994; Орлов и др., 2004). Считается, что кариотипы в группе "araneus" эволюционировали на основании исходного кариотипа, целиком состоящего из акроцентрических хромосом, который изменялся в ходе фиксации робертсоновских слияний (Rb) (Volobouev, 1989; Searle, Wójcik, 1998). Филогенетические построения, основанные на разных методах анализа кладограмм (Иваницкая, 1992; Searle, 1984; Taberlet et al., 1994; Searle, Wójcik, 1998; Ivanitskaya, 1994), неизменно выделяют крупную группу рас, маркированную метацентриком *hi*, которая распределена почти по всему видовому ареалу. На западе многие расы с этим метацентриком несут еще один общий метацентрик *gm*, и эта пара маркеров позволила обособить Западно-европейскую кариотипическую группу (WEKG) в общей кладе, помеченной *hi* (Searle, 1984). Расы с одним из этих маркеров (*hi*) встречаются также на самом востоке ареала (Байкал, Томск, Стрелка), и этот факт не может не привлекать внимания тех, кто изучает историю ареала обыкновенной бурозубки. Необходимы дополнительные сведения, чтобы решить, чем объясняется подобная парафилия – независимой хромосомной мутацией в разных частях видового ареала или дизъюнкцией исходно общего ареала в ходе глобальных изменений климата и окружающей среды (Searle, Wójcik, 1998). Другие клады маркированы одна – метацентриком *ip* (Северо-европейская кариоти-

Географическое распространение хромосомных рас по ареалу *Sorex araneus* (по сводке: Wójcik et al., 2003, с дополнениями: Fredga, 2007; Orlov et al., 2007)

№	Международное название расы	Символ	Кариотип (стандартная номенклатура)	Страна
1	Aberdeen	Ab	<i>gm, hi, jl, ko, np, q/r</i>	Великобритания
2	Chysauster	Cy	<i>gm, hi, jll, ko, np, q, r</i>	»
3	Hermitage	He	<i>gm, hi, jll, k/o, n, p, q, r</i>	»
4	Wirral	Wi	<i>gm, hi, jll, ko, n, pr, q</i>	»
5	Wrentham	Wr	<i>gm, hi, jl, kq, no, p, r</i>	»
6	Oxford	Ox	<i>gm, hi, jl, kq, no, plr</i>	»
7	Arendal	Ar	<i>gm, hi, jl, ko, np, qr</i>	Норвегия
8	Bergen	Be	<i>gq, hi, jl, k/o, n/p, m, r</i>	»
9	Hällefors	Hä	<i>gm, hi, jl, ko, nr, pq (p, q)</i>	Швеция
10	Åkarp	Åk	<i>gm, hi, jl, ko, nq, pr</i>	»
11	Öland	Öl	<i>gm, hi, jl, k/o, n, p, q, r</i>	» (о-в Оланд)
12	Uppsala	Up	<i>gm, hi, jl, k/p, n/r, o/q</i>	»
13	Sidensjö	Si	<i>gm, hi, jll, k/q, nr, o, p (g/m, jll, n/r, o/p)</i>	»
14	Abisko	Ai	<i>g/m, hn, ip, jll, k/q, o/r, tu</i>	Швеция, Финляндия
15	Hattsjö	Ha	<i>g/m, h/n, ip, jll, k/q, o, r</i>	Швеция
16	Ammarnäs	Am	<i>g, m, hn, ip, jll, k/q, o, r, tu</i>	»
17	Savukoski	Sa	<i>g/o, hn, ip, jl, k/q, m, r</i>	Финляндия
18	Kuhmo	Ku	<i>g/o, hn, ip, jll, k/q, m/r</i>	»
19	Ilomantsi	Il	<i>g/o, hn, ip, jll, k/r, m/q</i>	Финляндия, Россия
20	Kalvitsa	Ka	<i>g/q, h/n, ip, jll, k/m, o/r</i>	Финляндия
21	Lemi	Lm	<i>g/q, h/k, ip, jll, m/o, n/r</i>	»
22	Lemland	Le	<i>g, h, ip, jll, k, m, n, o, q, r</i>	» (Аландские о-ва)
23	Sjaelland	Sj	<i>gm, hi, jl, kq, no, pr</i>	Дания
24	Jutland	Jt	<i>gm, hi, jl, kq, no, p, r</i>	»
25	Rügen	Rü	<i>gm, hi, jl, kq, n, o, p, r</i>	Германия (о-в Рюген)
26	Ulm	Ul	<i>gm, hi, jl, k, n, o, p, q, r</i>	Германия, Чешская Республика, Словакия, Польша, Венгрия, Австрия, Словения, Хорватия, Болгария
27	Mooswald	Ms	<i>gm, hi, jl, k/r, n, o, p, q</i>	Германия
28	Cordon	Co	<i>g, h, i, jll, k, m, n, o, p, q, r</i>	Франция (Альпийская область)
29	Carlit	Ca	<i>gm, h/i, jl, k, n, o, p, q, r</i>	»
30	Bretolet	Br	<i>gm, h/i, jll, k/r, n, o, p, q</i>	Швейцария
31	Jura	Ju	<i>gm, hi, jll, kr, n/o, p, q</i>	»
32	Vaud	Vd	<i>gm, hi, jll, kr, no (n/o), p, q</i>	»
33	Pelister	Pe	<i>g, h, i, jl, k, m, n, o, p, q, r</i>	Македония
34	Istranca	Is	<i>ik, jl, mn, g, h, o, p, q, r</i>	Турция (европейская часть)
35	Drnholec	Dn	<i>gm, hi, jl, k/o, n/r, p, q</i>	Чешская Республика, Польша
36	Laska	La	<i>g/m, hi, jl, k/o, n, p, q, r</i>	Польша
37	Stobnica	St	<i>g/m, hi, jll, k/o, n/p, q, r</i>	»
38	Družno	Dr	<i>g, hi, jl, k/o, m, n, p, q, r</i>	»
39	Nogat	Ng	<i>g, hi, jll, k, m, n, o, p, q, r</i>	»
40	Gołdap	Go	<i>g/r, h/k, i, jl, m/n, o, p, q</i>	Польша, Россия
41	Łęgucki Młyn	Łg	<i>g/r, h/k, io, jl, m/n, p, q</i>	Польша
42	Guzowy Młyn	Gu	<i>g/r, hi, jl, ko, m/n, p, q</i>	»

Окончание

№	Международное название расы	Символ	Кариотип (стандартная номенклатура)	Страна
43	Popielno	Po	<i>gr, hq, ik, jl, mn, o, p</i>	»
44	Białowieża	Bi	<i>g/r, h/n, ik, j/l, m/p, o, q</i>	Польша, Украина
45	Zuvintas	Zu	<i>hk, jl, m/n, g, i, o, p, q, r</i>	Литва
46	Tallinn	Ta	<i>g/r, hk, ip, jl, mn, oq</i>	Эстония, Латвия
47	Kiev	Ki	<i>g/m, hi, jl, k/o, n, p, q, r</i>	Украина
48	Bobruysk	Bo	<i>h/i, jl, g, k, m, n, o, p, q, r</i>	Беларусь
49	Turov	Tu	<i>h/k, jl, g, i, m, n, o, p, q, r</i>	»
50	Lepel	Lp	<i>g/m, hk, i/p, jl, n/q, o/r</i>	»
51	Pskov	Ps	<i>gm, hk, ip, jl, nr, oq</i>	Россия
52	West Dvina	Wd	<i>gm, hk, ip, jl, no, qr</i>	»
53	St. Petersburg	Sp	<i>hk, ip, jl, mq, nr, g, o</i>	»
54	Seliger	Sl	<i>hn, ik, jl, m/q, pr, g, o</i>	»
55	Manturovo	Ma	<i>go, hi, j/l, kq, mn, pr</i>	»
56	Neroosa	Ne	<i>g/o, hi, j/l, k/r, mn, p/q</i>	Россия, Украина
57	Moscow	Mo	<i>g/m, hi, jl, kr, no, pq</i>	Россия
58	Mologa	Ml	<i>g/m, hn, i/o, j/l, kr, p/q</i>	»
59	Sok	So	<i>go, hn, ip, jl, kq, mr</i>	»
60	Yuryuzan	Yu	<i>go, hn, ip, jl, kr, mq</i>	»
61	Serov	Se	<i>go, hn, ip, jl, km, qr</i>	»
62	Petchora	Pt	<i>gi, hn, jl, kq, mo, pr</i>	»
63	Kanin	Kn	<i>gp, hi, jl, kq, mn, or</i>	»
64	Yagry	Ya	<i>go, hi, jl, kq, pm, nr</i>	» (о-в Ягры)
65	Kirillov	Kr	<i>gm, hi, jl, kq, no, pr</i>	Россия
66	Novosibirsk	No	<i>g/o, hn, ik, j/l, m/p, q/r</i>	»
67	Tomsk	To	<i>g/k, hi, jl, mn, q/r, o, p</i>	»
68	Ilga	Ia	<i>g/k, ho, im, jl, nq, p, r</i>	»
69	Yermakovskoie	Ye	<i>g/k, ho, i/q, jl, m/n, p, r</i>	»
70	Strelka	Sr	<i>g/o, hi, jl, k, m, n, p, q, r</i>	»
71	Baikal	Ba	<i>g, hi, jl, k, m, n, o, p, q, r</i>	»

пическая группа, включающая финские и уральские расы), другая – метацентриком *gr* (Восточно-европейская кариотипическая группа, польские расы) (Searle, Wójcik, 1998).

Следуя логике последовательных перестроек, появление нового метацентрика в акроцентрическом кариотипе может служить началом новой клады. Примеров одиночных метацентриков в полностью акроцентрическом кариотипе всего три – *hi* (расы Nogat в Европе и Байкал в Сибири), *ip* (островная раса Лемланд на Балтике), *hk* (раса Туров в Белоруссии). Как можно видеть, число кариотипов с единственным метацентриком такое же, какое выявляет кладистический анализ, только состав одной из групп и хромосомный маркер несколько иные (*hk* вместо *gr*). Выделению клад с маркером *hk* препятствует встречае-

мость совместно с этим метацентриком маркеров разных групп в кариотипах некоторых рас в южно-балтийском регионе (Булатова и др., 2002). Нередко наблюдаемое у рас на европейской территории России сочетание маркеров разных групп (*hk – ip, gm – ip, gm – hk – ip, gm – hn, go – hi* и т.д.) может указывать на возможные ретикуляционные процессы в эволюции хромосомных рас обыкновенной бурозубки (Orlov et al., 1996; Bulatova et al., 2000). Полные списки хромосомных рас, составленные в порядке появления диагностических метацентриков (Zima et al., 1996) или по географическому принципу (таблица), со всей наглядностью свидетельствует о сложной биогеографической истории *S. araneus*.

По-видимому, образование рас (или их предковых форм) происходило в позднем плейстоцене и

голоцене, что связано с историей оледенений, и продолжается по настоящее время (Поляков и др., 2001; Hausser, 1984; Hausser et al., 1985; Hausser, 1994; Halkka et al., 1987; Wójcik, 1993; Searle, Wójcik, 1998; Wójcik et al., 2002). Во всяком случае, рассматривается возможность связи происхождения ряда хромосомных рас с последним ледником (Fredga, Narain, 2000; Fredga, 2007; Ratkiewicz et al., 2002).

Вопросы возникновения и последующего расселения хромосомных рас не имеют однозначного и общепринятого решения. Основываясь на данных изучения британских рас (Searle, Wilkinson, 1987), высказывалась точка зрения, что эта островная группа возникла в ходе реколонизации с Пиренейского п-ва, а континентальные расы – из рефугиумов на Балканах и в Южных Альпах (Hewitt, 1999). Противоположный сценарий предложен Билтоном с соавторами (Bilton et al., 1998) – вселение из Иберии признается маловероятным, так как этот изолят отделен барьером Пиренеев и Альп; во время оледенения обыкновенные бурозубки могли сохраняться лишь в центральных рефугиумах Южной Европы, на Балканах, в Северном Причерноморье и Прикаспии. На основе сравнительного изучения формы моляра современных и ископаемых землероек Полли (Polly, 2001) связывает южно-английскую расу Эрмитаж (Hermitage) с доледниковыми обыкновенными бурозубками, обитавшими в Южной Германии и вселившимися на территорию Англии вместе с хромосомными расами центра – Оксфорд (Oxford) – и севера страны – Абердин (Aberdeen) – в период последнего послеледникового потепления. При этом ископаемые остатки дают основание предполагать, что территорию, которую в настоящее время заселяет раса Эрмитаж, населяли предки расы Оксфорд. Предполагается, что раса Оксфорд отделилась от рас Абердин и Эрмитаж примерно 12–9 тыс. лет назад (Polly, 2003).

Хромосомные перестройки возможны как за счет робертсоновских транслокаций, так и за счет полноплечевых реципрокных транслокаций (Поляков и др., 2001; Halkka et al., 1987, 1994; Fredga, 1996; Searle et al., 1990; Searle, 1993; Bulatova et al., 2000). Если принять предположение о фиксации хромосомных мутаций, то различное число совпадающих фиксаций диагностических хромосом может быть использовано как показатель длительности совместной эволюции (Орлов, Козловский, 2002). Так, сходство рас по трем парам диагностических хромосом позволяет выделить на территории Северной и Восточной Европы восемь кариотипических семей, объединяющих 23 расы (Орлов и др., 2004). Но при таком подходе 13 других рас на той же территории не находят места ни в одной из кариотипических семей.

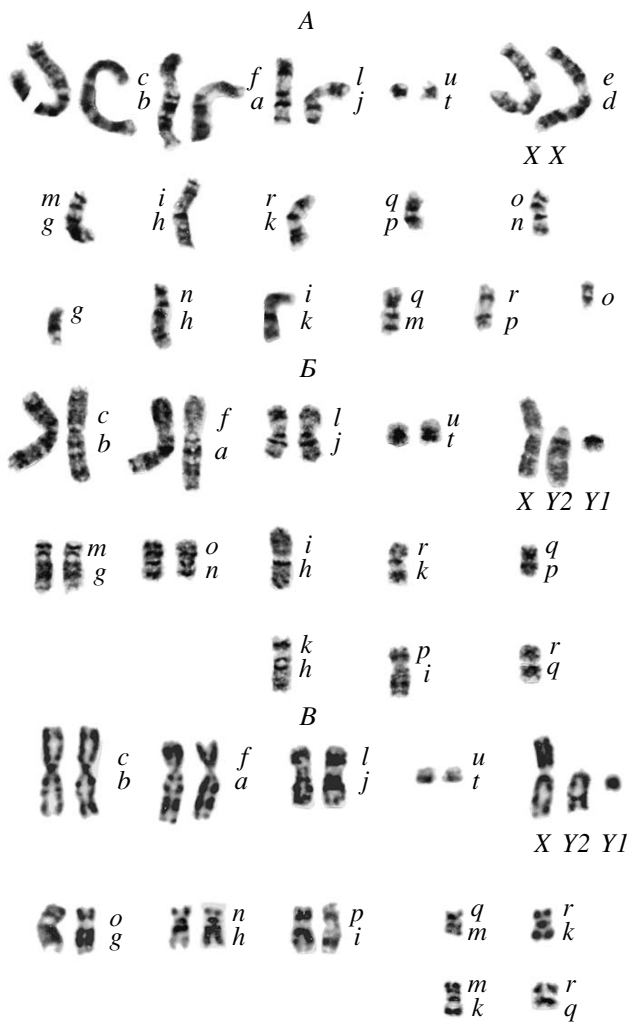
Ограничения в числе диагностических метацентриков в кариотипе (не более 5 пар) позволяют по уже известным расам предсказывать состав возможных группировок (эффект канализованности эволюции кариотипа, или кариотипическая ортоселекция). Так, по наличию характерных слияний Орлов с соавторами (2004) выделяют три кариотипические группы: Западноевропейская (*gm, hi*), Прибалтийская (*hk*) и Восточноевропейская (*hn* и/или *go, gp, gi*). Кариотипические семьи могут быть выделены на основании сходства рас по трем парам хромосом, в каждой из которых, в свою очередь, возможно возникновение не более 10 хромосомных рас с различными кариотипами. В результате возникает иерархия внутривидовых таксонов от отдельной расы до группы рас, которая отражает последовательность разделения рас и позволяет представить пути их расселения.

Три четверти известных в Восточной Европе хромосомных рас обнаружены в зоне Поздневалдайского оледенения, более того, для этих территорий характерны эндемичные расы с редким или неповторимым сочетанием метацентриков. Это позволило предположить, что возникновение хромосомных рас связано с краем ледника, вдоль которого возникали множественные, изолированные друг от друга рефугиумы (Орлов и др., 2004), где мог бы сохраниться ряд хромосомных рас – Псков, Западная Двина, Санкт-Петербург и Селигер (Борисов и др., 2007).

Гибридные зоны

По Майру (1968, с. 300), свидетельства и следствия генотипической дифференциации двух популяций, оказавшихся изолированными друг от друга, можно найти в гибридной зоне. Итоговый труд Майра “Зоологический вид и эволюция” (Maug, 1963) вышел на русском языке в 1968 г. В течение последующих 20 лет, с развитием генетических методов, появились новые возможности в исследовании как межвидовых, так и внутривидовых гибридных зон. Как в случае фенотипических различий, при изучении генотипических маркеров гибридной зоной называют клины или ряд клин между двумя парapatричными гибридирующими таксонами (Barton, Hewitt, 1985). Первичные гибридные зоны возникают, если дифференциация произошла на непрерывном ареале: аллели, которым благоприятствовала среда, образуют плавную клину, которая со временем переходит в узкую гибридную зону между коадаптированными генотипами (Endler, 1977). В случае если ареал был разделен, и встреча произошла вследствие вторичного расширения ареалов изолированных популяций, гибридные зоны – вторичные (Hewitt, 1988).

В своей основополагающей работе Хьюит (Hewitt, 1988) выделяет 6 типов гибридных зон.



Кариограммы гибридов хромосомных рас обыкновенной бурозубки: А – Москва–Селигер (самка), Б – Москва–Западная Двина (самец) и В – Серов–Юрюзань (самец). Буквенные обозначения плеч хромосом соответствуют стандартной номенклатуре кариотипа *S. araneus* (Searle et al., 1991). В верхнем ряду каждой из кариограмм расположены стабильные метацентрики (*af, bc, jl, ut*) и половые хромосомы (XX, XY₂Y₁), ниже – непарные и парные гомологи расо-специфических хромосом, принадлежащие родительским расам (*gm, hi, kr, no, pq* – раса Москва, *g, hn, ik, mq, pr, o* – раса Селигер, *gm, hk, ip, no, qr* – раса Западная Двина, *go, hn, ip, km, qr* – раса Серов, *go, hn, ip, kr, mq* – раса Юрюзань).

1) Зона нейтральной диффузии (neutral diffusion): все комбинации аллелей имеют одинаковую приспособленность. Взаимопроникновение признаков в таких зонах происходит на значительное расстояние, а признаки могут быть обнаружены на дистанциях, стократно превышающих дистанции расселения. 2) Движущая волна (advancing wave): одна из аллелей имеет преимущество над другой и распространяется по всему ареалу подобно волне, поглощая другую. Распространение

такой аллели может быть очень быстрым и обнаружение самого процесса поглощения – просто удачный случай. 3) Напряженная зона (tension zone): приспособленность гибридов понижена, вследствие этого гетерозиготы имеют меньшую жизнеспособность; существует тенденция к их элиминации за счет отбора. Ширина этих зон (*w*) определяется соотношением между способностью к расселению (σ) и отбором (*s*), направленным против гибридов ($w \approx \sigma/s$). В таких зонах границы не связаны с условиями среды и часто пересекают экотоны. 4) Зависимость от частоты гомозигот (homozygotes frequency dependence): гетерозиготы имеют пониженную приспособленность и редкие формы элиминируются отбором, создавая, таким образом, напряженную зону. Как пишет Хьюит, от предыдущей эта зона отличается лишь стадией, на которой действует отбор. В рассматриваемом случае гетерозиготы попадают в невыгодное положение сразу же в ходе “выплеска” на чужую территорию, в то время как в напряженной зоне лишь после вселения и размножения. 5) Средовые клины (environmental clines): гибридные зоны возникают в местах с резко различными условиями среды. Аллели адаптивны в разной среде и при проникновении на “чужую” территорию проигрывают в конкуренции. Гибридные зоны в этом случае следуют экотону. В случае средовых клин возможны различные для разных локусов множественные гибридные зоны. б) Преимущество гибридов (hybrid superiority): теоретически могут существовать узкие области, в которых гибриды приспособлены лучше, чем любая из рас. Такая зона, по-видимому, связана с экотонами, варьирует по ширине и имеет пятнистую структуру. Кроме того, возможны различные сочетания типов гибридных зон.

Хромосомные расы обыкновенной бурозубки парапатричны. Вид встречается повсеместно на всем своем ареале и, значит, разные расы соприкасаются, образуя гибридные зоны. Четырнадцать гибридных зон уже изучены и представляют собой спектр ситуаций, связанных с особенностями хромосомных рас *S. araneus*, из них 13 гибридных зон относятся к расам, распространенным в Центральной и Западной Европе, и одна к расам Западной Сибири (Searle, Wójcik, 1998). На европейской территории России новая зона изучена нами недавно (Bulatova et al., 2007). На межозерном перешейке в верховьях Волги расы Москва и Селигер, встречаясь, образуют разнообразие полиморфных, гибридных и рекомбинантных вариантов (Павлова и др., 2007; Pavlova et al., 2008; рисунок, А). Кариограмма с диагностическими метацентриками двух рас, Москва и Западная Двина, определена нами у бурозубки (рисунок, Б) из места ожидаемой гибридной зоны на Валдайской возвышенности, где обе эти расы контактируют друг с другом и с расой Селигер

(Orlov, Borisov, 2007). Сведения о гибридных кариотипах накапливаются и указывают на места поиска новых гибридных зон в Европейской России, например, между расами Кириллов – Мантурово в окрестностях Костромы (Orlov et al., 2007) и Кириллов – Печора в Архангельской обл. (Щипанов и др., 2008), Серов-Юрюзань в Екатеринбургe (наши данные, рисунок, В).

Для европейских рас, различающихся по нескольким метацентрам и имеющим акроцентрики, известны широкие зоны гибридизации. Абсолютная ширина такой гибридной зоны составляет десятки километров.

В 6 случаях абсолютная ширина зоны составляет более 80 км, а в одном случае (Białowieża и Papielno) доходит до 150 км. В четырех случаях абсолютная ширина гибридной зоны не превышает 40, чаще 20 км, а ширина клины – 5 км (Searle, Wójcik, 1998). Это, например, гибридные зоны между расами Łęgucki Młyn и Drużno, Stobnica и Łęgucki Młyn в северо-восточной Польше (Fedyk, 1986; Fedyk et al., 1991) и гибридная зона между расами Uppsala и Hällefors (Nagain, Fredga, 1996) в центральной Швеции. Наиболее узкие гибридные зоны шириной около 1 км описаны для трех случаев. В двух первых примерах зоны контакта расы Valais с расами Vaud и Cordon в Швейцарии гибридная зона в настоящее время приобрела статус межвидовой, после того, как раса Valais была выделена в самостоятельный вид *S. antinorii* (Hausser et al., 1991; Brünner et al., 2002). А в случае двух польских рас (Białowieża – Drnholec) граница проходит по высокой железнодорожной насыпи (Szałaj et al., 1996).

На территории России в настоящее время известны зоны гибридизации рас Томск и Новосибирск (Анискин, Лукьянова, 1989; Polyakov et al., 1996, 2002) и рас Москва и Селигер (Bulatova et al., 2007). Обе эти зоны узкие. В случае рас Томск – Новосибирск абсолютная ширина не превышает 20 км (Searle, Wójcik, 1998). В случае рас Москва и Селигер она менее 5 км (Щипанов и др., 2008а).

Все известные гибридные зоны рассматриваются как вторичные. Пониженная приспособленность гибридов предполагается априори, и все известные примеры гибридных зон между хромосомными расами обыкновенной бурозубки рассматриваются как напряженные зоны (tension zones, см.: Searle, Wójcik, 1998; Wójcik et al., 2002). Однако даже если все рассмотренные случаи действительно являются напряженными зонами, остается неясным, что ограничивает взаимопроникновение особей различных рас и, следовательно, появление гибридов на территории противоположной расы. Теоретически ни в одном случае нет ограничений на образование гибридов первого поколения. Очевидно, что ограничение ширины ги-

бридной зоны связано с ограничениями в расселении особей за пределы ареала своей расы. Такое ограничение может определяться как внешними, так и внутривидовыми факторами.

Так, ареалы расы могут быть разделены крупными реками (Bystrakova et al., 2003; Mercer, Searle, 1991; Nagain, Fredga, 1996). Польские исследователи обнаруживают, что граница между расами Drnholec и Białowieża проходит по железнодорожной насыпи (Szałaj et al., 1996). Вместе с тем в большом числе случаев физические преграды, способные ограничить расселение расы, не наблюдаются. Так, из работы Быстраковой с соавторами (Bystrakova et al., 2003) следует, что Волга разделяет расы Молога и Сок, однако раса Сок пересекает р. Кама в нижнем течении и встречается с расой Мантурово на участке, где видимые физические преграды отсутствуют. Раса Молога пересекает среднюю Оку и уходит на север. Наши исследования на Северо-Востоке европейской части показывают, что расы Кириллов, Сок, Мантурово, Серов пересекают такие крупные реки как Северная Двина, Вычегда, Печора, Мезень и встречаются на пространствах, где видимые препятствия для расселения отсутствуют (Щипанов и др., 2008).

Существует предположение, что ограничение в расселении хромосомных рас обыкновенной бурозубки может быть связано с различными биотопическими предпочтениями. Так, границу между расами Томск и Новосибирск проводят по изогипсе 200 м: раса Томск населяет области с высотами более 200 м, а раса Новосибирск – менее 200 м (Polyakov et al., 2003). Как полагают авторы, такое разделение обусловлено тем, что раса Новосибирск, которая распространялась в зону контакта со стороны Урала, оказалась адаптированной к условиям лесостепи, растущей на более низких участках. Раса Томск спускалась с Алтая и связана с таежными местообитаниями. В современных условиях тайга занимает более высокие участки. В результате каждая раса придерживается привычных типов местообитаний, а зона контакта таежных и лесостепных местообитаний проходит по высотам 200 м.

Сходная ситуация может быть обнаружена и у некоторых хромосомных рас на Европейском Севере. Раса Серов, распространенная на Урале, заходит в европейскую часть, следуя ареалу кедр – эдификатора полидоминантной темнохвойной тайги (Щипанов и др., 2005). Раса Печора занимает северную часть Тимана и ее распространение, по-видимому, связано с участком северной европейской тайги (Щипанов и др., 2008). Подробное картирование распределения кариотипированных особей в гибридной зоне не проводилось. В месте расположения собственно гибридной зоны ландшафты или биогеоценозы не формируют погра-

ничной линии, а скорее представлены островами. Внутри своего ареала расы достигают высокой численности в различных местообитаниях. Поэтому трудно предположить, что локализация гибридной зоны может определяться различиями только в биотопических предпочтениях.

Области распространения хромосомных рас могут быть разделены различиями в климатических условиях. Обитание в различных климатических областях отмечено для родственных видов (sibling species) *S. araneus* и *S. coronatus* в Швейцарии (Neet, Hausser, 1990). Другим сходным примером может служить граница между хромосомными расами Vaud и Valais (*S. antinorii*), Valais (*S. antinorii*) и Cordon также в Швейцарии (Hausser et al., 1991; Brünner, Hausser, 1996). Однако ареалы многих рас охватывают несколько совершенно разных природных зон. Так, раса Сок простирается от южных островных лесов Саратовской обл. до европейской средней тайги в верховьях р. Вычегда (Щипанов и др., 2002, 2005, 2008).

Несмотря на обилие хромосомных рас, достаточно подробные исследования их распространения и локализации гибридных зон в разных условиях среды единичны. Единственным по-настоящему полным исследованием такого плана является работа, посвященная локализации гибридной зоны английских рас Оксфорд (Oxford) и Эрмитаж (Hermitage). Гибридная зона между расами Оксфорд и Эрмитаж (различающимися по диагностическим хромосомам *kq*, *no*, *pr* – Оксфорд и *ko*, *n*, *p*, *q*, *r* – Эрмитаж) достигает 100 км, а в центре этой зоны наблюдается пик акроцентриков *k*, *o*, причем пространство, где отмечена клина дагностических признаков, достигает ширины 40 км (Searle, 1986; Jones, Searle, 2003). Отличительной особенностью этой работы (Jones, Searle, 2003) является использование ГИС. Как отмечено выше, в зоне гибридизации наблюдается пик акроцентриков *k*, *o*. Место расположения пика акроцентриков рассматривали как локализацию центра гибридной зоны. По обеим сторонам от центральной линии оценивали количество осадков, среднюю температуру января и июля. Прохождение границы было соотнесено с рельефом и речной сетью. В результате оказалось, что локализация гибридной зоны частично совпадает с наибольшими высотами территорий. Это, казалось бы, соответствует предположению о пониженной конкурентоспособности гибридов (Searle, 1993). Предполагалось, что менее конкурентоспособные особи сохраняются в более бедных местообитаниях, где численность ниже и среда менее насыщена конкурирующими конспецификами. Однако на большей части пространства эта гибридная зона оказалась локализована в низинах, где плотность зверьков максимальна, или пересекала возвышенности по кратчайшему расстоянию, не следуя вдоль хребтов. Не повлияла существенно и реч-

ная сеть. Лишь на небольшом отрезке гибридная зона следовала вдоль реки, но на остальных участках пересекала такие же реки. Можно было обнаружить некоторое совпадение со среднезимними температурами воздуха, однако и это совпадение не выражено достоверно. Таким образом, расположение гибридной зоны нельзя было объяснить ни одним из факторов среды.

Могут ли особенности популяционной организации повлиять на локализацию гибридной зоны? Если допустить, что популяция имеет определенное жизненное пространство, а миграционные процессы между соседними популяциями ослаблены (Щипанов, 2003), можно предполагать, что в месте встречи таких популяций образуется подобие гибридной зоны. Причем, если встречающиеся популяции имеют различные кариотипы, возникнет гибридная зона между различными расами. Такое предположение выглядит достаточно обоснованным, если принять во внимание результаты, полученные нами в гибридной зоне рас Москва и Селигер. Была изучена часть зоны, расположенная между верхней частью оз. Стерж и заливом оз. Селигер (Bulatova et al., 2007). На пространстве, где была обнаружена гибридная зона, отсутствовали значимые физические преграды и различия в биотопическом окружении, а места, где плотность была понижена или повышена по сравнению со средним уровнем, встречались отдельными пятнами. Таким образом, внешние факторы, способные повлиять на ее расположение, не выявлены (Павлова, 2007). Гибридная зона простиралась вне связи с линиями экотонов, по кратчайшему расстоянию между крайними точками по берегам озер, что позволяло предполагать типичную зону напряжения. Изученные расы имели максимально возможные кариотипические различия, по всем диагностическим хромосомам. Подобные различия теоретически предполагают снижение приспособленности гибридов. Однако эмпирические данные из гибридной зоны не дают оснований говорить о сниженной жизнеспособности гибридов или о гибридных нарушениях мейоза у самцов (Павлова и др., 2007; Щипанов, Павлова, 2007). Более того, методом Inter-SINE-PCR выявлено увеличение сходства рас при приближении к гибридной зоне (Банникова и др., 2006; Bannikova et al., 2003). Это может свидетельствовать о том, что и возвратное скрещивание в паре взаимодействующих рас протекает достаточно успешно. Таким образом, при всех внешних признаках напряженной гибридной зоны отсутствовала основная причина образования таких зон – пониженная приспособленность гибридов. В этой ситуации было проведено компьютерное моделирование ожидаемых частот образования гибридов с учетом реальных дистанций расселения. Наиболее близким оказался сценарий, когда предполагали смену типа расселения на популяционной терри-

тории и за ее пределами (Щипанов и др., 2008а). Таким образом, ведущим фактором формирования и поддержания гибридной зоны в данном случае оказались особенности расселения зверьков на популяционном пространстве.

Как отмечал Хьюит (Hewitt, 1988), в реальных условиях далеко не всегда можно однозначно установить тип гибридной зоны. В случае обыкновенной бурозубки мы располагаем достаточно надежными сведениями лишь в отношении цитогенетических данных. Комплексные исследования таких зон с учетом факторов среды и плотности населения проведены лишь в единичных случаях. Можно ожидать, что при более детальных исследованиях выявится большее разнообразие в типах гибридных зон и будут обнаружены новые принципы их образования и поддержания.

Случайность и адаптация

Обыкновенная бурозубка обитает на обширном пространстве и заселяет территории, резко различающиеся по своим климатическим и биотическим условиям. В этих условиях действуют разные факторы отбора, и можно было бы ожидать значительной морфологической дифференциации популяции зверьков. Тем не менее, до второй половины прошлого века большинство исследователей рассматривали обыкновенную бурозубку как один вид, при этом ранее описанные виды (*S. antinorii*, *S. coronatus*, *S. granarius*, *S. samniticus*) оспаривали, а на всей территории России выделяли единственный номинальный подвид (Гуреев, 1979). В настоящее время большинство исследователей признает пять (включая *S. araneus*) видов. Все эти виды родственны, о чем свидетельствует сходство кариотипов (Zima et al., 1998) и ДНК (Банникова и др., 2006; Fumagalli et al., 1996; Wójcik et al., 2002).

Несмотря на привлекательность обыкновенной бурозубки как объекта морфологических исследований с установленным уровнем генетических различий, изучению фенотипической изменчивости этого вида посвящено удивительно мало публикаций, а полученные данные противоречивы. Так, изучая морфологическую изменчивость хромосомных рас в Британии, обнаружили их географическую изменчивость, которая превышает межрасовые различия и не может использоваться как диагностический признак (Searle, Thorpe, 1987). Для скандинавских рас морфологических различий не обнаружено (Sulkova et al., 1985). В то же время Полли (Polly, 2003) с успехом использует форму первого нижнего моляра для анализа палеофилогеографии обыкновенной бурозубки и демонстрирует, что могут быть обнаружены положительные корреляции с митохондриальной ДНК. Кластеризация рас по сходству формы моляра выделяет группу метacentрических рас и

видов в отдельную кладу и отдельную группу акроцентрических таксонов, формирующих парафилетическую группу. Это позволило Полли проанализировать положение ископаемых остатков *S. araneus* в общей системе рас и сделать заключение о том, что формирование современных рас в Англии началось до последнего оледенения. По-видимому, морфологические различия могут быть установлены для хорошо дивергировавших рас, достигших видового статуса. Так, для швейцарских рас Vaud и Valais (*S. antinorii*) выявлены морфологические различия с родственным видом *S. coronatus*, причем эти различия совпадают с биохимическими различиями видов (Hausser et al., 1991).

Морфологические изменения могут затрагивать адаптивные черты фенотипа. Так, морфологические изменения, связанные с адаптацией к роющей деятельностью, могут выражаться в изменении поясов конечностей. В этом случае можно говорить об адаптивной изменчивости различных рас. Изменения в посткраниальном скелете были выявлены у рас Томск и Новосибирск (Polyakov et al., 2002). Анализируя изменчивость черепных признаков 7 хромосомных рас, Окулова с соавторами (2004) отмечают, что в 8 из 10 промеров влияние фактора расы превышает влияние географического фактора. В то же время, все эти признаки различают расы лишь статистически, и ни один из признаков не пригоден для диагностики. Тем не менее, цитированные авторы считают, что хромосомные расы представляют собой “отдельности” внутри вида, различающиеся по комплексу черепных признаков. Фенотипические различия между географически удаленными выборками у обыкновенных бурозубок могут быть значительными и даже достигать уровня подвида. Такое различие обнаружено для “южноуральских” и “североуральских” землероек (Васильев, Шарова, 1992). К сожалению, в последнем случае мы не располагаем подтвержденным определением хромосомных рас.

По-видимому, отсутствие явной морфологической дифференциации хромосомных рас обыкновенной бурозубки указывает на “случайность” их возникновения и расселения по свободному послеледниковому пространству. В результате, многие расы занимают обширную территорию с различными климатическими и биотическими характеристиками. Как убедительно демонстрирует Васильев (2005), фенотипические проявления ряда признаков могут иметь эпигенетическую природу. Размах морфологической изменчивости и частоты фенотипов могут определяться свойствами среды в большей степени, чем геномом особи. Таким образом, можно ожидать, что различия эпигенетической природы, имеющие адаптивное значение и возникающие в разных экологических условиях, будут наиболее заметны. Вместе с тем, та-

кая изменчивость имеет определенные границы и может быть обнаружена при достаточно сильной дивергенции рас.

Благодаря обыкновенной бурозубке, мы располагаем почти идеальной природной моделью для изучения процессов микроэволюции. Отличительной чертой группы *S. araneus* является многоуровневая подразделенность. Эта подразделенность хорошо заметна и обнаруживается благодаря специфике кариотипа – надежного генетического маркера. Чем хороша такая подразделенность, что она дает исследователю? На наш взгляд, это позволяет изучать разные этапы обособления группировок. По мнению Северцова (2003), иерархическое структурирование вида может способствовать микроэволюционным процессам, так как на нижних уровнях иерархии могут формироваться “более или менее консолидированные, адаптированные к узкоареальным условиям комплексы генов”. В результате отбор действует не на случайные гены, а на более или менее адаптивные их блоки. Такая подразделенность может способствовать дивергенции вида в пределах общего ареала (Северцов, 2003).

Остается неясным, когда и как обособляется группировка. Накопление генов с разными частотами само по себе не ведет к образованию самостоятельно функционирующих форм. Как известно, частота генов определяется соотношением скорости мутирования, отбора и миграции. Ослабление взаимного обмена генами возможно за счет изоляции расстоянием или по принципу острова – материк (Wright, 1932). В результате популяция оказывается подразделенной на локальные популяции, каждая из которых зависима от соседних локальных популяций. Алтухов (2003) пишет, что подразделенная популяция Райта (Wright, 1932) сохраняет свойства целостной системы: все изменения в локальных популяциях вносят вклад в общий генофонд, и частоты генов в локальных популяциях взаимозависимы.

Взаимозависимость локальных популяций – необходимое условие сохранения жизнеспособности населения, каждая из которых может быть элиминирована в результате случайных колебаний среды (Levins, 1969) или случайных демографических и генетических процессов (Shaffer, 1981). В этой ситуации жизнеспособность обеспечивается взаимными миграциями между локальными популяциями, которые в результате образуют некоторую сверхпопуляцию (“метапопуляцию”). Фрагментация местообитаний (прерывание миграционных процессов) может привести к вымиранию локальных популяций (Gilpin, 1988, 1990). Явления, обеспечивающие взаимодействие локальных популяций, столь значимы для общих экологических построений, что Хански (Hanski, 1999) предлагает рассматривать весь комплекс

проблем, связанных с выживанием локальных популяций, как особый раздел экологии – метапопуляционную экологию. Для сохранения жизнеспособности миграционное взаимодействие локальных популяций должно быть достаточным, чтобы взаимно влиять и на численность, и на генные частоты. Ни подразделенная популяция Райта, ни метапопуляционная экология не предсказывают разделение на популяции, независимые по динамике и генным частотам.

Независимость генных частот предполагает “популяционная” система (Алтухов, Рычков, 1970). Отличительной особенностью популяционных систем является их иерархичность, основанная на принципе историчности системы (Алтухов, 2003). Мы полагаем, что примером популяционной системы могут являться хромосомные расы обыкновенных бурозубок, так как у них можно наблюдать независимость в наследуемости кариотипов. Во всяком случае, пока нет ни одного примера, когда в пределах ареала какой-либо хромосомной расы обыкновенной бурозубки присутствовали бы различные кариотипические формы в разном соотношении. Вместе с тем, можно ожидать, что внутри каждой такой системы по ряду других признаков будет обнаружена изменчивость, которая могла бы стать основой для различий при дальнейшей дифференциации.

Гипотеза Северцова хорошо объясняет возможность возникновения и закрепления генных комплексов, имеющих адаптивное значение. Однако для того чтобы дивергенция подразделенной популяции привела к возникновению самостоятельной популяционной системы, необходима изоляция. Где возникает такая изоляция? Можно допустить, что изоляты возникали в ледниковых рефугиумах, где численность опускалась достаточно низко для возникновения эффекта “бутылочного горла”. Однако ареалы некоторых рас (Печора, Канин) попадают на территории, покрытые ледниковым щитом. Судя по современному распространению, расы расселились на свободную территорию, причем их расселение не было ограничено ни географическими барьерами, ни различиями в условиях среды. Вполне допустимо, что современное распространение рас сложилось как “случайное” распределение по пустому пространству. Могло ли что-нибудь привести к разделению в ходе этого процесса?

Анализируя гибридную зону рас Москва и Селигер, мы пришли к выводу, что поддержание устойчивой границы может осуществляться за счет различий в типе расселения особей на территории популяции и за ее пределами (Щипанов и др., 2008а). Иначе говоря, поддержание устойчивой границы между популяционными системами оказалось основано на том же принципе, что и поддержание независимой численности в эко-

гических популяциях (Щипанов, 2003). Различия в типе расселения могут возникать на основе наследования различной склонности особей расселиться. Это сложный процесс, одной из составляющих которого является связь особи со своим социальным окружением. Особи, менее зависимые социально, вытесняются за пределы некоторого пространства, на периферию ареала группы. Такие зверьки имеют меньше шансов попасть на территорию, заполненную социальными особями. В результате на периферийных участках возникают буферные зоны, население которых не имеет самостоятельности и формируется за счет эмиграции из различных популяций. Таким образом, подразделенность обыкновенной бурозубки может возникать как следствие ее популяционной специфики, вне связи с дополнительными внешними воздействиями.

Является ли наследование склонности к расселению общим правилом или спецификой определенного вида? Ранее, при анализе функционирования популяции было показано, что по принципу ответа на повреждающее воздействие все виды могут быть распределены в три группы. Это виды, изменяющие режим функционирования таким образом, что это приводит к увеличению доли нерезидентных особей (1 группа), виды с постоянно высокой долей нерезидентов (2 группа) и виды с постоянно низкой долей нерезидентов (3 группа). При этом первая группа делится на две подгруппы. В подгруппу 1а входят виды, способные изменять режим функционирования в ответ на внешнее воздействие, а в подгруппу 1б – виды, изменяющие его периодически, вне связи с этим воздействием (Щипанов, 2000, 2002). Наличие видов, которые не меняют доли нерезидентов независимо от условий среды (2 и 3 группы), позволяет предполагать наследуемость склонности к расселению, но лишь виды 1б гетерогенны по этому признаку. Наши исследования по нерезидентности и расселению обыкновенных бурозубок позволяют обоснованно предполагать, что частота особей, более или менее склонных к дисперсии, изменяется периодически и прямо не связана с численностью. Это возможно, если склонность к расселению наследуется (Щипанов и др., 2008б). На этом основании обыкновенная бурозубка, единственная из четырех исследованных нами видов бурозубок, была отнесена к типу 1б (Shchipanov et al., 2005). Поддержание численности животных за счет миграционных процессов более эффективно, если оно происходит на определенном пространстве. Данные экспериментов по хомингу позволяют предположить, что ориентация зверьков происходит в сигнальном поле Наумова и сигнальные поля популяций с независимой динамикой численности раздельны. Вероятность перемещений внутри сигнального поля своей популяции выше, чем вероятность поки-

нуть это поле, и это явление может способствовать поддержанию гибридной зоны (Shchipanov, 2007). Заметим, что режим функционирования является необходимым свойством популяции, обеспечивающим ее жизнеспособность в среде с различной динамичностью (Щипанов, 2000). Таким образом, многоуровневая подразделенность обыкновенной бурозубки может быть следствием функционирования популяции вида, живущего в гетерогенной, мало предсказуемой среде. Подобную подразделенность можно ожидать и у других видов 1б группы, однако лишь у обыкновенной бурозубки мы находим явные маркеры генетической подразделенности вида.

Если принять предположение, что разделение хромосомных рас может поддерживаться за счет различий в наследуемом типе расселения, то подразделенность вида может возникать вне связи с внешними условиями, случайно, при заселении свободного пространства или при расщеплении ареала какой-либо расы другой расой. Подтверждением вероятности такого рода событий может быть тот факт, что раса с одной и той же хромосомной формулой, изначально описанная как “Молога”, оказалась по обе стороны от ареала расы Москва, поэтому предложено признать две самостоятельные расы, Молога и Пенза, с практически идентичным кариотипом (Orlov et al., 2007). Многие хромосомные расы группируются в пределах ареалов семей, групп и т.д., а их дивергенция может быть представлена как расщепление подразделенных популяций Райта. При этом наиболее вероятно, что подразделенные популяции представляли систему, организованную по принципу материк-острова. Это могло бы объяснить отсутствие филетических связей, отражающих путь расселения вида из некоторого “рефугиума”. Предложенная схема совпадает с данными молекулярных исследований. Митохондриальные маркеры в большинстве групп хромосомных рас складываются в звездообразную филогению, не выявляя филогрупп (Ratkiewicz et al., 2002; Andersson, 2004; Bannikova, Kramerov, 2005).

Суммируя все сказанное, мы приходим к выводу, что обыкновенная бурозубка может оказаться таким же значимым модельным видом для изучения эколого-эволюционных явлений, каким в свое время оказалась дрозофила.

Вместе с тем, несмотря на обилие публикаций, посвященных хромосомным расам обыкновенной бурозубки, полученные сведения нельзя назвать не только исчерпывающими, но и достаточными для полного анализа причин и последствий подразделенности этого вида. Все построения пока носят гипотетический характер. Для более обоснованных выводов необходим, прежде всего, детальный анализ распределения кариотипических форм по ареалу вида. В настоящее время мы

имеем лишь предварительные сведения, и не исключено, что еще не выявлены все хромосомные расы. К сожалению, неполными остаются сведения о морфологической и молекулярной изменчивости внутри и между хромосомными расами. Однако все такие исследования могут быть корректно проведены лишь в том случае, если принадлежность особей к определенной расе подтверждена кариотипированием или выборка взята в пределах ареала надежно установленной расы. Последнее замечание важно, так как распределение рас не проявляет каких-либо явно видимых закономерностей и пока проведение границ ареалов априори, на основе наличия видимых географических преград, невозможно (Щипанов и др., 2008а). На наш взгляд, в данной ситуации первоочередной задачей является детальное картирование распределения хромосомных рас и анализ этого распределения относительно физико-географических особенностей местности.

БЛАГОДАРНОСТИ

Работа поддержана РФФИ (08-04-00553-а).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Алтухов Ю.П., 2003. Генетические процессы в популяциях. М.: ИКЦ “Академкнига”. 431 с.
- Алтухов Ю.П., Рычков Ю.Г., 1970. Популяционные системы и их структурные компоненты. Генетическая стабильность и изменчивость // Журн. общей биол. Т. 31. С. 507–526.
- Анискин В.М., Лукьянова И.В., 1989. Новая хромосомная раса и анализ гибридной зоны двух кариоморф *Sorex araneus* (Insectivora, Soricidae) // Докл. АН. Т. 39. С. 1260–1262.
- Банникова А.А., Булатова Н.Ш., Крамеров Д.А., 2006. Генетическая изменчивость обыкновенной бурозубки *Sorex araneus* L. Европейской России и Сибири по данным о полиморфизме длин участков ДНК, фланкируемых короткими диспергированными повторами (Inter-SINE-PCR), и взаимоотношения хромосомных рас “Москва” и “Селигер” // Генетика. Т. 42. № 6. С. 737–747.
- Борисов Ю.М., Козловский А.И., Ирхин С.Ю., Щипанов А.Н., Орлов В.Н., 2007. Зоны контакта хромосомных рас обыкновенной бурозубки *Sorex araneus* L. (Insectivora) на краевых образованиях вепсовской стадии Валдайского ледника // Биология насекомых млекопитающих. Матер. III Всерос. науч. конф. по биологии насекомых млекопит. Новосибирск: Изд-во ЦЭРИС. С. 26–28.
- Булатова Н.Ш., Наджафова Р.С., Крапивко Т.П., 2002. Внутривидовые филогенетические связи у *Sorex araneus* L.: южнобалтийская подгруппа хромосомных рас // Генетика. Т. 38. № 1. С. 79–85.
- Васильев А.Г., 2005. Эпигенетические основы фенетики: на пути к популяционной метрономии. Екатеринбург: Академкнига. 640 с.
- Васильев А.Г., Шарова Л.П., 1992. Соотношение географической и хронологической изменчивости обыкновенной бурозубки на Урале // Морфологическая и хромосомная изменчивость мелких млекопитающих. Екатеринбург: Наука. С. 94–108.
- Гуреев А.А., 1979. Насекомоядные. Ежи, кроты, землеройки (Erinaceidae, Talpidae, Soricidae) // Фауна СССР. Млекопитающие. Т. 4. Вып. 2. Л.: Наука. 503 с.
- Иваницкая Е.Ю., 1992. Кладистический подход в интерпретации цитогенетических данных: анализ кариотипов бурозубок (*Sorex*: Insectivora) // Филогенетика млекопитающих. Сб. трудов Зоол. музея МГУ. Т. 29. М.: Изд-во МГУ. С. 201–222.
- Майр Э., 1968. Зоологический вид и эволюция. М.: Мир. 597 с. – 1971. Принципы зоологической систематики. М.: Мир. 454 с. – 1974. Популяции, виды и эволюция. М.: Мир. 457 с.
- Окулова Н.М., Балакирев А.Е., Орлов В.Н., 2004. Крайнеметрические особенности некоторых хромосомных рас обыкновенной бурозубки (*Sorex araneus*, Insectivora) // Зоол. журн. Т. 83. № 12. С. 1476–1487.
- Орлов В.Н., 1974. Кариосистематика млекопитающих (цитогенетические методы в систематике млекопитающих). М.: Наука. 207 с.
- Орлов В.Н., Булатова Н.Ш., 1983. Сравнительная цитогенетика и кариосистематика млекопитающих. М.: Наука. 405 с.
- Орлов В.Н., Булатова Н.Ш., Козловский А.И., Балакирев А.Е., 2004. Иерархия внутривидовых таксонов обыкновенной бурозубки, *Sorex araneus* (Insectivora) и таксономическая структура вида млекопитающих // Зоол. журн. Т. 83. № 2. С. 199–212.
- Орлов В.Н., Козловский А.И., 2002. О роли ледниковых эпох в формировании хромосомного полиморфизма обыкновенной бурозубки *Sorex araneus* L. (Insectivora, Mammali) // Докл. АН. Т. 386. С. 423–426.
- Павлова С.В., 2007. Популяционные и генетические аспекты взаимодействия хромосомных рас обыкновенной бурозубки *Sorex araneus* L. в гибридной зоне. Автореф. ... канд. биол. наук. Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова. 26 с.
- Павлова С.В., Булатова Н.Ш., Щипанов Н.А., 2007. Цитогенетический контроль гибридной зоны двух хромосомных рас *Sorex araneus* перед сезонным размножением // Генетика. Т. 43. № 12. С. 1619–1626.
- Поляков А.В., Панов В.В., Ладыгина Т.Ю., Бочкарев М.Н., Родионова М.И., Бородин П.М., 2001. Хромосомная эволюция обыкновенной бурозубки *Sorex araneus* L. в послеледниковое время на Южном Урале и в Сибири // Генетика. Т. 37. № 4. С. 448–455.
- Северцов А.С., 2003. Возможные микроэволюционные следствия иерархической организации популяций позвоночных животных // Зоол. журн. Т. 82. № 4. С. 434–441.
- Щипанов Н.А., 2000. Некоторые аспекты устойчивости мелких млекопитающих // Успехи соврем. биол. № 1. С. 73–87. – 2002. Функциональная организация популяций: возможный подход к изучению популяционной устойчивости. Прикладные аспекты (на примере мелких млекопитающих) //

- Зоол. журн. Т. 81. № 9. С. 1048–1077. – 2003. Популяция как единица существования вида. Мелкие млекопитающие // Зоол. журн. Т. 82. № 4. С. 450–469.
- Щипанов Н.А., Бобрецов А.В., Булатова Н.Ш., Калинин А.А., Куприянова И.Ф., 2005. Уральская хромосомная раса Серов обыкновенной бурозубки (*Sorex araneus* L.: Insectivora, Mammalia) в полидоминантной темнохвойной тайге на севере Европейской части России // Докл. АН. Т. 404. С. 281–285.
- Щипанов Н.А., Булатова Н.Ш., Бобрецов А.В., Демидова Т.Б., 2008. Хромосомные расы обыкновенной бурозубки (*Sorex araneus* L.) на Европейском северо-востоке. Ограничивают ли физические преграды их распространение? // Докл. АН. Т. 422. № 5. С. 714–717.
- Щипанов Н.А., Булатова Н.Ш., Опарин М.Л., 2002. Островная популяция расы Сок обыкновенной бурозубки (Insectivora: Mammalia) на южной границе ареала // Докл. АН. Т. 386. № 3. С. 427–429.
- Щипанов Н.А., Булатова Н.Ш., Павлова С.В., 2008а. Распределение обыкновенных бурозубок (*Sorex araneus* L.) двух хромосомных рас в зоне интерградации. Может ли изменение типа расселения поддерживать независимость генных частот? // Генетика. Т. 44. № 6. С. 734–745.
- Щипанов Н.А., Купцов А.В., Демидова Т.Б., Калинин А.А., Александров Д.Ю., Павлова С.В., 2008б. Нерезидентность и расселение у обыкновенных бурозубок (*Sorex araneus*, Insectivora) // Зоол. журн. Т. 87. № 3. С. 331–343.
- Щипанов Н.А., Павлова С.В., 2007. Гибридизация хромосомных рас обыкновенной бурозубки (*Sorex araneus* L.) Москва и Селигер: вероятность скрещивания и выживание гибридов // Докл. АН. Т. 417. № 6. С. 847–849.
- Andersson A.C., 2004. Postglacial population history of the common shrew (*Sorex araneus*) in Fennoscandia. Molecular studies of recolonisation, sex-biased gene flow and the formation of the chromosome races // Acta Universitatis Upsaliensis. Comprehensive Summaries of Uppsala Dissertations from the Faculty of Science and Technology 986. Uppsala: Uppsala Univ. 56 p.
- Avise J.C., 2000. Phylogeography: The History and Formation of Species. Cambridge: Harvard University Press. 447 p.
- Bannikova A., Bulatova N., Krysanov E., Kramerov D., 2003. DNA polymorphism within *Sorex araneus* and two congeneric species as inferred from inter-SINE PCR // Mammalia. V. 67. P. 263–247.
- Bannikova A., Kramerov D., 2005. Molecular phylogeny of Palaearctic shrews inferred from RFLP and IS-PCR data // Advances in the Biology of Shrews II. Special publication of the Intern. Soc. of Shrew Biologists. NY. P. 87–98.
- Barton N.H., Hewitt G.M., 1985. Analyses of hybrid zones // Annual Review of Ecology and Systematics. V. 16. P. 113–148.
- Bilton D.T., Mirol P.M., Mascheretti S., Fredga K., Zima J., Searle J.B., 1998. Mediterranean Europe as an area of endemism for small mammals rather than a source for northwards postglacial colonization // Proc. R. Soc. Lond. V. 265. P. 1219–1226.
- Brünner H., Hausser J., 1996. Genetic and karyotypic structure of a hybrid zone between the chromosomal races Cordon and Valais in the common shrew, *Sorex araneus* // Evolution in the *Sorex araneus* Group. Cytogenetic and Molecular Aspects: Proc. of the ISACC's Fourth Int. Meeting. Hereditas. V. 125. P. 147–158.
- Brünner H., Lugon-Moulin N., Balloux F., Fumagalli L., Hausser J., 2002. A taxonomic re-evaluation of the Valais chromosome race of the common shrew *Sorex araneus* (Insectivora, Soricidae) // Acta Theriol. V. 47. P. 245–275.
- Bulatova N., Searle J.B., Bystrakova N., Nadjajfova R., Shchipanov N., Orlov V., 2000. The diversity of chromosome races in *Sorex araneus* from European Russia // Acta Theriologica. V. 45. Suppl. 1. P. 33–46.
- Bulatova N., Shchipanov N., Searle J.B., 2007. The Seliger – Moscow hybrid zone between chromosome races of common shrews – an initial description // Rus. J. Theriol. V. 6. P. 111–116.
- Bystrakova N., Bulatova N., Kovalskaya Y., Shchipanov N., Kalinin A., Nadjajfova R., Searle J.B., 2003. Geographical limits of chromosomal races of common shrew *Sorex araneus* L. in the Middle Volga (East European Russia) // Mammalia. V. 67. № 2. P. 187–191.
- Dobzhansky Th., 1937. Genetics and the origin of species. NY: Columbia University Press. 364 p. – 1970. Genetics of the Evolutionary Process. NY: Columbia University Press. 505 p.
- Endler J.A., 1977. Geographic variation, speciation and clines. Princeton: Princeton University Press. 262 p.
- Fedyk S., 1986. Genetic differentiation of Polish populations of *Sorex araneus* L. II. Possibilities of gene flow between chromosome races // Bul. Acad. Sci. Biol. Sci. V. 34. P. 161–171.
- Fedyk S., Chetnicki W., Banaszek A., 1991. Genetic differentiation of Polish populations of *Sorex araneus* L. III. Interchromosomal recombination in a hybrid zone // Evolution. V. 45. P. 1384–1392.
- Fredga K., 1996. The chromosome races of *Sorex araneus* in Scandinavia // Hereditas. V. 195. P. 123–135. – 2007. Reconstruction of the postglacial colonization of *Sorex araneus* into northern Scandinavia based on karyotype studies, and the subdivision of the Abisko race into three // Rus. J. Theriol. V. 6. P. 85–96.
- Fredga K., Narain Y., 2000. The complex hybrid zone between the Abisko and Sidensjö chromosome races of *Sorex araneus* in Sweden // Biol. J. Linn. Soc. V. 70. P. 285–307.
- Fumagalli L.J., Hausser J., Taberlet P., Gielly L., Stewart D.T., 1996. Phylogenetic structures of the Holarctic *Sorex araneus*, as inferred from mtDNA sequences // Hereditas. V. 125. P. 191–199.
- Gilpin M.E., 1988. A comment on Quinn and Hastings: extinction in subdivided habitats // Cons. Biol. V. 11. P. 1235–1241. – 1990. Extinction of finite metapopulations in correlated environments // Living in patchy environment. Oxford: Science Publications. P. 177–186.
- Halkka L., Kaikusalo A., Vakula N., 1994. Revision of *Sorex araneus* L. chromosome nomenclature, and race N new to Finland // Ann. Zool. Fenn. V. 31. P. 283–288.

- Halkka L., Soderlund V., Skaren U., Heikkila J., 1987. Chromosomal polymorphism and racial evolution of *Sorex araneus* // *Hereditas*. V. 106. P. 257–275.
- Hanski I., 1999. Metapopulation ecology. Oxford: University Press. 312 p.
- Hausser J., 1984. Genetic drift and selection; their respective and weights in the morphological and genetical differentiation of four species of shrews in Southern Europe (Insectivora, Soricidae) // *Z. Zool. Syst. Evolut.-Forsch.* V. 22. P. 302–320. – 1994. The *Sorex* of the araneus-arcticus group (Mammalia: Soricidae): do they actually speciate? // *Carnegie Mus. Nat. Hist. Spec. Publ.* V. 8. P. 295–306.
- Hausser J., Bossard F., Taberlet P., Wójcik J., 1991. Relationships between chromosome races and species of *Sorex* of the araneus group in western Alps // *The Cytogenetics of the Sorex araneus Group and Related Topics: Proc. of the ISACC's Second Intern. Meeting. Memories de la Societe Vaudoise des Sciences Naturelles*. V. 19. P. 79–95.
- Hausser J., Catzeflis F., Meylan A., Vogel P., 1985. Speciation in the *Sorex araneus* complex (Mammalia, Insectivora) // *Acta Zool. Fenn.* V. 170. P. 125–130.
- Hausser J., Fedyk S., Fredga K., Searle J.B., Volobouev V., Wójcik J.M., Zima J., 1994. Definition and nomenclature of the chromosome races of *S. araneus* // *Folia Zool.* V. 43. Suppl.1. P. 1–9.
- Hewitt G.M., 1988. Hybrid zones – natural laboratories for evolutionary studies // *TREE*. V. 3. № 7. P. 158–165. – 1999. Post-glacial colonization of European biota // *Biol. J. Linn. Soc.* V. 68. P. 87–112.
- Ivanitskaya E.Y., 1994. Comparative cytogenetics and systematics of *Sorex*: a cladistic approach // *Carnegie Mus. Nat. Hist. Spec. Publ.* V. 18. P. 313–323.
- Jones R.M., Searle J.B., 2003. Mapping the course of the Oxford-Hermitage chromosomal hybrid zone in the common shrew *Sorex araneus* – a GIS approach // *Mammalia*. V. 67. № 2. P. 193–200.
- Levins R., 1969. Some demographic and genetic consequences of environmental heterogeneity for biological control // *Bul. Entomol. Soc. Amer.* V. 15. P. 237–240.
- Mayr E., 1963. Animal species and evolution. Cambridge, MA: Harvard University Press. 797 p.
- Mercer S.J., Searle J.B., 1991. Preliminary analyses of a contact zone between karyotypic races of the common shrew (*Sorex araneus*) in Scotland // *Mem. Soc. Vaud. Sci. Nat.* V. 19. P. 73–78.
- Narain Y., Fredga K., 1996. A hybrid zone between the Hällefors and Uppsala chromosome races of *Sorex araneus* in central Sweden // *Hereditas*. V. 125. P. 137–145.
- Neet C.R., Hausser J., 1990. Habitat selection in zones of parapatric contact between the common shrew *Sorex araneus* and Miller's shrew *S. coronatus* // *J. Anim. Ecol.* V. 59. P. 235–250.
- Orlov V.N., Borisov Yu.M., 2007. Chromosome races of the common shrew *Sorex araneus* Linnaeus, 1758 (Mammalia: Insectivora) from the south part of Valdai Heights (Russia) // *Comp. Cytogenetics*. V. 1. № 2. P. 101–106.
- Orlov V., Bulatova N., Kozlovsky A.I., Nadjafova R., Searle J.B., 1996. Karyotypic variation of the common shrew (*Sorex araneus*) in European Russia: preliminary results // *Hereditas*. V. 125. P. 117–121.
- Orlov V.N., Kozlovsky A.I., Okulova N.M., Balakirev A.E., 2007. Postglacial recolonisation of European Russia by the common shrew *Sorex araneus* // *Rus. J. Theriol.* V. 6. P. 97–104.
- Pavlova S.V., Kolomiets O.L., Bulatova N.Sh., Searle J.B., 2008. Demonstration of a WART in a hybrid zone of the common shrew (*Sorex araneus* Linnaeus, 1758) // *Comp. Cytogenetics*. V. 2. № 2. P. 115–120.
- Polly P.D., 2001. On morphological clocks and paleogeography: towards a timescale for *Sorex* hybrid zones // *Genetica*. V. 112/113. P. 339–357. – 2003. Paleophylogeography of *Sorex araneus* (Insectivora, Soricidae): molar shape as a morphological marker for fossil shrews // *Mammalia*. V. 67. P. 233–243.
- Polyakov A.V., Onishchenko S.S., Ilyashenko V.B., Searle J.B., Borodin P.M., 2002. Morphometric difference between the Novosibirsk and Tomsk chromosome races of *Sorex araneus* in zone of parapatry // *Acta Theriol.* V. 47. P. 381–387.
- Polyakov A.V., Volobouev V.T., Aniskin V.M., Zima J., Searle J.B., Borodin P.M., 2003. Altitudinal partitioning of two chromosome races of the common shrew (*Sorex araneus*) in West Siberia // *Mammalia*. V. 67. P. 201–207.
- Polyakov A.V., Volobouev V.T., Borodin P.M., Searle J.B., 1996. Karyotypic races of the common shrew (*Sorex araneus*) with exceptionally large ranges, the Novosibirsk and Tomsk races of Siberia // *Hereditas*. V. 125. P. 109–115.
- Ratkiewicz M., Fedyk S., Banaszek A., Chętnicki W., Szalaj K.A., Gielly L., Taberlet P., 2002. The evolutionary history of the two karyotypic groups of the common shrew, *Sorex araneus*, in Poland // *Heredity*. V. 88. P. 235–242.
- Reydon Th.A.C., 2004. Why does the species problem still persist // *BioEssays*. V. 26. P. 300–305.
- Searle J.B., 1984. Three new karyotype races of the common shrew *Sorex araneus* (Mammalia, Insectivora) and phylogeny // *Syst. Zool.* V. 33. P. 184–194. – 1986. Factors responsible for a karyotypic polymorphism in the common shrew, *Sorex araneus* // *Proc. of the Royal Society of London. Ser. B*. V. 229. P. 227–298. – 1993. Chromosomal hybrid zones in eutherian mammals. Hybrid zones and Evolutionary Process. N.Y.: Oxford Univ. Press. P. 309–353.
- Searle J.B., Fedyk S., Fredga K., Hausser J., Volobouev V.T., 1991. Nomenclature for the chromosomes of the common shrew (*Sorex araneus*) // *Mem. Soc. Vaud. Sci. Nat.* V. 19. P. 13–22.
- Searle J.B., Hausser J., Zima J., Fredga K., Wójcik J., et al., 2007. The ISACC heritage // *Rus. J. Theriol.* V. 6. № 2. P. 123–167.
- Searle J.B., Hübner R., Wallace B.M.N., Garagna S., 1990. Robertsonian variation in wild mice and shrews // *Chromosomes Today*. V. 10. P. 253–263.
- Searle J.B., Thorpe R.S., 1987. Morphometric variation of the common shrew (*Sorex araneus*) in Britain, in relation to karyotype and geography // *J. Zool.* V. 212. № 2. P. 373–377.
- Searle J.B., Wilkinson P.J., 1987. Karyotypic variation in the common shrew (*Sorex araneus*) in Britain – a “Celtic Fringe” // *Heredity*. V. 59. P. 345–351.
- Searle J.B., Wójcik J.M., 1998. Chromosomal evolution: the case of *Sorex araneus*. Survey of hybrid zones // *Evolu-*

- tion of shrews. Białowieża: Mammal Research Institute Polish Acad. Sci. P. 243–253.
- Sites J.W., Moritz C., 1987. Chromosomal evolution and speciation revisited // Syst. Zool. V. 36. P. 153–174.
- Shaffer M.L., 1981. Minimum population size for species conservation // BioScience V. 31. P. 131–134.
- Sharman G.B., 1991. History of discovery and recognition of XY₁Y₂ systems and chromosomes polymorphism in mammals // Mem. Soc. Vaud. Sci. Nat. V. 19. P. 7–12.
- Shchipanov N.A., 2007. Understanding the boundaries between chromosome races of common shrews in terms of restricted movement by individual shrews // Rus. J. Theriol. V. 6. P. 117–122.
- Shchipanov N.A., Kalinin A.A., Demidova T.B., Oleinichenko V.Yu., Aleksandrov D.Yu., Kouptzov A.V., 2005. 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. NY. P. 201–216.
- Sulkova S., Vahtola M., Fredga K., 1985. Structure of the upper tooth-row of *Sorex araneus* in Scandinavia // Acta Zool. Fenn. V. 173. P. 237–239.
- Szałaj K., Fedyk S., Banaszek A., Chętnicki W., Ratkiewicz M., 1996. A hybrid zone between two chromosome races of the common shrew, *Sorex araneus*, in eastern Poland: preliminary results // Hereditas. V. 125. P. 169–176.
- Taberlet P., Fumagalli L., Hausser J., 1994. Chromosomal versus mitochondrial DNA evolution: tracking the evolutionary history of the south-western European populations of the *Sorex araneus* group (Mammalia, Insectivora) // Evolution. V. 48. P. 623–636.
- Volobouev V.T., 1989. Phylogenetic relationships of *Sorex araneus-arcticus* species complex (Insectivora, Soricidae), based on high-resolution chromosome analysis // J. Hered. V. 80. P. 284–290.
- Wójcik J.M., 1993. Chromosome races of the common shrew *Sorex araneus* in Poland: a model of a karyotype evolution // Acta Theriol. V. 38. P. 315–338.
- Wójcik J.M., Borodin P.M., Fedyk S., Fredga J., Hausser J., et al., 2003. The list of chromosome races of the common shrew *Sorex araneus* (updated 2002) // Mammalia. V. 67. P. 169–178.
- Wójcik J.M., Ratkiewicz M., Searle J.B., 2002. Evolution of the common shrew *Sorex araneus* in Poland, in relation to karyotype // Acta Theriol. V. 45. Suppl. 1. P. 161–172.
- Wright S., 1932. The roles of mutation, inbreeding, crossbreeding and selection in evolution // Proc. Sixth Int. Congress Genet. V. 1. P. 356–366.
- Ye J., Biltueva L., Huang L., Nie W., Wang J., et al., 2006. Cross-species chromosome painting unveils cytogenetic signatures for the Eulipotyphla and evidence for the polyphyly of Insectivora // Chromosome Research. V. 14. P. 151–159.
- Zima J., Fedyk S., Fredga K., Hausser J., Mishta A., et al., 1996. The list of chromosome races of the common shrew (*Sorex araneus*) // Hereditas. V. 125. P. 97–107.
- Zima J., Lukačová L., Macholán M., 1998. Chromosomal evolution in shrews. Evolution of shrews. Białowieża: Mammal Research Institute Polish Acad. Sci. P. 175–218.

THE COMMON SHREW (*SOREX ARANEUS*) AS A MODEL SPECIES IN ECOLOGICAL AND EVOLUTIONARY STUDIES

N. A. Shchipanov, N. Sh. Bulatova, S. V. Pavlova, A. N. Shchipanov

Institute of Ecology and Evolution, Russian Academy of Sciences, Moscow 119071, Russia

e-mail: shchipa@mail.ru

A review of the published data on biology of chromosome races of common shrew is presented. General aspects of the known hybrid zones are discussed. The morphological and molecular variability within and among various races is considered. The origin and the modern distribution of chromosome races cannot be completely explained by any existing hypothesis. The common shrew exhibits a number of subordinated forms: population independent in numbers, chromosome races, karyotype families, and etc. up to biological species. The hierarchy of the subordinated forms allows reconstructing the history of divergence and recolonization of habitat. Owing to the specific features of karyotype, the common shrew becomes a unique model for evolutionary studies. The hierarchic levels correspond to the levels of the independence in population functioning. Such independence in functioning could be supported by the divergence in the mode of dispersal within and beyond the population area.