

УДК 576.316.7

[https://doi.org/10.25221/2782-1978\\_2024\\_2\\_3](https://doi.org/10.25221/2782-1978_2024_2_3)

<https://elibrary.ru/hgvpgf>

## Роль кариосистематики в таксономии родов *Sorex* и *Crocidura* (Eulipotyphla: Soricidae) и состояние хромосомных исследований землеройковых Дальнего Востока России

Ирина Васильевна Картавцева

Федеральный научный центр биоразнообразия наземной биоты Восточной Азии ДВО РАН  
Владивосток, 690022, Российская Федерация  
E-mail: [Kartavtseva@biosoil.ru](mailto:Kartavtseva@biosoil.ru)

Получена 15 мая 2024 г.; принята к публикации 5 июня 2024 г.

**Аннотация.** Проанализированы литературные данные о хромосомных характеристиках Soricidae родов *Crocidura* и *Sorex*. Показано значение кариологических исследований для систематики на уровне видов землеройковых Дальнего Востока России. Для каждого вида приведены сведения по таксономии, распространению, местам сбора изученных образцов и структуре кариотипов. Обсуждается внутривидовая изменчивость кариотипов землеройковых Дальнего Востока России на основании сравнения хромосомных характеристик из разных популяций, находящихся в России и других географических регионах.

**Ключевые слова:** хромосомы, кариотип, изменчивость, систематика, *Sorex*, *Crocidura*.

## The role of karyosystematics in the taxonomy of the genera *Sorex* and *Crocidura* (Mammalia: Soricidae), and the state of chromosomal studies of shrews in the Russian Far East

Irina V. Kartavtseva

Federal Scientific Center of the East Asia Terrestrial Biodiversity, Far Eastern Branch of the Russian Academy of Sciences, Vladivostok, Russian Federation, 690022  
E-mail: [Kartavtseva@biosoil.ru](mailto:Kartavtseva@biosoil.ru)

Received May 15, 2024; accepted June 5, 2024

**Abstract.** Literature data on the chromosomal characteristics of Soricidae, genera *Crocidura* and *Sorex* are analyzed. The importance of karyological studies for shrew taxonomy at the species level in the Russian Far East is shown. For each species, information on taxonomy, distribution, collection site of studied samples and the structure of karyotypes is provided. The intraspecific variability of shrew karyotypes in the Russian Far East is discussed based on a comparison of chromosomal characteristics from different populations located in Russia and other geographical regions.

**Key words:** chromosomes, karyotype, variability, systematics, *Sorex*, *Crocidura*.

### Введение

Хромосомные наборы животных и растений являются важной характеристикой, которую приводят как при описании, так и при дифференциации вида. Для многих видов млекопитающих особенности кариотипа являются хорошими диагностическими признаками. Тем не менее, использование хромосомных данных в систематике млекопитающих не всегда решает все вопросы. Так, есть виды, у которых число и морфология хромосом одинаковы, и в таких случаях исследуют тонкую структуру хромосом, применяя методы их дифференциального окрашивания, выявляя различные типы хромосомных перестроек, что усложняет процесс исследования. Именно хромосомные перестройки могут свидетельствовать о генетических особенностях популяций и служить маркерами внутривидового разнообразия. В ряде случаев, обнаруженная изменчивость хромосом внутри или между популяциями свидетельствует о полиморфизме на хромосомном уровне. Различные типы

хромосомных перестроек могут свидетельствовать о многих событиях вида: сходстве или различии популяций, геногеографии, состоянии исследуемых популяций. Если применённые методы не позволяют дифференцировать виды, что бывает крайне редко, говорят о стабильности кариотипа видов одного рода.

Как правило, вид имеет свои особенности числа и морфологии хромосом и, чтобы говорить об изменчивости или стабильности кариотипа, необходимы детальные исследования на большом количестве материала из различных локальных популяций. Число хромосомно-полиморфных видов в различных группах животных различно.

Хромосомные исследования млекопитающих были начаты на территории Дальнего Востока в конце 1960-х и активно развивались в 1970-х и 1980-х годах XX столетия. Они внесли значимый вклад в российскую териологию, особенно при исследовании морфологически близких видов (Орлов и др. 2023). Первый сборник работ с описанием хромосомных наборов ряда видов млекопитающих Сибири, Средней Азии, Дальнего Востока России был опубликован в 1969 году. Работы проводили молодые сотрудники двух лабораторий в МГУ и Институте цитологии и генетики СО РАН (г. Новосибирск) под руководством В. Н. Орлова и Н. Н. Воронцова, соответственно. В 1969 году новосибирская лаборатория кариосистематики разделилась на две группы. Одна остается в Новосибирске и ее возглавляет к. б. н. С. И. Раджабли, вторая переезжает во Владивосток, и ее возглавляет д. б. н. Н. Н. Воронцов, он же в это время возглавляет и Биолого-почвенный институт ДВО РАН. Одни сотрудники продолжают исследования кариотипов млекопитающих Сибири и Средней Азии, другие – исследуют кариотипы Дальнего Востока России. В этот период идёт описание кариотипов бурозубок рода *Sorex* Е. Ю. Иваницкой в южной части региона и А. И. Козловским в северной. Эти исследования внесли весомый вклад в систематику бурозубок Палеарктики. С отъездом этих кариологов, исследованием кариотипов землероек на Дальнем Востоке России заниматься стало некому. Многие статьи, посвящённые изучению кариотипа землероек, опубликованы в изданиях различного уровня доступности, что не позволяет понять состояние исследований того или иного вида. Не вызывает сомнения необходимость продолжения кариологических работ, дающих новые сведения о ядерных структурах и изменчивости. Также в продолжении нуждаются и морфологические работы (Зайцев и др. 2014). Для возобновления кариологических исследований дальневосточных землеройковых необходимо было сделать обзор достижений в этом направлении.

Цель работы – обобщить данные кариологических исследований семейства *Soricidae* Fischer von Waldheim, 1817 от Чукотки до юга Приморского края и показать роль хромосомного разнообразия в их таксономии. Также требуется понять, насколько полно изучены виды, чтобы новые исследователи смогли продуктивно продолжить начатые изыскания кариотипов этой интересной и важной группы мелких млекопитающих.

#### **Семейство *Soricidae* Fischer von Waldheim, 1817 – Землеройковые**

В семействе около 380 видов, которые распространены в Евразии, Африке и Северной Америке. Они обычны не только в тропических и субтропических районах, но также в регионах с умеренным и холодным климатом на севере.

Современные *Soricidae* делят на два подсемейства: *Soricinae* – бурозубые землеройки и *Crocidurinae* – белозубые землеройки. Система землеройковых здесь принята по таксономическим обзорам (Павлинов, Россолимо 1974; Банникова, Лебедев 2012; Зайцев и др. 2014; Hutterer 2005).

**Подсемейство Crocidurinae Milne-Edwards, 1868 – белозубые землеройки**

**Род *Crocidura* Wagler, 1832**

Род *Crocidura* (Белозубки) насчитывает около 170 видов, распространённых в Африке и Евразии (Hutterer 2005). В подсемействе кариотипировано около 53 видов, принадлежащих четырём родам (Zima et al. 1998). Минимальное число хромосом у белозубок в Палеарктической и Индо-Малайской области – 22, максимальное – 42. В Афротропической области число хромосом у них выше: минимальное – 36, максимальное – 60.

На территории России и сопредельных стран известно девять видов рода (Зайцев и др. 2014), на юге Дальнего Востока обитает два вида: *C. shantungensis* Miller, 1901 и *C. lasiura* Dobson, 1890. Оба – эндемики Юго-Восточной Азии, морфологически хорошо различаются и занимают различные биотопы. Для них характерно одинаковое диплоидное число хромосом (40), но обнаружены различия в морфологии хромосом, выраженные в значениях основного числа плеч (NF) или числа плеч аутосом (NFa).

***Crocidura shantungensis* Miller, 1901 – Манчжурская белозубка**

Другие названия: дальневосточная малая белозубка, шаньдунская белозубка (Motokawa 2009), Asian lesser white-toothed shrew.

1901. *Crocidura shantungensis* Miller, *ibid.*, 14:158. Китай, Шандунь, Шиме. Тип в НМЕИ.

Ранее маньчжурскую белозубку рассматривали в составе вида малая белозубка *Crocidura suaveolens* (Pallas, 1811).

Вид распространён в Китае (включая Тайвань), Монголии, Корее и на островах Цусима и Камисима, принадлежащих Японии (Motokawa 2009). В России встречается в Забайкалье и Приморье, где занимает относительно большую площадь смешанных широколиственных лесов. В Приморье отмечена на островах Попова, Путятин и Вера (личное сообщение В. А. Нестеренко).

В Приморье кариотип описан для одного самца из окрестностей г. Владивосток (Ботанический сад) и восьми особей (5 ♀♀, 3 ♂♂) с небольшого острова у г. Пусана в Южной Корее, где расположен кампус Морского университета (Kartavtseva, Park 2010). Число хромосом всех особей равно 40, число плеч аутосом (NFa) равно 46. В кариотипе присутствуют две пары мелких мета-, субметацентрических аутосом и две пары субтелоцентрических хромосом, одна из которых крупного размера, другая равна мета-, субметацентрическим парам; X-хромосома крупный субметацентрик, Y-хромосома мелкий акроцентрик.

На острове Цусима обнаружены особи с  $2n = 40$  и одна самка с  $2n = 39$  (Tsuchiya 1987). Уменьшение числа хромосом произошло в результате центромерного слияния акроцентрических хромосом – первой, самой крупной пары и одной из пар среднего размера с образованием крупного субметацентрика.

Сравнение дифференциально окрашенных (G- и C-) хромосом с ранее описанными из популяций японского о-ва Цусима (Tsuchiya 1987) и южно-корейского о-ва Чеджу (Iwasa et al. 2001), позволило выявить изменчивость размеров Y-хромосомы у самцов (Kartavtseva, Park 2010). Если в материковых популяциях России и Южной Кореи, а также о-ва Цусима размеры Y-хромосомы одинаковые, то у землеройки о-ва Чеджу Y-хромосома самый мелкий элемент набора. Однако для самцов о-ва Цусима морфология Y-хромосомы была определена как субтелоцентрическая. Таким образом, была выявлена географическая изменчивость размера и морфологии Y-хромосомы. Аналогичная географическая изменчивость по размеру и форме Y-хромосомы хорошо известна для домовой землеройки *Suncus murinus* (Linnaeus, 1766) (Soricidae) с ряда островов и материковой части юго-востока и юго-запада Азии (Yosida 1982). Сравнительный анализ G-окрашенных хромосом *C. shantungensis* и *C. suaveolens* (Pallas, 1811) показал сходство кариотипов этих двух видов (Kartavtseva, Park 2010). В других географических регионах вид не исследован.

***Crocidura lasiura* Dobson 1890 – Большая уссурийская белозубка**

Другие названия: белозубка уссурийская, ussuri white-toothed shrew.

1890. *Crocidura lasiura* Dobson, *Ann. Mag. Nat. Hist.*, 5: 31. Приморский край, р. Уссури. Тип в ЗИН.

Распространение: юг Дальнего Востока России, Северо-Восточный Китай, Северная и Южная Корея.

Кариотип впервые описан для ювенильной самки с юга Дальнего Востока России, за пределами принятого ареала (Нестеренко 1999) из долины р. Тырма (левый или восточный приток р. Бурея), близ пос. Амалат Хабаровского края (Картавцева, Степанова 2023). Кариотип состоял из 19 пар аутосом: трёх пар небольших мета-, субметацентриков, двух пар крупных и одной пары средних размеров субтелоцентриков и 13 пар акроцентриков, плавно уменьшающихся от средних до маленьких ( $2n = 40$ ,  $NFa = 50$ ). Пара X-хромосом, представленная субметацентриками средних размеров, немного более крупная, чем субметацентрики аутосомных пар. В работе при исследовании литературных данных о кариотипе *S. lasiura* было установлено, что ранее опубликованное число хромосом (Zima et al., 1998), без описания кариотипа и привязки к месту отлова, принадлежало самцу, отловленному автором в 1976 г. близ пос. Хасан Приморского края.

Сравнение хромосомных наборов двух особей выявило изменчивость морфологии (acrocentрик или subtelocentрик) одной пары аутосом. Не исключена возможность изменчивости кариотипа не только морфологии аутосом, но и половых хромосом. В настоящее время кариотип вида исследован только у двух особей с территории российского Дальнего Востока – из Хабаровского и Приморского краёв. Дифференциальное окрашивание хромосом не сделано.

Обнаружение большой уссурийской белозубки за пределами ареала расширили северные границы ареала, а кариологические данные свидетельствуют о возможной географической изменчивости числа плеч аутосом ( $NFa = 50, 52$ ).

#### **Подсемейство *Soricinae* Fischer von Waldheim, 1817 – Бурозубые землеройки**

Бурозубые землеройки распространены в Евразии и Сев. Америке. Хромосомные исследования внесли определенный вклад в систематику бурозубых землероек (Zima et al. 1998).

#### **Триба *Soricini* s. str.**

Включает один род *Sorex*. Виды населяют смешанные, широколиственные и таёжные леса, лесостепь и тундру.

#### **Род *Sorex* Linnaeus, 1758 – Землеройки-бурозубки**

В роде *Sorex* насчитывают 77 видов, которые обитают в Палеарктике,Nearктике, Малой Азии, Израиле и Юго-Восточной Азии, в России – 15 видов, принятых на основе молекулярных данных (Банникова, Лебедев 2012). У отдельных видов числа хромосом еще не определены. Многие виды землероек-бурозубок имеют четкие морфологические отличия, и их видовой статус не вызывает сомнения. Однако, в некоторых случаях, морфологические признаки были столь сходны, что возникали сомнения в их таксономическом статусе. Для ряда видов *Sorex*, наряду с морфологическими, кариологические характеристики явились хорошими дифференцирующими признаками. Подродовая система рода не устоялась, положение части видов ещё обсуждается (Зайцев и др. 2014).

Ян Зима с соавторами (Zima et al. 1998) на основе хромосомных характеристик предложили подразделение *Sorex* на восемь групп, каждая из которых, очевидно, монофилетична. Обитающие на территории Дальнего Востока России 11 из 12 видов землероек (кариотип одного вида не известен) входят в четыре такие группы, из них девять обитают на юге (Нестеренко 1999) и восемь – на севере Дальнего Востока России (Докучаев 1990).

#### **Объединение видов рода *Sorex* в четыре группы по хромосомным характеристикам**

**1. Группа «*araneus*»** – характеризуется наличием системы половых хромосом XX (самки) и XY<sub>1</sub>Y<sub>2</sub> (самцы) и полового хромосомного тривалента в мейозе самцов (Volobouev 1989; Ivanitskaya 1994). Включает девять видов, в фауне России их четыре, в фауне Дальнего Востока России отмечены два вида: *S. daphaenodon* Thomas, 1907 и *S. tundrensis* Merriam, 1900.

**2. Группа «caecutiens»** включает виды, имеющие нормальное соотношение половых хромосом (XX, XY). В основном, в диплоидном наборе 42 хромосомы,  $NF = 68-70$ , со сходной морфологией многих пар аутосом (Козловский, Орлов 1971; Козловский, Иваницкая 1983; Иваницкая и др. 1983; Halka et al. 1970; Fredga 1978). В фауне России шесть видов, которые населяют также и Дальний Восток России: *S. caecutiens* Laxmann, 1788; *S. minutissimus* Zimmermann, 1780; *S. isodon* Turov, 1924; *S. roboratus* Hollister, 1913; *S. unguiculatus* Dobson, 1890; *S. gracillimus* Thomas, 1907.

**3. Группа «cinereus»** включает виды с высокими числами хромосом – от 54 до 66. На территории Дальнего Востока России три вида: *S. jacksoni* Hall et Gilmore, 1932, *S. leucogaster* Kuruda, 1933 и *S. camtschatica* Yudin, 1972, кариотип которого все ещё не исследован.

**4. Группа «mirabilis»** включает один вид, который распространён в широколиственных лесах Приморского края – *S. mirabilis* Ognev, 1937 с  $2n = 38$ .

По характеру распространения перечисленные виды можно рассматривать как широкоареальные (шесть видов), так и узкоареальные (шесть видов).

**Широкоареальные** (Европа и Азия): *S. isodon*, *S. minutissimus* и *S. caecutiens* – от Скандинавии до Чукотки (последние два вида есть в Японии); *S. daphaenodon* и *S. roboratus* на Урале, в Сибири, Дальнем Востоке России, Китае (Манчжурии), Южной Корее и в Северной Америке (Европа и Азия, Северная Америка); *S. tundrensis* – в России (Предуралье, Урал, Сибирь, Дальний Восток), Казахстане, Монголии, Китае, Канаде и США.

**Узкоареальные** (Азия): *S. leucogaster* и *S. camtschatica* – только на территории северо-востока Дальнего Востока России; *S. unguiculatus*, *S. gracillimus* – на территории юга Дальнего Востока России, Северо-востоке Китая (Манчжурии) и Японии; *S. mirabilis* – на юге ДВ России (южное Приморье), Китае (Манчжурия), Северной и Южной Корее (Азия, Северная Америка) *S. jacksoni* – на северо-востоке Дальнего Востока России, Канаде и севере США.

Из шести узкоареальных видов не описан кариотип *S. camtschatica*, для двух видов – *S. unguiculatus* и *S. gracillimus* – детально описаны кариотипы из Японии.

### Группа «araneus»

#### 1. *S. tundrensis* Merriam, 1900 – Бурозубка тундрная

Другие названия: тундровая бурозубка, tundra shrews.

1900. *Sorex tundrensis* Merriam, Proc. Washington Acad. Sci., 2: 16. США, Аляска, Сан-Мишель. Тип в НМЕИ.

1976. *Sorex arcticus parvicaudatus* Okhotina, Зоол. журн., 55, 4: 590. Сахалинская обл., о-в Монерон. Тип в ЗММУ.

2003. *Sorex tundrensis khankae*. Baranova et Zaitsev, Zoosystematica. Rossica, 11(2), 2002: 403. Приморский край, долина оз. Ханка.

Подвиды, указанные ниже были пересмотрены из-за ряда неточностей и в настоящее время не валидны (см. Baranova, Zaitsev 2003).

1983. *Sorex tundrensis ussuriensis* «Stroganov, 1957» Okhotina, Зоол. журн., 62, 3: 416. Приморский край. Nom. nudum (без описания). Non Ognev, 1922.

1984. *Sorex tundrensis stroganovi* «Okhotina, 1983» Okhotina, В кн.: Наземные млекопитающие Дальнего Востока СССР: 52. Приморский край. Nom. nudum (без описания). В работе М. В. Охотиной (1983а) этого названия нет. Non Yudin, 1964.

Ранее тундрную землеройку относили к неарктическому виду *Sorex arcticus*, однако, по данным детального кариологического исследования, в настоящее время ее рассматривают в статусе самостоятельного вида *Sorex tundrensis* (Иваницкая, Козловский 1983, 1985).

**Распространение:** Лесные, тундровые и лесотундровые районы Европы, Азии и северо-западной части Северной Америки (Аляски и Канады). В азиатской части России распространена от Предуралья до берегов Тихого океана на Дальнем Востоке России. В дальневосточном регионе эта бурозубка обитает на всей его материковой части, исключая п-ов Камчатка. В Приморском крае обитает в долине р. Уссури и Ханкайской долине. Среди островов региона только на о-ве Монерон Сахалинской обл., южной части Татарского

пролива, обнаружена реликтовая популяция *S. t. parvicaudatus*. В последней ревизии землероек (Зайцев и др. 2014) подвиды не рассматривали, поскольку ревизия географических форм нуждается в современных методах исследования – хромосомных и молекулярных.

**Хромосомные наборы.** Исследовано 5 особей (4♂♂ 1♀) из окрестностей пос. Раздольное Приморского края, где выявлена изменчивость числа хромосом –  $2n = 31-40$ , и числа плеч аутосом –  $NFa = 52, 54$ , X – крупный метацентрик,  $Y_1$  – мелкий акроцентрик,  $Y_2$  – крупный акроцентрик.

Хромосомный набор с  $2n = 40$  имеет 15 мета-, субметацентрических, 2 субтелоцентрических и 20 акроцентрических аутосом и  $XY_1Y_2$ . В популяции Приморского края хромосомный полиморфизм, по крайней мере, обнаружен по двум парам аутосом (4-й и 6-й) и обусловлен перестройками робертсоновского типа (Иваницкая, Козловский 1983).

Для землероек (2♂♂ 4♀♀) с о-ва Монерон  $2n = 30$  у самок и  $2n = 31$  у самцов,  $NFa = 52$ . Такую же хромосомную формулу имеет самка из Восточно-Казахстанской области. Для 2♂♂ с побережья Чаунской губы (Чаунский р-н, Магаданская обл.) в наборе обнаружено 33 и 35 хромосом, соответственно, при одинаковом  $NFa = 52$ . Различия в числе хромосом у них обусловлены робертсоновскими перестройками, затронувшими 6-ю пару аутосом. У самца из Тенькинского р-на Магаданской обл.  $2n = 34$ ,  $NFa = 52$ . В его кариотипе гетероморфной является 6-я пара аутосом. Половые триваленты ( $XY_1Y_2$ ) такие же, как и у бурозубок из Приморского края.

Дальневосточные популяции бурозубок отличаются от сибирских вовлечением в хромосомный полиморфизм других сочетаний хромосом (Иваницкая, Козловский 1983). Так, в популяции Кемеровской обл. в хромосомный полиморфизм вовлечены 1-я, 4-я и 6-я пары аутосом, а в иркутской популяции – 1-я и 2-я пары хромосом.

Кариотип *S. tundrensis* изучали в ряде населенных пунктов Сибири, других регионах Восточной и Северной Азии и в Северной Америке (Анискин 1987; Kral, Radjabli 1976; Анискин, Волобуев 1980; Volobouev 1983; Иваницкая 1989; Lukacova et al. 1996). Однако большинство исследований основывались исключительно на традиционно окрашенных хромосомах. Пять пар аутосом были вовлечены в полиморфизм, вызываемый робертсоновскими перестройками (центрическими слияниями), хотя и не робертсоновские перестройки (инверсии, смещение центромеры) также имели место в изменчивости кариотипа. По данным В. Т. Волобуева (Volobouev 1989), *S. tundrensis* проник в Северную Америку позже, чем *Sorex arcticus* Kerr, 1792, по одному из последних сухопутных мостов в Берингии. Идея недавней миграции этого вида в Неарктику поддерживается не только кариологическими (Rausch, Rausch 1993), но и морфологическими данными (Junge et al. 1983).

Молекулярно-генетические данные мтДНК (Bannikova et al., 2005) свидетельствуют о пяти основных филогенетических линиях. Помимо одной Неарктической клады (Аляска), выделяются четыре Палеарктические: Западная (Северный Урал, Казахстан, Юго-Западная Сибирь), Восточная (от Восточного Забайкалья и Среднего Амура до Чукотки), Южно-Центральная (Средняя Сибирь, Алтай, Джунгарский Алатау) и Северо-Центральная (Северная Сибирь, Центральная Якутия) клады. Следует обратить внимание, что землеройки Сибири и Дальнего Востока России отличаются не только хромосомными характеристиками, но и временем их изоляции. Так, по данным мт ДНК предположено, что тундрная землеройка может иметь несколько хромосомных рас, отличающихся слияниями различных пар аутосом.

## 2. *Sorex daphaenodon* Thomas, 1907 – Темнозубая бурозубка

Другие названия: крупнозубая бурозубка, темнопалая бурозубка, large-toothed siberian shrew.

1907. *Sorex daphaenodon* Thomas, Proc. Zool. Soc. London: 407. Сахалинская обл., о-в Сахалин, Корсаковский р-н, 40 км к северо-западу от г. Корсаков, Дарине. Тип в БМЕИ.

**Синонимы.** *S. sanguinidens* Allen, 1914 – близ устья р. Колыма; *S. orii* Koruda, 1933 – о-в Парамушир.

**Подвиды.** *S. d. daphaenodon* (Сахалин, Приморский край, Амурская обл.); *S. d. sanguinidens* (к северу от Амурской обл. до Чукотки и Камчатки (Зайцев и др. 2014)).

**Распространение.** Облесенные участки, заболоченные пойменные луга от Зауралья до Тихоокеанского побережья, включая п-ов Камчатка, острова Сахалин и Парамушир. На юг вид распространён до Монголии и Китая (Манчжурия). М. В. Охотина (1984а, б) полагает, что этот вид распространён в Северной Корее. В сводке видов млекопитающих Южной Кореи этот вид отсутствует (Won, Smith 1999). На Дальнем Востоке встречается от Чукотского п-ова и Камчатки на севере до южных районов Приморского края, а также на о-в Сахалин и о-в Русский в заливе Петра Великого. Отсутствует на обширных безлесных пространствах долин рек Амур и Усури (Охотина 1984а, б).

**Хромосомные наборы.** Кариотипы из популяций Дальнего Востока России описаны для двух самцов из двух точек: 1♂ из долины оз. Эворон (100 км на север от Комсомольска-на-Амуре Хабаровского края) и 1♂ из окрестностей пос. Стоковое Магаданской обл.:  $2n = 29$ ,  $NFa = 42$ . Аутосомы: 3 пары крупных мета-субметацентрических, 4 пары мелких, одного размера метацентрических хромосом средней величины и 5 пар акроцентрических. X-хромосома крупный метацентрик;  $Y_1$ -хромосома – средний в наборе или самый крупный элемент среди акроцентрических,  $Y_2$ -хромосома – самый мелкий акроцентрик (Иваницкая и др. 1986).

Из других точек хромосомный набор этого вида исследован у одного самца из Красноярского края –  $2n = 29$ ,  $NFa = 42$  (Fedyk, Ivanitskaya 1972), одной самки из Бурятии –  $2n = 28$ ,  $NFa = 42$  из окрестностей пос. Таксимо (данные автора) и одного самца из Монголии –  $2n = 29$ ,  $NFa = 42$  (Иваницкая, Малыгин 1985; Иваницкая и др. 1986). Хромосомные наборы особей из Монголии идентичны таковым из районов Дальнего Востока России.

Из Красноярского края исследован кариотип с  $2n = 26$ ,  $NFa = 42$  (Fedyk, Ivanitskaya 1972). Отличие числа хромосом землеройки из красноярской популяции от ранее исследованных, обусловлено робертсоновскими слияниями. Для вида характерен половой тривалент  $XY_1Y_2$  и, возможно, полиморфизм по числу хромосом. Географическая изменчивость кариотипа не исследована.

### Группа «*caecutiens*»

#### 3. *Sorex caecutiens* Laxmann, 1788 – Средняя бурозубка

Другие названия: laxmann's shrew, eurasian common shrew, masked shrew.

1957. *Sorex cinereus caecutinoides* Stroganov, Звери Сибири, насекомоядные: 259. Якутская АССР. Мегино-Кангаласский р-н, «1-й Хаптагайский наслег». Типы в БСО.

1984. *Sorex caecutiens insularis* Okhotina, в кн.: Наземные млекопитающие Дальнего Востока СССР: 66. Камчатская обл., о-в Карагинский. Nom. nudum (без описания). Non Cowan, 1941.

1984. *Sorex caecutiens kurilensis* Okhotina, там же: 66. Сахалинская обл., о-в Парамушир и о-в Шумшу. Nom. nudum (без описания).

1984. *Sorex caecutiens longicaudatus* Okhotina, там же: 66. Сахалинская обл., о-в Кунашир. Nom. nudum (без описания). Non Yoshikura, 1956.

**Синонимы.** *S. orii* Koruda, 1933 (nom nudum) – о-в Парамушир, 1930; *Sorex paramushirensis* Kishida, Zool. Mag. Tokyo, 42: 373. Сахалинская обл., о-в Парамушир; *S. shinto* (Thomas, 1905) – Япония.

**Подвиды.** В последней монографии (Зайцев и др. 2014), посвященной зоологии и таксономии насекомоядных, сказано, что на территории Дальнего Востока России обитают два подвида: *S. c. macropygmaeus* Miller, 1911 (Камчатка, Хабаровский край, Приморский край, Шантарские о-ва) и *S. c. koreni* Gl. Allen, 1914 (от Печоры до Чукотки). Ранее М. В. Охотиной (1993), было выделено три подвида: *S. c. macropygmaeus* Miller, 1911 (= *S. c. koreni* Gl. Allen, 1914) – север Дальнего Востока России; *S. c. saevus* Thomas, 1907 – о-в Сахалин и *S. c. longicaudatus* Okhotina, 1991 – о-в Кунашир. Не ясен таксономический статус островных форм: *Sorex caecutiens insularis* Okhotina, 1984 (в кн.: Наземные млекопит. Дальнего Востока СССР, С. 66). Камчатская обл., о-в Карагинский. Nom. nudum (без описания); *Sorex caecutiens kurilensis* Okhotina, 1984 Сахалинская обл., о-в Парамушир и о-в Шумшу, nom. nudum (без описания) Охотина (1984а), с. 66). Японские исследователи (Ohdachi et al. 2001) изучили вариацию мтДНК этого вида и обнаружили отдельные кластеры на о-в Хоккайдо (= saevus)

и на материке, что может быть основанием для дальнейшего пересмотра внутривидовой системы.

**Распространение.** Обитает в зоне тундры и тайги Восточной Европы (Швеция, Польша, Эстония, Беларусь, Украина). В России распространен от Кольского п-ова до Дальнего Востока, в Казахстане – на севере страны, в Монголии, Северо-Востоке Китая (Манчжурия), Корею и Японии (Хоккайдо). На северо-востоке России это самый многочисленный и широко распространенный вид землероек. Заселяет всю лесную и тундровую зоны материка, а также острова Парамушир, Шумшу, Карагинский, Сахалин (Hutterer 2005), Кунашир и Русский (Охотина 1984a, b).

**Хромосомы.** Для Дальнего Востока России исследованы хромосомные наборы 25 особей из 4-х популяций: 5 ♂♂ и 2 ♀♀ из заповедника «Кедровая падь» Приморского края; 3 ♂♂ и 1 ♀ с о-ва Сахалин; 2 ♂♂ из окр. бывшего пос. Пинакуль и 1 ♂ из окрестностей пос. Стоковое Магаданской обл. (Иваницкая и др. 1986); 6 ♂♂ и 5 ♀♀ окр. г. Магадан Магаданской обл. (Орлов, Козловский 1971).

Кариотип дальневосточных особей:  $2n = 42$ ,  $NFa = 68$ . Аутосомы: 9 пар мета-, субметацентриков и 11 пар акроцентриков. X-хромосома – средних размеров акроцентрик, Y-хромосома – мелкий акроцентрик (Иваницкая и др. 1986; Орлов, Козловский 1971).

Аутосомы изученных экземпляров из популяций Дальнего Востока России не отличались от ранее исследованных бурозубок этого вида из других точек ареала – Финляндии (Shkaren, Hallka 1966), Швеции (Fredga 1968), Сибири (Орлов, Козловский 1971), за исключением одного самца из окр. бывшего пос. Пинакуль. У этого животного при  $2n = 42$ , число плеч аутосом равно 66, так как одна из средних размеров метацентрических хромосом была представлена акроцентрическим элементом. Кроме того, по одним данным Y-хромосома особей Сибири представлена субмета-, субтелоцентрическим элементом (Орлов, Козловский 1971), по другим, у особей Дальнего Востока – акроцентрическим элементом (Иваницкая и др. 1986).

Для землероек Японии  $2n = 42$ ,  $NFa = 66$  (аутосомы: 7 пар метацентриков, 5 пар субметацентриков и 8 пар акроцентриков) половые хромосомы акроцентрические (Takagi, Fujimaki 1966; Tsuchiya 1984; Tada, Obara 1988). Исследование кариотипа этого вида с южно-корейского острова Чеджу показало те же хромосомные значения, что и для японских землероек (Tatsuo et al. 2005). Различие в числе хромосом различной морфологии землероек из российских популяций, с одной стороны, и корейских и японских, с другой, возможно связано либо с изменчивостью числа двуплечих и одноплечих хромосом, либо с несогласованностью интерпретации морфологии хромосом. Исследователи кариотипа этого вида ( $2n = 42$ ,  $NF = 68$ ) из Сибири (г. Новосибирск) приводят иные группировки хромосом: 6 пар метацентриков, семь пар субметацентриков, остальные пары, включая X-хромосому – акроцентрики (Biltueva et al. 2000). Сопоставление фото раскладок хромосом в настоящей работе свидетельствует о сходстве морфологии хромосом землероек из различных локалитетов. Для землероек из популяций Сибири, Японии и Кореи исследованы дифференциально окрашенные хромосомы, на основании чего проведено сравнение с кариотипами других видов землероек (результаты G-окрашивания хромосом здесь не обсуждаются).

#### **4. *Sorex minutissimus* Zimmermann, 1780 – Бурозубка крошечная**

Другие названия: сибирская бурозубка и бурозубка Черского, eurasian least shrew.

1780. *Sorex minutissimus* Zimmermann, Geogr. Gesch., 2: 383. Красноярский край, Красноярск.

1914. *Sorex tscherskii* Ognev, Ежегодн. Зоол. музея Акад. Наук, 18: 412. Приморский край, Ханкайский р-н, р. Одарка. Тип в ЗИН.

1922. *Sorex ussuriensis* Ognev, там же, 22:326. Приморский край, р. Бикин. Тип в ЗММУ.

1988. *Sorex ishikawai* Yoshiyuki. Корея (цит. по Won, Smith 1999).

**Распространение.** Заселяет лесные и интразональные ландшафты от Норвегии, Швеции и Эстонии через Белорусию, Казахстан, Сибирь до побережья Тихого океана. Распространена на п-ове Камчатка и о-в Сахалин. Небольшие популяции обитают на островах Хоккайдо,



Шумшу (Охотина 1984а, Abe et al. 2005) и Кунашир (Ohdachi et al. 2001). Также этот вид обитает в Монголии, Китае и Северной Корее (Corbet 1978). Вид редкий везде и включён в Красные книги многих регионов России (Зайцев и др. 2014).

**Подвиды.** *S. m. tschuktshorum* Stroganov, 1949 (Восточная Сибирь, Чукотка, Камчатка); *Sorex ussuriensis* Ognev, 1914 (Приморский край, кроме Приханкайской низменности, о-в Сахалин).

**Хромосомные наборы.** Для Дальнего Востока кариотип вида не описан.

Для многих европейских популяций  $2n = 42$ ,  $NF = 56$ , в Финляндии –  $2n = 38$ ,  $NFa = 66$ , половые хромосомы акроцентрические (Halkka et al. 1970). Особи из сибирских популяций имеют  $2n = 42$ ,  $NF = 74$ : 8 пар двуплечих аутосом, из них 3 очень мелкие и 12 пар акроцентриков. X-хромосома средних размеров акроцентрик, Y-хромосома – мелкий акроцентрик (Орлов, Козловский 1971).

Кариотип крошечной землеройки из популяции о-в Хоккайдо аналогичен таковому из популяций Сибири –  $2n = 42$ ,  $NF = 74$  (Ohdachi, Kawahara 2009). Возможно, аналогичный кариотип будут иметь и особи Дальнего Востока России. Географическая изменчивость кариотипа не исследована.

### 5. *Sorex isodon* Turov, 1924 – Равнозубая бурозубка

Другие названия: even-toothed shrew, taiga shrew.

1924. *Sorex araneus tomensis isodon* Turov, Докл. Рос. Акад. Наук (1924): 111. Республика Бурятия, Баргузинский р-н, р. Кудалды. Тип в ЗММУ. Непригодно (инфраподвидовое название).

1933. *Sorex gravesi* Goodwin, Amer. Mus. Novit., 681: 3. Хабаровский край, Комсомольский р-н, 130 км восточнее пос. Троицкое, р. Манома (= «Монома»). Тип в АМЕИ.

1933. *Sorex megalotis* Kuroda, Bull. Biogeogr. Soc. Japan, 4, 1: 47. Сахалинская обл., о-в Парамушир. Статус fide М. В. Охотина (личное сообщение).

**Подвиды.** *S. i. isodon* Turov, 1924 – от левого берега Амура до северной границы ареала вида на Чукотке, Камчатке и о-в Парамушир; *S. i. gravesi* Goodwin 1933 – Приморский край; *S. i. sachalinensis* Okhotina 1991 – о-в Сахалин. Подвидовой статус нуждаются в уточнении (Зайцев и др. 2014).

**Распространение.** Обитает в темнохвойных лесах от Северо-Восточной Норвегии, Финляндии, Белоруссии, Украины через Сибирь и Казахстан до побережья Тихого океана, обычна на Камчатке, Сахалине и Курильских островах. На юг доходит до севера Монголии, северо-востока Китая и Кореи (Зайцев и др. 2014).

**Хромосомные наборы.** Известен хромосомный набор 3-х самцов окрестностей Магадана:  $2n = 42$ ,  $NF = 68$  (самки),  $NFa = 66$ . Аутосом: 9 пар метацентрических, 4 пары субметацентрических, 7 пар субтело-акроцентрических аутосом. На коротких плечах 19-й пары хорошо выражены спутники X-хромосома крупный акроцентрик; Y-хромосома самый мелкий субметацентрик, (Козловский, Орлов 1971; Орлов, Козловский 1971).

**Комментарии.** Кариотип равнозубой бурозубки из популяций Европы был описан под видовым названием *S. unguiculatus* (Halkka et al. 1970), *S. sinalis* (Zima, Kral 1984), из Сибири – *S. centralis* (Fedyak, Ivanitskaya 1972). Диплоидное число для всех изученных особей равно 42, однако,  $NFa$  варьирует от 68 до 70, Y-хромосома акроцентрическая или телоцентрическая. Дифференциальное окрашивание хромосом изучено для популяций Финляндии (Halkka, Halkka 1974). Публикации, посвященной дифференциальному окрашивания хромосом этого вида из других регионов, нет. В статье, посвященной анализу хромосом землероек разных видов с использованием кладистического подхода (Ivanitskaya 1985), сказано, что G-окрашенные хромосомы вида рассмотрены в неопубликованной рукописи диссертационной работы (Иваницкая 1985) и что крупные пары метацентрических хромосом *S. isodon* имеют сходство рисунка G-полос с крупными акроцентрическими хромосомами 42 хромосомным видом *S. minutus*. Эти различия объяснялись не перичентрическими инверсиями, а слияниями акроцентрических хромосом центромера-теломера (тандемными слияниями).

### 6. *Sorex roboratus* Hollister, 1913 – Бурая бурозубка

Другие названия: Бурозубка плоскочерепная, flat-skulled shrew.

1913. *Sorex roboratus* Hollister, Smiths. Misc. Coll., 60, 24: 2. Алтайский край, Горно-Алтайская автономная область, Шебалинский р-н, Топуча (= «Тапучая»). Тип в НМЕИ. О статусе см. Hoffmann (1985).

1914. *Sorex vir* G. Allen, Proc. New England Zool. Club, 5: 52. Якутия.

**Распространение.** Заселяет лесные зоны от Предуралья до берегов Тихого океана, на юге – до Алтая, северной Монголии, Манчжурии и Кореи (Долгов 1967; Охотина 1984а). От Таймыра на севере до р. Колыма спускается по побережью Охотского моря, через долины рек Уда и Селемжа – к Амуру. На Дальнем Востоке России бурая бурозубка распространена в Амурской области, Хабаровском и Приморском краях. На островах Русский и Попова залива Петра Великого в Приморском крае бурая бурозубка является доминирующим видом.

**Подвиды Дальнего востока России.** *S. platicranius* Ognev 1921 (бассейн Амура до Приморского края); *Sorex vir* (Север ДВ – бассейны рек Яна, Индигирка, Омолон, Колыма).

**Хромосомные наборы.** Исследован один самец из о-ва Русский Приморского края:  $2n = 42$ ,  $NFa = 66$ . Аутосомы: 9 пар крупных: 3 пары мета-, и 6 пар субметацентрических хромосом, 4 пары мелких двуплечих хромосом (мета-, субметацентрических) и 7 пар убывающих по величине акроцентрических хромосом (субтелоцентрические и телоцентрические). X-хромосома – субтелоцентрик, сходный по величине с 8–9 парами, Y-хромосома – мелкий субтелоцентрик (Иваницкая и др. 1986).

Аналогичные характеристики аутосом описаны для землероек Монголии и Сибири. Для половых хромосом этого вида отмечена межпопуляционная изменчивость. Так, в кариотипах популяций Сибири – Кемеровской и Иркутской областей, X-хромосома субметацентрик, Y-хромосома – акроцентрик (Орлов, Козловский 1971), в Монголии – X-хромосома субтелоцентрик, Y-хромосома – акроцентрик (Иваницкая, Малыгин 1985).

### 7. *Sorex unguiculatus* Dobson, 1890 – Бурозубка когтистая

Другие названия: long-clawed shrew.

1890. *Sorex unguiculatus* Dobson, Ann. Mag. Nat. Hist., 5: 115. Сахалинская обл., о-в Сахалин, «Туму-Тал». Тип в ЗИН.

**Распространение.** Эндемичный вид темнохвойных и кедрово-широколиственных лесов северо-восточной части Восточной Азии и юга Дальнего Востока России. Ареал охватывает Северо-Восточный Китай, северную часть Корейского полуострова. На Дальнем Востоке России от Амурской обл. (левобережья р. Селемжа) до берегов Тихоокеанского побережья в Хабаровском и Приморском краях. Обитает также на островах Сахалин, Кунашир и островах Малой Курильской гряды Шикотан, Полонского, Зелёный, Юрия, Танфильева и Анучин (Нестеренко 1999). В Японии – на островах Хоккайдо, Ребун (Rebun), Ришири (Rishiri), Теури (Teuri), Дайкоку (Daikoku) (Abe et al. 2005), Кенбоки (Kenbokki) (The Wild Mammal of Japan. 2009). Географическая, морфологическая и морфометрическая изменчивость слабо выражена. Подвидовая структура требует доработки (Зайцев и др. 2014).

**Хромосомные наборы** описаны для 2 ♂♂ 1 ♀ из заповедника «Кедровая падь» Приморского края; 2 ♀♀ из окр. пос. Анисимовка, 8 ♂♂ и 6 ♀♀ о-в Сахалин. Для изученных особей  $2n = 42$ ,  $NF = 70$ . Аутосомы: 9 пар крупных мета-, субметацентрических, 4 пары мелких мета-, субметацентрических и 7 пар, убывающих по величине акроцентрических аутосом. X-хромосома самый крупный акроцентрик, Y- хромосома самый мелкий акроцентрик набора (Иваницкая и др. 1986).

В Японии у особей этого вида –  $2n = 42$ ,  $NF = 66$ . Аутосомы: 7 пар метацентрических, 3 пары субметацентрических, 2 пары субтелоцентрических, 8 пар акроцентрических хромосом. X-хромосома средних размеров акроцентрик, Y-хромосома – мелкий акроцентрик (Takagi, Fujimaki 1966, Tsuchiya 1979, 1985; Tada, Obara 1988). Для особей из японских популяций известны дифференциально окрашенные хромосомы (Tada, Obara 1988).

Различия между числом  $NFa$  островных и материковых популяций, возможно, обусловлены различной интерпретацией авторами работ морфологии ST-A хромосом.

**8. *S. gracillimus* Thomas, 1907 – Тонконосая бурозубка**

Другие названия: дальневосточная бурозубка, slender shrew.

1907. *Sorex minutus gracillimus* Thomas, Proc. Zool. Soc. London: 408. Сахалинская обл., о-в Сахалин, Корсаковский район, 40 км к северо-западу от г. Корсаков. Тип в БМЕИ.

1984. *Sorex gracillimus minor* Okhotina, в кн.: Наземные млекопитающие Дальнего Востока СССР: 63.

Приморский край. Nom. nudum (без описания).

**Синонимы.** *S. minutus gracillimus* Thomas, 1907 – о-в Сахалин, близ г. Корсаков.

**Подвиды.** *S. g. gracillimus* Thomas, 1907 (= *S. minutus gracillimus* Thomas, 1907; = *S. longicaudatus* Kishida, 1903; = *S. g. natalae* Okhotina, 1991 – о-в Кунашир) – о-в Сахалин, возможно, о-в Хоккайдо; *S. g. minor* Okhotina, 1991 – Уссурийский заповедник, Приморский край (от Сухановского хребта Сихотэ-Алиня до р. Амур); *S. g. grandti* Okhotina, 1991 – о-ва Шикотан, Полонского, Танфильева, Зелёный.

**Распространение.** Восточная Сибирь и Дальний Восток России, где обитает от р. Зея до побережья Охотского моря, на север доходит до Магадана, на юге – до Кореи, возможно, заходит в Северо-Восточный Китай (Манчжурию). В Приморском крае (в Приханкайской равнине и среднем течении р. Уссури) не обнаружена (Зайцев и др. 2012). Тонконосая бурозубка известна на островах Сахалин, Шантарях, Хоккайдо (Corbet, 1978) и некоторых Курильских островах – Кунашир, Шикотан, Полонского, Танфильева, Зелёный, Ришири, Ребун, а также на малых островах, прилегающих к о-ву Хоккайдо (The Wild Mammal of Japan, 2009).

**Хромосомные наборы.** Кариотипы без дифференциального окрашивания хромосом описаны для особей с о-ва Сахалин:  $2n = 36$ ,  $NFa = 62$ . Аутосомы: 7 пар метацентрических, 4 пары субметацентрических, 6 пар субтело- или акроцентрических хромосом, X-хромосома акроцентрик средних размеров, Y-хромосома – мелкий акроцентрик. (Иваницкая и др. 1986).

Японские популяции тонконосой бурозубки отличаются от популяций о-ва Сахалин иной морфологией Y-хромосомы. В Японии Y-хромосома субтелоцентрическая (Tsuchiya 1985). G-, C- и NOR – окрашивание сделано только для особей из Японии (Tada, Obara 1988).

**Комментарии.** Число подвидов принято по работе М. В. Зайцева с соавторами (Зайцев и др. 2014), при этом, В. А. Нестеренко (1999) по данным краниометрического анализа обосновывает существование третьего подвида. *S. g. natalae* Okhotina, 1991, обитающего на о-в Кунашир и о-вах Малой Курильской гряды.

**Группа «*cinereus*»**

Группа видов с высокими числами хромосом (от 54 до 66). В России известны три вида, систематика которых требует полной ревизии (Банникова, Лебедев 2012). Исследования хромосомных наборов видов этой группы и анализ морфологических данных, проведенные Е. Ю. Иваницкой и А. И. Козловским (Иваницкая, Козловский 1983, 1985), позволили предположить, что на территории Дальнего Востока России встречаются *S. leucogaster*, *S. camtschatica* и *S. jacksoni* (= *S. ugyinak*).

**9. *S. jacksoni* Hall et Gilmore, 1932 – Бурозубка Джексона**

Другие названия: Ледниковая землеройка, трансарктическая бурозубка, бурозубка Портенко, землеройка острова святого Лаврентия

1945. *S. ugyunak* (= *S. cinereus portencoi*) Anderson et Rand (Аляска).

1956. *Sorex cinereus portencoi* Stroganov, Тр. Биол. ин-та Зап.-Сиб. ФАН СССР, 1 : 11.

Чукотка, Анадырь. Типы в ЗИН.

**Распространение.** Крайний Северо-восток России – от Чаунской губы до Чукотского п-ова, бассейн Анадыря от устья р. Белая до Анадырского лимана (Докучаев 1998). Возможно, на о-ва Святого Лаврентия обитает *S. leucogaster* (Иваницкая, Козловский 1985). Встречается в Канаде и США (Зайцев и др. 2014)

**Хромосомные наборы.** Кариотип описан для двух самцов (= *S. cinereus portencoi*) из популяции окрестностей пос. Лаврентия:  $2n = 60$ , числа плеч хромосом не указаны, аутосомы представлены главным образом убывающими по величине акроцентрическими хромосомами (28 пар) и одной парой субметацентрических, X-хромосома крупный субметацентрик,

Y-хромосома мелкий субметацентрик (Иваницкая, Козловский 1985, с. 950). Самки и дифференциальное окрашивание хромосом не исследованы. На представленном в статье фото кариотипа видно, что большинство «acrocentрических» хромосом имеют короткие плечики, которые могли бы быть интерпретированы как субтелоцентрические. Возможно, поэтому авторами не приведены числа плеч (NF) кариотипа.

Е. Ю. Иваницкая и А. И. Козловский (1985) предлагают рассматривать этих бурозубок в составе самостоятельного вида *S. ugunak* Anderson et Rand, 1945. Подвидовые формы нуждаются в уточнении их статуса (Зайцев и др. 2014).

#### **10. *Sorex leucogaster* Kuruda, 1933 – Бурозубка парамуширская**

Другие названия: бурозубка берингийская, paramushir shrew.

1930. *Sorex leucogaster* Kishida, Zool. Mag. Tokyo, 42: 373. Сахалинская обл., о-в Парамушир. Nom. nudum.

1967. *Sorex beringianus* Yudin, Изв. Сиб. отд. АН СССР, биол.-мед., 5, 1: 156. Сахалинская обл., о. Парамушир, р. Тухарка и р. Шумная. Тип в БСО.

Предполагается конспецифичность с *S. jacksoni* Hall et Gilmore Jong, 1982 с о. Лаврентия (Иваницкая, Козловский 1985).

**Распространение.** Обитает на о. Парамушир..

**Хромосомные наборы.**  $2n = 66$ , NF – не указано (= *S. beringianus*) представлены убывающими по величине акроцентрическими хромосомами и одной парой мелких субтелоцентрических хромосом. X-хромосома крупный субметацентрик, Y-хромосома мелкий субметацентрик (Иваницкая, Козловский 1985). Дифференциальное окрашивание хромосом не исследовано.

#### **11. *Sorex camtschatica* Yudin, 1972 – Бурозубка камчатская**

Другие названия: бурозубка трансарктическая, kamchatka shrew

1972. *Sorex cinereus camtschatica* Yudin, в кн.: Териология, Новосибирск: 48. Камчатская обл., Камчатский п-ов, Усть-Большерецкий р-н, бухта Камбальная. Тип в БСО.

**Распространение:** Ареал ограничен севером побережья Охотского моря и п-вом Камчатка (Докучаев 1990).

**Хромосомы.** Не исследованы.

По данным гена *cyt b* мт ДНК вид образует общую кладу с *S. jacksoni*, *S. portenkoi* и *S. ugunak* (Demboski, Cook 2003).

### **Группа «*mirabilis*»**

#### **12. *Sorex mirabilis* Ognev, 1937 – гигантская бурозубка**

Другие названия: уссурийская бурозубка, ussuri shrew.

1937. *Sorex mirabilis* Ognev, Бюл. МОИП, отд. биол., 46, 5: 268. Приморский край, Уссурийский р-н, р. Каменка (Охотина 1969). Тип в ЗММУ.

Подвиды: географическая изменчивость не исследована. Валидность *S. m. kutscheruki* Stroganov, 1956 – Бектан (Bektan), Северная Корея, под вопросом, так как подвид описан по одному экземпляру.

**Распространение.** Северо-восток Китая (Манчжурия), Приморский край, Северная Корея.

**Хромосомные наборы** этого вида впервые описаны для одного самца из заповедника «Кедровая падь» Приморского края:  $2n = 38$ , NFa = 62. Аутосомы: 13 пар мета-, субметацентрических и 5 пар акроцентрических хромосом. X-хромосома – крупный субтелоцентрик, Y-хромосома – очень мелкий субтелоцентрик (Иваницкая и др. 1986).

Другие сведения о хромосомном наборе вида отличаются по числу плеч хромосом – « $2n = 38$ , NFa = 60, X- A, Y- A», без указания точки отлова (Орлов, Булатова 1983). По-видимому, эти характеристики являются предварительными данными Е. Ю. Иваницкой, которые были опубликованы ею в более поздней работе (Иваницкая и др. 1986) и, поэтому, их не стоит рассматривать как основание для описания изменчивости кариотипа гигантской бурозубки. Данные о кариотипе вида базируются на исследовании хромосом всего лишь одного самца.

## Заключение

Хромосомные исследования бурозубковых из родов *Crocidura* и *Sorex* Дальнего Востока России, обитающих от Чукотки до юга Приморского края позволили уточнить их таксономическое положение. Особенности кариотипа подтверждают видовую самостоятельность *S. isodon*, *S. tundrensis* и *S. gracilimus*. В ранг вида возведён *S. jacksoni* (= *S. ugyunak*). Эти изменения привели к пересмотру распространения видов. Так было показано, что в фауне Палеарктики отсутствуют *S. arcticus* и *S. cinereus*, а виды *S. jacksoni* и *S. tundrensis* являются амфиберингийскими. Для последнего описан хромосомный полиморфизм, сопряжённый с центрическими слияниями хромосом. Возможно, этот вид имеет хромосомные расы. Почти для всех кариологически исследованных представителей видов из дальневосточных популяций нет данных о дифференциально окрашенных хромосомах, что не позволяет провести нумерацию пар хромосом и сравнение кариотипов в разных популяциях (если таковые имеются). Для камчатской бурозубки *S. camtschatica* кариотип все еще не описан. Число исследованных землероек и число популяций у некоторых видов слишком мало, чтобы говорить о наличии внутри- и межпопуляционной кариотипической изменчивости.

Анализ хромосомных характеристик позволил показать пути расселения видов из Палеарктики в Неарктику и обратно в межледниковые периоды (Иваницкая 1989б). Однако в 1990-х гг. кариологические исследования были прекращены и не возобновлялись до настоящего времени. В этот период М. В. Охотиной по морфологическим характеристикам были выделены новые подвиды бурозубок на территории Дальнего Востока России. Прекращение исследований морфологической изменчивости бурозубок оставило некоторые подвиды без описания (nom. nudum). Кариотипы белозубых землероек *Crocidura*, распространенных на Дальнем Востоке России и сопредельных территориях, в этот период не изучались. Рассмотрение хромосом белозубок на небольшом материале позволили описать кариотип для *C. lasiura* и выявить изменчивость морфологии одной пары аутосом у некоторых видов этого рода, а для *C. shantungensis* выявить изменчивость морфологии и размеров Y-хромосомы. Однако, как и в случае рода *Sorex*, исследования выполнены на небольшом материале и малом числе выборок. Поэтому изучение хромосом видов этого рода также нуждаются в продолжении и развитии. При этом кариологические исследования необходимо совмещать с морфологическими и молекулярно-генетическими.

## Финансирование

Работа выполнена в рамках государственного задания Министерства науки и высшего образования Российской Федерации (тема № 124012200182-1).

## Литература (References)

- Анискин В. М. 1987. Кариологическая характеристика и филогенетические связи некоторых видов бурозубок рода *Sorex* комплекса *araneus-arcticus* (Insectivora, Soricidae) // *Зоологический журнал*. Т. 66. Вып. 1. С. 119–123. (Aniskin V. M. 1987. [Karyological characteristics and phylogenetic relations of some common shrew species of the *araneus-arcticus* complex in the genus *Sorex* (Insectivora, Soricidae)]. *Zoologicheskij Zhurnal* 66: 119–124. [In Russian])
- Анискин В. М., Волобуев В. Т. 1980. Хромосомный полиморфизм сибирской популяции землероек *araneus-arcticus* (Insectivora, Soricidae). II. Саянская популяция арктической землеройки *Sorex arctirus* Kerr (1792) // *Генетика* Т. 16. С. 2171–2175. (Aniskin V. M., Volobouev V. T. 1980. [Chromosomal polymorphism in Siberian populations of the shrews of *araneus-arcticus* complex (Insectivora, Soricidae). II. Sayan population of Arctic shrew *Sorex arctirus* Kerr (1792)]. *Genetika* 16: 2171–2175. [In Russian])

- Банникова А. А., Лебедев В. С.** 2012. Отряд Eulipotyphla. В кн.: Павлинов И. Я., Лисовский А. А. (ред.). Млекопитающие России: Систематико-географический справочник (Сборник трудов Зоологического музея МГУ. Т. 52). – М.: Т-во научн. изданий КМК. С. 25–72. (**Bannikova A. A., Lebedev V. S.** 2012. [Order Eulipotyphla]. In: Pavlinov I. Ya., Lissovsky A. A. (Eds). The Mammals of Russia: A taxonomic and Geographic Reference (Archive of the Zoological Museum of MSU. Vol. 52). M.: KMK Sci Press, pp. 25–72. [In Russian])
- Долгов В. А.** 1985. Бурозубки Старого Света. – Москва: Московский государственный Университет. 220 с. (**Dolgov V. A.** [Shrews of Old World]. Moscow: Moscow State University, 220 pp. [In Russian])
- Докучаев Н. Е.** 1990. Экология бурозубок Северо-Восточной Азии. – М.: Наука, 160 с. (**Dokuchaev N. E.** 1990. Ecology of shrews in Northeast Asia. M.: Nauka, 160 pp. [In Russian])
- Зайцев М. В., Войта Л. Л., Шефтель Б. И.** 2014. Млекопитающие фауны России и сопредельных территорий. Насекомоядные. – Санкт-Петербург: Наука. 391 с. (**Zaytsev M. V., Voyta L. L., Sheftel B. I.** 2014. [The mammals of Russia and adjacent territories. Insectivores]. St. Petersburg: Nauka, 391 pp. [In Russian])
- Иваницкая Е. Ю.** 1985. Таксономический и цитогенетический анализ трансберингийских связей землероек-бурозубок (*Sorex: Insectivora*) и пищух (*Ochotona: Lagomorpha*): дис. ... канд. биол. наук: 03.00.08. – М. 258 с. (**Ivanitskaya E. Yu.** 1985. [Taxonomic and cytogenetic analysis of Transberingian relationships between shrews (*Sorex: Insectivora*) and pikas (*Ochotona: Lagomorpha*)] dis. ...cand. biol. Sciences: 03.00.08, 258 pp. [In Russian])
- Иваницкая Е. Ю.** 1989а. Структурный гетерохроматин и ядрышкообразующие районы в кариотипах некоторых землероек (*Soricidae, Insectivora*) // *Генетика*. Т. 25. № 7. С. 1188–1198. (**Ivanitskaya E. Yu.** 1989a. [Constitutive heterochromatin and nucleolar organizer regions in karyotypes of some shrews (*Soricidae, Insectivora*). *Genetika* 25(7): 1188–1198. [In Russian])
- Иваницкая Е. Ю.** 1989b. Опыт применения цитогенетических данных в решении проблем исторической зоогеографии: внутриконтинентальные и межконтинентальные связи пищух (*Ochotona: Lagomorpha*) и землероек-бурозубок (*Sorex: Insectivora*). В кн.: Крюков А. П. (ред.) Современные подходы к изучению изменчивости. – Владивосток: ДВО АН СССР. С. 74–91. (**Ivanitskaya E. Yu.** 1989b. [Experience of using cytogenetic data in solving problems of historical zoogeography: intracontinental and intercontinental connections of pikas (*Ochotona: Lagomorpha*) and shrews (*Sorex: Insectivora*)]. In: Kryukov A. P. (Ed.) Modern approaches to the study of variability. Vladivostok: Far Eastern Branch of the USSR Academy of Sciences, pp. 74–91. [In Russian])
- Иваницкая Е. Ю., Козловский А. И.** 1983. Кариологические доказательства отсутствия в Палеарктике арктической бурозубки (*Sorex arcticus*) // *Зоологический журнал*. Т. 62. № 3. С. 399–408. (**Ivanitskaya E. Yu., Kozlovsky A. I.** 1983. [The karyological evidence of absence of the Arctic shrew (*Sorex arcticus*) in Palaearctics]. *Zoologicheskij Zhurnal* 62(3): 399–408. [In Russian])
- Иваницкая Е. Ю., Козловский А. И.** 1985. Кариотипы палеарктических землероек-бурозубок подрода *Otiosorex* с комментариями по систематике и филогении группы «*cinereus*» // *Зоологический журнал*. Т. 64. № 6. С. 950–953. (**Ivanitskaya E. Yu., Kozlovsky A. I.** 1985. [Karyotypes of Palearctic shrews of the subgenus *Otiosorex* with comments on taxonomy and phylogeny of the group «*cinereus*»]. *Zoologicheskij Zhurnal* 64(6): 950–953. [In Russian])
- 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. № 8. С. 1228–1236. (**Ivanitskaya E. Yu., Kozlovsky A. I., Orlov V. N., Kovalskaya Yu. M., Baskevich M. I.** 1986. [New data on karyotypes of shrews (*Sorex, Soricidae, Insectivora*) in fauna of the USSR]. *Zoologicheskij Zhurnal* 65(8): 1228–1236. [In Russian])
- Иваницкая Е. Ю., Малыгин Ю. М.** 1985. Хромосомные наборы насекомоядных млекопитающих Монголии // *Бюллетень Московского общества испытателей природы. Отдел биологический* Т. 90 № 2. С. 15–23. (**Ivanitskaya E. Yu., Malygin V. M.** 1985. [Chromosome complements of insectivorous mammals from Mongolia]. *Bulletin of the Moscow Society of Natural History, biological series* 90 (2): 15–23. [In Russian])
- Картавецва И. В., Степанова А. И.** 2023. Новые данные о северной границе ареала и описание хромосомного набора уссурийской белозубки (*Crocidura lasiura, Soricidae, Lipotyphla*) // *Зоологический журнал*. Т. 102. № 5. С. 581–586. <https://doi.org/10.31857/S0044513423030091> (**Kartavtseva I. V., Stepanova A. I.** 2023. New Data on the Northern Limit of the Range and the

- Chromosomal Set of the Ussuri White-Toothed Shrew (*Crocidura lasiura*, Soricidae, Lipotyphla)]. *Biology Bulletin* 50(9): 2400–2404. <https://doi.org/10.1134/S1062359023090145>)
- Козловский А. И.** 1971. Кариотипы и систематика некоторых популяций землероек, обычно относимых к арктической бурозубке, *Sorex arcticus* (Insectivora, Soricidae) // *Зоологический журнал* Т. 50. № 5. С. 756–762. (**Kozlovsky A. I.** 1971. [Karyotypes and systematics of some populations of shrews usually classified within *Sorex arcticus* (Insectivora, Soricidae)]. *Zoologicheskij Zhurnal* 50(5): 756–762. [In Russian])
- Козловский А. И., Орлов В. Н.** 1971. Кариологическое доказательство видовой самостоятельности *Sorex isodon* Turov (Soricidae, Insectivora) // *Зоологический журнал*. Т. 5. № 9. С. 1056–1062. (**Kozlovsky A. I., Orlov V. N.** 1971. [Karyological evidence for species independence of *Sorex isodon* Turov (Soricidae, Insectivora)]. *Zoologicheskij Zhurnal* 50(9): 1056–1062. [In Russian])
- Козловский А. И.** 1973а. Соматические хромосомы двух видов землероек-бурозубок Кавказа // *Зоологический журнал*. Т. 52. № 5. С. 571–576. (**Kozlovsky A. I.** 1973а. [Somatic chromosomes of two species of shrews of the Caucasus]. *Zoologicheskij Zhurnal* 52(5): 571–576. [In Russian])
- Козловский А. И.** 1973б. Результаты кариологического обследования аллопатрических форм малой бурозубки (*Sorex minutus*) // *Зоологический журнал*. Т. 52. № 3. С. 390–398. (**Kozlovsky A. I.** 1973б. [Results of a karyological examination of allopatric forms of the small shrew (*Sorex minutus*)]. *Zoologicheskij Zhurnal* 52(3): 390–398. [In Russian])
- Козловский А. И., Иваницкая Е. Ю.** 1983. Первое сообщение о перестройке в кариотипе средней бурозубки. В кн.: Популяционная изменчивость вида и проблемы охраны генофонда млекопитающих. – Москва: ВТО АН СССР. С. 90–91. (**Kozlovsky A. I., Ivanitskaya E. Yu.** 1983. [The first report of a rearrangement in the karyotype of the common shrew]. In: [Population variability of the species and problems of protecting the gene pool of mammals]. Moscow: Akademia Nauk SSSR, pp. 90–91. [In Russian])
- Крал Б., Иваницкая Е. М.** 1973. История становления ареалов некоторых групп землероек рода *Sorex*. В кн.: Берингийская суша и ее значение для развития голарктических флор и фаун в кайнозой. – Хабаровск. С. 126–129. (**Kral B., Ivanitskaya E. M.** 1973. [History of the formation of the habitats of some groups of shrews of the genus *Sorex*]. In: [Beringian land and its significance for the development of Holarctic floras and faunas in the Cenozoic]. Khabarovsk, pp. 126–129. [In Russian])
- Нестеренко В. А.** 1999. Насекомоядные юга Дальнего Востока и их сообщества. – Владивосток: Дальнаука. 172 с. (**Nesterenko V. A.** 1999. [Insectivores of the south of the Far East and their communities]. Vladivostok: Dalnauka, 172 pp. [In Russian])
- Орлов В. Н., Булатова Н. Ш.** 1983. Сравнительная цитогенетика и кариосистематика млекопитающих. – М.: Наука. 405 с. (**Orlov V. N., Bulatova N. Sh.** 1983. [Mammalian comparative cytogenetics and karyosystematics]. Moscow: Nauka, 405 pp. [In Russian])
- Орлов В. Н., Козловский А. И.** 1971. Обзор хромосомных наборов землероек рода *Sorex*. // *Вестник Московского университета, Биология и почвоведение* № 2. С. 12–16. [**Orlov V. N., Kozlovsky A. I.** 1971. A synopsis of chromosome complements of shrews of the genus *Sorex*. *Vestnik Moskovskogo Universiteta, Biologia i Pochvovedenie* (2): 12–16. [In Russian])
- Орлов В. Н., Ляпунова Е. А., Баскевич М. И., Картавецова И. В., Малыгин В. М., Булатова Н. Ш.** 2023. Цитогенетика млекопитающих и ее вклад в разработку хромосомных диагнозов и системы видов // *Зоологический журнал*. Т. 102. № 4. С. 386–407. <https://doi.org/10.31857/S0044513423040104> [**Orlov V. N., Lyapunova E. A., Baskevich M. I., Kartavtseva I. V., Malygin V. M., Bulatova N. Sh.** 2023. Mammalian cytogenetics and its contribution to the development of chromosomal diagnoses and the species system, *Biology Bulletin* 50(9): 2333–2353. <https://doi.org/10.1134/S1062359023090273>)
- Охотина М. В.** 1969. Некоторые данные по экологии *Sorex (Ognevia) mirabilis* Ognev, 1937 // *Acta Theriologica*. Т. 14. № 20. С. 273–284. (**Okhotina M. V.** 1969. Some data on ecology of *Sorex (Ognevia) mirabilis* Ognev, 1937). *Acta Theriologica* 14 (20): 273–284. [In Russian])
- Охотина М. В.** 1983. Таксономическая ревизия *Sorex arcticus* Kerr, 1792 (Soricidae, Insectivora) // *Зоологический журнал*. Т. 62. № 3. С. 409–417. (**Okhotina M. V.** 1983. [Taxonomic revision of *Sorex arcticus* Kerr 1792 (Soricidae, Insectivora)]. *Zoologicheskij Zhurnal* 62(3): 409–417. [In Russian])
- Охотина М. В.** 1984а. Отряд насекомоядные. В кн.: Млекопитающие Зейского заповедника. – Владивосток: ДВНЦ АН СССР. С. 24–36. (**Okhotina M. V.** 1984а. [Insectivore order]. In [Mammals of the Zeya Nature Reserve]. Vladivostok: Far Eastern Scientific Center of the USSR Academy of Sciences, pp. 24–36. [In Russian])

- Охотина М. В.** 1984b. Отряд Insectivora – Насекомоядные. В кн.: В. Г. Кривошеев (ред.). Наземные млекопитающие Дальнего Востока СССР: Определитель. – Москва: Наука. С. 31–72. (**Okhotina M. V.** 1984b. [Order Insectivora – Insectivores]. In: V. G. Krivosheev (Ed.). [Terrestrial mammals of the Far East of the USSR: Key]. Moscow: Nauka, pp. 31–72. [In Russian])
- Охотина М. В.** 1993. Подвидовая таксономическая ревизия дальневосточных бурозубок (Insectivora, *Sorex*) с описанием новых подвидов // *Труды Зоологического института АН СССР*. Т. 243. С. 58–71. (**Okhotina M. V.** 1993. [Subspecies taxonomic revision of the Eastern shrews (Insectivora, *Sorex*) with a description of new subspecies]. *Proceedings of the Zoological Institute of the USSR Academy of Sciences* 243: 58–71. [In Russian])
- Павлинов И. Я., Россолимо О. Л.** 1987. Систематика млекопитающих СССР. – Москва: Изд-во Московского университета. 253 с. (**Pavlinov I. Ya., Rossolimo O. L.** 1987. [Taxonomy of mammals of the USSR]. Moscow: Moscow State University, 253 pp. [In Russian])
- Юдин Б. С.** 1989. Насекомоядные млекопитающие Сибири. – Новосибирск: Наука. 360 с. (**Yudin B. S.** 1989. [Insectivorous Mammals of Siberia]. Novosibirsk: Nauka, 360 pp. [In Russian])
- Abe H., Ishii N., Kaneko Y., Maeda K., Miura S., Yoneda M.** 1994. A Pictorial Guide to the Mammals in Japan. Tokyo: Tokai University Press, 195 pp. [in Japanese]
- Bannikova A. A., Chernetskaya D., Raspopova A., Alexandrov D., Fang Y., Dokuchaev N., Sheftel B., Lebedev V.** 2018. Evolutionary history of the genus *Sorex* (Soricidae, Eulipotyphla) as inferred from multigene data. *Zoologica Scripta* 47(5): 518–538.
- Bannikova A. A., Dokuchaev N. E., Yudina E. V., Bobretzov A. V., Sheftel B. I., Lebedev V. S.** 2010. Holarctic phylogeography of the Tundra shrew (*Sorex tundrensis*) based on mitochondrial genes. *Biological Journal of the Linnean Society* 101 (3): 721–746.
- Biltueva L. S., Perelman P. L., Polyakov A. V., Zima J., Dannelid E., Borodin P. M., Grafodatsky A. S.** 2000. Comparative chromosome analysis in three *Sorex* species: *S. raddei*, *S. minutus* and *S. caecutiens* *Acta Theriologica* 45(Suppl. 1): 119–213. <https://doi.org/10.4098/AT.arch.00-67>
- Burgin C., He K., Haslauer R., Sheftel B., Jenkins P., Ruedi M., Hintsche S., Motokawa M., Hinckley A., Hutterer R.** 2018. Family Soricidae (Shrews). In: Wilson D. E., and Mittermeier, R. A. (Eds). Handbook of the Mammals of the World. Insectivores. Sloths and Colugos. Barcelona: Lynx Edicions (8), pp. 332–551.
- Corbet G. B.** 1978. The mammals of the Palaearctic region: A taxonomic review. London: British Museum of Natural History, 314 pp.
- Dannelid E.** 1991. The genus *Sorex* (Mammalia, Soricidae) – distribution and evolutionary aspects of Eurasian species. *Mammal Review* 21(1): 1–20. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2907.1991.tb00284.x>
- Demboski J. R., Cook J. A.** 2003. Phylogenetic diversification within the *Sorex cinereus* group (Soricidae). *Journal of Mammalogy* 84(1):144–158.
- Fedyk S., Ivanitskaya E. Yu.** 1972. Chromosomes of Siberian shrews. *Acta Theriologica* 17(36): 475–492.
- Fredga K.** 1968. Chromosomes of the masked shrew (*Sorex caecutiens* Laxmann). *Hereditas* 60(1/2): 269–271.
- Fredga K.** 1978. Taiganäbbmusen *Sorex isodon funnen* i Sverige. *Fauna och Flora* 73(2): 79–88.
- Halkka O., Skaren U., Halkka L.** 1970. The karyotypes of *Sorex isodon* Turov and *S. minutissimus*. *Zimm. Annates Academiae Scientiarum Fennicae, series A, IV Biologica* 161: 1–5.
- Halkka L., Halkka O.** 1974. Karyotype Q- and G-banding in three species of the genus *Sorex*. *Hereditas* 78(2): 314.
- Hoffmann R. S.** 1987. A review of the systematics and distribution of Chinese red-toothed shrews (Mammalia: Soricinae). *Acta Theriologica Sinica* 7(2): 100–139.
- Hope A. G., Speer K. A., Demboski J. R., Talbot S. L., Cook J. A.** 2012. A climate for speciation: rapid spatial diversification within the *Sorex cinereus* complex of shrews. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 64(3): 671–684.
- Hutterer R.** 1979. Verbreitung und Systematik von *Sorex minutus* Linnaeus, 1766 (Insectivora; Soricidae) in Nepal-Himalaya und angrenzenden Gebieten. *Zeitschrift für Säugetierkunde* 44(1): 65–80.
- Hutterer R.** 1993. Order Insectivora. In: D. E. Wilson and D. M. Reeder (Eds.) Mammal Species of the World. A Taxonomic and Geographic Reference, 2nd ed. Washington: Smithsonian Institution Press. pp. 69–130.
- Hutterer R.** 2005. Order Soricomorpha. In: D. E. Wilson and D. M. Reeder (Eds). Mammal Species of the World: a Taxonomic and Geographic Reference, 3rd ed. Baltimore: The Johns Hopkins University Press, pp. 220–311.



- Hutterer R., Zaitsev M. V.** 2004. Cases of homonymy in some Palearctic and Nearctic taxa of the genus *Sorex* L. (Mammalia, Soricidae). *Mammal Study* 29(1): 89–91. <https://doi.org/10.3106/mammalstudy.29.89>
- Iwasa M. A., Ohdachi S., Han S.-H., Oh H.-S., Abe H., Suzuki H.** 2001. Karyotype and RFLP of nuclear rDNA of *Crocidura* sp. on Cheju Island, South Korea (Mammalia, Insectivora). *Mammalia* 65(4): 451–459. <https://doi.org/10.1515/mamm.2001.65.4.451>
- Ivanitskaya E. Y.** 1994. Comparative cytogenetics and systematics of *Sorex*: A cladistic approach. In: J. F. Merritt, G. L. Kirkland, R. K. Rose (Eds.), *Advances in the Biology of Shrews*. Pittsburgh, PA: Carnegie Museum of Natural History, Special Publication 18, pp. 313–323.
- Junge J. A., Hoffmann R. S., Debry R. W.** 1983. Relationships within the Holarctic *Sorex arcticus*-*Sorex tundrensis* species complex. *Acta Theriologica* 28(21): 339–350. <https://doi.org/10.4098/AT.ARCH.83-29>
- Kartavtseva I. V., Park I.-S. Y.** 2010. Y chromosome peculiarities and chromosomal G- and C-staining in *Crocidura shantungensis* (Insectivora, Soricidae). *Comparative Cytogenetics* 4(1): 67–71. <https://doi.org/10.3897/compcytogen.v4i1.22>
- Kral B., Radjabli S. I.** 1976. Karyotypes and G-bands of western Siberian shrew *Sorex arcticus* and *S. araneus* (Soricidae, Insectivora). *Zoologické Listy* 25(4): 327–334.
- Lukáčová L., Zima J., Volobouev V. T.** 1996. Karyotypic variation in *Sorex tundrensis* (Soricidae, Insectivora). *Hereditas* 125(2–3): 233–238. <https://doi.org/10.1111/j.1601-5223.1996.00233.x>
- Meylan A., Hawser J.** 1991. The karyotype of the North American *Sorex tundrensis* (Mammalia, Insectivora). *Mémoires de la Société Vaudoise des Sciences Naturelles* 19(1): 125. <https://doi.org/10.5169/seals-260084>
- Obara Y.** 1988. Speciation and karyological differentiation of the family Soricidae, Insectivora. Honyurui Kagaku. *Mammalian Science* 28(1): 31–41. [In Japanese]
- Ohdachi S., Dokuchaev N. E., Hasegawa M., Masuda R.** 2001. Intraspecific phylogeny and geographical variation of six species of northeastern Asiatic *Sorex* shrews based on the mitochondrial cytochrome b sequences. *Molecular Ecology* 10(9): 2199–2213. <https://doi.org/10.1046/j.1365-294X.2001.01359.x>
- Ohdachi S. D., Hasegawa M., Iwasa M. A., Vogel P., Oshida T., Lin L. K., Abe H.** 2006. Molecular phylogenetics of soricid shrews (Mammalia) based on mitochondrial cytochrome b gene sequences: with special reference to the Soricinae. *Journal of Zoology* 270(1): 177–191. <https://doi.org/10.1111/j.1469-7998.2006.00125.x>
- Ohdachi S. D., Kawahara A.** 2009. *Sorex minutissimus* Zimmermann, 1780. In: Ohdachi S. D., Ishibashi Y., Iwasa M. A., Saitoh T. (Eds.) *The Wild Mammals of Japan*. Kyoto: Shoukadoh Book Sellers and the Mammalogical Society of Japan. pp. 2–3.
- Ohdachi S., Masuda R., Abe H., Adachi J., Dokuchaev N. E., Haukisalmi V., Yoshida M. C.** 1997. Phylogeny of Eurasian soricine shrews (Insectivora, Mammalia) inferred from the mitochondrial cytochrome b gene sequences. *Zoological Science* 14(3): 527–532.
- Rausch V. R., Rausch R. L.** 1993. Karyotypic characteristics of *Sorex tundrensis* Merriam (Mammalia: Soricidae), a Nearctic species of the *S. araneus*-group. *Proceedings of the Biological Society of Washington* 106: 410–416.
- Skarén U., Halkka O.** 1966. The karyotype of *Sorex caecutiens* Laxmann. *Hereditas* 54(3): 376–378. <https://doi.org/10.1111/j.1601-5223.1966.tb02028.x>
- Tada T., Obara Y.** 1988. Karyological relationships among four species and subspecies of *Sorex* revealed by differential staining techniques. *Journal of the Mammalogical Society of Japan* 13(1): 21–31.
- Takagi N., Fujimaki Y.** 1966. Chromosomes of *Sorex shinto saevus* Thomas and *Sorex unguiculatus* Dobson. *Japanese journal of Genetics* 41(2): 109–113. <https://doi.org/10.1266/jjg.41.109>
- Tatsuo O., Ohdachi S., Han S.-H., Masuda R.** 2005. A note on karyotypes of *Sorex caecutiens* (Mammalia, Insectivora) from Cheju Island, Korea. *Caryologia* 58(1): 52–55. <https://doi.org/10.1080/00087114.2005.10589432>
- Tsuchiya K.** 1984. Number and morphology of insectivoran chromosomes. In: Kondo K. (Ed.), *Sunkusu*. Tokyo: Gakkai Shuppan Ctr, pp. 51–67. [In Japanese]
- Tsuchiya K.** 1985. The chromosomes of Insectivora. In: Oda S., Kitoh J., Ota K., Isomura G. (Eds.). *Biology of the laboratory shrews*. Tokyo: Japanese Scientific Societies Press, pp. 52–67. [In Japanese]
- Tsuchiya K.** 1987. Cytological and biochemical studies of Insectivora in Tsushima Island. In: *Nature of Tsushima, Tsushima Natural Resource Research Report*. Nagasaki: Nagasaki Prefecture, pp. 111–124. [In Japanese]

- Volobouev V. T.** 1983. Les types de polymorphisme chromosomique et leur role evolutif chez les mammifères (Insectivora, Rodentia et Carnivora). *These de doctoral d'Etat, Université de Paris* 6.
- Volobouev V. T.** 1989. Phylogenetic relationships the *Sorex araneus-arcticus* species complex (Insectivora, Soricidae) based on high-resolution chromosome analysis. *Journal of Heredity* 80(4): 284–290. <https://doi.org/10.1093/oxfordjournals.jhered.a110855>
- Won C–M., Smith K. G.** 1999. History and current status of mammals of the Korean Peninsula. *Mammal Review* 29(1): 3–33. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2907.1999.00034>.
- Yosida T. H.** 1982. Cytogenetical studies on Insectivora. II. Geographical variation of chromosomes in the house shrew, *Suncus murinus* (Soricidae), in East, Southeast and Southwest Asia, with a note on the karyotype evolution and distribution. *The Japanese Journal of Genetics* 57(2): 101–111. <https://doi.org/10.1266/jjg.57.101>
- Zima J., Lukáčová L., Macholán M.** 1998. Chromosomal evolution in shrews. In: Wojcik, J. M., Wolsan, M. (Eds). *Evolution of Shrews*. Białowieża: Mammal Research Institute, Polish Academy of Sciences, pp. 175–218.
- Zima J., Král B.** 1984: Karyotypes of European mammals I. *Acta scientiarum naturalium Academiae scientiarum Bohemoslovacae, Brno* 18(7): 1–51.