

УДК 599.363

ТЕРИОЛОГІЧЕСКИЕ КОЛЛЕКЦИИ И ВОПРОСЫ МОРФОЛОГИЧЕСКОЙ ДИАГНОСТИКИ БЕЛОЗУБОК РОДА *CROCIDURA*

Николай ТОВПИНЕЦЬ

ГУ «Кримський республіканський лабораторний Центр госсанепидслужби України»,
ул. Набережная, 67, Симферополь, 95034, АР Крым
E-mail: niko_tovp@mail.ru

Териологические коллекции и вопросы морфологической диагностики белозубок рода *Crocidura*. — Товпинец Н. — В статье рассмотрены вопросы диагностики двух видов белозубок *Crocidura*. Показаны отличия основных экстерьерных признаков *C. leucodon* и *C. suaveolens* — окраски разных частей тела и их линейных размеров. В частности на большом сравнительном материале в пределах ареалов двух видов показано, что длина тела *C. leucodon* достоверно превышает эти параметры для *C. suaveolens*: $71,2 \pm 4,24$ и $60,9 \pm 5,9$ мм соответственно, $t = 13,6$; $p > 0,0000$. На таком же уровне отличается и длина задней ступни — более крупная у белобрюхой, мельче — у малой белозубки. Также рассмотрены качественные признаки черепа и нижних челюстей. Выявлено 7 краиальных и 1 мандибулярный признаки, позволяющие проводить диагностику на уровне не менее 99 %, как по реентным (коллекции, костный материал из погадок), так и ископаемым материалам. Наиболее информативными признаками являются форма скулового отростка, форма жевательной поверхности премоляра P^4 , положение резцового отверстия относительно переднего края I^2 и форма бугорков на венечном отростке нижней челюсти.

Ключевые слова: морфологическая диагностика, белозубки, *Crocidura*.

Theriological collections and aspects of morphological diagnostics of white-toothed shrews, genus *Crocidura*. — Tovpinets N. — Aspects of morphological diagnostics of two white-toothed shrews *Crocidura* are analysed here. *C. leucodon* and *C. suaveolens* differ from each other in the main characteristics of external appearance, coloration and linear measurements. Extensive comparative material within the distribution ranges of both species shows that the body length (in mm) of *C. leucodon* is significantly greater than that of *C. suaveolens*: correspondingly, 71.2 ± 4.24 and 60.9 ± 5.9 , $t = 13.6$; $p < 0.0000$. Also the foot length is significantly greater in *C. leucodon* (the same level of significance). Seven qualitative traits of skull and one trait of mandibles are diagnostic for both modern (collections and pellets) and fossil materials (99 % level of significance). The most informative characteristics are the shape of zygomatic process, shape of occlusal surface of P^4 , position of incisive foramen in relation to the anterior margin of I^2 and the shape of protuberance on the coronoid process of the mandible.

Key words: morphological diagnostics, white-toothed shrews, *Crocidura*.

Введение

Териологическая коллекция в любом музее представляет собой огромную научную и культурную ценность. Для зоологов систематиков многочисленные сборы тушек и особенно черепов животных служат мощной фактологической базой для построения филогенетических деревьев, разработки современных диагностических таблиц и т.д.

К тому же, на современном этапе развития исследовательских методов, зоологические коллекции являются ценным источником образцов для молекулярно-генетических исследований, так как включают обычно большое количество экземпляров многих видов из различных географических областей. Но на практике при исследовании коллекций в музеях университетов, краеведческих музеев и др., применение этих методов маловозможно в силу их трудоемкости и дороговизны.

В связи с этим подавляющее количество хранящихся краиальных сборов наиболее пригодны для разработки именно морфологических признаков для диагностики видов. Вопросы разработки надежных морфологических признаков для диагностики видов по материалам коллекций в настоящее время особенно актуальны, и, прежде всего, касаются видов-двойников и трудно диагностируемых видов. Например, для пары видов «обыкновенных» полевок, таксономический статус которых однозначно установлен по электрофоретической подвижности фракций гемоглобина, оказалось, что морфологические критерии для различия обыкновенной и восточноевропейской полевок, опубликованные ранее, не вполне пригодны для их диагностики. К тому же «...особую проблему составляют музейные коллекции по видам-двойникам, наиболее надежно разделяемым по субклеточным структурам...», «...пример — многотысячные сборы по надвиду обыкновенной полевки *Microtus arvalis* s. lato, хранящиеся во многих музеях без уточненного определения. Очевидно, нужна специальная целевая исследовательская программа по поиску надежных морфологических критериев для различения подобных видов...» (Россолимо, 1995: с. 6) (курсив мой — Н. Т.).

Не являются исключением сборы землероек-белозубок, хранящиеся в университетских музеях, в коллекциях других заведений нашей страны. Диагностические признаки экстерьера, количественные характеристики краиальных структур, опубликованные ранее, часто у исследователей белозубок вызывают больше вопросов, чем дают ответов. Учитываю роль белозубок в экосистемах, в частности в носительстве ряда природно-очаговых зоонозов (Тихенко и др., 2001; Наглов и др., 2006), очевидно, что существует необходимость разработки таких морфологических критериев диагностики малой и белобрюхой белозубок, которые могли бы на любом сравниваемом материале давать четкие и однозначные определения. Исследованию именно таких признаков и посвящено настоящее сообщение.

История вопроса и методологические подходы

Вопросы диагностики двух наиболее распространенных видов белозубок Европы по экстерьерным признакам и окраске тела рассматривались, практически начиная с момента их описания и, особенно во второй половине XX века (Долгов, 1974; Темботова, 1986; Емельянов, Жежерин, 1990; Зайцев, 1987; 1990; 1991; Richter, 1963 а–с; 1964; 1970; Buchalczyk, 1969; Kahmann, Vesmanis, 1974). Беглый анализ доступных источников показывает, что за этот период было опубликовано не менее 700 работ, так или иначе затрагивающих вопросы видовой диагностики и внутривидовой таксономии двух белозубок — *C. leucodon* и *C. suaveolens*.

Диагностика малой и белобрюхой белозубки всегда вызывала определенные затруднения, особенно на территориях совместного обитания. К тому же, как оказалось в дальнейшем, долго считавшийся монотипическим вид *C. suaveolens* включает в себя близкие виды: *C. russula* (Hermann, 1780), заселяющая западное Средиземноморье и Северную Африку (Richter, 1963 а.б.с.; Sarà, Vogel., 1996), длиннохвостую белозубку *C. güldenstaedti* Pall. обитающую на юге Европы в пределах островов Эгейского моря и Крита, Турции и на Кавказе и *C. sibirica* Dukelsky, 1930 распространенной на Алтае и Западной Сибири. Трудность диагностики этих видов была связана с тем, что все они имеют сходный хромосомный набор: $2n = 40$.

Подробный анализ внутривидовой таксономии белозубок группы «*suaveolens*» дан у М. Зайцева (Зайцев, 1991), С. Дюбэ и др. (Dubey et al., 2007), в целом по белозубкам Палеарктики — у Г. Рихтера (Richter, 1970). Таксономия белобрюхой белозубки также в дальнейшем была пересмотрена, и на «перефирии» ареала в Западной Европе и Азиатско-Сибирском регионах из группы «*leucodon*» в самостоятельные виды выведены *C. sicula* Miller, 1900, обитающая на островах Средиземного моря; *C. pergrisea* Miller, 1913, заселяющая горные массивы от Закавказья до Пакистана, и *C. lasiura* Dobson, 1890 — самая крупная белозубка Сев. Евразии, распространенная в Приморье и в С-В. Китае. Основанием для выведения указанных таксонов в ранг самостоятельных видов во всех случаях послужили результаты кариологического, цитогенетического, отчасти морфометрического и краиологического сравнительного анализа.

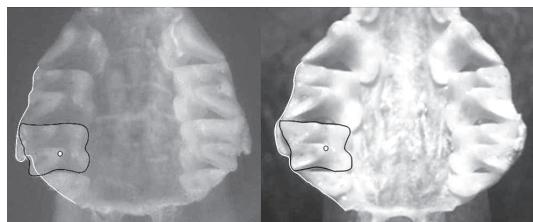


Рис. 1. Характер проявления одного из надежных диагностических признаков (признак A, вид снизу) для различения двух видов:

C. suaveolens (слева) и *C. leucodon* (справа).

Белой линией обозначены обводы ростральной части черепа в области верхнего зубного ряда, черная линия — контуры M^2 . Белая точка обозначает внутреннюю вершину мезостиля, наиболее подверженную стиранию (фото автора).

Малая и белобрюхая белозубки широко распространены по всей территории Украины (Абеленцев та ін., 1956; Гуреев, 1979; Загороднюк та ін., 1997; Загороднюк, 1999). На большей части своего ареала оба вида часто обитают совместно, занимая одни и те же биотопы. Несмотря на большое количество специальных исследований, посвященных данной паре видов, проблема морфологической диагностики малой и белобрюхой белозубок, по-прежнему еще далека от окончательного разрешения.

Известно, что в качестве признаков, пригодных для диагностики, могут выступать различные функциональные структуры черепа, сформированные в процессе онтогенеза особи как следствие реализации индивидуального цитогенетического потенциала (Шишгин, 1984а). Такими структурами могут быть различные швы (*sutura*), отверстия (*foramen*), «окна» (*fenestra*), бугорки (*sulcus*), структуры элементов зубного ряда, как верхнего, так и нижнего.

В подавляющем количестве случаев на практике используются количественные характеристики, усредненные выборочные показатели которых и выступают в качестве диагностического признака того или иного вида. Преобладающими признаками общепринято считать линейные промеры, как экстерьера особи, так и краиальных ее структур. Часто для диагностики видов прибегают к различным индексам, являющимся отношением какого-либо проме-ра к базовому размеру: длине тела или кондилобазальной длине черепа. Такие признаки принято называть количественными.

Вместе с тем, зачастую в качестве диагностических признаков могут выступать некие образования, линейные формы которых формируются на стыке отдельных структур. Как правило, таковыми выступают различные краевые вырезки в плоских структурах черепа, линейная форма разных костных образований — очертания (изгиб склеровой дуги, крыловидных костей, контур краиальных структур и т. п.) (рис. 1).

Такие признаки в целом не поддаются измерению и поэтому называются качественными. В реальности, подобных структур, которые, несомненно, могут выступать в качестве диагностических признаков, гораздо больше, чем используются зоологами на практике. Причиной подобного явления выступает, на наш взгляд, «проклятие» диагноза-морфолога — проявление различных форм изменчивости, в том числе и морфологическая изменчивость.

В настоящем сообщении показаны подходы к диагностике двух достаточно сложных для диагностики — как по экстерьеру и окраске меха, так и по краиальным структурам — видов белозубок *C. suaveolens* Pall. (CSUA) и *C. leucodon* (Hermann) (CLEU), для которых на территории Украины и соседних стран установлена симпатрия на значительной части их ареалов. При этом для разработки нами используются только качественные морфологические и краиологические признаки.

Материал и методы

Для целей данного исследования использованы доступные автору открытые публикации и собственные данные. Всего были проанализированы усредненные экстерьерные промеры 603 экз. малых белозубок из 14 локалитетов, охватывающих пространство от Испании до Западной Сибири и от Белоруссии до островов Эгейского моря и Турции (Долгов, 1974; Гуреев,

1979; Темботова, 1983, 1986; Jenkins, 1976; Andéra, Hürka, 1984 и др.). Для белобрюхой белозубки выборка включает промеры 189 экз. из 8 локалитетов европейской части ареала вида.

В качестве базового показателя краиальных различий использованы средневыборочные значения кондилобазальной длины черепа. С этой целью проанализированы выборки, включающие данные по 133 черепам белобрюхих и 322 малых белозубок из локалитетов, указанных выше (Ondrias, 1971; Jenkins, 1976; Hutterer, 1987; Dubey et al., 2007 и др.).

Учитывая некоторые проблемы в правильности диагноза рассматриваемых видов у авторов ряда публикаций, во внимание принимали лишь те, в которых и малая, и белобрюхая белозубки сравнивались с другими таксонами в данной местности. Кроме того, использованы качественные признаки черепов, описанные ранее (Банникова и др., 2001; Contoli и др., 1989; Contoli, 2002), а также признаки, выявленные на черепах из коллекции автора. Авторская выборка составила 175 черепов малых белозубок, добытых в 1987–2011 гг. и 63 черепа белобрюхих белозубок, отловленных в этот же период во время эпизоотологического обследования территории Крыма.

Параллельно с этим рассмотрены качественные признаки и их изменчивость, выявленные при определении 544 черепов и нижних челюстей малых белозубок и 109 черепов белобрюхих из погадок ушастой совы, также собранных в указанный период на территории Крыма (48 пунктов сбора). Количественные показатели обрабатывали общепринятыми методами статистики: вычисляли средние и ошибка, уровень различий между выборками определяли при помощи t-теста Стьюдента. Все расчеты проведены в программе StatSoft Statistica 6.

Сравнение видов по окраске и экsterьерным признакам

Окраска меха тела, хвоста и лапок

Рассматривая характер окраски малой и белобрюхой белозубок, можно сделать однозначный вывод: в тех случаях, когда сравниваются особи именно этих видов априори, отличия видны уже в полевых условиях. В целом, спинная и брюшная поверхность малой белозубки всегда окрашены более тускло, чем у белобрюхой, а у последней (в силу более густого меха на брюшной стороне) окраска отчетливо белого цвета даже у молодых особей. Именно в связи с этим у CLEU на латеральной стороне хотя бы на одном из участков по длине тела всегда видна четкая граница окраски спины и брюшка (рис. 2, I, III). Описание основных отличий в окраске других частей тела двух видов белозубок представлено в табл. 1.

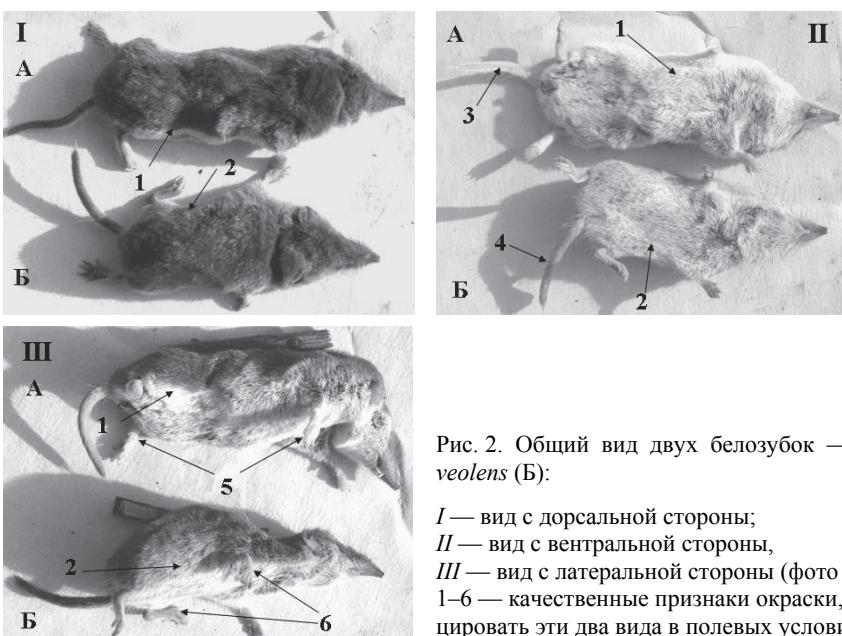


Рис. 2. Общий вид двух белозубок — *C. leucodon* (А) и *C. suaveolens* (Б):

I — вид с дорсальной стороны;

II — вид с вентральной стороны,

III — вид с латеральной стороны (фото автора);

1–6 — качественные признаки окраски, позволяющие дифференцировать эти два вида в полевых условиях.

Таблица 1. Описание основных морфологических признаков окраски малой и белобрюхой белозубок с территории Крыма (данные автора)

Признак	<i>C. leucodon</i> (n = 161)	<i>C. suaveolens</i> (n = 1790)
Окраска брюшка и боковая «линия»	(1) — ярко-белая окраска густой подпушки брюшной стороны белобрюхих белозубок и четкая граница окраски на боковой линии животных, проявляющаяся в возрастных группах sad+ad;	(2) — серовато-белесая окраска редкой подпушки брюшной стороны малых белозубок и размытая граница окраски на латеральной стороне, проявляющаяся в возрастных группах sad+ad;
Окраска хвоста	(3) — серебристо-белая окраска нижней стороны хвоста, четко выраженная двуцветность окраски хвоста на протяжении всей жизни особи;	(4) — серовато-бурая окраска хвоста со всех сторон, двуцветность отсутствует на протяжении всей жизни особи;
Окраска наружной поверхности задней и передней лапок	(5) — густая опущенность наружной поверхности лапок, у белобрюхих белозубок лапка имеет серебристо-белесую окраску;	(6) — редкая опущенность наружной поверхности лапок, у малых белозубок лапка имеет тускло-белесо-телесную окраску.

Еще одним вполне надежным признаком окраски можно считать цвет кожных покровов кончика подвижной части мордочки — «хоботка». У белобрюхих белозубок хоботок, особенно в области ноздрей, имеет хорошо выраженную розово-телесную окраску, у малых белозубок — бурую или коричнево-серую. На материале из Крыма этот признак не подтвержден сколько-нибудь заметной изменчивости — ни географической, ни возрастной.

Безусловно, на обширном ареале окраска белозубок подвержена изменчивости, особенно географической, но в пределах видовой нормы особи вполне определено дифференцируются по этому признаку в полевых условиях, и особенно в зоне совместного обитания.

Экстерьерные признаки

Имея в своем распоряжении достаточно большой массив данных по промерам тела, задней лапки и хвоста из различных участков видового ареала каждого таксона, сравнивались размеры как усредненные по обобщенным видовым выборкам, так и между внутривидовыми группировками, объединенными по отдельным крупным территориальным блокам. Анализ «европейских» выборок показал, что между разными группами малых белозубок как в долготном, так и в широтном направлениях отсутствуют достоверные различия в длине тела и задней лапки. Исключение составляют лишь различия в длине хвоста в объединенных выборках по широтному градиенту: более северные землеройки (Польша, Белоруссия, Литва) имеют достоверно большую длину хвоста, чем более южные (Италия, Крым, Ростовская обл. РФ). Выявлены достоверные различия по всем экстерьерным промерам между «общевероятской» группой малых белозубок (Франция, Италия, Германия, Словакия, Польша, Литва, Украина, Беларусь, Россия) и группой белозубок, обитающих на островах восточного Средиземноморья (Греция, Крит, Лесбос) и Турции.

Выявлены также различия по признакам экстерьера и для белобрюхих белозубок из «средиземноморской» группы и объединенной «европейской» выборки. Вероятно, изменчивость размеров обоих видов белозубок подчиняется одному из экogeографических правил — правилу Аллена: размеры задней лапки и хвоста землероек «средиземноморской» группы больше таковых «северных» выборок. При этом кондилобазальная длина черепа также отличается для каждого вида при сравнении данных выборок ($t = 6,36$; $p = 0,000004$).

Высокодостоверными оказались также и различия между сравниваемыми видами, как по объединенным выборкам, так и при сравнении видов по отдельным территориям: размеры тела (t -Стьюарта = 13,6; $p = 0,0000$); задней лапки ($t = 11,5$; $p = 0,0000$) *C. leucodon* превышают таковые для *C. suaveolens* вне зависимости от места отлова (рис. 3, A, B).

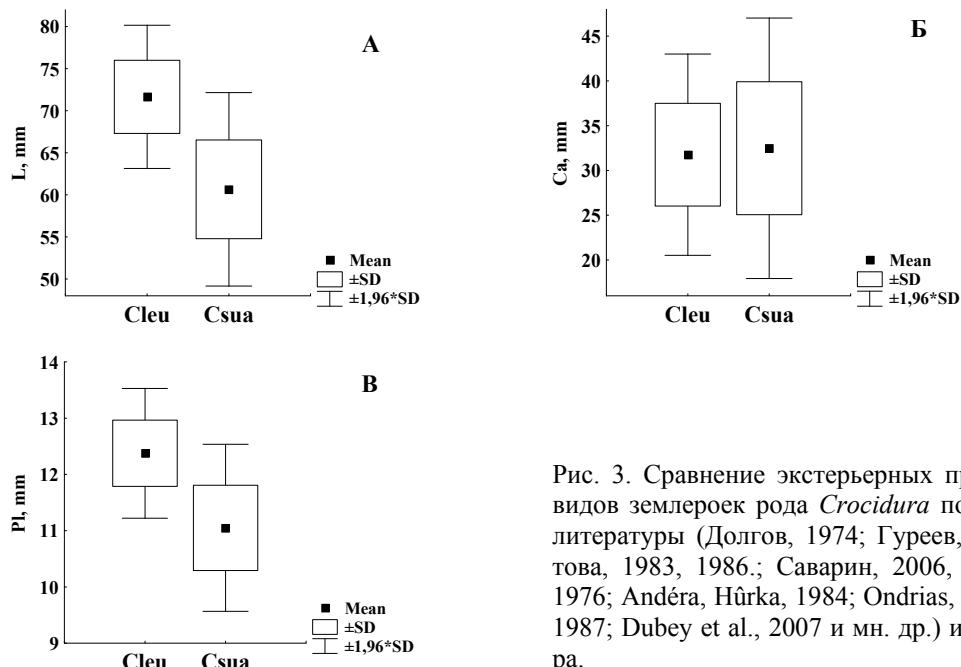


Рис. 3. Сравнение экстерьерных признаков двух видов землероек рода *Crocidura* по выборкам из литературы (Долгов, 1974; Гуреев, 1979; Темботова, 1983, 1986.; Саварин, 2006, 2007; Jenkins, 1976; Andéra, Hürka, 1984; Ondrias, 1971; Hutterer, 1987; Dubey et al., 2007 и мн. др.) и данным автора.

В то же время, абсолютная длина хвоста у обоих видов не отличается (рис. 3, Б). Поэтому многие исследователи для диагностики двух видов по этому признаку прибегают к сравнению индекса, рассчитанного как процент длины хвоста от длины тела. Расчитанные таким образом индексы по всем группам выборок и в нашем случае дают достоверную разницу ($t = 6,92$; $p = 0,0000$). В связи с этим белобрюхая белозубка при равных размерах хвоста выглядит более «короткохвостой».

Качественные признаки черепа и нижних челюстей

Для диагностики сравниваемых видов белозубок автор предлагает качественные признаки, пригодность применения которых проверена на большом материале. Фактический вид признаков, краткое их описание и степень проявления на черепном материале представлены в табл. 2.

В результате анализа всех качественных признаков автором предложен ключ для диагностики двух видов белозубок. Стрелками в итоговой диагностической таблице (табл. 3) обозначено пошаговое обращение к черепным признакам, представленным в табл. 2 и на рис. 4.

Предложенный алгоритм определения малой и белобрюхой белозубок пригоден как для экспресс-диагностики, так и для развернутого диагностирования видов. Как правило, экспресс-диагностика применима при работе с костным материалом из погадок хищных птиц или плотоядных млекопитающих, когда полный набор признаков недоступен. Полный набор признаков, предложенных в качестве диагностических, возможно выявить на хорошо вычищенных целых черепах.

Отсюда вытекает вопрос *качества хранящегося черепного материала* в зоологических коллекциях различных заведений. Особенную важна очистка при просмотре признаков *A*, *E*, *F* и *H*. Признак *A* — один из наиболее отчетливых, диагностическая ценность которого чрезвычайно высока при определении малой и белобрюхой белозубок. Но, в случае некачественной очистки черепа он слабо просматривается, особенно у малой белозубки, поскольку мягкие ткани закрывают характерное для *suaveolens* отчетливое выпячивание мезостиля M^2 за край черепа (рис. 1, слева).

Таблица 2. Степень проявления признака (СПП) в норме у двух видов белозубок, *C. suaveolens* (CSUA) и *C. leucodon* (CLEU)

Название признака	Фактический вид признака в норме	СПП, %	
		CSUA	CLEU
А – форма скулового отростка: вид сверху и снизу		a 100 б 0	а 0 б 100
В – форма жевательной поверхности премоляра Р ⁴		а 100 б 0	а 0 б 100
С – скуловой «мостик»		а 100 б 0	а 0 б 100
Д — форма промежуточных зубов, стрелкой указан Г ³		а 100 б 0	а 0 б 100
Е — положение резцового отв. относительно линии на пер. части I ² (2-й промеж. зуб)		а 100 б 0	а 0 б 100
F — морфоскульптура небных швов		а 100 б 0	а 0 б 100
Г — морфоскульптура базиосфеноида (между слуховыми барабанами)		а 100 б 0	а 0 б 100
Н — форма и расположение бугорка (мышелка) на булькальной стороне венечного отростка ниж. челюсти		а 100 б 0	а 0 б 100

Таблица 3. Алгоритм диагностики видов рода *Crocidura* (полидромический ключ)

Шаг	Алгоритм диагностики	вид
1:	AI а, б → 2; AII а, б → 3	
2:	BI → 4; CI → 6:	<i>suaveolens</i>
3:	BII → 5; CII → 7:	<i>leucodon</i>
4:	CI → 6;	
5:	CII → 7;	
6:	DI → 8; EI:	<i>suaveolens</i>
7:	DI → 9; EII:	<i>leucodon</i>
8:	EI → 8; FI:	<i>suaveolens</i>
9:	EII → 9; FII:	<i>leucodon</i>
10:	FI → 12; GI:	<i>suaveolens</i>
11:	FII → 13; GII:	<i>leucodon</i>
12:	CI → 14;	
13:	CII → 15;	
14:	Ha	<i>suaveolens</i>
15:	Hb	<i>leucodon</i>

При просмотре признака *C* сбоку (рис. 4), особенно при сравнении пары черепов, отчетливо видно, что «мостик» у *suaveolens* заметно уже чем у *leucodon*. В норме ширина «мостика» *Cleu* в среднем на 30% больше, чем у *Csua*. На рисунке признака *D* (рис. 4) буквенными символами «а» и «д» обозначен внутренний зубец резцов соответственно малой и белобрюхой белозубок, «б», «с», «е» и «ф» — 2-й и 3-й промежуточные зубы малой («б», «с») и белобрюхой белозубок («е» и «ф»). Необходимо подчеркнуть, что в капитальной сводке по насекомоядным фауны СССР на этот признак указывает А. А. Гуреев (Гуреев, 1979).

Наш опыт показывает, что особенно хорошо работает признак *D* (форма зубов I¹—I³) на молодых половозрелых особях, но в силу высокой сопряженности стирания промежуточных зубов у двух видов, и у зверьков более старшего возраста сохраняются такие же пропорции: 3-й промежуточный зуб больше 2-го у *suaveolens*, и всегда меньше у *leucodon*. Данный признак можно просматривать и под другим углом. У малых белозубок вершина третьего промежуточного зуба (I³) у особей всех возрастов пересекает условную линию между вершинами 2-го промежуточного зуба и переднего зубца премоляра P⁴, а у белобрюхих — не пересекает.

Для достоверной экспресс-диагностики видов достаточно использовать признаки *A*, *B*, *C* и *H*. Следует подчеркнуть, что признак *H* (мышцелок — удлиненный узкий валик у малых белозубок и конусовидный — у белобрюхих) хорошо просматривается как на реагентном, так и ископаемом материале (Reumer, 1986; Reumer, Payne, 1986). Изменчивость этого признака у *suaveolens* проявляется в наклоне продольной оси мыщелка, под которой он пересекает вертикальную ось венечного отростка. У белобрюхих этот признак проявляет изменчивость лишь в форме основания и высоте бугорка. У более 70% просмотренных нижних челюстей из коллекции автора и погадочного материала из Крыма конус в основании имеет вид практически правильного круга. В остальных случаях форма основания конуса явно овальная, но никогда не наблюдается сильно вытянутой — в форме валика, как у малой белозубки. Вершина конуса во всех случаях гладко заокругленная.

В целом можно констатировать, что для достоверного определения малой и белобрюхой белозубок на любом черепном материале следует использовать комплекс как минимум из 3-х признаков в любом сочетании.

Во время отлова животных во всех ландшафтных зонах Крыма в период 1984–2012 гг. на 545 линиях добыто 1790 малых белозубок, при этом на 56 линиях совместно добыта 161 белобрюхая белозубка (вместе с 380 экз. CSUA). Тот факт, что каждый вид был однозначно определен в полевых условиях, что затем было подтверждено на черепном материале, делает как экстерьерные, так и качественные краинологические признаки вполне пригодными для диагностики двух видов белозубок фауны Украины и соседних территорий.

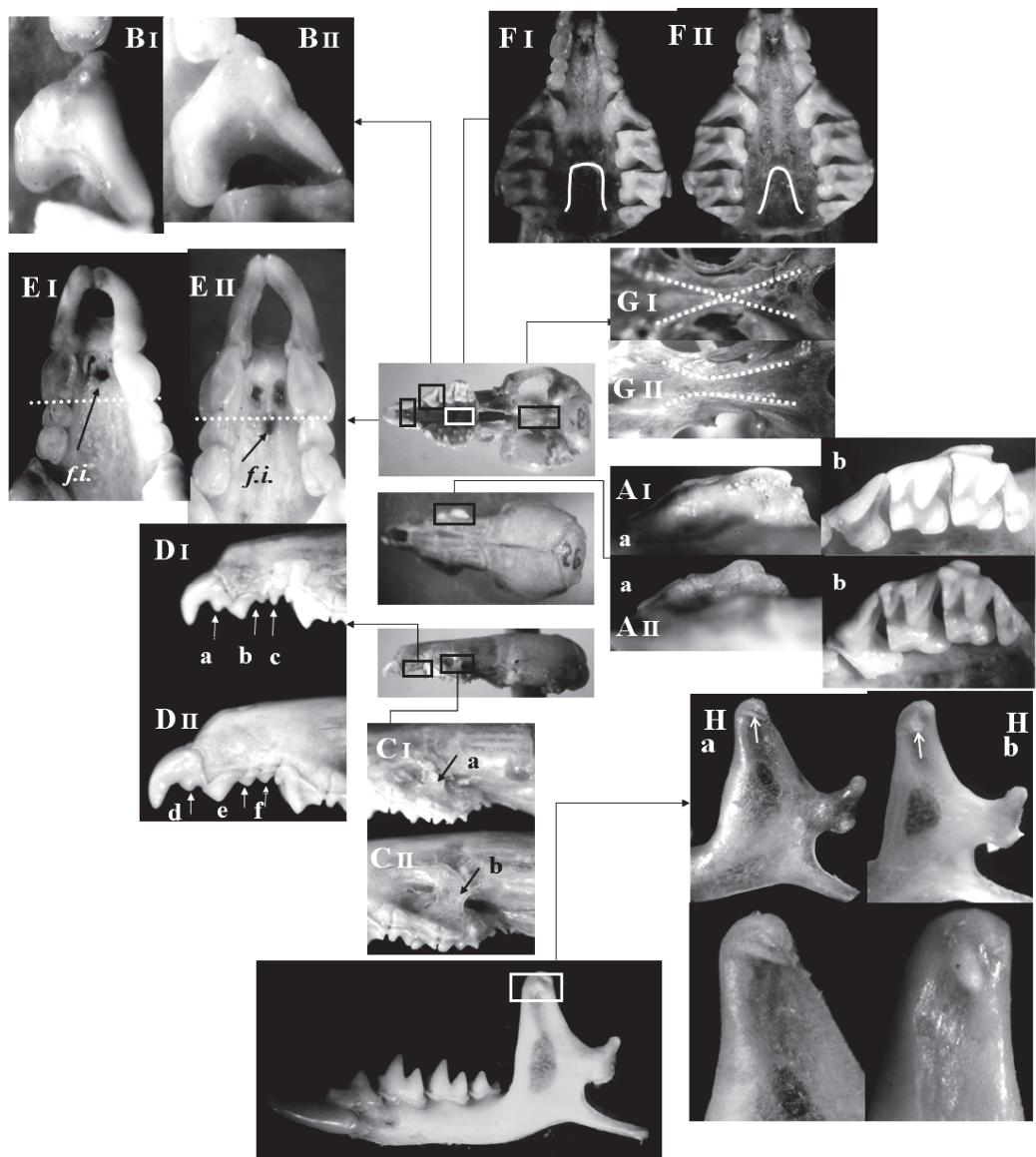


Рис. 4. Иллюстрация качественных признаков: местонахождение и вид крациальных структур в норме (фото автора). Названия и описания признаков см. в таблице 1 и тексте.

Таким образом, предложенные в настоящем сообщении качественные признаки позволяют на уровне не ниже 99,9% достоверности проводить диагностику двух видов белозубок *C. suaveolens* и *C. leucodon* по крациологическим материалам хранящихся в музеях коллекций, а также по костным остаткам из погадок хищных птиц, ископаемым образцам на территории Украины и прилегающих стран.

Благодарности

Выражаю глубокую благодарность своему другу и наставнику И. Загороднюку за идею написания данной работы, постоянную поддержку и помощь при ее создании. В сборе материала при проведении эпизоотологического обследования Крыма в разные годы вместе со мной участвовали и помогали Т. Быкова, В. Кириченко, И. Евстафьев, за что я им искренне признателен. Отдельную благодарность выражают своему другу и коллеге П. Гольдину за оформление резюме на английском языке.

Література

- Абеленцев В.І., Підоплічко І. Г., Попов Б. М. Ссавці. Комахоїдні, кажани. — К. : Вид-во АН УРСР, 1956. — 448 с. — (Фауна України; Т. 1. Вип. 2).
- Банникова А. А., Олейниченко В. Ю., Ломов А. А., Долгов В. А. К вопросу о таксономическом взаимоотношении малой и длиннохвостой белозубок *Crocidura suaveolens* и *C. gueldenstaedtii* (Insectivora, Soricidae) // Зоол. журнал. — 2001. — Т. 80, № 3. — С. 1–10.
- Графодатский А. С., Раджабли С. И., Шаршов А. В., Зайцев М. В. Кариотипы пяти видов землероек-белозубок фауны СССР // Цитология. — 1988. — Том 30, № 10. — С. 1247–1251.
- Гуреев А. А. Насекомоядные. Ежи, кроты и землеройки. — Л. : Наука, 1979. — 501 с. — (Серия: Фауна СССР. Млекопитающие; Т. 4, вып. 2).
- Дзюев Р. И., Василенко В. Н., Темботова Ф. А., Новые данные по кариотипам млекопитающих Кавказа // Фауна, экология и охрана животных Северного Кавказа : Межвед. сб. науч. тр. — Нальчик, 1979. — С. 84–110.
- Долгов В. А. Диагностика малой (*Crocidura suaveolens*) и белобрюхой (*C. leucodon*) белозубок // Зоол. журнал. — 1974. — Том 53, № 6. — С. 912–918.
- Емельянов И. Г., Жежерин И. В. Диагностика малой и белобрюхой белозубок (Soricidae) // Вестн. зоологии. — 1990. — № 4. — С. 39–46.
- Загороднюк І., Покиньчереда В., Киселюк О., Довганич Я. Теріофауна Карпатського біосферного заповідника / За ред. І. Ємельянова. — Київ: Інститут зоології НАНУ, 1997. — 60 с. — (Вестник зоології. Дод. 5).
- Загороднюк І. Контрольний список теріофауни України // Ссавці України під охороною Бернської конвенції / Під ред. І. В. Загороднюка. — Київ, 1999. — С. 202–210.
- Зайцев М. В., Осипова В. А. Насекомоядные млекопитающие (Mammalia, Insectívora) позднего плейстоцена Северного Кавказа // Зоол. журн. — 2004. — Т. 83, № 7. — С. 851–868.
- Наглов В., Ткач Г., Зоря А. Землеройки Харьковской области, их эктопаразиты и эпизоотическое значение // Fauna в антропогенному середовищі / За ред. І. Загороднюка. — Луганськ, 2006. — С. 175–185. — (Праці Теріологічної школи; Вип. 8).
- Россолимо О. Л. Музейные коллекции и новые подходы в систематике: проблемы взаимодействия // Страгетия изучения биоразнообразия наземных животных. — М., 1995. — С. 3–6.
- Саварин А. О поимке белозубки малой в городской черте Гомеля // Fauna в антропогенному ландшафті / Під ред. І. Загороднюка. — Луганськ, 2006. — С. 133–135. — (Праці Теріологічної Школи; Вип. 8).
- Саварин А. А. Диагностика малой и белобрюхой белозубок (*Crocidura*, Soricidae) по экстерьерным признакам // Материалы междунар. научно-практ. конф. (14–16 ноября 2007) / ред.: В. В. Усов, Л. П. Молодова, А. И. Павловский. — Гомель, 2007. — С. 243–247.
- Темботова Ф. А. О таксономическом весе признаков белозубок Кавказа // Популяционная изменчивость вида и проблемы охраны генофонда млекопитающих : Тез. докл. Всес. совещ. (Пущино, 18–22 окт., 1983). — М, 1983. — С. 184–185.
- Темботова Ф. А. Закономерности изменчивости белозубок (Insectivora, Mammalia) : Межвед. сб. науч. тр. — Нальчик: Изд-во КБГУ, 1986. — С. 142–163. — (Серия: «Проблемы териологии Кавказа»).
- Темботова Ф. А. Закономерности изменчивости и распространения белозубок Кавказа : Автореф. канд. дис. — Свердловск, 1987. — 24 с.
- Темботова Ф. А. К систематике белозубок (*Crocidura*) Кавказа : Межвед. сб. науч. тр. — Нальчик : Изд-во КБГУ, 1987. — С. 163–189. — (Серия: «Fauna и экология млекопитающих Кавказа»).
- Тихенко Н. И., Левченко Б. И., Брюханов А. Ф. и др. Эпизоотическое значение землероек белозубок в природном очаге туляремии степного типа в Ставропольском крае // Медицинская паразитология и паразитарные болезни. — 2001. — № 2. — С. 46–48.
- Шишкин М. А. Индивидуальное развитие и естественный отбор // Онтогенез. — 1984. — Т. 15, № 2. — С. 115–136.
- Anděra M. Hůrka L. Zur Verbreitung der *Crocidura*-Arten in der Tschechoslowakei (Mammalia: Soricidae) // Folia Mus. Rer. Natur. Bohem. Occident. Plzen. — 1984. — Vol. 18. — P. 5–38.
- Bannikova A. A., Lavrenchenko L. A., Kramerov D. A. Phylogenetic relationships between Afro-tropical and Palaearctic *Crocidura* species inferred from Inter-SINE-PCR // Biochemical Systematics and Ecology. — 2005. — Vol. 33. — P. 45–59.
- Bannikova A. A., Lebedev V. S., Kramerov D. A., Zaitsev M. V. Phylogeny and systematics of *Crocidura suaveolens* species group: corroboration and controversy between nuclear and mitochondrial DNA markers // Mammalia. — 2006. — Vol. 70, Is. 2. — P. 106–119.
- Buchalczuk T. Variabilitat der Feldspitzmaus, *Crocidura leucodon* (Hermann, 1780) in Ost-Polen // Acta Theriol. — 1960. — Vol. 4, N10. — P. 159–174.

- Biltueva L. S., Rogatcheva M. B, Perelman P. L. et al. Chromosomal phylogeny of certain shrews of the genera *Crocidura* and *Suncus* (Insectivora) // Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research. — 2001. — Vol. 39. — P. 69–76.
- Brändli L., Handley L.-J. L., Vogel P., Perrin N. Evolutionary history of the greater white-toothed shrew (*Crocidura russula*) inferred from analysis of mtDNA, Y, and X chromosome markers // Molecular Phylogenetics and Evolution. — 2005. — Vol. 37. — P. 832–844.
- Delany M. J., Healy M. J. R. Variation in the White-Toothed Shrews (*Crocidura* spp.) in the British Isles // Proc. R. Soc. Lond. B. — 1966. — Vol. 164. — P. 63–74.
- Dubey S., Zaitsev M., Cosson JF., Abdukadier A., Vogel P. Pliocene and Pleistocene diversification and multiple refugia in a Eurasian shrew (*Crocidura suaveolens* group) // Mol. Phylogen. Evol. — 2006. — Vol. 38. — P. 635–647.
- Dubey S., Cosson J. Mediterranean populations of the lesser white toothed shrew (*Crocidura suaveolens* group): an unexpected puzzle of Pleistocene survivors and prehistoric introductions // Mol. Ecol. — 2007. — Vol. 16. — P. 3438–3452.
- Contoli L., Benincasa-Stagni B., & Marenzi A. R. Morphometry and morphology of *Crocidura* Wagler 1832 (Mammalia, Soricidae) in Italy, Sardinia and Sicily, with Fourier descriptors approach: first results // Hystrix, the Italian Journal of Mammalogy. — 1989. — Vol. 1 (1). P. 113–129.
- Contoli L. Towards a polydromic diagnostic key of Italian *Crocidura* species (Mammalia, Soricidae). II Naturalista Valtellinese // Atti Mus. Civ. Stor. Morbengo. — 2002. — Vol. 13. — P. 83–97.
- Catzeffis F. Relations génétique entre trois espèces du genre *Crocidura* (Soricidae, Mammalia) en Europe // Mammalia. — 1983. — Vol. 47. — P. 229–236.
- Catzeffis F., Maddalena T., Hellwing S., Vogel P. Unexpected findings on the taxonomic status of East Mediterranean *Crocidura russula* auct. (Mammalia, Insectivora) // Zeitschrift für Säugetierkunde. — 1985. — Vol. 50. — P. 185–201.
- Fons R., Nicolau-Guillamet P. Caractères distinctifs de *Crocidura russula*, *Crocidura leucodon* et *Crocidura suaveolens* en France continentale // Mammalia. — 1979. — Vol. 43. — P. 511–518.
- Frank F. Zur Areal Verschiebung zwischen *Crocidura russula* und *C. leucodon* in NW-Deutschland und zum wechselseitigen Verhältnis beider Arten // Z. Säugetierkunde. — 1984. — Bd. 49. — S. 65–70.
- Jenkins P. D. Variation in Eurasian shrews of the genus *Crocidura* (Insectivora: Soricidae) // The Bulletin of the British Museum (Natural History), Zoology. — 1976. — Vol. 30. — P. 271–309.
- Kefelioglu H., Tez C. The Distribution problem of *Crocidura russula* (Hermann, 1780) (Mammalia: Insectivora) in Turkey // Tr. J. of Zoology. — 1999. — Vol. 23. — P. 247–251.
- Kreissl E. Die Belege von Weißzahn-Spitzmäusen (Gattung *Crocidura*) in der Sammlung der Abteilung für Zoologie am Landesmuseum Joanneum // Mitt. Abt. Zool. Landesmus. Joanneum. — 1985. — H. 33. — S. 13–17.
- Mahnert V. Das Vorkommen von *Crocidura suaveolens* Miller, 1901 (Mamm. Insectivora), in Nordtirol gesichert // Z. Säugetierkunde. — 1970. — Bd. 35. — S. 104–106.
- Masseti M. Atlas of terrestrial mammals of the Ionian and Aegean islands. — Berlin: De Gruyter, 2012. — 302 p.
- Mitchell-Jones, A., Amori G., Bogdanowicz W. et al. The Atlas of European Mammals. — London, U.K : Academic Press, 1999. — P. 64–65.
- Ondrias J. Contribution to the knowledge of *Crocidura suaveolens* (Mammalia, Insectivora) from Greece, with a description of a new subspecies // Z. Säugetierk. — 1970. — Vol. 35. — P. 371–381.
- Reumer J. W. F. Notes on the Soricidae (Insectivora, Mammalia) from Crete. I. The Pleistocene species *Crocidura zimmermanni* // Bonn. zool. Beitr. — 1986. — Bd. 37. — S. 161–171.
- Reumer J. W. F., Payne S. Notes on the Soricidae (Insectivora, Mammalia) from Crete. II. The shrew remains from Minoan and classical Kommos // Bonn. zool. Beitr. — 1986. — Bd. 37. — S. 173–182.
- Richter H. Zur Unterscheidung von *Crocidura r. russula* und *Crocidura l. leucodon* nach Schädelmerkmalen, Gebiß und Hüftknochen // Zool. Abh. Ber. Staatl. Mus. Tierk. Dresden. — 1963 a. — Bd. 26. — S. 123–133.
- Richter H. Zur Verbreitung der Wimperspitzmäuse (*Crocidura*, Wagler, 1832) in Mitteleuropa // Zool. Abh. Ber. Staatl. Mus. Tierk. Dresden. — 1963 b. — Bd. 26. — S. 219–242.
- Richter H. Die Weißzahnspitzmäuse (*Crocidura*) in Sachsen // Naturschutzarb. naturk. Heimatforsch. Sachsen. — 1963 c. — Bd. 5. — S. 49–63.
- Richter H. Bestimmung der Unterkiefer (Mandibulae) von *Crocidura r. russula* (Hermann, 1780) und *Crocidura l. leucodon* (Hermann, 1780) // Z. Säugetierk. — 1964. — Bd. 29. — P. 253.
- Richter H. Zur Taxonomie und Verbreitung der palaearktischen Crociduren (Mammalia, Insectivora, Soricidae) // Zool. Abh. Staatl. Mus. Tierk. Dresden. — 1970. — Bd. 31. — S. 293–304.
- Poitevin F. Biogeographie et ecologie des Crocidures mediterraneennes (Insectivores, Soricides). *Crocidura russula* (Hermann, 1780), *Crocidura suaveolens* (Pallas, 1811) // Mem. Trav. E.P.H.E., Inst. Montpellier. — 1984. — Vol. 14. — P. 1–9.
- Sarà M., Vogel P. Geographic variation of the Greater white-toothed shrew (*Crocidura russula* Hermann, 1780 Mammalia, Soricidae) // Zoological Journal of the Linnean Society. — 1996. — Vol. 116. — P. 377–392.

- Schmidt A. Die Bestimmungen der Gartenspitzmaus (*Crocidura suaveolens* Pallas) und Feldspitzmaus (*C. leucodon* Hermann) nach Schädelmerkmalen // Abh. Ber. Naturk. Mus. „Mauritianum“ Altenburg. — 1976. — Vol. 9. — P. 149–152.
- Tez C. Taxonomy and Distribution of the White-Toothed Shrews (*Crocidura* Soricidae: Insectivora: Mammalia) of Turkey // Turk. J. Zool. — 2000. — Vol. 24 — P. 365–374.
- Vesmanis I. Vergleichende morphometrische Untersuchungen an der Gartenspitzmaus aus Jugoslawien // Acta Theriologica. — 1976. — Vol. 21. — P. 513—526.
- Vogel P. Taxonomical and biographical problems in Mediterranean shrews of the genus *Crocidura* (Mammalia, Insectivora) with reference to a new karyotype from Sicily (Italy) // Bull. Soc. Vaud. Soc. Nat. — 1988. — Vol. 79, N 1. — P. 39–47.
- Vogel P., Sofianidou T. S. The shrews of the genus *Crocidura* on Lesbos, an eastern Mediterranean Island // Bonner Zoologische Beiträge. — 1996. — Vol. 46. — P. 339–347.
- Vogel P., Cosson J.-F., López J., Luis F. Taxonomic status and origin of the shrews (Soricidae) from the Canary islands inferred from a mtDNA comparison with the European *Crocidura* species // Molecular Phylogenetics and Evolution. — 2003. — Vol. 27, Is. 2. — P. 271–282.