

УДК 599:576.316.7

ЦИТОГЕНЕТИКА МЛЕКОПИТАЮЩИХ И ЕЕ ВКЛАД В РАЗРАБОТКУ ХРОМОСОМНЫХ ДИАГНОЗОВ И СИСТЕМЫ ВИДОВ

© 2023 г. В. Н. Орлов^а, Е. А. Ляпунова^б, М. И. Баскевич^а, И. В. Картавец^с,
В. М. Малыгин^д, Н. Ш. Булатова^{а, *}

^аИнститут проблем экологии и эволюции имени А.Н. Северцова РАН,
Москва, 119071 Россия

^бИнститут биологии развития имени Н.К. Кольцова РАН,
Москва, 113994 Россия

^сБиолого-почвенный институт Дальневосточного отделения РАН,
Владивосток, 690022 Россия

^дБиологический факультет Московского государственного университета
имени М.В. Ломоносова, Москва, 119234 Россия

*e-mail: bulatova.nina@gmail.com

Поступила в редакцию 19.12.2022 г.

После доработки 10.01.2023 г.

Принята к публикации 11.01.2023 г.

Впервые выполнен обзор исследований хромосомных наборов млекопитающих Палеарктики, проведенных российскими кариологами и внесших важный вклад в совершенствование таксономии млекопитающих. Для многих видов млекопитающих процесс видообразования был сопряжен с изменчивостью числа и морфологии хромосом, поэтому кариотипы часто используют в качестве диагностических особенностей морфологически сходных криптических видов (видов-двойников). Обсуждаются перспективы цитогенетических исследований в области видообразования, в частности усиление отбором репродуктивной изоляции, инициированной хромосомными перестройками.

Ключевые слова: кариотип, “хромосомные виды”, цитогенетика животных, видообразование

DOI: 10.31857/S0044513423040104, **EDN:** UVXCZB

Вывод Феодосия Добжанского о “генетических основах классификации” (Dobzhansky, 1937, перевод: Добжанский, 2010) в дальнейшем многократно подтверждался. Хромосомные наборы дискретны, совмещают морфологические и генетические особенности, поэтому представляют интерес для использования в биологической классификации. В конце 40-х годов в первой сводке Маттея (Matthey, 1949) по хромосомам позвоночных были охарактеризованы хромосомные наборы 134 видов и подвидов млекопитающих и 176 видов в атласе Макино (Makino, 1951). В 50-е годы были подведены итоги и сделаны важные обобщения об эволюции хромосом и их роли в видообразовании (Wallace, 1953; White, 1954, 1957). Но впервые идея использования хромосомных наборов в систематике животных получила развитие в статье Воронцова (1958) “Значение изучения хромосомных наборов для систематики млекопитающих”, в которой собраны сведения о хромосомах 269 видов млекопитающих. Даже через 7 лет после публикации эта работа не потеряла своей актуальности и была издана в виде отдельной книги на

английском языке Смитсоновским институтом (Вашингтон, США). Этот “...обзор по кариосистематике позвоночных, сделанный в самом начале научного пути Н. Воронцова (в 24 года!), сделал его имя узнаваемым в отечественной и мировой науке, а его самого — признанным авторитетом в теоретической систематике животных” (Яблоков, 2017, с. 11).

В 1959 г. на конференции “Дарвиновские дни в Ленинграде” Воронцов выступил с докладом “Виды хомяков Палеарктики *in statu nascendi*”, который затем был опубликован в виде статьи (1960). Материалом для этой публикации послужили хомяки, отловленные и переданные Р. Маттею. В статье был обоснован “генетический” способ видообразования: “На основе изучения дивергенции близких форм хомяков было показано, что изменения хромосомных чисел (в особенности путем робертсоновских перестроек) могут не только завершать процесс экологической и морфологической дифференциации видов путем генетической изоляции, но и сами по себе слу-

жить основой для морфологической дивергенции близких форм” (цит. по: Воронцов, 1999, с. 552).

Исследования хромосомных наборов млекопитающих из популяций на территории нашей страны на собственной лабораторной базе начались в Институте цитологии и генетики СО АН СССР, Новосибирск (Н.Н. Воронцов, Е.А. Ляпунова, С.И. Раджабли) и в МГУ, Москва (В.Н. Орлов). Первые работы были опубликованы в середине 60-х годов (Воронцов, Раджабли, 1967; Воронцов и др., 1967; Орлов, Аленин, 1968).

Кариологическое направление в систематике быстро развивалось и в 1969 г. было представлено сложившейся школой на II Всесоюзном совещании по млекопитающим. Программа совещания включала доклад Н.Н. Воронцова “Проблемы современной систематики млекопитающих” и 33 сообщения на секциях, связанные с исследованием кариотипов. К этому совещанию был подготовлен сборник материалов “Млекопитающие: Эволюция. Кариология. Фаунистика. Систематика”. На последующих съездах Всесоюзного (Всероссийского) Териологического Общества (1-й съезд в январе 1973 года) кариологические работы постоянно занимают видное место среди докладов секции “Систематика”. Первый этап широких кариологических исследований млекопитающих в стране был охарактеризован как кариосистематика (Орлов, 1970, 1974).

Центры кариологических исследований млекопитающих возникали во многих городах: в Нальчике (А.К. Темботов, Р.И. Дзюев), Магадане (Ф. Б. Чернявский, А.И. Козловский), Саратове (А.И. Белянин), Екатеринбурге (Э.А. Гилева), Владивостоке (Н.Н. Воронцов, Е.А. Ляпунова). Кариосистематическое направление развивается в Институте проблем экологии и эволюции РАН в Москве (В.Е. Соколов, В.Н. Орлов). В 90-е годы новым центром кариологии млекопитающих в Москве становится Институт биологии развития РАН (Н.Н. Воронцов), в 2000-е в ИЦИГ СО РАН и Институте общей генетики РАН развертываются исследования мейоза у млекопитающих (П.М. Бородин, О.Л. Коломиец). В Новосибирске новый Институт молекулярной и клеточной биологии СО РАН становится лидером молекулярной цитогенетики (А.С. Графодатский, В.А. Трифонов). Общие интересы связывают все эти годы отдел млекопитающих Зоологического института РАН в Санкт-Петербурге с этими центрами.

В 1970–1980-е годы исследования кариотипов диких млекопитающих приобрели широкий размах. Списки хромосомных чисел млекопитающих, составленные Маттеем (Matthey, 1973), включают 1560 форм, в списке Е.Ю. Иваницкой (Орлов, Булатова, 1983) – 2050 форм. Сейчас это число, по-видимому, превышает 3000. Известные в настоящее время данные указывают как на стабильность

хромосомных наборов, так и на накопление хромосомных перестроек в эволюции видов. Внутрипопуляционный полиморфизм был описан примерно у 8 десятков видов млекопитающих, т.е. менее чем у 4% (Ляпунова, Картавцева, 1976). Среди хромосомных перестроек в эволюции кариотипов описаны центрические соединения, перичентрические инверсии, добавочные хромосомы, делеции и дупликации, которые нередко связаны с гетерохроматином и которые известны как для половых хромосом, так и для аутосом (Orlov, Bulatova, 1989). Реже других обнаруживались изменения, связанные с реципрокными и нерципрокными транслокациями, а также с тандемными слияниями (Dobigny et al., 2017). Развитие с 70-х годов методов дифференциальной окраски хромосом последовательно повышало разрешающие уровни хромосомной дифференциации для изучения вопросов систематики и филогенетических взаимоотношений видов.

Публикуются монографии и атласы по кариосистематике и цитогенетике (Орлов, 1974; Анбиндер, 1980; Орлов, Булатова, 1983; Графодатский, Раджабли, 1988; Гилева, 1990; Мейер и др., 1996; Дзюев, 1998; Картавцева, 2002; Сафронова и др., 2018; Stanyon, Graphodatsky, 2012; Searle et al., 2019; Graphodatsky et al., 2020) и главы в международных изданиях по цитогенетике (Graphodatsky, 1989; Orlov, Bulatova, 1989; Yang, Graphodatsky, 2009; Pavlova, Searle, 2018; Borodin et al., 2019; Bulatova et al., 2019; Fedyk et al., 2019). Данные о кариотипах видов стали постоянно включаться в монографии по видам и систематические сводки.

Задачу этого обзора мы видим в подведении некоторых итогов развития в нашей стране кариологического направления в систематике млекопитающих, вклада цитогенетических исследований в концепцию вида и совершенствование системы видов млекопитающих.

Цитогенетическая дифференциация популяций и совершенствование системы видов млекопитающих

Проблема создания таксономической системы организмов, являющейся отображением эволюционного процесса, остается актуальной и по сей день. Несомненно, что применение разных подходов и методов, как классических, так и сравнительно новых, в первую очередь генетических, позволяет значительно расширить представления о степени дифференциации близких форм, которым еще не придан статус вида, и о филогенетических связях надвидовых таксонов. Построение такой системы подразумевает выявление закономерностей видообразования — ключевого процесса эволюции.

Хромосомные наборы менее подвержены конвергенции, по сравнению с признаками, обычно используемыми в работе с музейными коллекциями. Кариологический анализ позволяет, с одной стороны, выявить случаи родства морфологически далеко дивергировавших видов, а с другой — установить случаи репродуктивной изоляции форм, ранее относимых к одному политипическому виду. Данные, накопленные на основе изучения цитогенетики популяций млекопитающих, легли в основу формирования представлений о хромосомном пути видообразования. Цитогенетические различия популяций, в отличие от морфологических и молекулярных различий, прямо коррелируют с нарушениями плодовитости гибридов. Среди многих десятков работ, посвященных хромосомному видообразованию (см. Vorontsov, Lyapunova, 1989), следует особо выделить монографии Уайта (White, 1978) и Кинга (King, 1993).

В экспериментальных работах генетиков первой половины 20-го века была разработана модель возникновения гибридной стерильности при скрещивании особей разных популяций, различающихся генными мутациями. Позднее эта модель получила название модели BDM (Бэтсона—Добжанского—Мёллера) (Cooper, Orr, 2004). Но эта модель также может быть использована и для объяснения возникновения гибридной стерильности при скрещивании особей, отличающихся хромосомными перестройками (Бородин, Поляков, 2008).

В соответствии с моделью BDM предковый вид подразделяется на географически изолированные популяции, в которых накапливаются генные различия (или различные хромосомные перестройки). Хромосомные перестройки могут накапливаться и фиксироваться в популяции только при условии, если плодовитость гетерозигот и гомозигот не отличается. При вторичном контакте изолированных популяций, в которых накопились разные хромосомные перестройки, в мейозе I гибридов образуются сложные фигуры конъюгирующих хромосом — транслокационные кресты, цепи и кольца хромосом, кроссоверные хроматиды и другие отклонения от нормального мейоза. За десятилетия цитогенетических исследований было убедительно показано, что у таких “сложных гетерозигот”, по сравнению с гомозиготами, неизбежно понижается плодовитость, поэтому их распространение ограничивается гибридными зонами. Из пониженной плодовитости “сложных гетерозигот” исходят все модели хромосомного видообразования (обзор: Баклушинская, 2016). Хромосомное видообразование не предполагает обязательного накопления морфологических различий. Поэтому могут возникать репродуктивно изолированные виды, не отличающиеся по морфологическим признакам,

с которыми работают систематики, это и есть криптические виды, или виды-двойники.

В 1960–1970-х годах систематики во многом исчерпали возможности разработки таксономии млекопитающих Палеарктики с использованием морфологических подходов и в своих работах стали использовать цитогенетические методы. Выявление криптических видов стало необходимым звеном в описании биологического разнообразия и в то же время привлекало внимание к обсуждению на новом уровне концепций вида и видообразования. Первой находкой двух криптических и совместно обитающих на большом участке ареала видов стали серые полевки *Microtus arvalis* Pall. и *M. subarvalis* Meyer, Orlov et Skholl (Мейер и др., 1969, 1972). За прошедшие 50 лет систематикам так и не удалось обнаружить надежных кариологических признаков этих видов и достоверно установить по сохранившимся музейным коллекциям старший синоним *M. subarvalis*.

Совместное обитание криптических видов млекопитающих прямо связано с ольфакторной коммуникацией — преобладающим у млекопитающих способом общения. Равный интерес представляют не только совместно обитающие, но и аллопатрические морфологически сходные виды, обнаруженные во многих таксонах млекопитающих с использованием преимущественно хромосомных маркеров, по которым можно судить и о степени репродуктивной изолированности сравниваемых форм. Признание видового ранга таких выявленных географически замещающих и кариологически отличающихся криптических форм требует дополнительных доказательств репродуктивной изоляции, подтверждения с помощью экспериментальной гибридизации или же использования количественных критериев, разработанных для молекулярных сопоставлений (Baker, Bradley, 2006). Существование криптических видов доказывает преимущество биологической концепции вида по сравнению с морфологической и согласуется с эволюционной (филогенетической) концепцией вида (Cracraft, 1983).

На примере отдельных родов из четырех отрядов млекопитающих Палеарктики мы покажем вклад кариологических исследований в выявление криптических видов, филогенетических связей популяций одного вида, совершенствование системы видов млекопитающих.

Под Sorex L. Цитогенетические исследования показали ведущую роль кариотипа в диагностике многих видов бурозубок. Группа “aganeus” из 9 палеарктических и неарктических видов бурозубок характеризуется одинаковым половым триалеломом у самцов и практически полной гомологией хромосомных наборов по G-исчерченности хромосом при четких различиях кариотипов. На территории РФ известны четыре вида из груп-

пы “*araneus*” (*Sorex araneus* L., *Sorex satunini* Ogn., *Sorex tundrensis* Mer. и *Sorex daphaenodon* Thos.). Детальный анализ кариотипов палеарктического вида *S. tundrensis* показал его отличия от неарктического *S. arcticus* Kerr, с которым его ранее объединяли (Иваницкая, Козловский, 1985).

Таксономическая структура прежнего большого политипического вида обыкновенной бурозубки, *S. araneus* s. lato, в последние десятилетия была пересмотрена с использованием цитогенетических методов. Было выделено пять криптических видов (*S. araneus* L., *S. granarius* Mill., *S. coronatus* Mill., *S. satunini* Ogn., *S. antinorii* Bon.) и обсуждались филогенетические связи между ними (Орлов и др., 2011; Searle et al., 2019). Кариотип, близкий к исходному для надвида, сохранился у *S. granarius*. У этого вида все аутосомы акроцентрические, за исключением пары самых мелких, в то время как другие виды имеют общие или уникальные центрические соединения аутосом. Современные изолированные виды этого надвида имеют общие робертсоновские соединения, что указывает на существование в плейстоцене общего предкового полиморфного вида и свободное распространение хромосомных перестроек по его ареалу. В фауне РФ два вида из прежнего *S. araneus* s. lato.

S. araneus ($2n = 20-33$, NFA = 36). Для вида показан полиморфизм кариотипа по 37 центрическим соединениям хромосом, из которых пять — общие с *S. satunini*, *S. coronatus* и *S. antinorii*. На ареале выделено 76 хромосомных рас, различающихся центрическими соединениями хромосом и в различной степени изолированных узкими и широкими гибридными зонами (Bulatova et al., 2019). Примерно половина всех хромосомных рас отличается фиксированными центрическими соединениями, что указывает на монофилетическое возникновение таких групп популяций.

S. satunini ($2n = 24-25$, NFA = 42) (Козловский, 1973; Borisov, Orlov, 2012). Хромосомный набор отличается от кариотипа обыкновенной бурозубки робертсоновскими соединениями трех пар хромосом и сдвигом центромер в трех парах хромосом. Поэтому в мейозе гибридов должны возникать сложные гетерозиготы, нарушающие гаметогенез. Описана зона контакта с обыкновенной бурозубкой без гибридизации (Стахеев и др., 2020).

При сравнении кариотипов четырех видов бурозубок группы “*caescutiens*” (*S. caescutiens* Laxm., *S. isodon* Tur., *S. unguiculatus* Dobs. и *S. roboratus* Holl.) со сходными кариотипами ($2n = 42$, NFA = 66–68) обнаружена полная гомологичность аутосом и половых хромосом (идентичность в расположении G-полос), и только некоторые аутосомы могут отличаться одна от другой положением центромер в результате инверсий (Козловский,

Орлов, 1971; Иваницкая и др., 1986; Biltueva et al., 2000).

Кариологические исследования доказали видовую самостоятельность бурозубок группы “*minutus*”, отличающихся значительными перестройками в кариотипе: *S. minutus* L. — $2n = 42$, NF = 54 (Орлов, Аленин, 1968; Biltueva et al., 2000), *S. volnuchini* Ogn. — $2n = 40$, NF = 56 (Козловский, 1973a), *S. gracillimus* Thos. — $2n = 36$, NF = 60 (Иваницкая и др., 1986). Ближайшие находки малой бурозубки и бурозубки Волнухина без признаков гибридизации сделаны в соседних долинах малых рек Кагальник и Ея, южнее Нижнего Дона (Стахеев и др., 2010). В амфиберингийской группе “*cinereus*” уточнен кариологический диагноз видов и показано отсутствие на территории РФ неарктического вида *S. cinereus* (Иваницкая, Козловский, 1985).

Род *Ovis* L. Первые генетические исследования 1970-х годов разнообразных морфологических форм горных баранов рода *Ovis* показали их разделение на три монофилетические хромосомные формы: группу подвидов “*musimon*” — муфлоны ($2n = 54$, NF = 60), группу подвидов “*vignei*” — уриалы ($2n = 58$, NF = 60) и группу подвидов “*ammon*” — архары и аргали ($2n = 56$, NF = 60) (Воронцов и др., 1972; Nadler et al., 1973; Korobitsyna et al., 1974; Орлов, 1978). Первоначально исследователи предлагали придать этим хромосомным формам видовой статус, что в дальнейшем не нашло поддержки из-за отсутствия репродуктивной изоляции. Согласно результатам дифференциальной G-окраски, две пары крупных маркерных метацентриков идентичны у всех изученных баранов (Ляпунова и др., 1997; Bunch et al., 1998). Была показана принадлежность самой северной изолированной формы горных баранов *O. severtzovi* Nasonov к архаро-аргалоидной группе “*ammon*” ($2n = 56$) (Ляпунова и др., 1997), что послужило дополнительным обоснованием необходимости охраны этой малочисленной популяции. Монофилетическое происхождение каждой из трех хромосомных форм горных баранов в дальнейшем было подтверждено филогеографическим исследованием (Кузнецова и др., 2002).

Род *Ochotona* Link. Анализ кариотипических характеристик пищевых родов *Ochotona* позволил не только диагностировать виды данного рода, но и приблизиться к пониманию надвидовой структуры рода (Воронцов, Иваницкая, 1973; Орлов и др., 1978; Формозов и др., 1999, 2004; Формозов, Бакулшинская, 1999, 2011). В данной группе хромосомные числа нередко совпадают, несколько видов имеют $2n = 38$ и $2n = 40$, но морфология хромосом, количество и распределение блоков гетерохроматина, а также ядрышкового организатора оказываются видоспецифичными.

Под *Spermophilus Cuvier*. Исследование хромосомных наборов сусликов позволило подтвердить видовую самостоятельность *S. xanthoprymnus* Bennett ($2n = 42$) и *S. citellus* L. ($2n = 40$) (Воронцов, Ляпунова, 1969, 1972; Lyapunova, Vorontsov, 1970). Показано наличие двух хромосомных форм у *S. suslicus* Güld., заслуживающих статуса вида (Воронцов, Ляпунова, 1969; Фрисман и др., 1999). Между Волгой и Днепром обитает форма с $2n = 34$, а по правую сторону Днепра – форма с $2n = 36$ (Цвирка и др., 2000). Для аллопатрических кариоморф электрофоретический анализ 15 аллозимных белковых систем показал, что формы хорошо различаются по двум локусам (*Alb* и *Tf*). Таким образом, подразделение *S. suslicus* на две кариотипические формы сопровождается дифференциацией этих форм на аллозимном уровне. Длиннохвостые суслики, считавшиеся одним видом *S. undulatus* Pall., разделены на два – *S. parryi* Rich. ($2n = 32$) и *S. undulatus* Brandt ($2n = 34$) (Ляпунова, 1969; Воронцов, Ляпунова, 1970). С помощью методов дифференциального окрашивания хромосом показаны различия кариотипов с $2n = 36$ у *S. pygmaeus* Pall. и *S. musicus* Menet., которые можно считать видоспецифичными (Цвирка, Кораблев, 2014).

Под *Marmota Blumenbach*. Описаны хромосомные наборы шести палеарктических видов сурков. Показана их гомологичность у всех видов ($2n = 36–38$, $NF = 70$), за исключением *M. camtschatica* Pall. ($2n = 40$, $NF = 70$) (Ляпунова, Воронцов, 1969). Сурок Кашенко (*M. kastschenko*i Stroganov et Judin) выделен из *M. baibacina* Kast. на основании одной хромосомной перестройки ($2n = 36$) (Брандлер, 2003), но чаще рассматривается как подвид или полувид (Steppan et al., 2011).

Под *Sicista Gray*. Хромосомные исследования мышовок послужили стимулом к последующим таксономическим ревизиям и описанию в их составе кариологически дискретных географически замещающих криптических видов. С использованием кариологических данных такие виды были обнаружены в выделенных на основе особенностей гениталий самцов группах аллопатрических видов: “subtilis”, “betulina”, “tianschanica”, “caucasica” (Соколов, Ковальская, 1990).

Группа “betulina” включает два географически замещающих кариологически дискретных криптических вида: *S. betulina* Pall. ($2n = 32$) и *S. strandi* Formosov ($2n = 44$, $NF = 52$) (Соколов и др., 1989), степень хромосомной дифференциации которых достаточна для заключения об их репродуктивной изолированности.

Группа “caucasica” (группа одноцветных мышовок Кавказа) (Соколов, Ковальская, 1990) включает 6 географически изолированных хромосомных форм, рассматриваемых в рамках четырех видов-двойников: *S. caucasica* Vinog. ($2n = 32$,

$NF = 48$; $2n = 32$, $NF = 46$); *S. kluchorica* Sokolov et al. ($2n = 24$, $NF = 44$); *S. kazbegica* Sokolov et al. ($2n = 42$, $NF = 52$; $2n = 40$, $NF = 50$) и *S. armenica* Sokolov et Baskevich ($2n = 36$, $NF = 52$) (Соколов и др., 1981, 1986; Соколов, Баскевич, 1988; Баскевич, Малыгин, 2009). Наиболее обособлены среди сравниваемых видов группы “caucasica” с Большого Кавказа 42-хромосомная *S. kazbegica* (древняя) и 24-хромосомная *S. kluchorica* (самая молодая в группе): их G-окрашенные хромосомы различаются девятью не-робертсоновскими транслокациями и двумя перичентрическими инверсиями. Наиболее близки между собой две географически изолированные внутривидовые формы *S. kazbegica*, кариотипы которых различаются одной тандемной транслокацией, а также две формы *S. caucasica*, хромосомные наборы которых различаются одной перичентрической инверсией (Соколов, Баскевич, 1992; Баскевич и др., 2004, 2015).

В отдельную группу выделен вид *S. tianschanica* Salen., у которого выявлена географическая изменчивость кариотипа (Соколов, Ковальская, 1990). Описаны три варианта кариотипа, приуроченных к различным изолированным участкам обитания в пределах видового ареала: форма *terskei* ($2n = 32$, $NF = 54$: центральный и северный Тянь-Шань), форма *talgar* ($2n = 32$, $NF = 56$: Заилийский Алатау) и форма *djungar* ($2n = 34$, $NF = 54$: Джунгарский Алатау, Тарбагатай) (Соколов и др., 1982; Sokolov et al., 1987; Соколов, Ковальская, 1990a). Было высказано предположение о возможном видовом уровне различий между обнаруженными в горах Тянь-Шаня географически замещающими кариоморфами, составляющими группу “tianschanica” (Соколов, Ковальская, 1990a). Эта гипотеза нашла убедительное подтверждение в ходе последующих молекулярных исследований (Lebedev et al., 2021).

Ранее полагали, что в группе “subtilis” имеется только два морфологически сходных вида: *S. subtilis* s. str. и *S. severtzovi* Ogn. (Соколов и др., 1986a). Использование методов дифференциальной окраски хромосом открыло новые возможности для изучения систематического разнообразия этой группы (Анискин и др., 2003; Баскевич и др., 2010, 2011). Цитогенетические исследования мышовок группы “subtilis” в бассейне Среднего Дона привели к обнаружению серии из пяти в значительной степени дивергировавших хромосомных форм (криптических видов): *S. subtilis* s. str. ($2n = 24$, $NF = 40–46$), *S. severtzovi* ($2n = 26$, $NF = 48$), *S. nordmanni* ($2n = 26$, $NF = 48$), *Sicista* sp. n. 1 ($2n = 22–26$, $NF = 41–46$), *Sicista* sp. n. 2 ($2n = 16–22$, $NF = 28–31$). Различия кариотипов разной степени сложности на уровне G-окраски определялись 10–29 структурными перестройками хромосом (Kovalskaya et al., 2011).

Кроме того, из низовий Дона (Цимлянские пески) была описана форма *cimlanica* ($2n = 22$, $NF = 35-36$), первоначально рассматриваемая как подвид темной мышовки *S. severtzovi cimlanica* (Ковальская и др., 2000), а позднее по уровню хромосомной дифференциации для нее постулировался видовой статус (Lebedev et al., 2020). Очевидно, что необходимы дополнительные исследования криптических видов мышовок.

Род *Myospalax* Laxmann. Кариологическое исследование подтвердило концепцию узкого вида у цокоров (Lyapunova et al., 1974). Хромосомные данные поддерживают видовую обособленность *M. myospalax* Laxm. ($2n = 44$, $NFA = 80-84$) и *M. aspalax* Thomas ($2n = 62$, в популяции из РФ: $NFA = 113-114$, из Монголии: $NFA = 110-112$) (Lyapunova et al., 1974; Мартынова, Воронцов, 1975; Воронцов, Мартынова, 1976; Мартынова, 1976; Орлов, Баскевич, 1978).

Противоречивое положение в системе рода формы *M. epsilanus* Thomas (подвид *M. psilurus* Milne-Edwards или отдельный вид) было уточнено на основе комплексного анализа, включающего сравнительную кариологию двух изолированных популяций группы “*M. psilurus* – *M. epsilanus*” с Дальнего Востока России и из Забайкалья (Puzachenko et al., 2014; Tsvirka et al., 2015). У всех исследованных цокоров $2n = 64$, однако имеются существенные различия в структуре кариотипа между популяциями из региона Забайкалья (“*epsilanus*”) и Дальнего Востока России (“*psilurus*”) (Tsvirka et al., 2015). Кариологические особенности этих форм дополнены электрофоретическими и молекулярными данными, и генетические дистанции между ними оказались сопоставимыми с различиями пары близкородственных видов *M. aspalax* и *M. armandii* (Tsvirka et al., 2015). Ранее у *M. armandii* был показан видоспецифичный кариотип ($2n = 62-66$) (Пузаченко и др., 2011). Сравнительный анализ кариотипов и генетические исследования рода *Myospalax* позволили высказать предположение о происхождении алтайского цокора (*M. myospalax*) ($2n = 44$) независимо от *M. aspalax* ($2n = 62$) и от *M. psilurus* ($2n = 64$) (Мартынова, 1983).

Род *Calomyscus* Thomas. Таксономия рода *Calomyscus* до сих пор не ясна. Различие кариотипов по числу хромосом хомячков Нахичевани ($2n = 32$) и Туркмении ($2n = 30$) позволило провести ревизию морфологических характеристик и описать новый вид из Нахичевани – *C. urartensis* Vor. et Kart. (Воронцов и др., 1979). Анализ кариотипов этих видов с помощью G-окраски хромосом показал не только различия по числу хромосом, но и отсутствие гомологичных слияний хромосом, образовавших двуплечие хромосомы разных видов (Графодатский и др., 1989). В этой же работе описаны хромосомные морфы *Calomyscus*: А) $2n = 44$;

В) $2n = 44$; С) $2n = 30$; D) $2n = 32$. Позже одной из 44 хромосомных форм было дано новое видовое название *C. firiusaensis* Meyer et Malikov (Мейер, Маликов, 2000). Для новых хромосомных форм – $2n = 37$, $NFA = 44$; $2n = 50$, $NFA = 50$; $2n = 52$, $NFA = 56$ – таксономический статус все еще не ясен (Romanenko et al., 2021).

Род *Cricetulus* Milne-Edwards. На первых этапах кариологических исследований этого рода в 60-х годах были описаны различия кариотипов хороших морфологических видов, *C. migratorius* Pall. ($2n = 22$) и *C. barabensis* Pall. ($2n = 20$), а также обнаружены отличия кариотипов спорных видов, морфологически очень сходных, *C. barabensis* Pall. ($2n = 20$) и *C. griseus* Milne-Edwards ($2n = 22$) (Matthey, 1973). В 70-е годы описан кариотип хорошего морфологического вида *C. longicaulatus* Milne-Edwards ($2n = 24$) (Орлов и др., 1978) и двух криптических видов надвидовой группы *C. barabensis* s. l. – *C. pseudogriseus* Iskhakova ($2n = 24$) (Орлов, Исхакова, 1975) и *C. sokolovi* Orlov et Malygin ($2n = 20$) (Орлов, Малыгин, 1988).

Применение методов дифференциальной окраски хромосом в исследованиях рода *Cricetulus* началось со сравнительного изучения кариотипов *C. migratorius* и *C. barabensis* с кариотипами других видов подсемейства Cricetinae. Анализ G-окраски показал, что оба вида имеют сходные по рисунку G-полос пары хромосом и различаются небольшим числом перестроек. Вместе с тем по числу сходных пар и характеру хромосомных перестроек кариотипы *Cricetulus migratorius* и *Cricetulus cricetus* более сходны между собой, чем кариотипы *C. migratorius* и *C. barabensis* (Раджабли, 1975).

Кариотип *C. sokolovi* в последние годы был изучен с использованием метода FISH, который показал перестройку многих хромосом; по филогенетическому анализу гена *cyt b* этот вид оказался сестринским по отношению ко всем видам группы *C. barabensis* s. l. (Poplavskaya et al., 2017).

По данным FISH (Romanenko et al., 2007), а также по данным об изменчивости структурного гетерохроматина (Вакурин и др., 2014) были показаны значительные различия структуры хромосом всех описанных хромосомных форм в группе *C. barabensis* s. l. и ошибочность их отнесения к одному виду. Новые сведения об отсутствии интенсивной гибридизации в зонах контакта *C. barabensis* и *C. pseudogriseus* и различия в локализации повторов яДНК в хромосомах *C. barabensis* и *C. griseus* подтверждают видовой статус этих форм (Поплавская и др., 2012; Ivanova et al., 2022).

Род *Lemmus* Link. Виды этого рода имеют преимущественно 50 акроцентрических хромосом в диплоидном наборе ($2n = NF = 50$). В кариотипе *L. sibiricus chrysogaster* J.A. Allen ($2n = 50$, $NF = 54$) кроме 46 акроцентриков имеются две пары субтелоцентрических аутосом. В геноме *L. s. chrysogas-*

ter С-гетерохроматина больше, чем у всех других исследованных форм рода *Lemmus*. У гибридных самок *L. s. chrysogaster* × *L. lemmus* и *L. s. sibiricus* × *L. amurensis* во время первого мейотического деления происходит десинапсис некоторых хромосом, что свидетельствует о генетической дивергенции родительских форм. Цитогенетические особенности *L. s. chrysogaster* подтверждают его видовую самостоятельность (Гилева и др., 1984).

Под *Dicrostonyx Gloger*. В 70-е годы в морфологически сходных голарктических популяциях копытных леммингов был обнаружен значительный хромосомный полиморфизм (Rausch, Rausch, 1972; Гилева, 1973, 1975; Козловский, 1974). В дальнейшем выяснилось, что в Палеарктике диплоидное число постоянных А-хромосом (более крупных) варьирует от 28 до 50, в кариотипах многих популяций отмечают разное число мелких добавочных В-хромосом. В материковых тундрах Палеарктики описаны четыре хромосомные расы *D. torquatus* Pall. (Gileva, 1983; Fredga et al., 1999). Ареалы рас II и III частично перекрываются без гибридизации, поэтому возможна их репродуктивная изолированность. Совпадают распространение расы I и номинативного подвида, а также распространение рас II, III и IV и подвида *chionapeus*.

Копытные лемминги о-ва Врангель были описаны как новый вид *D. vinogradovi* Ogn. (Чернявский, Козловский, 1980). В популяции о-ва Врангель $2n$ уменьшено до 28 хромосом, $NF = 50$, В-хромосомы отсутствуют (Козловский, 1974; Чернявский, Козловский, 1980). Репродуктивная изоляция леммингов о-ва Врангель и материковых тундр Палеарктики показана в экспериментальных скрещиваниях (Чернявский, Козловский, 1980; Gileva et al., 1994).

На основании изменчивости митохондриального гена *cyt b* голарктический род *Dicrostonyx* подразделяют на две группы: североамериканскую (включая популяцию о-ва Врангель) и евразийскую (Fedorov et al., 1999). Но *D. vinogradovi* оказывается сестринским видом по отношению ко всем исследованным популяциям Северной Америки, в т.ч. и Аляски (Смирнов, Федоров, 2003), следовательно, его можно рассматривать как представителя отдельной эволюционной линии в североамериканской группе копытных леммингов. Поскольку время изоляции палеарктических и неарктических копытных леммингов оценивается в 1 млн лет или больше (Fedorov, Goropashnaia, 1999), столь же длительной могла быть изоляция эволюционной линии *D. vinogradovi* от неарктических популяций. Поэтому не исключено, что лемминги о-ва Врангель могут оказаться криптическим видом в составе неарктической группы этого рода и вид *D. vinogradovi* Ogn. желательно сохранять в списке млекопитающих РФ.

Под *Alticola Banford*. С помощью классических цитогенетических методов, включая методы дифференциальной окраски хромосом (G-, C-полосатость), можно охватить часть видов рода (*A. argentatus* Sev., *A. barakshin* Bann., *A. lemmius* Miller, *A. macrotis* Radde, *A. semicanus* G. Allen, *A. strelzowi* Kast.) и сделать лишь косвенный вклад в построение его естественной системы. При этом для всех кариотипированных видов и подвигов *Alticola* отмечена консервативность кариотипа, в котором, как правило, все аутосомы, за исключением самой мелкой пары, и гетерохромосомы представлены акроцентриками ($2n = 56$, $NF = 58$), что характерно и для представителей других родов трибы *Prometheomyini*. Однако у ряда кариологически изученных видов *Alticola* была выявлена межпопуляционная и межподвидовая изменчивость кариотипа, связанная с вариабельностью количества гетерохроматина в некоторых парах аутосом и гетерохромосом (Яценко, 1980; Вукова et al., 1978). Например, у принадлежащих к одной группе “*stoliczkanus*” видов подрода *Alticola* (*A. barakshin*, *A. semicanus*, *A. strelzowi*) отмечена вариабельность морфологии 1-й пары аутосом и гетерохромосом (Яценко, 1980) или у *A. lemmius*, представителя подрода *Ashizomys* Miller, в кариотипе изменчивыми оказались пары аутосом №№ 1, 5, 9 и гетерохромосомы (Вукова et al., 1978). Использование молекулярно-цитогенетических методов FISH применительно к некоторым представителям рода *Alticola* (*A. barakshin*, *A. olchonensis* Litvin., *A. strelzowi* и *A. tuvinicus* Ogn.) подтверждает представления о консервативности эухроматиновых районов хромосом и о роли вариации гетерохроматина в формообразовании *Alticola* (Романенко, 2019).

Под *Ellobius Fischer*. Подтверждено разделение *Ellobius fuscicapillus* Blyth на два вида с существенными различиями хромосомных наборов: стандартно диплоидный у *E. fuscicapillus* ($2n = 36$) и с необычной системой половых хромосом (ХО) у *E. lutescens* Thomas ($2n = 17$) (Воронцов и др., 1969; Ляпунова, Воронцов, 1978). Выделено три вида-двойника (вместо одного вида): *E. talpinus* Pall. ($2n = 54$, $NF = 54$), *E. tancrei* Blasius ($2n = 54$, $NF = 56$), *E. alaicus* Vorontsov et al. 1969 ($2n = 52$, $NF = 56$). Все три криптические вида аллопатричны, гибридизация если и есть, то локальна, широкая интрогрессия не показана (Воронцов и др., 1969; Якименко, Ляпунова, 1986).

На большей части ареала от Украины до Монголии обитают виды с $2n = 54$, без субметацентрической хромосомы (*E. talpinus* s. str., $NF = 54$) и с субметацентрической хромосомой (*E. tancrei*, $NF = 56$), имеющей неочеточерку (Bakloushinskaya et al., 2012). Цитогенетическим открытием был Робертсоновский веер у слепушонок *E. tancrei*, локализованный на узкой территории доли-

ны р. Сурхоб и верховьев р. Вахш (Памиро-Алай) (Ляпунова и др., 1984).

В долине р. Сурхоба–Вахша описаны многочисленные варианты кариоморф, возникших при закреплении робертсоновских транслокаций, в т.ч. частично гомологичных (Bakloushinskaya et al., 2012; Romanenko et al., 2019). Столь широкой изменчивости хромосом ($2n$ от 54 до 30) на ограниченном ареале не было отмечено ни у одного вида. Не подлежит сомнению, что здесь идет интенсивный процесс хромосомного видообразования. Из трех разных форм с $2n = 32–34$ каждая приобрела собственный ареал. Дальше всего в этом направлении продвинулась *E. alaicus*, для которой только недавно описана хромосомная изменчивость ($2n = 52–48$) и существенно расширен ареал: от Памиро-Алая до Тянь-Шаня (Bakloushinskaya et al., 2019; Tambovtseva et al., 2022). Хромосомные перестройки у этого вида происходят в режиме “реального времени”: за 30 лет наблюдений, например, в популяции в Таджикистане закрепились робертсоновская транслокация, диплоидное число изменилось с 50 на 48. Вероятно, такое быстрое формирование робертсоновских транслокаций может быть связано с особыми контактами хромосом в мейозе, обнаруженными у этого вида (Matveevsky et al., 2020).

Изучение мейоза у гибридов разных форм и видов слепушонок было начато еще в 1980-е годы, когда впервые были показаны “сложные гетерозиготы” — цепочки конъюгирующих хромосом, образующиеся у гибридов с большим числом транслокаций (Bogdanov et al., 1986). Позднее “сложные гетерозиготы” обнаружены у разных вариантов внутривидовых гибридов, а в случае межвидовых гибридов (*E. tancrei* × *E. talpinus*) именно анализ мейоза позволил выявить причину репродуктивной изоляции двух этих криптических видов (Matveevsky et al., 2020a).

Для криптических видов *E. talpinus* и *E. tancrei* неизвестны зоны вторичного контакта в природе. *E. tancrei* и *E. alaicus* имеют узкую зону контакта, описаны единичные гибриды, широкая интродукция неизвестна (Bakloushinskaya et al., 2019; Tambovtseva et al., 2022). Внутривидовые хромосомные формы *E. tancrei* из-за наличия негомолгичных слияний не могут скрещиваться между собой, но, вероятно, как и домовые мыши в Ретийских Альпах, дают гибридов с исходной формой. Это ведет к формированию разнообразных кариотипов, “мини-вееров” в пределах каждой из трех описанных форм (Romanenko et al., 2019), и возникновению некоторого потока генов между формами из-за возвратных скрещиваний. Такую систему трудно назвать аллопатрической гибридизацией, формы обитают парапатрично с исходной, 54-хромосомной *E. tancrei*. В настоящее время на Памиро-Алае наблюдается значительная

изменчивость кариотипов слепушонок при полном отсутствии морфологической и экологической дифференцировки (Lyapunova et al., 1980).

Род *Alexandromys* Ognev. 12 видов восточноазиатских полевок по морфологическим и генетическим данным недавно выделены из рода *Microtus* в самостоятельный род *Alexandromys* (Абрамсон, Лисовский, 2012). Криптические виды этого рода — *A. maximowiczii* Schrenk, *A. mujanensis* Orlov et Kovalskaya, *A. evoronensis* Kovalskaya et Sokolov — входят в надвидовую группу “*maximowiczii*” и различаются по числу и морфологии хромосом (Мейер и др., 1996), причем последние два вида выделены на основании кариологических особенностей (Орлов, Ковальская, 1978; Ковальская, Соколов, 1980). Два вида полевок — *A. maximowiczii* и *A. evoronensis* — имеют внутри- и межпопуляционную изменчивость по структурным хромосомным перестройкам, что позволило для первого вида описать разнообразие хромосомных форм ($2n = 38–44$) (Ковальская, и др., 1980; Kartavtseva et al., 2008), для второго — две хромосомные расы в трех изолированных популяциях юга ДВ России: эворон ($2n = 38–41$, NF = 54–59) и арги ($2n = 34$, 36, 37, NF = 51–56) (Картавцева и др., 2021). Уникальный полиморфизм этих рас заключался во множественных структурных перестройках хромосом 11 пар, включающих как центромерные, так и тандемные слияния. Для расы арги выявлено тандемное слияние двух двуплечих хромосом и одной двуплечей хромосомы с образованием крупной двуплечей хромосомы в гетерозиготном состоянии. На данном этапе мы наблюдаем процесс незавершенного видообразования с участием хромосомных преобразований в изолированных популяциях (Kartavtseva et al., 2021). Морфологический и хромосомный анализ северного подвида (в Хабаровском крае и Якутии) полевки Максимовича поставил под сомнение его принадлежность к этому виду (Воронцов и др., 1988). Дальнейшие морфологические и генетические исследования дали основание выделить этот подвид сначала в самостоятельный вид — полевку Громова (*A. gromovi*) (Sheremetyeva et al., 2009), а обнаружение его на о-ве Большой Шантар в Охотском море позволили дать новое видовое латинское название — *A. shantaricus* (Докучаев, Шереметьева, 2017).

С помощью методов молекулярной филогенетики (Bannikova et al., 2010; Haring et al., 2011) уточнен состав подрода *Alexandromys*: к нему отнесен ряд таксонов, филогенетическое положение которых вызывало сомнения, — *A. mongolicus* Radde 1861, *A. middendorffii* Poljakov 1881 и *A. limnophilus malygini* (Courant et al., 1999).

Положение *A. limnophilus* Büchner в различных молекулярных реконструкциях рода *Alexandromys* оценивается неоднозначно: *A. limnophilus* рас-

смачивается как сестринский таксон *A. fortis* Büchner (Bannikova et al., 2010) или как базальный вид в группе “middendorffii” (Lyssovsky et al., 2018) подрода *Alexandromys*, или же как сестринский вид *A. oeconomus* Pall. (Steppan, Schenk, 2017), но уже в составе другого подрода *Oecomicrotus* (Krystufek, Shenbrot, 2022). По хромосомным данным кариотипы *A. limnophilus* ($2n = 38$) и *A. oeconomus* ($2n = 30$) легко гомологизируются, и их оценивали как криптические виды (Малыгин и др., 1990). В определенной степени различия кариотипов коррелируют с результатами молекулярной реконструкции (Steppan, Schenk, 2017). При этом другая группа хромосомных данных поддерживает близость 30-хромосомных видов *Alexandromys* (*A. oeconomus*, *A. kikuchii* Kuroda, *A. montebellii* Milne-Edwards) в связи со сходством их кариотипов и уникальным (синаптическим) поведением гетерохромосом в профазе мейоза (Borodin et al., 1995; Mekada et al., 2001). Эти данные согласуются с данными, полученными Баниковой с коллегами (Bannikova et al., 2010), но противоречат молекулярным реконструкциям некоторых других исследователей.

Род *Microtus* Schrank (подрод *Terricola* Fatio).

В настоящее время исследованы кариотипы практически всех представителей подрода и показано, что число хромосом варьирует от $2n = 32$ до $2n = 62$. Высокий уровень кариологического разнообразия, выявленный в подрode *Terricola*, послужил пусковым механизмом для таксономических ревизий таксона, в составе которого позднее были обнаружены криптические формы на разных стадиях их таксономической дифференциации (Иванов, Темботов, 1972; Хатухов и др., 1978; Ляпунова и др., 1988; Ахвердян и др., 1992).

Так, в регионе Кавказа известны 12 морфологически сходных кариоморф подрода и признаются два криптических вида кустарниковых полевков: 1) кустарниковая полевка *M. (T.) majori* Thomas, которая представлена широко распространенной на Большом и Малом Кавказе лесной формой со стабильным кариотипом ($2n = 54$, NF = 60); 2) дагестанская полевка *M. (T.) daghestanicus* Shidl., объединяющая субальпийских полевков Большого и Малого Кавказа. В этом виде известно 11 кариоморф с различным числом хромосом $2n = 54, 53, 52, 46, 45, 44, 43, 42\text{“A”}, 42\text{“B”}, 40, 38$, но при стабильном числе плеч хромосом NF = 58 — так называемый Робертсоновский веер (Ахвердян и др., 1992).

Разные хромосомные формы *M. (T.) daghestanicus* аллопатричны или симпатричны, и в зонах их контакта встречаются гибридные формы. Большая часть форм веера может скрещиваться, давая плодовитое потомство, однако для некоторых форм экспериментально показана репродуктивная изоляция (Мамбетов, Дзюев, 1988). Поэто-

му некоторые исследователи рассматривают формы с $2n = 38$ и $2n = 42\text{“A”}$, с ареалом на Малом Кавказе, в качестве самостоятельного вида *M. (T.) nasarovi* Shidl. (Хатухов и др., 1978). Такая точка зрения, однако, не нашла поддержки у таксономистов (Krystufek, Shenbrot, 2022).

Ареалы *M. (T.) daghestanicus* и *M. (T.) majori* перекрываются на значительном пространстве Большого и Малого Кавказа. Ни в одном случае их совместного обитания не отмечалась гибридизация (Хатухов и др., 1978; Баскевич и др., 1984), что подтверждает их видовой статус. Этот вывод находит поддержку в данных по гибридизации. Так, экспериментальная гибридизация между этими видами выявила почти полную стерильность гибридных самцов и самок (Мамбетов, Дзюев, 1988).

Кавказский эндемик *M. (T.) daghestanicus*, характеризующийся широким хромосомным полиморфизмом Робертсоновского типа, входит в одну группу с широко ареальным европейско-малоазиатским видом *M. (T.) subterraneus* Selys-Long. В составе этого вида были обнаружены три географически замещающие кариоморфы, различающиеся как числом хромосом, так и их морфологией (Баскевич и др., 2018; Bogdanov et al., 2021). У подземных полевков, населяющих северную часть ареала в Европе, кариотип состоит из 54 хромосом, тогда как южно-европейские популяции характеризуются 52-хромосомным кариотипом. Первоначально для этих географически замещающих кариоморф Восточной Европы постулировался видовой уровень различий: их было предложено рассматривать как криптические виды *M. (T.) dacius* ($2n = 52$) и *M. (T.) subterraneus* ($2n = 54$) (Загороднюк, 1992). Однако результаты экспериментальной гибридизации и проведенный позднее анализ полиморфизма гена *cyt b* позволили установить их конспецифичность (Баскевич и др., 2018; Bogdanov et al., 2021).

Третий вариант кариотипа у подземной полевки ($2n = 54$, NF = 60) выявлен на севере Малой Азии: он отличается от 54-хромосомного европейского кариотипа морфологией и особенностями локализации гетерохроматина X-хромосомы (Macholan et al., 2001). Недавно был обнаружен высокий уровень обособленности по молекулярным маркерам (*cyt b*, фрагменты ядерных генов *BRCA1*, *XIST*, *IRBP*) выборки из Самсуна, находящейся в пределах ареала этой кариоморфы (Bogdanov et al., 2021), и в последней таксономической сводке по полевым эту форму рассматривают как криптический вид *M. (T.) fingeri* Neuchauser 1936 (Krystufek, Shenbrot, 2022).

Род *Microtus* (подрод *Microtus* s. str.). Таксономическая структура большого политипического вида *Microtus arvalis* Pall. была полностью переработана по итогам кариологических исследований и экспериментов по гибридизации (Малыгин,

1983; Обыкновенная полевка: виды-двойники, 1994; Мейер и др., 1996). В этом виде впервые для млекопитающих выделены совместно обитающие криптические виды, *Microtus arvalis* Pall. ($2n = 46$, NF = 84) и *M. subarvalis* Meyer et al. ($2n = 54$, NF = 56) (Мейер и др., 1969, 1972). В дальнейшем название *M. subarvalis* было заменено старшим синонимом *M. rossiaemeridionalis* Ogn. (Малыгин, Яценко, 1986). Началось изучение парапатрической зоны контакта двух 46-хромосомных таксонов в европейской части России (Мейер и др., 1997). Одновременно были обнаружены аллопатрическая и криптическая формы обыкновенной полевки с $2n = 46$ и NF = 72 (Орлов, Малыгин, 1969), для которой позднее был предложено видовое название *M. obscurus* Eversmann (Малыгин, 1983). На видовую обособленность *obscurus* указывают как анализ мейоза (полное подавление кроссинговера в гетероморфных районах хромосом, что должно приводить к ограничению потока генов в зоне контакта между *M. arvalis* и *M. obscurus*) (Башева и др., 2014), так и молекулярные различия этих форм (Лавренченко и др., 2009; Булатова и др., 2010). Методом FISH выявлены молекулярные маркеры цитогенетической дифференциации этих криптических таксонов (Булатова и др., 2013). Политипия 46-хромосомного кариотипа по сайтам интеркалярной теломерной пробы (ITS) и рибосомальной ДНК (рДНК) подчеркивает генетическую обособленность *M. arvalis* и *M. obscurus*. Ареалы *M. obscurus* и *M. rossiaemeridionalis* частично перекрываются, и в этой области они ведут себя как симпатрические виды.

Показана видовая самостоятельность четырех географически изолированных форм: *M. transcaspicus* Sat. ($2n = 52$, NF = 54), *M. ilaeus* Thomas ($2n = 54$, NF = 80) (Ляпунова, Мироханов, 1969; Малыгин, 1983; Мейер и др., 1996), *M. kermanensis* Rog. ($2n = 54$, NF = 56) (Golenishchev et al., 2001) и *M. mystacinus* de Filip. ($2n = 54$, NF = 56) (Bikchurina et al., 2021).

Род *Microtus* (подрод *Sumeriomys* Argyropulo). Интерес к изучению кариотипа *Microtus schidlovskii* Arg. был вызван неопределенностью систематического положения крупных полевок Закавказья. Эти полевки рассматривались разными авторами как мелкая форма *M. guentheri* Danford et Alston либо как подвид *M. socialis* Pall. Анализ хромосомных наборов позволил сделать заключение, что *M. schidlovskii* ($2n = NF = 62$) принадлежит к группе *M. socialis* ($2n = NF = 62$), а не к *M. guentheri* ($2n = 54$, NF = 56). Данные по гибридизации *M. socialis* и *M. schidlovskii* показали у гибридов F_1 мужскую стерильность и сниженную плодовитость у самок. Это подтверждало видовую самостоятельность *M. schidlovskii* на Кавказе (Ахвердян и др., 1991, 1991a). Описание кариотипа с другим числом хромосом ($2n = 60$) у *M. schidlovskii* из Армении говорит о возможности новых открытий

в этой таксономической группе (Mahmudi et al., 2022).

Род *Meriones* Illiger. Впервые кариотипы песчанок 8 видов рода на территории бывшего Советского Союза и Монголии описаны сотрудниками в многочисленных работах двух лабораторий под руководством Н.Н. Воронцова (Новосибирск, Владивосток) и В.Н. Орлова (Москва). Информация об этих публикациях дана в обзорной работе Коробицыной и Картавцевой (1984). Применение методов дифференциального окрашивания хромосом исследованных видов позволило констатировать стабильность числа хромосом, показав их видовую специфичность, и выявить географическую изменчивость количества и локализации С-позитивного гетерохроматина для *M. tristrami* Thomas (Коробицына и др., 1984), *M. libycus* Licht. (Коробицына, Картавцева, 1992), *M. meridianus* Pall. (Коробицына, Картавцева, 1988). Было высказано предположение о возможной связи дуплицированного материала гетерохроматина хромосом с различной резистентностью особей к чумному микробу. Для *M. tristrami* Азербайджана внутривидовые группировки с различной резистентностью к чумному микробу также могут быть маркированы особенностями перераспределения С-гетерохроматина. Данные о наличии внутривидовой изменчивости 15-й пары хромосом *M. meridianus* (инверсии, делеции — дубликации, транслокации) позволили пересмотреть подвидовую структуру. Вероятно, особи, распространенные на территории Монголии, принадлежат самостоятельному виду *M. psammophilus*, что было показано молекулярно-генетическими методами (Neronov et al., 2009).

Род *Apodemus* Kaup. Хромосомные и морфологические исследования позволили четко разделить *Apodemus speciosus* Temm. на два вида и показать, что японская мышь (*A. speciosus*) обитает только на островах японского архипелага, а на материке — восточноазиатская (*A. peninsulae* Thomas = *A. giliacus*) (Воронцов и др., 1977).

Род *Sylvaemus* Ognev. Использование особенностей хромосом для уточнения систематического положения перспективно, даже в тех случаях, когда симпатрические формы не различаются по числу хромосом и G-окраске, как в роде *Sylvaemus* ($2n = 48$) (Челомина и др., 1998; Картавцева, 2002). Поскольку различия в положении гетерохроматиновых блоков и ЯОР могут служить маркерами инверсий, то они могут быть связаны с нарушением мейоза у гибридов.

В некоторых районах Восточной Европы совместно распространены три вида рода *Sylvaemus*: *S. flavicollis* Melchior, *S. sylvaticus* L. и *S. uralensis* Ogn. Показаны диагностические различия этих видов по расположению гетерохроматиновых блоков и ЯОР, а также различия *S. sylvaticus* За-

падной и Восточной Европы (Орлов и др., 1996; Orlov et al., 1996). Поскольку этот вид до сих пор не изучен из места типа (Швеция, Упсала), то его номенклатура остается неясной. Остаются также неясными отношения *S. uralensis* Ogn. Восточной Европы и описанной из Карпат *S. microps* Kratochvil et Rosicky.

Для двух совместно обитающих на Кавказе видов *S. uralensis* Ogn. и *S. ponticus* Sviridenko показаны диагностические различия по гетерохроматиновым блокам, присутствующие в популяциях как восточной (Козловский и др., 1990), так и западной части лесного пояса (Баскевич и др., 2004а).

По некоторым оценкам степень дифференциации видов рода *Sylvaemus* имеет наименьшее значение на морфологическом уровне, наибольшие значения на изотимном уровне и средние на молекулярном и хромосомном (FISH-анализ С-позитивных районов хромосом) уровнях (Рубцов и др., 2011).

Род *Mus* L. Для *Mus musculus musculus* L., у которых неизвестен полиморфизм робертсоновского типа, в отличие от *Mus musculus domesticus* Schwarz et Schwarz (Капанна, 1988), описана изменчивость по количеству и распределению аутосомного гетерохроматина (Булатова и др., 1984; Якименко, Коробицына, 2007). Для различения ряда видовых и подвиговых таксонов домашних мышей *Mus* с одним и тем же диплоидным числом ($2n = 40$) могут быть использованы особенности морфологии половых хромосом, прицентромерного гетерохроматина. Кариотип *M. spretus* Lataste отличается миниатюрная Y-хромосома, тогда как один из вариантов X-хромосомы ('*molossinus*' type) характерен не только для обитающего в Японии *M. m. molossinus*, но и для всех изученных образцов *Mus m. musculus* L. с территории бывшего Советского Союза, а плезиоморфный вариант X-хромосомы '*domesticus*' обнаруживается у *M. m. domesticus*, *M. m. hortulanus* Nord., *M. abbotti* Water. и *M. spretus* Lataste (Korobitsyna et al., 1993). Цитогенетические характеристики наряду с данными по изменчивости мтДНК послужили основанием для реконструкции путей расселения разных групп домашних мышей в Евразии (Suzuki et al., 2015).

В приведенных выше примерах цитогенетической дифференциации популяций мы отмечали связанные с ними гибридные нарушения, которые могут вести к возникновению репродуктивной изоляции. Для внутривидовой таксономии и микроэволюционных исследований крайне важно использование хромосомных перестроек также в качестве показателей монофилетического происхождения групп популяций (хромосомных форм). Любые фиксированные хромосомные перестройки (т.е. достигшие в популяциях частоты, близкой к 100%) указывают на генеалогическое родство таких групп популяций (Baker, Bradley,

2006). Поэтому появляется возможность сопоставить фенотипическое сходство популяций и их родство и оценить роль прошлой эволюции вида в формировании его современной географической изменчивости.

В эволюционной таксономии основной задачей считают построение монофилетических таксонов или наличие определенного соответствия между классификацией и филогенезом организмов. Но во внутривидовой таксономии такая задача не ставится из-за отсутствия сведений о филогенетических связях популяций. Систематики оценивают только сходство и различия популяций, поэтому подвид не рассматривается как "единица эволюции" за исключением редких случаев изолятов (Mayr, 1969).

Следы прошлой рефугиальной структуры вида нивелируются в процессах расселения популяций в теплые межледниковья, такие как голоцен. Следы прошлой рефугиальной структуры вида сохраняют филогруппы и популяции с хромосомными перестройками. Если для сохранения филогрупп необходима географическая или генетическая изоляция, то границы хромосомных форм могут сохраняться и в условиях свободного потока генов (Horn et al., 2012).

Например, монофилетическое происхождение трех групп подвидов горных баранов (*Ovis ammon* L.), первоначально показанное на хромосомах, было подтверждено и на молекулярных данных, поскольку в своей эволюции эти группы баранов оказались географически изолированными (хотя не исключено и ослабление потока генов в зонах их гибридизации). Напротив, на современном ареале обыкновенной буроzubки (*Sorex araneus*) молекулярные различия между популяциями стерты. При этом сохраняются хромосомные перестройки, указывающие на монофилетическое происхождение некоторых хромосомных рас. Такие хромосомные расы в настоящее время разделены узкими гибридными зонами.

Цитогенетическая дифференциация популяций и формирование отбором этнологической изоляции: перспективы исследований

На первых этапах цитогенетических исследований дрозофил и млекопитающих репродуктивная изолированность при небольших хромосомных различиях объяснялась сальтационным (быстрым) видообразованием. Но для возникновения полной репродуктивной изоляции совершенно не обязательна стерильность гибридов. Процесс формирования репродуктивной изоляции складывается из двух этапов: (1) возникновения пониженной приспособленности гибридных особей и (2) формирования отбором этнологической изоляции контактирующих популяций. Даже в

случае небольшого понижения плодовитости гетерозигот, вызванного хромосомными различиями, отбор способен сформировать этологическую изоляцию, преимущественное скрещивание в пределах каждой формы, вплоть до полной репродуктивной изоляции контактирующих форм (Соупе, Огг, 2004).

В мировой литературе усиление генетической изоляции естественным отбором, формирующим этологическую изоляцию, называют “reinforcement” (русского термина нет) (Соупе, Огг, 2004). Как следствие “reinforcement” в природных популяциях млекопитающих не известны стерильные гибриды, а при экспериментальных скрещиваниях репродуктивно изолированных в природе видов иногда получают плодовитое потомство. Стали накапливаться сведения о том, что у многих видов, от дрозофил до млекопитающих, не наблюдается прямой зависимости между величиной генетических различий (генных или хромосомных) и сформированным отбором уровнем этологической изоляции. Поэтому в исследовании процессов видообразования следует обращать внимание даже на небольшие нарушения мейоза у гибридов. Исследования формирования отбором репродуктивной изоляции еще только начинаются и представляют перспективное направление эволюционных исследований.

В соответствии с моделью BDM (Бэтсона—Добжанского—Мёллера) условием формирования генетических изолирующих механизмов служит возникновение изолированных популяций. Такие условия многократно возникали в истории экосистем Земли. Климат Земли в плейстоцене (два последних млн лет) называют ледниковым из-за периодического длительного понижения среднегодовых температур на 6–8°C (по сравнению с серединой 20 века). Только за последние 420 тыс. лет истории Земли известны четыре длительных похолодания, каждое продолжительностью от 70 до 110 тыс. лет (Petit et al., 1999). В периоды оледенений ареалы многих видов умеренных областей Европы сокращались и фрагментировались (Hewitt, 1996). Те же процессы шли и в Азии. Накопившиеся в популяциях нейтральные хромосомные перестройки могли фиксироваться в малых изолированных популяциях ледниковых рефугиумов (Орлов и др., 2017).

Лишь в качестве исключения можно рассматривать относительно быструю хромосомную эволюцию в популяциях домовых мышей Западной Европы (*Mus musculus domesticus*) на протяжении трех последних тысяч лет. Накопление хромосомных перестроек можно объяснить повышенной частотой межхромосомных обменов и других мутаций в прицентромерных районах хромосом (Garagna et al., 2014), а их быструю фиксацию — демовой структурой популяций этого вида—ком-

менсала (Лавренченко, Булатова, 2015). У слепушонки *E. alaicus* крайне быстро, за три десятилетия, произошла фиксация робертсоновской транслокации в популяции Таджикистана (Matveevsky et al., 2020a).

В современный теплый и относительно короткий (12 тыс. лет) период в истории Земли (голоцен) возникали разнообразные зоны “аллопатрической гибридизации” между ранее изолированными популяциями (Mayr, 1963). Использование этого термина полезно, когда надо подчеркнуть, что гибридная зона возникла в результате вторичного контакта. Современные географические изоляты известны на периферии видового ареала, в то время как зоны аллопатрической гибридизации могут обнаруживаться в любой части ареала вида. Их расположение определяется прошлой рефугиальной структурой вида.

Зоны аллопатрической гибридизации часто рассматривают в качестве ключевых объектов для исследования процессов видообразования и оценки степени изолированности контактирующих популяций (Jiggins, Mallet, 2000). Хорошим примером зон “аллопатрической гибридизации” у млекопитающих служат гибридные зоны между хромосомными расами обыкновенной бурозубки.

Существует несколько способов оценить изолированность контактирующих популяций. Прежде всего, в исследовании зон контакта можно оценить интенсивность гибридизации с использованием цитогенетических или молекулярных маркеров. На видовой статус контактирующих форм указывает отсутствие гибридизации, например, в зонах контакта *C. barabensis* и *C. pseudo-griseus* (Поплавская и др., 2012). Поток генов может прерываться и в узкой гибридной зоне, например, обыкновенной бурозубки и *Sorex antinorii* Bop. в Альпах (Yannic et al., 2009) или в достаточно широкой, до 30 км, гибридной зоне домовых мышей *Mus m. musculus* и *M. m. domesticus* (Bímová et al., 2011).

Для оценки степени репродуктивной изоляции в зонах контакта (прежде всего этологической) используют традиционные методы исследования поведенческой изоляции, когда сравнивают контактирующие формы *in vitro* на особях, взятых из зон аллопатрии и гибридизации. Например, так были показаны этологическая изоляция в отмеченной выше зоне аллопатрической гибридизации домовых мышей (Bímová et al., 2011) и этологическая изоляция филогрупп обыкновенной полевки (*Microtus arvalis*) (Beysard et al., 2015). Подобные прямые методы оценки этологической изоляции контактирующих форм ограничены видами, с которыми удобно работать *in vitro*.

Для количественной оценки ассортативности скрещиваний (этологической изоляции), в зонах аллопатрической гибридизации, можно исполь-

зовать дефицит гетерозигот (индекс инбридинга, F_{IS}) (Jiggins, Mallet, 2000) или степень ассортативности скрещиваний (индекс R) (Орлов и др., 2019), т.е. отклонения найденных частот хромосом от ожидаемых при случайном скрещивании по Харди–Вайнбергу с учетом эффекта Валунда. Среди млекопитающих известны три модельных объекта, на которых в последние десятилетия исследуется роль центрических соединений хромосом в возникновении репродуктивной изоляции: западноевропейская домовая мышь, обыкновенная бурозубка и виды рода слепушенок.

У обыкновенной бурозубки известны десятки гибридных зон между хромосомными расами, с различными центрическими соединениями хромосом (зоны парapatрической гибридизации). Детально описана структура некоторых гибридных зон, в том числе и на территории РФ (обзор Fedyk et al., 2019). В 11 гибридных зонах между хромосомными расами и в гибридной зоне между криптическим видом бурозубкой Бонапарта (*Sorex antinorii* Bon.) и хромосомной расой Vaud обыкновенной бурозубки рассчитаны индексы дефицита гетерозигот и ассортативности скрещиваний (Орлов и др., 2019).

Хорошо прослеживается связь между ассортативностью скрещиваний и усложнением конфигурации конъюгирующих хромосом в мейозе. В гибридных зонах с “простыми гетерозиготами”, конъюгацией трех хромосом в мейозе I индекс инбридинга близок к 0 и частота гомозигот и гетерозигот соответствует ожидаемым в предположении случайного скрещивания по Харди–Вайнбергу. Внутрипопуляционный хромосомный полиморфизм по одному – трем центрическим соединениям хромосом, сопровождающийся “простыми гетерозиготами”, часто встречается в популяциях обыкновенной бурозубки.

В гибридных зонах хромосомных рас обыкновенной бурозубки со “сложными гетерозиготами” (кольцами из 4–5 хромосом) в мейозе I отмечается достоверный дефицит гетерозигот, а доля ассортативных скрещиваний (R) в гибридной зоне между особями одной хромосомной формы приближается к половине всех скрещиваний (0.37–0.55) (Орлов и др., 2019).

В гибридных зонах с более “сложными гетерозиготами” (цепи из 9–11 конъюгирующих хромосом и кольца из 6 хромосом), например, между хромосомными расами Новосибирск/Томск (Polyakov et al., 2011), Селигер/Москва (Bulatova et al., 2011), Селигер/Западная Двина (Орлов и др., 2013) и Печора/Кириллов (Pavlova, Shchipanov, 2014), доля ассортативных скрещиваний значительно увеличивается, до 0.86–0.96. Но даже в таких гибридных зонах поток генов не прерывается (Григорьева и др., 2015), хотя и сокращается, судя по достоверным морфометрическим различиям

челюстного аппарата у бурозубок контактирующих популяций хромосомных рас (Орлов и др., 2013а).

В зоне контакта в Альпах хромосомной расы Vaud обыкновенной бурозубки и бурозубки Бонапарта полная генетическая изоляция при сохранении узкой гибридной зоны достигается при 9 различных центрических соединениях и гетерозиготах с цепями из 7 и 11 конъюгирующих хромосом (Yannic et al., 2009) при $R = 0.995$ (Орлов и др., 2019). Следовательно, полное прерывание потока генов в этой гибридной зоне происходит при тех же гетерозиготах, как и во многих генетически не изолированных хромосомных расах обыкновенной бурозубки. Вероятнее всего, полная генетическая изоляция в этом случае достигается усилением этологической изоляции. Хотя современный контакт обыкновенной бурозубки и бурозубки Бонапарта произошел относительно недавно, в конце 19 века (Yannic et al., 2009), но изоляцию этих криптических видов относят к середине плейстоцена (Mackiewicz et al., 2017).

Изолирующий эффект хромосомных перестроек целиком зависит от их типа. Криптические виды *M. (T.) majori* и *M. (T.) daghestanicus* в зоне симпатрии на Западном Кавказе различаются положением центромеры в двух первых парах аутосом (транспозиция), перичентрической инверсией в 26-й паре аутосом и парацентрической инверсией X-хромосомы (Баскевич и др., 2015). В настоящее время недостаточно данных, чтобы вывести общее правило корреляции хромосомных различий и стерильности гибридов. Хорошо известно, что гибридные нарушения могут сопровождаться и генными различиями. Тем не менее различия кариотипов оказываются таксономическим признаком, который дает возможность рассчитывать дефицит гетерозигот в зонах аллопатрической гибридизации и оценить степень репродуктивной изоляции контактирующих форм по этим показателям.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Начиная с 1970-х годов развитие методов дифференциальной окраски хромосом, а в дальнейшем FISH-анализ, последовательно повышали разрешающие уровни цитогенетической дифференциации для изучения вопросов систематики и филогенетических взаимоотношений видов. Цитогенетические исследования существенно изменили таксономию млекопитающих. Выяснилось, что многие виды, традиционно считавшиеся большими политипическими, представляют собой комплексы морфологически сходных, но генетически хорошо различимых и репродуктивно изолированных видов. Выявление криптических (скрытых видов-двойников) является необходимым звеном в описании биологического разнообразия и в то

же время привлекает внимание к обсуждению на новом уровне концепций вида и видообразования.

Для систематики изучение хромосом интересно как исследование ядерных структур, изменение состава, формы и числа которых приводит к генетической изоляции. Только в конце 20-го века было показано, что для возникновения полной репродуктивной изоляции совершенно не требуется стерильности гибридов. Процесс возникновения репродуктивной изоляции складывается из двух этапов — возникновения пониженной приспособленности гибридных особей и формирования отбором этологической изоляции контактирующих популяций. Было показано, что даже в случае небольшого понижения плодовитости гетерозигот, вызванного хромосомными различиями, отбор может формировать этологическую изоляцию, преимущественное скрещивание в пределах каждой формы, вплоть до полной репродуктивной изоляции контактирующих форм. Исследования формирования отбором репродуктивной изоляции еще только начинаются и представляют перспективное направление эволюционных исследований.

БЛАГОДАРНОСТИ

Работа выполнена при частичной финансовой поддержке госзадания лаборатории эволюционной зоологии и генетики ФНЦ Биоразнообразия ДВО РАН № 121031500274-4 и госзадания ИБР РАН № ГЗ 0088-2021-0019 и ИПЭЭ РАН № FFER-2021-0003.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Абрамсон Н.И., Лисовский А.А., 2012. Подсемейство Arvicolinae. Млекопитающие России: систематико-географический справочник // Под ред. И.Я. Павлинова, А.А. Лисовского. Сборник трудов Зоологического музея МГУ. Т. 52. С. 127–141.
- Анбиндер Е.М., 1980. Кариология и эволюция ластоногих. М.: Наука. 151 с.
- Анискин В.М., Богомолов П.Л., Ковальская Ю. М., Лебедев В.С., Суров А.В., Тихонов И.А., 2003. Кариологическая дифференциация мышовок группы “subtilis” (Rodentia, *Sicista*) на юго-востоке Русской равнины // Материалы Международного совещания “Систематика, филогения и палеонтология мелких млекопитающих”. Санкт-Петербург: ЗИН РАН. С. 27–29.
- Ахвердян М.Р., Воронцов Н.Н., Ляпунова Е.А., 1991. О видовой самостоятельности плоскогорной полевки Шидловского *Microtus schidlovskii* Argyropulo, 1933 (Rodentia, Cricetidae) из западной Армении // Биологический журнал Армении. Т. 44. С. 260–265.
- Ахвердян М.Р., Воронцов Н.Н., Ляпунова Е.А., 1991а. Плоскогорная полевка Шидловского *Microtus schidlovskii* (Rodentia, Cricetidae) — самостоятельный вид фауны Армении // Биологический журнал Армении. Т. 44. С. 266–271.
- Ахвердян М.Р., Ляпунова Е.А., Воронцов Н.Н., 1992. Кариология и систематика кустарниковых полевых Кавказа и Закавказья (*Terricola*, Arvicolinae, Rodentia) // Зоологический журнал. Т. 71. С. 96–110.
- Баклушинская И.Ю., 2016. Хромосомные перестройки, реорганизация генома и видообразование // Зоологический журнал. Т. 95. С. 376–393.
- Баскевич М.И., Богданов А.С., Хляп Л.А., Шварц Е.А., Литвинова Е.М., 2018. Таксономическая интерпретация аллопатрических форм млекопитающих на примере двух кариоформ подземной полёвки *Microtus (Terricola) subterraneus* (Rodentia, Arvicolinae) из Восточной Европы // Доклады РАН. Т. 480. С. 751–755.
- Баскевич М.И., Лукьянова И.В., Ковальская Ю.М., 1984. К распространению на Кавказе двух форм кустарниковых полевых *Pitymys majori* Thomas, *Pitymys daghestanicus* Schidl.) // Бюллетень Московского общества испытателей природы. Отдел биол. Т. 89. С. 29–33.
- Баскевич М.И., Малыгин В.М., 2009. Хромосомные подходы в изучении закономерностей формирования генетического и таксономического разнообразия грызунов Кавказа на примере мышовок, *Sicista* (Rodentia, Dipodoidea) фауны Кавказского региона // Горные экосистемы и их компоненты. Материалы III международной конференции, 24–29 авг. 2009 г., Нальчик. М.: Товарищество научных изданий КМК. Ч. 2. С. 204–210.
- Баскевич М.И., Окулова Н.М., Потапов С.Г., Варшавский А.А., 2004. Диагностика, распространение и эволюция одноцветных мышовок Кавказа (Rodentia, Dipodoidea, *Sicista*) // Зоологический журнал. Т. 83. С. 220–233.
- Баскевич М.И., Опарин М.Л., Черепанова Е.В., Авиллова Е.А., 2010. Хромосомная дифференциация степной мышовки, *Sicista subtilis* (Rodentia, Dipodoidea) в Саратовском Поволжье // Зоологический журнал. Т. 89. С. 749–757.
- Баскевич М.И., Потапов С.Г., Миронова Т.А., 2015. Криптические виды грызунов Кавказа как модели в изучении проблем вида и видообразования // Журнал общей биологии. Т. 75. № 4. С. 333–349.
- Баскевич М.И., Потапов С.Г., Окулова Н.М., Балакирев А.Е., 2004а. Диагностика мышей рода *Apodemus* (Rodentia, Muridae) из западной части Большого Кавказа в условиях симбиотопии // Зоологический журнал. Т. 83. С. 1261–1269.
- Баскевич М.И., Сапельников С.Ф., Власов А.А., 2011. Новые данные по хромосомной изменчивости темной мышовки (*Sicista severtzovi*, Rodentia, Dipodoidea) из Центрального Черноземья // Зоологический журнал. Т. 90. С. 59–66.
- Башева Е.А., Торгашева А.А., Голенищев Ф.Н., Фрисман Л.В., Бородин П.М., 2014. Синапсис и рекомбинация хромосом у гибридов между хромосомными формами обыкновенной полевки *Microtus arvalis*: “arvalis” и “obscurus” // Доклады РАН. Т. 456. С. 735–737.

- Бородин П.М., Поляков А.В., 2008. Гены, хромосомы и видообразование // Современные проблемы биологической эволюции: труды конференции к 100-летию Гос. Дарвиновского музея. М.: Изд. ГДМ. С. 136–148.
- Брандлер О.В., 2003. К видовой самостоятельности лесостепного сурка *Marmota kastschenkoii* (Rodentia, Marmotinae) // Зоологический журнал. Т. 82. С. 1498–1505.
- Булатова Н.Ш., Голенищев Ф.Н., Ковальская Ю.М., Емельянова Л.Г., Быстракова Н.В. и др., 2010. Цитогенетическое изучение парапатрической зоны контакта двух 46-хромосомных форм обыкновенной полевки в Европейской России // Генетика. Т. 46. С. 502–508.
- Булатова Н.Ш., Орлов В.Н., Котенкова Е.В., 1984. Новые данные об изменчивости гетерохроматина в популяциях домовых мышей // Доклады АН СССР. Т. 275. С. 758.
- Булатова Н.Ш., Павлова С.В., Романенко С.А., Сердюкова Н.А., Голенищев Ф.Н. и др., 2013. Молекулярно-цитогенетические маркеры криптических видов и гибридов надвидового комплекса обыкновенных полевков *Microtus arvalis* s. l. // Цитология. Т. 55. С. 268–270.
- Вакурин А.А., Картавецова И.В., Кораблев В.П., Павленко М.В., 2014. Особенности цитогенетической дифференциации хомячков *Cricetulus barabensis* и *Cricetulus pseudogriseus* (Rodentia, Cricetidae) // Зоологический журнал. Т. 93. С. 877–886.
- Воронцов Н.Н., 1958. Значение изучения хромосомных наборов для систематики млекопитающих // Бюллетень Московского общества испытателей природы. Отдел биол. Т. 63. С. 5–86.
- Воронцов Н.Н., 1960. Виды хомячков Палеарктики (Cricetinae – Rodentia) in statu nascendi // Доклады АН СССР. Т. 132. С. 1448–1451.
- Воронцов Н.Н., 1999. Развитие эволюционных идей в биологии. М.: Издат. отдел УНЦ ДО МГУ, Прогресс-Традиция, АБФ. 640 с.
- Воронцов Н.Н., Боесков Г.Г., Ляпунова Е.А., Ревин Ю.В., 1988. Новая хромосомная форма и изменчивость коренных зубов у полевки *Microtus maximoviczii* // Зоологический журнал. Т. 67. С. 205–214.
- Воронцов Н.Н., Бекасова Т.С., Крал Б., Коробицина К.В., Иваницкая Е.Ю., 1977. О видовой принадлежности азиатских лесных мышей рода *Apodemus* Сибири и Дальнего Востока // Зоологический журнал. Т. 56. С. 437–449.
- Воронцов Н.Н., Боесков Г.Г., Межжерин С.В., Ляпунова Е.А., Кандауров А.С., 1992. Систематика лесных мышей подрода *Sylvaemus* Кавказа (Mammalia, Rodentia, *Apodemus*) // Зоологический журнал. Т. 71. С. 119–131.
- Воронцов Н.Н., Иваницкая Е.Ю., 1973. Сравнительная кариология пищух (Lagomorpha, Ochodontidae) Северной Палеарктики // Зоологический журнал. Т. 52. С. 584–588.
- Воронцов Н.Н., Картавецова И.В., Потапова Е.Г., 1979. Систематика мышевидных хомячков рода *Calomyscus* (Cricetidae). I. Кариологическая дифференциация видов-двойников из Закавказья и Туркмении и обзор видов рода *Calomyscus* // Зоологический журнал. Т. 58. С. 1213–1224.
- Воронцов Н.Н., Коробицина К.В., Надлер Ч.Ф., Хоффман Р., Сапожников Г.Н., Горелов Ю.К., 1972. Цитогенетическая дифференциация и границы видов у настоящих баранов (*Ovis* s. str.) Палеарктики // Зоологический журнал. Т. 51. С. 1109–1122.
- Воронцов Н.Н., Ляпунова Е.А., 1969. Хромосомы сусликов Палеарктики (*Citellus*, Marmotinae, Sciuridae, Rodentia) // Млекопитающие: Эволюция. Кариология. Фаунистика. Систематика. Новосибирск. С. 41–47.
- Воронцов Н.Н., Ляпунова Е.А., 1970. Хромосомные числа и видообразование у наземных белых (Sciuridae, Xerinae, Marmotinae) Голарктики // Бюллетень Московского общества испытателей природы. Отдел биол. Т. 75. С. 112–126.
- Воронцов Н.Н., Ляпунова Е.А., 1972. Цитогенетические доказательства существования закавказско-сонорских дизъюнкций ареалов некоторых млекопитающих // Зоологический журнал. Т. 51. С. 1697–1704.
- Воронцов Н.Н., Ляпунова Е.А., Закарян Г.Г., Иванов В.Г., 1969. Кариология и систематика рода *Ellobius* (Microtinae, Rodentia) // Млекопитающие: Эволюция. Кариология. Фаунистика. Систематика. Новосибирск. С. 127–129.
- Воронцов Н.Н., Мартынова Л.Я., 1976. Популяционная цитогенетика алтайского цокора *Myospalax myospalax* Laxm. (Rodentia, Myospalacinae) // Доклады АН СССР. Т. 230. С. 447–449.
- Воронцов Н.Н., Раджабли С.И., 1967. Хромосомные наборы и цитогенетическая дифференциация двух форм слепушенок надвида *Ellobius talpinus* L. // Цитология. Т. 9. С. 846–852.
- Воронцов Н.Н., Раджабли С.И., Ляпунова К.Л., 1967. Кариологическая дифференциация аллопатрических форм хомячков надвида *Phodopus sungorus* и гетероморфизм половых хромосом у самок // Доклады АН СССР. Т. 172. С. 703–705.
- Гилева Э.А., 1973. В-хромосомы, необычное наследование половых хромосом и соотношение полов у копытного лемминга *Dicrostonyx torquatus torquatus* Pall., 1779 // Доклады АН СССР. Т. 213. С. 952–955.
- Гилева Э.А., 1975. Кариотип *Dicrostonyx torquatus chionuraeus* Allen и необычный хромосомный механизм определения пола у палеарктических леммингов // Доклады АН СССР. Т. 224. С. 697–700.
- Гилева Э.А., 1990. Хромосомная изменчивость и эволюция. М.: Наука. 141 с.
- Гилева Э.А., Кузнецова И.А., Чепраков М.И., 1984. Хромосомные наборы и систематика настоящих леммингов (*Lemmus*) // Зоологический журнал. Т. 63. С. 105–114.
- Графодатский А.С., Раджабли С.И., 1988. Хромосомы сельскохозяйственных и лабораторных млекопитающих. Атлас. Новосибирск: Наука. 128 с.
- Графодатский А.С., Раджабли С.И., Мейер М.Н., Маликов В.Г., 1989. Сравнительная цитогенетика хомячков рода *Calomyscus* (Rodentia, Cricetidae) // Зоологический журнал. Т. 68. С. 151–157.
- Григорьева О.О., Борисов Ю.М., Стахеев В.В., Балакирев А.Е., Кривоногов Д.М., Орлов В.Н., 2015. Генети-

- ческая структура популяций обыкновенной бурозубки *Sorex araneus* L. 1758 (Mammalia, Lipotyphla) на сплошных и фрагментированных участках ареала // Генетика. Т. 51. С. 711–723.
- Дзуев Р.И., 1998. Хромосомные наборы млекопитающих Кавказа. Нальчик: Эльбрус. 256 с.
- Добжанский Ф.Г., 2010. Генетика и происхождение видов. М. — Ижевск: Институт компьютерных исследований, НИИ “Регулярная и хаотическая динамика”. 384 с. [Dobzhansky T., 1937. Genetics and the origin of species. N. Y.: Columbia University Press. 364 p.]
- Докучаев Н.Е., Шереметьева И.Н., 2017. Об идентичности серых полевок (Cricetidae, Rodentia) острова Большой Шантар (Охотское море) и полевок Громова (*Alexandromys gromovi* Vorontsov et al., 1988) // Зоологический журнал. Т. 96. С. 1425–1430.
- Загороднюк И.В., 1992. Географическое распространение и уровни численности *Terricola subterraneus* на территории СССР // Зоологический журнал. Т. 71. С. 86–97.
- Иваницкая Е.Ю., Козловский А.И., 1985. Кариотипы палеарктических землероек-бурозубок подрода *Otisor* с комментариями по систематике и филогении группы “cinereus” // Зоологический журнал. Т. 64. С. 950–953.
- Иваницкая Е.Ю., Козловский А.И., Орлов В.Н., Ковальская Ю.М., Баскевич М.И., 1986. Новые данные о кариотипах землероек-бурозубок фауны СССР (*Sorex*, Soricidae, Insectivora) // Зоологический журнал. Т. 65. С. 1228–1236.
- Иванов В.Г., Темботов А.К., 1972. Хромосомные наборы и таксономический статус кустарниковых полевок Кавказа // Фауна, экология и охрана животных Северного Кавказа. Нальчик. Т. 1. С. 45–71.
- Капанна Э., 1988. Изменчивость кариотипа и хромосомное видообразование у *Mus domesticus* // Зоологический журнал. Т. 67. С. 1699–1713.
- Картавецова И.В., 2002. Кариосистематика лесных и полевых мышей (Rodentia: Muridae). Владивосток: Дальнаука. 142 с.
- Картавецова И.В., Шереметьева И.Н., Павленко М.В., 2021. Множественный хромосомный полиморфизм, хромосомной расы “Эворон” эворонской полевки (Rodentia, Arvicolinae) // Генетика. Т. 57. С. 82–94.
- Ковальская Ю.М., Соколов В.Е., 1980. Новый вид полевки (Rodentia, Cricetidae, Microtinae) из Нижнего Приамурья // Зоологический журнал. Т. 59. С. 1409–1446.
- Ковальская Ю.М., Хотолху Н., Орлов В.Н., 1980. Географическое распространение хромосомных мутаций в структуре вида *Microtus taximowiczii* (Rodentia, Cricetidae) // Зоологический журнал. Т. 59. С. 1862–1867.
- Ковальская Ю.М., Тихонов И.А., Тихонова Г.Н., Суров А.В., Богомолов П.Л., 2000. Новые находки хромосомных форм мышовок группы *subtilis* и описание *Sicista severtzovi cimlanica* subsp. n. (Mammalia, Rodentia) из среднего течения Дона // Зоологический журнал. Т. 79. С. 954–964.
- Козловский А.И., 1973. Соматические хромосомы двух видов землероек-бурозубок Кавказа // Зоологический журнал. Т. 52. С. 571–576.
- Козловский А.И., 1973а. Результаты кариологического обследования аллопатрических форм малой бурозубки (*Sorex minutus*) // Зоологический журнал. Т. 52. С. 390–398.
- Козловский А.И., 1974. Кариологическая дифференциация северо-восточных подвидов копытных леммингов // Доклады АН СССР. Т. 219. С. 981–984.
- Козловский А.И., Наджафова Р.С., Булатова Н.Ш., 1990. Цитогенетический hiatus между симпатрическими формами лесных мышей Азербайджана // Доклады АН СССР. Т. 315. С. 219–222.
- Козловский А.И., Орлов В.Н., 1971. Кариологическое подтверждение видовой самостоятельности *Sorex isodon* Turov // Зоологический журнал. Т. 50. С. 1056–1062.
- Коробицына К.В., Картавецова И.В., 1984. Некоторые вопросы эволюции кариотипа песчанок подсемейства Gerbillinae, Alston 1876 (Rodentia, Cricetidae) // Эволюционные исследования. Макроэволюция. Владивосток: ДВНЦ АН СССР. С. 113–139.
- Коробицына К.В., Кораблев В.П., Картавецова И.В., 1984. Внутривидовой и внутривидовой аутосомный полиморфизм малоазийской песчанки *Meriones tristrami* Thomas, 1892 (Gerbillinae, Cricetidae, Rodentia) // Вопросы изменчивости и зоогеографии млекопитающих. Владивосток: ДВНЦ АН СССР. С. 3–13.
- Коробицына К.В., Картавецова И.В., 1988. Изменчивость и эволюция кариотипа песчанок (Rodentia, Cricetidae, Gerbillinae). Сообщ. I. Кариотипическая дифференциация полуденных песчанок фауны СССР // Зоологический журнал. Т. 67. С. 1889–1899.
- Коробицына К.В., Картавецова И.В., 1992. Изменчивость и эволюция кариотипа песчанок (Rodentia, Cricetidae, Gerbillinae). Сообщ. 2. Гетерохроматин и его внутривидовая и внутривидовая вариативность у краснотелой песчанки *Meriones libycus* // Зоологический журнал. Т. 71. С. 83–95.
- Кузнецова М.В., Холодова М.В., Луцкина А.А., 2002. Филогенетический анализ последовательностей митохондриальных генов 12S и 16S рРНК представителей семейства Bovidae: новые данные // Генетика. Т. 38. С. 1115–1124.
- Лавренченко Л.А., Булатова Н.Ш., 2015. Роль гибридных зон в формообразовании (на примере хромосомных рас домовых мышей *Mus domesticus* и обыкновенной бурозубки *Sorex araneus*) // Журнал общей биологии. Т. 76. С. 280–294.
- Лавренченко Л.А., Потапов С.Г., Булатова Н.Ш., Голенищев Ф.Н., 2009. Изучение естественной гибридизации двух форм обыкновенной полевки (*Microtus arvalis*) молекулярно-генетическими и цитогенетическими методами // Доклады РАН. Т. 426. С. 135–138.
- Ляпунова Е.А., 1969. Описание хромосомного набора и подтверждение видовой самостоятельности *Citellus parryi* // Млекопитающие: Эволюция. Кариология. Фаунистика. Систематика. Новосибирск. 1969. С. 53–54.
- Ляпунова Е.А., Ахвердян М.Р., Воронцов Н.Н., 1988. Робертсоновский веер изменчивости хромосом у субальпийских полевок Кавказа (*Pitymys*, Microtinae,

- Rodentia) // Доклады АН СССР. Т. 273. С. 1204–1208.
- Ляпунова Е.А., Банч Е.Д., Воронцов Н.Н., Хоффманн Р.С., 1997. Хромосомные наборы и систематическое положение барана Северцова (*Ovis ammon severtzovi* Nasonov 1914) // Зоологический журнал. Т. 76. С. 1083–1093.
- Ляпунова Е.А., Воронцов Н.Н., 1969. Новые данные о хромосомах евразийских сурков // Млекопитающие: Эволюция. Кариология. Фаунистика. Систематика. Новосибирск. С. 36–40.
- Ляпунова Е.А., Воронцов Н.Н., 1978. Генетика слепушонка (*Ellobius* Rodentia). Сообщение I. Кариологическая характеристика четырех видов *Ellobius* // Генетика. Т. 14. С. 2012–2024.
- Ляпунова Е.А., Жолнеровская Е.И., 1969. Хромосомные наборы некоторых беличьих // Млекопитающие: Эволюция. Кариология. Фаунистика. Систематика. Новосибирск. 1969. С. 57–60.
- Ляпунова Е.А., Ивеницкий С.Б., Кораблев В.П., Янина И.Ю., 1984. Полный робертсоновский веер хромосомных форм слепушонка надвида *Ellobius talpinus* // Доклады АН СССР. Т. 274. С. 1209–1213.
- Ляпунова Е.А., Картавецова И.В., 1976. О мутантных кариотипах с описанием нормального кариотипа *Mesocricetus raddei* // Зоологический журнал. Т. 50. С. 1414–1418.
- Ляпунова Е.А., Мироханов Ю.М., 1969. Хромосомный набор и видовая самостоятельность *Microtus transcaspicus* // Млекопитающие: Эволюция. Кариология. Фаунистика. Систематика. Новосибирск. 1969. С. 141–143.
- Малыгин В.М., 1983. Систематика обыкновенных полевков. М.: Наука. 208 с.
- Малыгин В.М., Орлов В.Н., Яценко В.Н., 1990. Видовая обособленность *Microtus limnophilus*, связь с *M. oeconomus* и распространение вида в Монголии // Зоологический журнал. Т. 69. С. 115–128.
- Малыгин В.М., Яценко В.Н., 1986. Номенклатура видов-двойников обыкновенных полевков (Cricetidae, Rodentia) // Зоологический журнал. Т. 65. С. 579–591.
- Мамбетов А.Х., Дзюев Р.И., 1988. Таксономические аспекты гибридизации рода *Pytimys* Кавказа // Проблемы горной экологии. Нальчик: Изд-во КБГУ. С. 29–57.
- Мартынова Л.Я., 1976. Хромосомная дифференциация трех видов цокоров (Rodentia, Myospalacidae) // Зоологический журнал. Т. 55. С. 1265–1267.
- Мартынова Л.Я., 1983. Генетические аспекты видообразования двух групп роющих грызунов: цокоров и слепышей // III Съезд Всесоюзного Териологического общества, тез. докл. М. С. 34–35.
- Мартынова Л.Я., Воронцов Н.Н., 1975. Популяционная цитогенетика цокоров (Rodentia, Myospalacinae) // Систематика и цитогенетика млекопитающих. Всесоюзный симпозиум. М. С. 13–15.
- Мейер М.Н., Голенищев Ф.Н., Булатова Н.Ш., Артоболовский Г.В., 1997. О распространении двух хромосомных форм *Microtus arvalis* в Европейской России // Зоологический журнал. Т. 76. С. 487–493.
- Мейер М.Н., Голенищев Ф.Н., Раджабли С.И., Саблина О.В., 1996. Серые полевки (подрод *Microtus*) фауны России и сопредельных территорий // Труды Зоологического института РАН. Т. 232. СПб. 320 с.
- Мейер М.Н., Маликов В.Г., 2000. Новый вид и новый подвид мышевидных хомячков рода *Calomyscus* (Rodentia, Cricetidae) из южной Туркмении // Зоологический журнал. Т. 79. С. 219–223.
- Мейер М.Н., Орлов В.Н., Схолль Е.Д., 1969. Использование данных кариологического, физиологического и цитологического анализов для выделения нового вида у грызунов (Rodentia, Mammalia) // Доклады АН СССР. Т. 188. С. 1411–1414.
- Мейер М.Н., Орлов В.Н., Схолль Е.Д., 1972. Виды-двойники в группе *Microtus arvalis* (Rodentia, Cricetidae) // Зоологический журнал. Т. 51. С. 151. С. 724–738.
- Обыкновенная полевка: виды — двойники *Microtus arvalis* Pallas, 1779, *M. rossiaemeridionalis* Ognev, 1924. М.: Наука. 1994. 432 с.
- Орлов В.Н., 1970. Эволюционные аспекты хромосомной дифференциации млекопитающих // Зоологический журнал. Т. 49. С. 813–830.
- Орлов В.Н., 1974. Кариосистематика млекопитающих. М.: Наука. 207 с.
- Орлов В.Н., 1978. Систематика горных баранов и происхождение домашних овец по кариологическим данным // Эколого-морфологические особенности диких родичей домашних овец. М.: Наука. С. 5–16.
- Орлов В.Н., Аленин В.П., 1968. Кариотипы некоторых видов землероек рода *Sorex* (Insectivora, Soricidae) // Зоологический журнал. Т. 47. С. 1071–1074.
- Орлов В.Н., Балакирев А.Е., Борисов Ю.М., 2011. Филогенетические связи кавказской бурозубки *Sorex satunini* Ogn. (Mammalia) в надвиде *Sorex araneus* по данным кариологического анализа и секвенирования гена *cyt b* мтДНК // Генетика. Т. 47. С. 805–813.
- Орлов В.Н., Баскевич М.И., 1978. Хромосомный набор забайкальского цокора (*Myospalax aspalax* Pall. 1766) из МНР // Бюллетень Московского общества испытателей природы. Отдел биол. Т. 83. С. 57–59.
- Орлов В.Н., Борисов Ю.М., Черепанова Е.В., Милюшиных А.Н., 2013. Ассортативное скрещивание в гибридных зонах хромосомной расы Западная Двина обыкновенной бурозубки *Sorex araneus* (Mammalia) // Доклады РАН. Т. 451. С. 110–113.
- Орлов В.Н., Булатова Н.Ш., 1983. Сравнительная цитогенетика и кариосистематика млекопитающих. М.: Наука. 405 с.
- Орлов В.Н., Исхакова Э.Н., 1975. Таксономия надвида *Cricetulus barabensis* (Rodentia, Cricetidae) // Зоологический журнал. Т. 54. Вып. 4. С. 597–604.
- Орлов В.Н., Ковальская Ю.М., 1978. *Microtus mujanensis* sp. n. (Rodentia, Cricetidae) из бассейна р. Витим // Зоологический журнал. Т. 57. С. 1224–1232.
- Орлов В.Н., Козловский А.М., Наджафова Р.С., Булатова Н.Ш., 1996. Хромосомные диагнозы и место генетических таксонов в эволюционной классификации лесных мышей подрода *Sylvaemus* Европы (*Apodemus*, Muridae, Rodentia) // Зоологический журнал. Т. 75. С. 88–102.
- Орлов В.Н., Кривоногов Д.М., Черепанова Е.В., Щегольков А.В., Григорьева О.О., 2019. Ассортативное скрещивание в гибридных зонах между хромосомными расами обыкновенной бурозубки, *Sorex araneus* L.

- (Soricidae, Soricomorpha) // Успехи современной биологии. Т. 139. С. 315–325.
- Орлов В.Н., Малыгин В.М., 1969. Две формы 46-хромосомной обыкновенной полевки, *Microtus arvalis* // Млекопитающие: Эволюция. Кариология. Фаунистика. Систематика. Новосибирск. С. 143–144.
- Орлов В.Н., Малыгин В.М., 1988. Новый вид хомячков – *Cricetulus sokolovi* sp. n. (Rodentia, Cricetidae) из Монгольской Народной Республики // Зоологический журнал. Т. 67. С. 304–308.
- Орлов В.Н., Ражабли С.И., Малыгин В.М., Хотолху Н., Ковальская Ю.М. и др., 1978. Кариотипы млекопитающих Монголии // География и динамика растительного и животного мира МНР. М.: Наука. С. 149–164.
- Орлов В.Н., Сычева В.Б., Черепанова Е.В., Борисов Ю.М., 2013а. Краниометрические различия контактирующих хромосомных рас обыкновенной бурозубки *Sorex araneus* (Mammalia) как следствие их ограниченной гибридизации // Генетика. Т. 49. С. 479–490.
- Орлов В.Н., Черепанова Е.В., Кривоногов Д.М., Щегольков А.В., Борисов Ю.М., 2017. Зональные и рефугиальные этапы в эволюции видов: пример обыкновенной бурозубки, *Sorex araneus* L. (Soricidae, Soricomorpha) // Успехи современной биологии. Т. 138. С. 119–134.
- Поплавская Н.С., Лебедев В.С., Банникова А.А., Мещерский И.Г., Суров А.В., 2012. Дивергенция кариоформ в надвидовом комплексе *Cricetulus barabensis* sensu lato и их взаимоотношения в зонах природного контакта // Журнал общей биологии. Т. 73. С. 183–197.
- Пузаченко А.Ю., Павленко М.В., Кораблев В.П., Цвирка М.В., 2011. Цокор Арманда (*Myospalax armandii* Milne-Edwards, 1867) новый вид в фауне России // Териофауна России и сопредельных территорий (IX съезд Териологического общества). Материалы международного совещания (1–4 февраля 2011 г.). М.: Товарищество научных изданий КМК. С. 386.
- Раджабли С.И., 1975. Кариотипическая дифференциация хомячков Палеарктики (Rodentia, Cricetinae) // Доклады АН СССР. Т. 225. С. 697–700.
- Романенко С.А., 2019. Хромосомная организация и эволюция геномов грызунов (Rodentia, Mammalia). Автореф. дис. ... докт. биол. наук. Новосибирск. 37 с.
- Рубцов Н.Б., Карамышева Т.В., Богданов А.С., Лихошвай Т.В., Картавцева И.В., 2011. Сравнительный FISH-анализ С-позитивных районов хромосом лесных мышей (Rodentia, Muridae, *Sylviaemus*) // Генетика. Т. 47. С. 1236–1246.
- Сафронова Л.Д., Черепанова Е.В., Малыгин В.М., Сергеев Е.Г., 2018. Атлас синаптонемных комплексов (СК-кариотипов) некоторых видов млекопитающих. М.: Товарищество научных изданий КМК. 83 с.
- Смирнов Н.Г., Федоров В.Б., 2003. Копытные лемминги Голарктики: следы расселения в связи с историей арктической биоты // Экология. № 5. С. 370–376.
- Соколов В.Е., Баскевич М.И., 1988. Новый вид одноцветных мышовок (Rodentia, Dipodoidea) с Малого Кавказа // Зоологический журнал. Т. 67. С. 300–304.
- Соколов В.Е., Баскевич М.И., 1992. Новая хромосомная форма одноцветных мышовок из Северной Осетии (Rodentia, Dipodoidea, *Sicista*) // Зоологический журнал. Т. 71. С. 94–103.
- Соколов В.Е., Баскевич М.И., Ковальская Ю.М., 1981. Ревизия одноцветных мышовок (Rodentia, Dipodidae) // Зоологический журнал. Т. 60. С. 1386–1393.
- Соколов В.Е., Баскевич М.И., Ковальская Ю.М., 1986. *Sicista kazbegica* sp. n. (Rodentia, Dipodidae) из бассейна верхнего течения реки Терек // Зоологический журнал. Т. 65. С. 949–952.
- Соколов В.Е., Баскевич М.И., Ковальская Ю.М., 1986а. Изменчивость кариотипа степной мышовки, *Sicista subtilis* Pallas 1778 и обоснование видовой самостоятельности *S. severtzovi* Ognev 1935 (Rodentia, Zapodidae) // Зоологический журнал. Т. 65. С. 1684–1692.
- Соколов В.Е., Ковальская Ю.М., 1990. Система рода *Sicista* и хромосомные формы тiancshanской мышовки, *S. tiancshanica* Salensky 1903 // Тезисы докладов V Съезда Всесоюзного териологического общества. Ч. 1. М. С. 99–100.
- Соколов В.Е., Ковальская Ю.М., 1990а. Кариотипы мышовок Северного Тянь-Шаня и Сихотэ-Алиня // Зоологический журнал. Т. 69. С. 152–157.
- Соколов В.Е., Ковальская Ю.М., Баскевич М.И., 1982. Систематика и сравнительная цитогенетика некоторых видов мышовок рода *Sicista* фауны СССР (Rodentia, Dipodoidea) // Зоологический журнал. Т. 61. С. 102–108.
- Соколов В.Е., Ковальская Ю.М., Баскевич М.И., 1989. О видовой самостоятельности мышовки Штранда *Sicista strandi* Formosov (Rodentia, Dipodoidea) // Зоологический журнал. Т. 68. С. 95–106.
- Стахеев В.В., Балакирев А.Е., Григорьева О.О., Шестак А.Г., Потапов С.Г. и др., 2010. Распространение криптических видов бурозубок рода *Sorex* (Mammalia), диагностированных по молекулярным маркерам, в междуречье Дона и Кубани // Поволжский экологический журнал. № 4. С. 11–14.
- Стахеев В.В., Махоткин М.А., Григорьева О.О., Корниенко С.А., Макариков А.А. и др., 2020. Первые сведения о зоне контакта и гибридизации криптических видов бурозубок *Sorex araneus* и *Sorex satunini* (Eulipotyphla, Mammalia) // Доклады РАН. Науки о жизни. Т. 494. С. 517–521.
- Формозов Н.А., Лисовский А.А., Баклушинская И.Ю., 1999. Кариологическая диагностика пищух (*Ochotona*, Lagomorpha) плато Путорана // Зоологический журнал. Т. 78. С. 606–612.
- Формозов Н.А., Баклушинская И.Ю., 1999. О видовом статусе хэнтэйской пищухи (*Ochotona hoffmanni* Formozov et al. 1996) и внесении ее в состав фауны России // Бюллетень Московского общества испытателей природы. Отдел биол. Т. 104. С. 68–72.
- Формозов Н.А., Баклушинская И.Ю., 2011. Маньчжурская пищуха (*Ochotona mantchurica scorodumovi*) из междуречья Шилки и Аргуни: кариотип и вопросы таксономии пищух Приамурья и прилежащих территорий // Зоологический журнал. Т. 90. С. 490–497.

- Формозов Н.А., Баклушинская И.Ю., Ма Ю., 2004. Таксономический статус алашанской пищухи, *Ochotona argentata* (хребет Алашань, Нинся-хуэйский автономный округ, Китай) // Зоологический журнал. Т. 83. С. 995–1007.
- Фрисман Л.В., Кораблев В.П., Ляпунова Е.А., Воронцов Н.Н., Брандлер О.В., 1999. Аллозимная дифференциация разнохромосомных форм крапчатого суслика (*Spermophilus suslicus* Guld 1770, Rodentia) // Генетика. Т. 35. С. 378–384.
- Хатухов А.М., Дзюев Р.И., Темботов А.К., 1978. Новые кариотипические формы кустарниковых полевков (*Pitymys*) Кавказа // Зоологический журнал. Т. 57. С. 1566–1570.
- Цвирка М.В., Кораблев В.П., Ляпунова Е.А., Воронцов Н.Н., 2000. Различия цитогенетических характеристик в зонах симпатрии 36-хромосомных сусликов // Систематика и филогения грызунов и зайцеобразных. Сборник статей. М. С. 177–179.
- Цвирка М.В., Кораблев В.П., 2014. К вопросу о хромосомном видообразовании на примере малого (*Spermophilus pygmaeus* (Pallas 1778) и (*Spermophilus musicus* (Menetries 1832)) сусликов (Rodentia, Sciuridae) // Зоологический журнал. Т. 93. С. 917–925.
- Челомина Г.Н., Павленко М.В., Картавцева И.В., Боесков Г.Г., Ляпунова Е.А., Воронцов Н.Н., 1998. Генетическая дифференциация лесных мышей Кавказа: сравнение изозимной, хромосомной и молекулярной дивергенции // Генетика. Т. 34. С. 213–225.
- Чернявский Ф.Б., Козловский А.И., 1980. Видовой статус и история копытных леммингов (*Dicrostonyx*, Rodentia) острова Врангеля // Зоологический журнал. Т. 60. С. 266–273.
- Яблоков А.В., 2017. Предисловие к книге “Николай Воронцов. Воспоминания и размышления”. М.: Новый хронограф. С. 8–14.
- Якименко Л.В., Коробицына К.В., 2007. Вариабельность хромосомы 1 с инсерциями HSR в природных и синантропных популяциях домовых мыши (*Mus musculus* L. 1758) // Генетика. Т. 43. С. 1084–1090.
- Якименко Л.В., Ляпунова Е.А., 1986. Цитогенетическое подтверждение принадлежности обыкновенных слепушонок из Туркмении к виду *Ellobius talpinus* s. str. // Зоологический журнал. Т. 65. С. 946–949.
- Яценко В.Н., 1980. С-гетерохроматин и хромосомный полиморфизм гоби-алтайской полевки (*Alticola stoliczkanus barakschin* Bannikov 1948, Rodentia, Cricetidae) // Доклады АН СССР. Т. 254. С. 1009–1010.
- Baker R.J., Bradley R.D., 2006. Speciation in mammals and the genetic species concept // Journal of Mammalogy. V. 87. P. 643–662.
- Bakloushinskaya I., Lyapunova E.A., Saidov A.S., Romanenko S.A., O'Brien P.C.M. et al., 2019. Rapid chromosomal evolution in enigmatic mammal with XX in both sexes, the Alay mole vole *Ellobius alaicus* Vorontsov et al. 1969 (Mammalia, Rodentia) // Comparative Cytogenetics. V. 13. P. 147–177.
- Bakloushinskaya I.Yu., Matveevsky S.N., Romanenko S.A., Serdukova N.A., Kolomiets O.L. et al., 2012. A comparative analysis of the mole vole sibling species *Ellobius tancrei* and *E. talpinus* (Cricetidae, Rodentia) through chromosome painting and examination of synaptonemal complex structures in hybrids // Cytogenetic and genome research. V. 136. P. 199–207.
- Bannikova A.A., Lebedev V.S., Lissovsky A.A., Matrosova V., Abramson N.I. et al., 2010. Molecular phylogeny and evolution of the Asian lineage of vole genus *Microtus* (Rodentia: Arvicolinae) inferred from mitochondrial cytochrome *b* sequence // Biological Journal of the Linnean Society. V. 99. P. 595–613.
- Beysard M., Krebs-Wheaton R.K., Heckel G., 2015. Tracing reinforcement through asymmetrical partner preference in the European common vole *Microtus arvalis* // BMC Evolutionary Biology. V. 15. P. 170–181.
- Bikchurina T.I., Kizilova E.A., Borodin P.M., Golenishchev F.N., Mahmoudi A., 2021. Reproductive isolation between taxonomically controversial forms of the gray voles (*Microtus*, Rodentia; Arvicolinae): cytological mechanisms and taxonomical implications // Frontiers in genetics. V. 12. Art. 653837. P. 1–14.
- Biltueva L.S., Perelman P.L., Polyakov A.V., Zima J., Danneilid E. et al., 2000. Comparative chromosome analysis in three *Sorex* species: *S. raddei*, *S. minutus* and *S. caecutiens* // Acta Theriologica. V. 45. Suppl. 1. P. 119–130.
- Bímová B.V., Macholán M., Baird S.J.E., Munclinger P., Dufková P. et al., 2011. Reinforcement selection acting on the European house mouse hybrid zone // Molecular Ecology. V. 20. P. 2403–2424.
- Bogdanov A., Khlyap L., Kefelioglu H., Selcuk A.Y., Stakheev V.V., Baskevich M.I., 2021. High molecular variability in three pine vole species of the subgenus *Terricola* (*Microtus*, Arvicolinae) and plausible source of polymorphism // Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research. V. 59. P. 2519–2538.
- Bogdanov Yu.F., Kolomiets O.L., Lyapunova E.A., Yanina I.Yu., Mazurova T.F., 1986. Synaptonemal complexes and chromosome chains in the rodent *Ellobius talpinus* heterozygous for the ten Robertsonian translocations // Chromosoma (Berl.). V. 94. P. 94–102.
- Borisov Yu., Orlov V., 2012. A comparison of the chromosome G-banding pattern in two *Sorex* species, *S. satunini* and *S. araneus* (Mammalia, Insectivora) // Comparative Cytogenetics. V. 6. P. 267–271.
- Borodin P.M., Fedyk S., Chetnicki W., Torgasheva A.A., Pavlova S.V., Searle J.B., 2019. Meiosis and fertility associated with chromosomal heterozygosity // Shrews, Chromosomes and Speciation. Searle J.B., Polly P.D., Zima J. (Eds). Chapter 7. Cambridge: Cambridge University Press. P. 217–270.
- Borodin P.M., Sablina O.V., Rodionova M.I., 1995. Pattern of X-Y chromosome pairing in microtine rodents // Hereditas. V. 123. P. 17–23.
- Bulatova N.S., Biltueva L.S., Pavlova S.V., Zhdanova N.S., Zima J., 2019. Chromosomal differentiation in the common shrew and related species // Shrews, Chromosomes and Speciation. Searle J.B., Polly P.D., Zima J. (Eds). Chapter 5. Cambridge: Cambridge University Press. P. 134–184.
- Bulatova N., Jones R.M., White T.A., Shchipanov N.A., Pavlova S.V., Searle J.B., 2011. Natural hybridization between extremely divergent chromosomal races of the common shrew (*Sorex araneus*, Soricidae, Soricomor-

- pha): hybrid zone in European Russia // *Journal of Evolutionary Biology*. V. 24. P. 573–586.
- Bunch T.D., Vorontsov N.N., Lyapunova E.A., Hoffmann R.S., 1998. Chromosome number of Severtzov's sheep (*Ovis ammon severtzovi*): G- banded karyotype comparisons within *Ovis* // *Journal of Heredity*. V. 89. P. 267–269.
- Bykova G.V., Vasilyeva I.A., Gileva E.A., 1978. Chromosomal and morphological diversity in 2 populations of Asian mountain vole, *Alticola lemmings* Miller (Rodentia, Cricetidae) // *Experientia*. V. 34. P. 1146–1148.
- Courant F., Brunet-Lecomte P., Volobouev V., Chaline J., Quéré J.-P. et al., 1999. Karyological and dental identification of *Microtus limnophilus* in a large focus of alveolar echinococcosis (Gansu, China) // *Compt. Rend. Acad. Sci. Paris*. V. 322. P. 473–480.
- Coyne J.A., Orr H.A., 2004. Speciation. Sunderland: Sinauer Associates, Inc. 480 p.
- Cracraft J., 1983. Species concepts and speciation analysis // *Current Ornithology*. Johnston R.F. (Ed.). 1. Plenum. N. Y. P. 159–187.
- Dobigny G., Britton-Davidian J., Robinson T.J., 2017. Chromosomal polymorphism in mammals: an evolutionary perspective // *Biological Reviews*. V. 92. P. 1–21.
- Fedorov V.B., Goropashnaya A.V., 1999. The importance of ice ages in diversifications of Arctic collared lemmings (*Dicrostonyx*): evidence from the mitochondrial cytochrome *b* region // *Hereditas*. V. 130. P. 301–307.
- Fedorov V., Fredga K., Jarrel G., 1999. Mitochondrial DNA variation and the evolutionary history of chromosomes races of collared lemmings (*Dicrostonyx*) in the Eurasian Arctic // *Journal of Evolutionary Biology*. V. 12. P. 134–145.
- Fedyk S., Pavlova S.V., Chętnicki W., Searle J.B., 2019. Chromosomal Hybrid Zones // *Shrews, Chromosomes and Speciation*. Searle J.B., Polly P.D., Zima J. (Eds). Chapter 8. Cambridge: Cambridge University Press. P. 271–312.
- Fredga K., Fedorov V., Jarrel G., Jonsson L., 1999. Genetic diversity in Arctic lemmings // *Ambio*. V. 28. P. 261–269.
- Garagna S., Page J., Fernandez-Donoso R., 2014. The Robertsonian phenomenon in the house mouse: mutation, meiosis and speciation // *Chromosoma*. V. 123. P. 529–544.
- Gileva E.A., 1983. A contrasted pattern of chromosome evolution in two genera of lemmings, *Lemmus* and *Dicrostonyx* (Mammalia, Rodentia) // *Genetics*. V. 60. P. 173–179.
- Gileva E.A., Khopunova S.E., Novokshanova T.G., Zibina E.V., 1994. Chromosomal speciation and folliculogenesis in the semisterile interspecific hybrids of the varying lemmings // *Zhurnal Obshchei Biologii*. V. 55. P. 700–707.
- Golenishev F.N., Meyer M.N., Bulatova N.Sh., 2001. The hybride zone between two karyomorphs of *Microtus arvalis* (Rodentia, Arvicolidae) // *Proc. Zool. Inst. RAS*. V. 289. P. 89–94.
- Graphodatsky A.S., 1989. Conserved and variable elements of mammalian chromosomes. in: *Halnan CRE*, ed. Cytogenetics of animals, Oxon, UK: CAB International Press. P. 95–124.
- Graphodatsky A.S., Perelman P.L., O'Brien S.J. (Eds), 2020. Atlas of mammalian chromosomes. (2nd edition). USA: Wiley-Blackwell. 1008 p.
- Haring E., Sheremetyeva I.N., Kryukov A.P., 2011. Phylogeny of Palearctic vole species (genus *Microtus*, Rodentia) based on mitochondrial sequences // *Mammalian Biology*. V. 76. C. 258–267.
- Hewitt G.M., 1996. Some genetic consequences of Ice ages, and their role in divergence and speciation // *Biological Journal of the Linnean Society*. V. 58. P. 247–276.
- Horn A., Basset P., Yannic G., Banaszek A., Borodin P.M. et al., 2012. Chromosomal rearrangements do not seem to affect the gene flow in hybrid zones between karyotypic races of the common shrew (*Sorex araneus*) // *Evolution*. V. 66. P. 882–889.
- Ivanova N.G., Kartavtseva I.V., Stefanova V.N., Ostromyshenskii D.I., Podgornaya O.I., 2022. Tandem repeat diversity in two closely related hamster species – The Chinese hamster (*Cricetulus griseus*) and Striped Hamster (*Cricetulus barabensis*) // *Biomedicine*. V. 10. P. 925.
- Jiggins C.D., Mallet J., 2000. Bimodal hybrid zones and speciation // *Trends in Ecology and Evolution*. V. 15. P. 250–255.
- Kartavtseva I.V., Sheremetyeva I.N., Korobitsina K.V., Nemkova G.A., Konovalova E. V. et al., 2008. Chromosomal forms of *Microtus maximowiczii* (Schrenk, 1859) (Rodentia, Cricetidae): variability in 2n and NF in different geographic region // *Russian Journal of Theriology*. V. 7. P. 89–97.
- Kartavtseva I.V., Sheremetyeva I.N., Pavlenko M.V., 2021. Intraspecific multiple chromosomal variations including rare tandem fusion in the Russian Far Eastern endemic evoron vole *Alexandromys evoronensis* (Rodentia, Arvicolidae) // *Comparative Cytogenetics*. V. 15. P. 393–411.
- King M., 1993. Species evolution. The role of chromosome change. Cambridge: Cambridge University Press. 336 p.
- Korobitsyna K.V., Nadler C.F., Vorontsov N.N., Hoffmann R.S., 1974. Chromosomes of the Siberian snow sheep, *Ovis nivicola*, and implications concerning the origin of amphiberian wild sheep (subgenus *Pachyceros*) // *Quaternary Research*. V. 4. P. 235–245.
- Korobitsyna K.V., Yakimenko L.V., Frisman L.V., 1993. Genetic differentiation of house mice in the fauna of the former USSR: results of cytogenetic studies // *Biological Journal of the Linnean Society*. V. 48. P. 93–112.
- Kovalskaya Y.M., Aniskin V.M., Bogomolov P.L., Surov A.V., Tikhonov I.A. et al., 2011. Karyotype reorganization in the subtilis group of birch mice (Rodentia, Dipodidae, *Sicista*): unexpected taxonomic diversity within a limited distribution // *Cytogenetic and Genome Research*. V. 132. P. 271–288.
- Krystufek B., Shenbrot G., 2022. Voles and lemmings (Arvicolinae) of the Palearctic Region. Maribor: Univ. Press. 436 p.
- Lebedev V.S., Kovalskaya Yu.M., Solovyeva E.N., Zemlem-erova E.D., Bannikova A.A. et al., 2021. Molecular systematics of the *Sicista tianschanica* species complex: a contribution from historical DNA analysis // *PeerJ*. V. 9. e10759.
<https://doi.org/10.7717/peerj.10958>

- Lebedev V., Poplavskaya N., Bannikova A., Rusin M., Surov A., Kovalskaya Yu., 2020. Genetic variation in the *Sicista subtilis* (Pallas, 1773) species group (Rodentia, Sminthidae), as compared to karyotype differentiation // *Mammalia*. V. 84. P. 185–194.
- Lisovsky A.A., Petrova T.V., Yatsentyuk S.P., Golenishchev F.N., Putincev N.I. et al., 2018. Multilocus phylogeny and taxonomy of East Asian voles *Alexandromys* (Rodentia, Arvicolinae) // *Zoologica Scripta*. V. 47. P. 9–20.
- Lyapunova E.A., Vorontsov N.N., 1970. Chromosomes and some issue of the evolution of the ground squirrel genus *Citellus* (Rodentia, Scuridae) // *Experientia*. V. 26. P. 1033–1038.
- Lyapunova E.A., Vorontsov N.N., Korobitsina K.V., Ivanitskaya E.Yu., Borisov Yu.M. et al., 1980. A Robertsonian fan in *Ellobius talpinus* // *Genetica* (Hague). Vols 52/53. P. 239–247.
- Lyapunova E.A., Vorontsov N.N., Martynova L.Ya., 1974. Cytogenetical differentiation of burrowing mammals in the Palearctic // *Symposium Theriologicum II*, Proc. Intern. Symp. on Species and Zoogeography of European Mammals. Praha–Brno: Publ. House Academia. P. 203–215.
- Macholan M., Filippucci M.G., Zima J., 2001. Genetic variation and zoogeography of pine voles of the *Microtus subterraneus/majori* group in Europe and Asia Minor // *Journal of Zoology*. V. 255. P. 31–42.
- Mackiewicz P., Moska M., Wierzbicki H., Gagat P., Mackiewicz D., 2017. Evolutionary history and phylogeographic relationships of shrews from *Sorex araneus* group // *PLoS ONE*. V. 12. e0179760.
- Mahmoudi A., Golenishchev F.N., Malikov V.G., Arslan A., Pavlova S.V. et al., 2022. Taxonomic evaluation of the “irani–schidlovskii” species complex (Rodentia: Cricetidae) in the Middle East: A morphological and genetic combination // *Journal of Comparative Zoology*. V. 300. P. 1–11.
- Makino S., 1951. An atlas of the chromosome numbers in animals. (2nd ed. (1st American ed.)). Iowa State College Press. 290 p.
- Matthey R., 1949. Les Chromosomes des Vertébrés. Lausanne: F. Rouge. 360 p.
- Matthey R., 1973. The chromosome formulae of eutherian mammals // *Cytotaxonomy and vertebrate evolution*. Chiarelli A.B., Capanna E. (Eds). Academic Press Inc. P. 531–616.
- Matveevsky S., Kolomiets O., Bogdanov A., Alpeeva E., Bakloushinskaya I., 2020. Meiotic chromosome contacts as a plausible prelude for Robertsonian translocations // *Genes*. V. 11. Art. 386.
- Matveevsky S., Tretiakov A., Kashintsova A., Bakloushinskaya I., Kolomiets O., 2020a. Meiotic nuclear architecture in distinct mole vole hybrids with Robertsonian translocations: chromosome chains, stretched centromeres, and distorted recombination // *International Journal of Molecular Science*. V. 21. Art. 7630.
- Mayr E., 1963. Animal species and evolution. Harvard: Harvard Univ. Press. 659 p.
- Mayr E., 1969. Principles of systematic zoology. N.Y.: McGraw Hill Bok Co. 428 p.
- Mekada K., Harada M., Lin L.K., Koyasu K., Borodin P.M., Oda S.-I., 2001. Pattern of X-Y chromosome pairing in the Taiwan vole, *Microtus kikuchii* // *Genome*. V. 44. P. 27–31.
- Nadler C.F., Korobitsina K.V., Hoffmann R.S., Vorontsov N.N., 1973. Cytogenetic differentiation, geographic distribution, and domestication in Palearctic sheep (*Ovis*) // *Zeitschrift für Säugetierkunde*. V. 38. P. 109–125.
- Neronov V.M., Abramson N.I., Warshavsky A.A., Karimova T.Y., Khlyap L.A., 2009. Chorological structure of the range and genetic variation of the midday gerbil (*Meriones meridianus* Pallas, 1773) // *Doklady Biological Sciences*. V. 425. P. 135–137.
- Orlov V.N., Bulatova N.Sh., 1989. Population cytogenetics of animals // *Sov. Sci. Rev. F. Physiol. Gen. Biol.* V. 3. P. 61–96.
- Orlov V.N., Bulatova N. Sh., Nadjafova R.S., Kozlovsky A.I., 1996. Evolutionary classification of European wood mice of the subgenus *Sylvemus* based on allozyme and chromosome data // *Bonner Zoologische Beiträge*. V. 46. P. 191–202.
- Pavlova S.V., Searle J.B., 2018. Chromosomes and speciation in mammals // *Handbook of Zoology. Mammalian Evolution, Diversity and Systematics*. Zachos F., Asher R. (Eds). Chapter 2. Berlin–Boston: De Gruyter. P. 17–38.
- Pavlova S.V., Shchipanov N.A., 2014. 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 Theriologica*. V. 59. P. 415–426.
- Petit J. R., Jouzel J., Raynaud D., Barkov N. I., Barnola J.-M. et al., 1999. Climate and atmospheric history of the past 420,000 years from the Vostok ice core, Antarctica // *Nature*. V. 399. P. 429–436.
- Polyakov A., White T., Jones R., Borodin P.M., Searle J.B., 2011. Natural hybridization between extremely divergent chromosomal races of the common shrew (*Sorex araneus*, Soricidae, Soricomorpha): hybrid zone in Siberia // *Journal of Evolutionary Biology*. V. 24. P. 1393–1402.
- Poplavskaya N., Romanenko S., Serdyukova N., Trifonov V., Yang F., 2017. Karyotype evolution and phylogenetic relationships of *Cricetulus sokolovi* Orlov et Malygin 1988 (Cricetidae, Rodentia) inferred from chromosomal painting and molecular data // *Cytogenetic and genome research*. V. 152. № 2. C. 65–72.
- Puzachenko A.Yu., Pavlenko M.V., Korablev V.P., Tsvirka M.V., 2014. Karyotype, genetic and morphological variability in North China zokor *Myospalax psilurus* (Rodentia, Spalacidae, Myospalacinae) // *Russian Journal of Theriology*. V. 13. P. 27–46.
- Raush R.L., Raush V.R., 1972. Observation on chromosomes of *Dicrostonyx torquatus stevensoni* Nelson and chromosomal diversity in varying lemmings // *Z. f. Säugetierkunde*. V. 37. P. 372–374.
- Romanenko S.A., Lyapunova E.A., Saidov A.S., O'Brien P.C., Serdyukova N.A. et al., 2019. Chromosome translocations as a driver of diversification in mole voles *Ellobius* (Rodentia, Mammalia) // *International Journal of Molecular Sciences*. V. 20. P. 4466.
- Romanenko S.A., Malikov V.G., Mahmoudi A., Golenishchev F.N., Lemskaya N.A. et al., 2021. New data on

- comparative cytogenetics of the mouse-like hamsters (*Calomyscus* Thomas 1905) from Iran and Turkmenistan // *Genes*. 12. 964.
<https://doi.org/10.3390/genes12070964>
- Romanenko S.A., Volobouev V.T., Perelman P.L., Lebedev V.S., Serdukova N.A. et al., 2007. Karyotype evolution and phylogenetic relationships of hamsters (Cricetidae, Muroidea, Rodentia) inferred from chromosomal painting and banding comparison // *Chromosome Research*. V. 15. P. 283–297.
- Searle J.B., Polly P.D., Zima J. (Eds), 2019. *Shrews, Chromosomes and Speciation* (Cambridge Studies in Morphology and Molecules: New Paradigms in Evolutionary Bio). Cambridge: Cambridge University Press. 475 p.
- Sheremeteyeva I.N., Kartavtseva I.V., Kryukov A.P., Voita L.L., Haring E., 2009. Chromosomal and morphological variability of *Microtus maximowiczii* (Rodentia, Cricetidae) in the territory of Russia and reinstatement of *Microtus gromovi* Vorontsov, Boeskorov, Lyapunova et Revin 1988, stat. nov. // *Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research*. V. 47. P. 42–48.
- Sokolov V.E., Kovalskaya Yu.M., Baskevich M.I., 1987. Review of karyological research and the problems of systematics in the genus *Sicista* (Zapodidae, Rodentia, Mammalia) // *Folia Zoologica*. V. 6. P. 35–44.
- Stanyon R., Graphodatsky A. (Eds), 2012. *Evolutionary dynamics of mammalian karyotypes*. Basel: Karger. 208 p.
- Steppan S.J., Kenagy G.J., Zawadzki C., Robles R., Lyapunova E.A., Hoffmann R.S., 2011. Molecular data resolve placement of the Olympic marmot and estimate dates of trans-Beringian interchange // *Journal of Mammalogy*. V. 92. P. 1028–1037.
- Steppan S.J., Schenk J.J., 2017. Muroid rodent phylogenetics: 900-species tree reveals increasing diversification rates // *PLoS One*. V. 12. e0183070.
- Suzuki H., Yakimenko L.V., Usuda D., Frisman L.V., 2015. Tracing the eastward dispersal of the house mouse, *Mus musculus* // *Genes and environment*. V. 37. P. 1–9.
- Tambovtseva V., Bakloushinskaya I., Matveevsky S., Bogdanov A., 2022. Geographic mosaic of extensive genetic variations in subterranean mole voles *Ellobius alaicus* as a consequence of habitat fragmentation and hybridization // *Life*. V. 12. Art. 728.
- Tsvirka M.V., Pavlenko M.V., Korablev V.P., Puzachenko A.Yu., 2015. Genetic and morphological differentiation and systematic of North China Zokor *Myospalax psilurus* (Rodentia, Spalacidae) // *Modern achievements in population evolutionary and ecological genetics: program and abstract of Int. Symp.* P. 49.
- Vorontsov N.N., Lyapunova E.A., 1989. Two ways of speciation // *Evolutionary Biology of Transient Unstable Populations*. Fontdevila A. (Ed.). Berlin–Heidelberg–New York: Springer-Verlag. P. 220–245.
- Wallace B., 1953. On co-adaptation in *Drosophila* // *The American Naturalist*. V. 87. P. 343–358.
- White M.J.D., 1954. *Animal cytology and evolution*. Cambridge: Cambridge University Press. 255 p.
- White M.J.D., 1957. Some general problems of chromosomal evolution and speciation in animals // *Survey of Biological Progress*. V. 3. P. 109–154.
- White M.J.D., 1978. *Modes of speciation*. San Francisco: Freeman & Co. 455 p.
- Yang F., Graphodatsky A.S., 2009. Animal Probes and Zoo-FISH // *Fluorescence In Situ Hybridization (FISH) – Application Guide*. Chapter 29. Liehr T. (Ed.). Berlin–Heidelberg: Springer-Verlag. P. 323–346.
- Yannic G., Basset P., Hausser J., 2009. Chromosomal rearrangements and gene flow over time in an inter-specific hybrid zone of the *Sorex araneus* group // *Heredity*. V. 93. P. 1–10.

MAMMALIAN CYTOGENETICS AND ITS CONTRIBUTION TO THE DEVELOPMENT OF CHROMOSOMAL DIAGNOSES AND THE SPECIES SYSTEM

V. N. Orlov¹, E. A. Lyapunova², M. I. Baskevich¹, I. V. Kartavtseva³, V. M. Malygin⁴, N. Sh. Bulatova^{1,*}

¹Severtsov Institute of Ecology and Evolution, Russian Academy of Sciences, Moscow, 119071 Russia

²Koltsov Institute of Developmental Biology, Russian Academy of Sciences, Moscow, 113994 Russia

³Biology and Soil Institute of Far East Branch, Russian Academy of Sciences, Vladivostok, 690022 Russia

⁴Biology Department, M.V. Lomonosov Moscow State University, Moscow, 119234 Russia

*e-mail: bulatova.nina@gmail.com

An overview of the studies on the sets of chromosomes in Palaearctic mammals is presented, conducted by Russian karyologists who have made important contributions to the improvement of mammalian taxonomy. As for many mammalian species the process of speciation could have been associated with variability in the number and morphology of chromosomes, karyotypes are often used as diagnostic features of morphologically similar cryptic species (twin species). The prospects of cytogenetic research in the field of speciation are discussed, in particular, the selection-based reinforcement of reproductive isolation initiated by chromosomal rearrangements.

Keywords: karyotype, “chromosome species”, animal cytogenetics, speciation