

УДК 574.9:599(4–11)

## БІОГЕОГРАФІЯ КРИПТИЧНИХ ВИДІВ ССАВЦІВ СХІДНОЇ ЄВРОПИ

Ігор ЗАГОРОДНЮК

**Біогеографія криптичних видів ссавців Східної Європи.** — І. Загороднюк. — Проаналізовано закономірності поширення видів-двійників ссавців та розглянуто значення Східноєвропейської рівнини в процесах видоутворення у ссавців. Дослідження проведено на підставі аналізу ареалів полівидових таксономічних систем найнижчого рангу: видів-двійників, аловидів, квазівидів і транзитивних таксономічних систем. Характер просторових взаємин “малих” видів дозволяє сформулювати гіпотезу про не випадковий тип їх ареалів і положення про закономірну конфігурацію видових ареалів відносно єдиної біогеографічної координати. Цю координату названо “Лінією Дніпровського розлому”, яка у загальних рисах збігається з центральною віссю розвитку та поширення покривних зледенень у плейстоцені. Більшість пар малих видів можна розглядати як деривати великих материнських видів, популяції яких було “розколото” Дніпровським гляціалом. Складові цих надвидів заселили постгляціальну зону в недавній час внаслідок швидкого вторинного розширення ареалів. Постгляціальна зона Східної Європи розглядається як арена еволюційних подій, на якій сформувалося надзвичайно велике криптичне різноманіття фауни.

**Ключові слова:** криптичні види, види-двійники, ссавці, поширення, постгляціальна зона, Східна Європа.

**Адреса:** Інститут зоології НАН України; вул. Хмельницького 15, Київ–30, 01601, Україна. E-mail: zoozag@ukr.net.

**Biogeography of mammals' cryptic species in the Eastern Europe.** — I. Zagorodniuk. — Regularities of mammal sibling-species distribution are analyzed, and significance of East-European plain in speciation process in mammal is considered. Research is carried out on the basis of the analysis of areas of polyspecies taxonomical systems with most lower rank: sibling species, allospecies, quasispecies, and transitive taxonomical systems. Character of spatial relations of “small” species allows formulating a hypothesis about non-casual type of their geographical ranges as well as concept about a natural configuration of specific areas concerning uniform biogeographical coordinate. This coordinate named “the Line of the Dnipro Splitting”, and in general it coincides with the central axis of development and distribution of integumentary glaciations during the Pleistocene. The most pairs of small species can be considered as derivatives of big parent species which populations have been split by the Dnipro glaciation. Components of these supraspecies have occupied postglacial zone during recent time owing to fast secondary expansion of their areas. Postglacial zone of the East Europe is considered as the arena of evolutionary events on which the extremely high cryptic diversity of fauna was generated.

**Key words:** cryptic species, sibling species, mammals, distribution, postglacial zone, Eastern Europe.

**Address:** Institute of Zoology, NAS of Ukraine; 15 Khmelnytsky str., Kyiv–30, 01601, Ukraine. E-mail: zoozag@ukr.net.

### Вступ

*Географія є історією у просторі так само як історія є географією в часі (Е. Реклю, “Загальна географія”)*

Серед різноманітних біогеографічних галузей особливе місце посідає історична біогеографія, тобто система поглядів на динаміку фауни у великому просторі і часі та поглядів на формування певних шляхів міграції фауни, факторів ізоляції та еволюційної диференціації популяцій та фаун в цілому. Загалом такі явища добре відомі товариству, і біогеографія, а у її числі й історична зоогеографія, неодноразово демонстрували вагомість і важливість біогеографічних даних для розуміння закономірностей просторової диференціації популяцій, угруповань, біомів. За визначенням, поданим в “Енциклопедії сучасної України”, “історична біогеографія – один з центральних розділів біогеографії, що пов’язаний з аналізом шляхів фор-

мування рецентних біогеографічних комплексів і змін біоти в історичній динаміці” [32].

Тут доцільно пригадати такі широко дискутовані біогеографічні теми як: описи ізоляції та обмінів фауни Південної Америки, Австралії, Мадагаскару [247, 252], мости суші в Берингії, на Босфорі, в Ютландії, Гренландсько-Шотландський міст [17, 21, 89, 200]. Не менш відомими є ізоляційні ефекти Криму і островів Середземномор’я [103]. До цього комплексу тем відносяться і центри таксономічного багатства, описані Вавіловим та ін. [11, 88, 99], такі біогеографічні явища і закономірності як синпенати Кузнецова, лінія Уолеса, градієнти видового багатства, закономірності розподілу раритетів [15, 22, 91, 165, 214].

Загалом в цьому переліку прикладів є певна екзотика, далека від реальних і добре знайомих нам фаун, і, окрім того, все це існує звичайно поза нашим особистим досвідом, тобто у далеких регіонах і у тривалішому за життя дослідника часі. Проте відомі й ближчі за географією і часом теми: Дунай [113, 114], Крим [26], степ [79, 145] тощо. Спробуємо розглянути унікальні і не менш вагомні біогеографічні явища, що відбуваються в суходільних фаунах у найближчому до нас регіоні Землі – Східній Європі – і фактично у наш час.

За модельну групу обрано ссавців, а саме ту частину териофауни, що є найбільш молодію в еволюційному плані і найбільш складною у царині проблем таксономії: двійники і морфологічно близькі види. Отже, темою повідомлення є “Еволюційна географія полівидових таксономічних систем”, і його метою є виявлення закономірностей просторової диференціації близьких видів ссавців. У всіх випадках еволюційні реконструкції неможливі на основі палеонтологічних даних, оскільки мова йде про види-двійники, і основою аналізу стає ретроспективний аналіз ареалів.

Матеріали статті було представлено на кількох семінарах: семінарі Інституту зоології НАН України (29.03.2002, доповідь “Східноєвропейська рівнина як арена еволюційних подій”), Конференції професорсько-викладацького складу Ужгородського університету (23.02.2005, доповідь “Східна Європа як ареал видоутворення у ссавців”) та семінарі Інституту систематики і еволюції тварин ПАН, Краків (17.03.2005, доповідь “Biogeography of mammal cryptic species in Eastern Europe”).

### Особливості регіону досліджень

Східноєвропейська рівнина – це великообсяжна ділянка суходолу, обмежена у першому наближенні гірськими масивами Карпат, Криму, Кавказу та Уралу. Її територія неоднорідна і включає кілька височин, у тому числі Подільську, Приазовську, Середньоруську, Валдайську. Для рівнини характерний південний напрямок основних водото-

ків (Дністер, Південний Буг, Дніпро, Сіверський Донець, Дон, Волга), проте на півночі і заході регіону річки течуть у зворотному напрямку (Вісла, Буг, Німан, Даугава тощо).

В цьому регіоні добре виражена зональність природних комплексів (тайга, полісся, зона широколистяних лісів, лісостеп, степ). Для нього ж характерна велика кількість біогеографічних координат (гори, ріки, височини, печерні регіони).

Ця територія сильно освоєна людиною, що проявляється у значному порушенні природних комплексів (орні землі, лісосмуги, канали, дороги, водосховища, забудови), великій частці інтродукованих та інвазійних видів (мисливська фауна, синантропні та карантинні види) і надзвичайно великому списку загрозливих видів (насамперед, наземних хребетних, у т. ч. ссавців). Загалом межі розглянутого тут регіону збігаються з визначеними нами раніше [35, 70].

### Великі та малі види

У обшар цього дослідження включено дані про поширення еволюційно молодих видів, більшість яких довгий час не визнавали або розглядали як підвиди широкоареальних видів. Колишні “політипні” види, що мали суцільні ареали від Атлантики до Тихоокеанії або Уралу, внаслідок застосування нових, більш тонких методів виявлення таксономічної гетерогенності виявилися складеними з кількох “малих” видів [43, 226].

Цей перехід від великих (зоогеографічних) видів до малих (еволюційних) видів забезпечив можливість диференційного аналізу структури і динаміки їх ареалів. Розчленування великого суцільного ареалу колишнього політипного виду на кілька складових збільшує число ступенів свободи і дає досліднику матеріал для аналізу того, що було суцільним “скам’янінням”. Приклад “розвалу” великого зоогеографічного виду на серію малих видів наведено на рис. 1. Таких прикладів насправді є чимало, і вони стосуються практично усіх крупних систематичних груп ссавців.

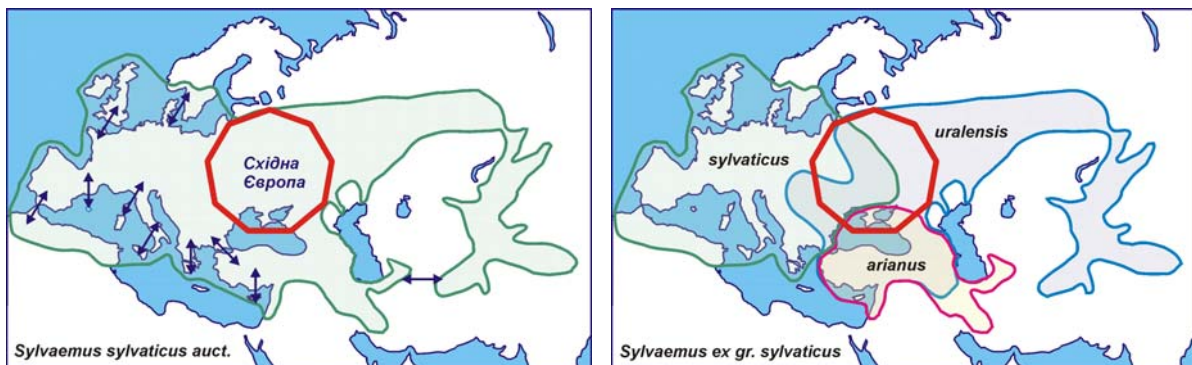


Рис. 1. Приклад “розвалу” великого зоогеографічного виду на аловиди. Показано ареали трьох “малих” видів лісових мишей, визнаних у складі колишнього *Sylvaeus sylvaticus* (за [63], зі змінами). Очевидно, що акцент у біогеографічних дослідженнях цієї групи змістився з аналізу мостів суші (Британія, Гібралтар, острови Середземномор’я, Босфор, Ютландія тощо) на східноєвропейський вузол як район взаємодії кількох “малих” видів.

## Полівиди ссавців у фауні Східної Європи

Наразі список двійникових груп (полівидів) у теріофауні Східної Європи включає щонайменше 16 надвидів (колишніх видів), у складі яких виявлено 35 “малих” видів (табл. 1). При загальному обсязі теріофауни регіону 100–120 видів (у “доревізійний” період) частка криптичного різноманіття склала 15–20%! І цей список продовжує збільшуватися: наразі, зокрема, актуалізовано питання про видову самостійність понтичного вуханя (*Plecotus macrobullaris*) [251] і степової нічниці (*Myotis aurascens*) [168, 170] тощо.

Вихідні уявлення про таксономію і поширення політипних видів викладено у зведеннях 50–70-х років, які і було прийнято за точку відліку у цьому дослідженні: Палеарктики загалом – Дж. Еллермана і Т. Моррісон-Скотта [182] та Дж. Корбета [178], на рівні фауни України – зведення К. Татаринова [135], І. Сокура [126] і О. Корнеєва [85], Польщі – З. Пуцка та Й. Рачинського [237–238], колишнього СРСР – М. Бобринського зі співавт. [4] та багатьох інших. Відповідно, об’єктом аналізу стали таксономічний обсяг надвидів і особливості поширення “малих” видів, виокремлених зі складу колишніх політипних видів.

Розглянуто тільки аборигенні видові пари (без норки, куниці тощо), хоча для частини “малих” видів сучасні ареали могли сформуватися під дією антропогенного фактору (про це далі). В аналізі не включено також ті надвиди, що містять фантомні види і форми невизначеного рангу. Серед останніх: *Myotis nathalinae* (*M. daubentonii* s. l.), *Rhinolo-*

*phus minimus* (*R. hipposideros* s. l.), *Terricola dacius* (*T. subterraneus* s. l.), *Mus hortulanus* (*M. musculus* s. l.), *Mus sergii* (*M. spicilegus* s. l.). Аналіз проведено без розгляду проявів політипізму, що не має таксономічної інтерпретації: напр., чорна і руда форми вивірки (*Sciurus vulgaris*) [75], хромосомні раси строкатки (*Lagurus lagurus*) та ін.

Розгляд біогеографічних особливостей груп з урахуванням їх поділу на “малі” види дозволяє виявити і проаналізувати нові біогеографічні координати, що визначають особливості поширення “малих” видів і просторові взаємини між ними. В усіх випадках очевидна (і буде не раз продемонстрована) роль Східноєвропейської рівнини у процесах просторово-таксономічної диференціації ссавців. Проаналізовано три ареалогічні групи:

- 1) аловиди з головною межею їх поширення на Східноєвропейській рівнині,
- 2) гірсько-рівнинні пари видів, з яких один має широке поширення на рівнині,
- 3) транзитивні таксономічні системи, що “розгорнуті” саме на цій рівнині.

Приклади політипних груп східноєвропейських ссавців, в межах яких виявлено “малі” види, представлено в таблиці 1. У першій колонці наведено поширені назви колишніх політипних видів, у двох наступних – “старий” вид (у зменшеному обсязі) та новий вид (види), що виокремлений зі складу колишнього політипного виду. В останній колонці вказано тип просторових взаємин “малих” видів на теренах Східної Європи (докладніше про це весь подальший текст).

Таблиця 1. Полівиди ссавців у фауні Східної Європи та типи їхніх ареалів (за [43, 58], зі змінами)

Колишній вид	“Старий” вид	Новий вид	Просторові взаємини малих видів
<b>Lipotyphla</b>			
<i>Їжак звичайний</i>	<i>Erinaceus europaeus</i>	<i>E. concolor</i>	алопатрія
<i>Мідиця мала</i>	<i>Sorex minutus</i>	<i>S. dahli</i>	алопатрія
<b>Archonta</b>			
<i>Нічниця велика</i>	<i>Myotis myotis</i>	<i>M. blythii</i>	алопатрія → маргінальна симпатрія
<i>Нічниця вусата</i>	<i>Myotis mystacinus</i>	<i>M. brandtii</i>	алопатрія → маргінальна симпатрія
<i>Вухань звичайний</i>	<i>Plecotus auritus</i>	<i>P. austriacus</i>	алопатрія → маргінальна симпатрія
<i>Нетопир малий</i>	<i>Pipistrellus pipistrellus</i>	<i>P. pygmaeus + nathusii</i>	алопатрія → маргінальна симпатрія
<b>Glires: pre-Myodonta</b>			
<i>Ховрах кривий</i>	<i>Spermophilus suslicus</i>	<i>S. odessanus</i>	алопатрія → парапатрія <sup>1</sup>
<i>Мишівка лісова</i>	<i>Sicista betulina</i>	<i>S. strandi</i>	алопатрія
<i>Мишівка степова</i>	<i>Sicista subtilis</i>	<i>S. severtzovi</i>	алопатрія
<b>Glires: Myodonta</b>			
<i>Миша лісова</i>	<i>Sylvaemus sylvaticus</i>	<i>S. uralensis + arianus</i>	алопатрія → маргінальна симпатрія
<i>Миша жовтогрудка</i>	<i>Sylvaemus tauricus</i>	<i>S. ponticus</i>	алопатрія
<i>Миша хатня</i>	<i>Mus musculus</i>	<i>M. spicilegus</i>	алопатрія → маргінальна симпатрія
<i>Нориця водяна</i>	<i>Arvicola amphibius</i>	<i>A. scherman</i>	алопатрія
<i>Нориця чагарникова</i>	<i>Terricola subterraneus</i>	<i>T. taticus</i>	маргінальна симпатрія
<i>Нориця звичайна</i>	<i>Microtus arvalis</i>	<i>M. obscurus + levis</i>	алопатрія → маргінальна симпатрія
<b>Ungulata</b>			
<i>Сарна звичайна</i>	<i>Capreolus capreolus</i>	<i>C. pygargus</i>	алопатрія → парапатрія

<sup>1</sup> Ця група ссавців (фактично всі західнопалеарктичні ховрахи) представляє собою складну таксономічну систему з 5–6 вікарними формами, що відрізняються за деталями тонкої морфології і хромосомними числами, проте є парапатричними і в зонах контакту формують гібридні популяції. Аналогічну картину демонструють “звичайні” мідиці, що аналізується далі.

## Малі види як біогеографічні вікаріати

Разом у фауні Східної Європи є 8 аловидових комплексів та 8 аловидових з переходом у маргінально симпатричні комплекси [43]. Ареали видів у Східній Європі подаються за результатами оригінальних досліджень та оглядів, що цитовані за ходом викладу матеріалу. Ареали видів загалом в Європі подаються за оглядом А. Мітчелл-Джонса зі співавт. [231] та П. Пантелеєва [109].

Розглянемо кілька прикладів ареалогічних взаємин “малих” видів, що представляють різні систематичні групи. Провідні ознаки їхньої диференціації дуже різні (хромосоми, протеїни, гаплотиipi, ультразвукові сигнали), проте біогеографічні закономірності є спільними для всіх. Мова піде про звичайних нориць (надвид *Microtus* “*arvalis*”), лісових мишаків (*Sylvaemus* “*sylvaticus*”), лісових мишівок (*Sicista* “*betulina*”), сарн (*Capreolus* “*capreolus*”), їжаків (*Erinaceus* “*europaeus*”), малих неопирів (*Pipistrellus* “*pipistrellus*”), вуханів (*Plecotus* “*auritus*”), вусатих (*Myotis* “*mystacinus*”) і великих нічниць (*Myotis* “*myotis*”).

**Нориці звичайні (*Microtus ex gr. “arvalis”*)** представлені у Східній Європі трьома видами-двійниками, що диференційовані за цитогенетичними ознаками [35, 92]: парою 46-хромосомних аловидів *arvalis*+*obscurus* та маргінально симпатричним з ними 54-хромосомним *M. levis* [124]. Ця трійня відноситься до типових двійників, визначення яких за екстер’єрними ознаками неможливе [37, 92, 269]. Обидва 46-хромосомні види є вікарними. Їхні ареали розмежовані і сходяться лише на півночі регіону, а межа між ними відповідає меридіональній осі Східної Європи (рис. 2). Західна форма 46-хромосомних “*arvalis*” (тобто *M. arvalis* s. str.) формує у Східній Європі широку зону симпатрії з 54-хромосомним *M. levis*.

Біогеографічні особливості цієї групи видів-двійників такі: парapatрія на півдні, сходження ареалів та розширення зони симпатрії на північ, симбіотопія в агроценозах, очевидно вторинний характер зони симпатрії. Це супроводжують (і пояснюють) три важливі факти:

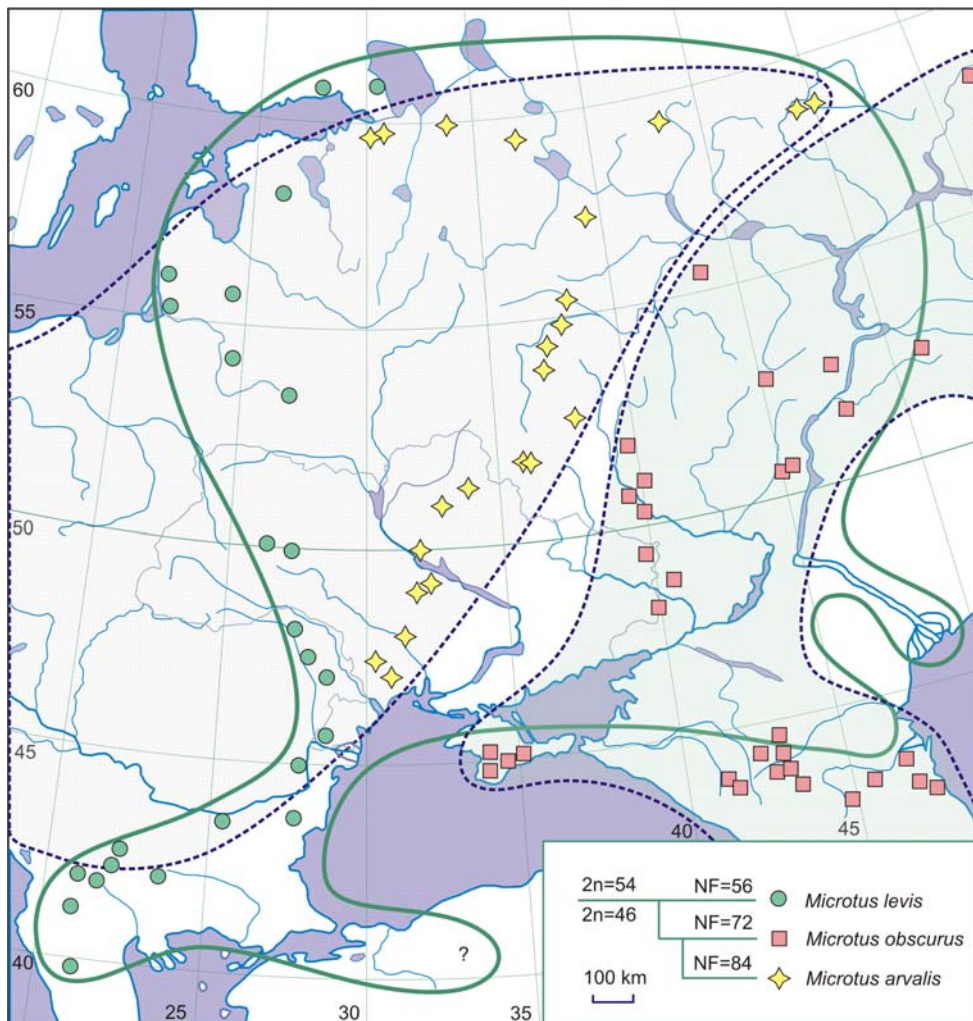


Рис. 2. Просторова диференціація двійників групи *Microtus* “*arvalis*”: взаємини 46-хромосомних аловидів *M. obscurus* та *M. arvalis* (за [36], з уточ. за [3, 10] і даними автора) і зона симпатрії *M. arvalis* (s. str.) та *M. levis* (за [76, 164, 276]). Для виду *M. arvalis* позначено крайові найбільш східні місця знахідок, а для *M. levis* – найбільш західні.

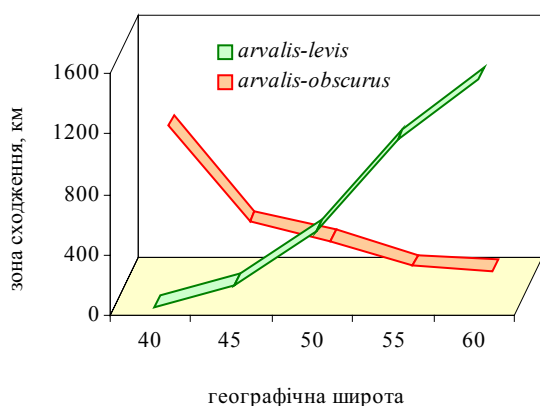


Рис. 3. Поширотні зміни ширини зони симпатрії (*arvalis-levis*) і зони розриву ареалів (*arvalis-obscurus*) в групі *Microtus "arvalis"* (за даними з рис. 2).

1) на півночі Східної Європи, де ареали “малих” видів з цієї групи сходяться найбільше, “звичайні” нориці на мають свого мисця в комбінативній системі еконіш дрібних ссавців і мешкають виключно в агроценозах [151];

2) широка зона симпатрії має місце не лише між тими двома видами, які найбільш поширені на рівнинах Східної Європи, але й між найбільш віддаленими один від одного видами цієї групи (див. схему кладогенезу на рис. 2).

Зміни зон взаємодії видів (розширення симпатрії у парі *arvalis-levis* та сходження ареалів пари *arvalis-obscurus* по мірі просування на північ Східної Європи показано на діаграмі (рис. 3). Очевидно, що Східноєвропейська рівнина є зоною широкої взаємодії близьких видів нориць і рівень просторових взаємин видів обернено пропорційний рівню їх родинності.

**Миші лісові (*Sylvaemus* ex gr. “*sylvaticus*”).** Колишній ліннеївський вид “миша лісова”, ще на початку ХХ ст. поділений на два види (дрібніша власне “лісова” і крупніша “жовтогорла”)<sup>1</sup>, протягом довгого часу вважали таксоном з вкрай низьким рівнем відмінностей популяцій і широкою гібридизацією між усіма відомими формами [90]. Ні морфологічні, ні цитогенетичні дослідження не давали ключа до розв’язання проблеми таксономічної гетерогенності, яка відчувалася скоріше на інтуїтивному, ніж фактологічному рівні. Широкі генетичні дослідження 80–90-х років (напр., [19, 97, 183, 184]) показали наявність кількох дискретних форм і спровокували суттєві зміни у таксономії роду [106 та ін.]. Наразі у фауні Східної Європи розрізняють 4 види *Sylvaemus*, у тому числі три види, яких раніше розглядали у складі *S. sylvaticus* у широкому розумінні його обсягу: *S. uralensis*, *S. sylvaticus* (s. str.), *S. arianus* [63, 262].

<sup>1</sup> Історію класифікації східноєвропейських *Sylvaemus* та етапи поступового звуження обсягу *S. sylvaticus* і виокремлення з його складу нових таксонів розглянуто у спеціальних працях автора [40, 63] та його колега [19, 94].

Як видно з представлених на рис. 4 даних, головною зоною просторової взаємодії видів є територія Східної Європи, переважно межиріччя Дніпра і Дону, а також Крим і Передкавказзя. Ареал власне *S. sylvaticus* заходить в регіон із заходу, *S. uralensis* – переважно зі сходу, *S. arianus* – з південного сходу. Зона, яку вважали районом надзвичайного внутрішньовидового різноманіття одного політипного виду (*S. sylvaticus*) або районом гібридизації двох віддалених видів (“*sylvaticus*” х “*flavicollis*”), виявилася зоною взаємодії декількох диференційованих видів, при цьому за “гібриди” часто приймали, як не дивно, мишака лісового (*S. sylvaticus*), а також степового (*S. arianus*).

Важливо зазначити, що абсолютна більшість перевизначень матеріалу відноситься до *S. uralensis* (відомого також як “*Apodemus microps*”), і більшість описів мінливості мишаків лісових і описів локальних фаун стосуються саме цього виду [40, 95], натомість власне *S. sylvaticus* виявився дуже рідкісним в регіоні видом, що має високу чисельність лише в окремих місцезнаходженнях (напр., в заплавах Нижнього Дунаю [143]).

Широку зону симпатрії з іншими видами має лише *S. uralensis*, проте в усіх випадках висока чисельність одного виду визначає низьку чисельність іншого. В нормі співіснують лише найбільш відмінні за морфологією *uralensis* + *sylvaticus*, а пара найбільш подібних за метричними ознаками *sylvaticus* + *arianus* є парapatричною [58]. Контури меж ареалів і зон симпатрії свідчать про їхню неусталеність. Основною біогеографічною координатою виступає Дніпро.

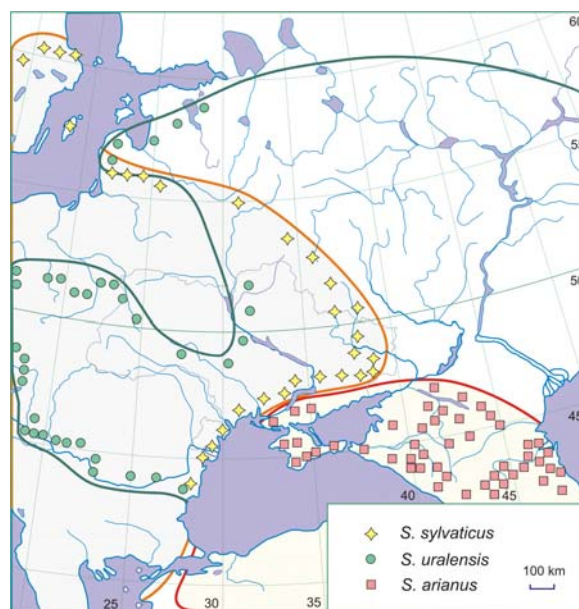


Рис. 4. Просторова диференціація “малих” видів лісових мишей (*Sylvaemus* ex gr. “*sylvaticus*”) у Східній Європі: *S. sylvaticus* (західний сегмент ареалу надвиду), *S. uralensis* та *S. arianus*. Для *S. sylvaticus* s. str. показано найбільш східні знахідки (за [40]), для *S. uralensis* – найбільш західні знахідки (за [254]), для *S. arianus* – всі місця знаходок в регіоні (за [63]).

**Мишівки лісові (*Sicista* sp.).** Колишній вид “березова миша” (*Mus betulinus* Pall.) представляє групу “смугастих мишівок” (*Sicista* s. str.), доволі однорідну за морфологією. Довгий час погляди та таксономію *Sicista betulina* вважали незмінними [4, 178], доки не було розпочато широкі цитогенетичні дослідження, що засвідчили високий рівень таксономічної диференціації всього роду *Sicista* [2, 125, 248]<sup>1</sup>. У складі надвиду лісових мишівок виявлено дві диференційовані хромосомні раси: з  $2n=32$  та з  $2n=44$  [123], визнані в усіх сучасних працях як самостійні види: *Sicista betulina* s. str. та *S. strandi*, відповідно [106, 109 та ін.].

Ці два види є загалом алопатричними [47], і змикання їх ареалів має місце лише на Східноруській височині, по лінії, що розділяє басейни Волги і Дону (рис. 5). Мишівки є дуже рідкісними, і дані щодо їх каріогеографії накопичуються вкрай повільно, часто як супутній матеріал (як, напр., при описі каріотипу мишівок з Чорнобильської зони [162] і Центрально-чорноземного заповідника [123]). Не виключено, що ці види формують зону симпатрії в районі Верхнього Дону.

Важливо зазначити, що власне мишівка лісова ( $2n=32$ ) поширена на всьому проміжку від Центральної Європи до Байкалу і має стабільний каріотип з поліморфізмом тільки однієї (2-ї) пари хромосом, натомість ареал мишівки донської ( $2n=44$ ) є порівняно малим, а каріотип – найбільш архаїчним для роду *Sicista* загалом [123]. Цікаво, що ареал більш примітивного виду є більш південним порівняно з ареалом *Sicista betulina* s. str.

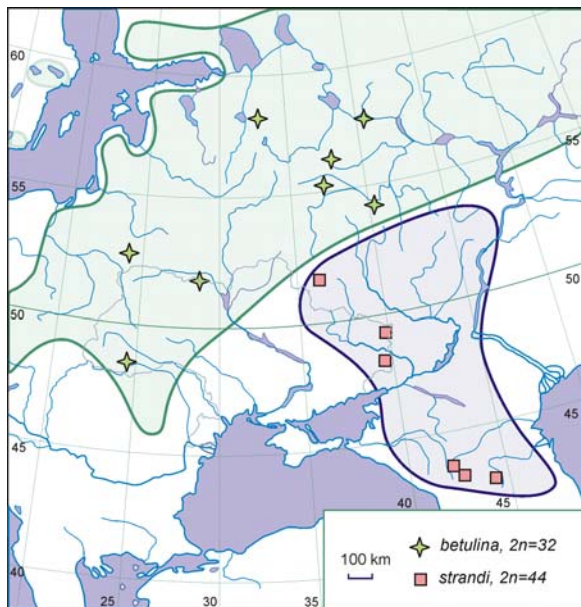


Рис. 5. Просторова диференціація “малих” видів лісових мишівок (група *Sicista* “*betulina*”), поширених у Східній Європі, за сумою всіх даних про знахідки хромосомних рас *Sicista* (за [123, 267] та ін.).

<sup>1</sup> Близька до лісових мишівок група *S. “subtilis”* (степові мишівки), представлена кількома хромосомними расами, розглянута в розділі про транзитивні таксономічні системи.

**Сарни звичайні (*Capreolus* gr. “*capreolus*”).** представлені кількома географічними расами [24, 28], яких останнім часом визнають в ранзі видів: сарна сибірська (*C. pygargus*) і сарна європейська (*Capreolus capreolus* s. str.) [29]. Статус цих форм постійно дискутується у зв’язку з легкістю гібридизації і наявністю численних перехідних форм [28, 152] і загалом виглядає завищеним [54]. У кожному разі ці дві групи популяцій мають всі ознаки аловидів, хоча природа їх видовості напівштучна: як через соціальний запит на цю видовість (у зв’язку з трофейною цінністю), так і через численні штучні посилення відмінностей. Останнє відбувалося за активної участі людини: спочатку – винищення географічно проміжних форм на початку 20 ст.<sup>2</sup>, потім – заселення вільних від сарн просторів морфологічно віддаленими формами (докладно див.: [54]).

Особливості поширення двох аловидів – сарни європейської та сарни сибірської – представлено на мапі (рис. 6). Очевидно, що ці два аловиди контактують в межиріччі Дону і Волги, проте всі ці популяції є штучними. Наслідки їх взаємодії (гібридизація, взаємовиключення) не досліджені. Дані про колишнє поширення сарн на теренах Східної Європи свідчать, що раніше межа між видами проходила по Дніпру [6, 102, 149], що приймається і дотепер [7, 85]. Проте зараз територія від Дніпра до Дону заселена дрібною європейською формою [54], і лише за Доном з’являється крупна сибірська форма. Як і в інших прикладах, тут мають місце ті самі біогеографічні координати.

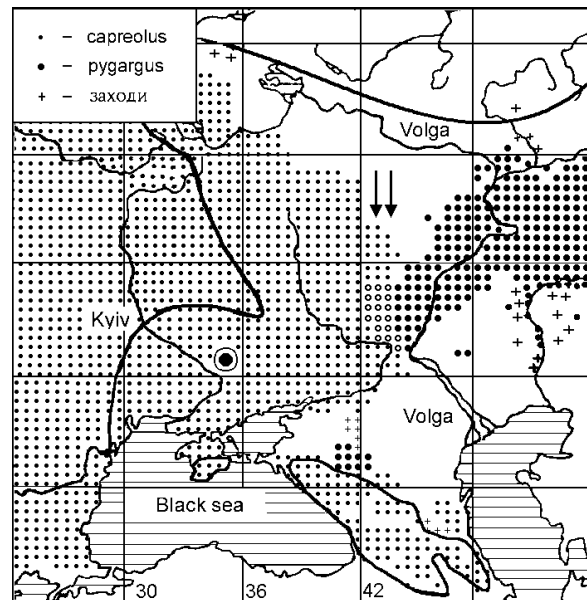


Рис. 6. Сучасне і межі колишнього поширення аловидів сарни: європейської *C. capreolus* (ліворуч) і сибірської *C. pygargus* (праворуч) за [29, 54]. Чорним колом показано давню знахідку *C. pygargus* біля Дніпра [6].

<sup>2</sup> За Тимофєєвою, у 20–30-ті роки ХХ ст. ареал сарни скоротився у десятки разів [136]. Межі скорочення ареалу у цей період депресії популяції сарни показано на рисунку.

**Їжаки звичайні (*Erinaceus* gr. “*europaeus*”).** Вид у традиційному розумінні його обсягу (*Erinaceus europaeus* s. l.) є політипним і представлений у фауні Європи двома аловидами: *E. europaeus* s. str. та *E. concolor* [185, 195]. Загалом таксономічна структура цього надвиду є складною для інтерпретації у зв'язку з наявністю кількох хромосомних рас [211, 222] і значним перекриванням більшості меристичних ознак [73]. Численні вказівки у давній літературі на наявність гібридів не підтверджені цитогенетичними даними. Тут прийнято найпоширенішу точку зору [195, 215], обґрунтовану з урахуванням морфологічних даних [74, 201–202, 262] і подальших каріогеографічних досліджень їжаків по всьому ареалу [67, 121].

Загалом таксономічна історія цієї групи – одна з найдовших і триває останні 50 років. Її особливістю є те, що для фахівців таксономічна неоднорідність групи є незаперечною, проте у більшості регіональних оглядів (зокрема, щодо фауни України [1, 87]) ці погляди послідовно не поділяються. Іншою особливістю групи є легкість інтродукції їжаків у нові регіони та інтерес до них з боку людей (завози, “втечі з культури”). Завдяки цьому, зокрема, сформувалася популяція *E. europaeus* у Фінляндії [215] і, очевидно, не тільки вона.

Види симпатричні у Центральній Європі та у Прибалтиці. Очевидним є вторинний характер симпатрії, при цьому в Прибалтійському регіоні (Швеція, Фінляндія, Естонія, Польща), очевидно, йде інвазія обох видів в ареали один одного, і їхні ареали стрімко змінюються. В кожному разі, контури ареалів обох видів є дзеркальними відносно східноєвропейських меридіанів і йдуть у розріз з природною зональністю регіону (рис. 7).

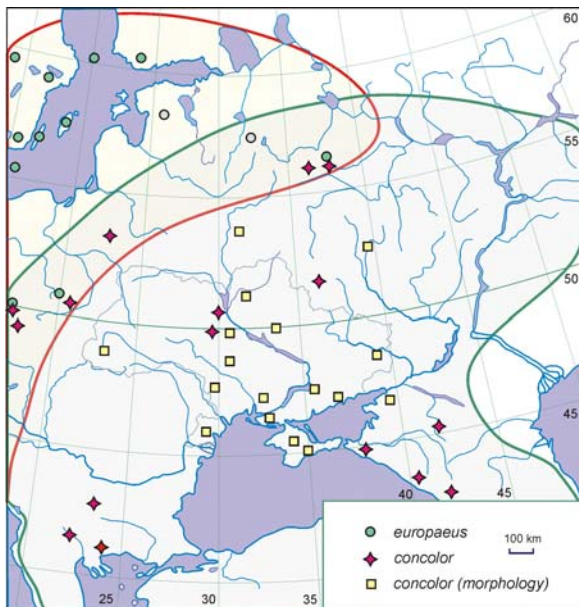


Рис. 7. Поширення аловидів їжаків групи *Erinaceus* “*europaeus*”: європейського (*E. europaeus* s. str.) і білочеревого (*E. concolor*) (за [67] з уточненнями за [215]). Темні значки – цитогенетичні дані.

**Нетопири карликові (*Pipistrellus* ex gr. “*pipistrellus*”).** Представлені у фауні Європи двома формами, що розрізняються за частотами ультразвукових сигналів: 45 кГц та 55 кГц [166, 208]. Наразі їх визнано видами (*P. pipistrellus* s. str. та *P. pygmaeus*) і розпочато широкі дослідження щодо їх поширення у Європі [205, 227]. Торкнулося це і теренів Східної Європи та суміжних до неї регіонів, у т. ч.: Прибалтії [225, 235], Польщі [240], Росії [257], України [51, 68, 110], Молдови [217], Румунії [186], Словаччини [179] тощо.

Загалом картина є доволі заплутаною: більшість знахідок “55-кГц”-форми приурочена до прибережних місцезнаходжень великих річкових долин з великими водними поверхнями і розміщена по периферії ареалу типової форми (45-кГц), яка зосереджена переважно в центральній частині Європи [207] (Серед парадоксів є і те, що всі генетично марковані знахідки нетопирів зі Східної Європи (Крим, Дніпропетровськ, Брянськ) належать тільки одній формі, *P. pygmaeus*).

Та сама ознака периферійності має місце і у Східній Європі: більшість знахідок є східними (рис. 8). Важливо зазначити, що при детальних обстеженнях *P. pygmaeus* реєструють у всіх місцях, де чисельним і єдиним вважали представником цієї групи вважали *P. pipistrellus* (так було у Києві і Ядутах, на Донеччині та Поліському заповіднику, в Криму і Ужгороді). Проте, очевидно висока частота реєстрацій нового виду має місце саме на сході, зокрема, в долині Сіверського Дінця [110] (на Дніпрі фактор великих водойм не “працює” [51]). Головною біогеографічною координатою на регіональному рівні, знову-таки, є межиріччя Дніпра і Дону (рис. 8).

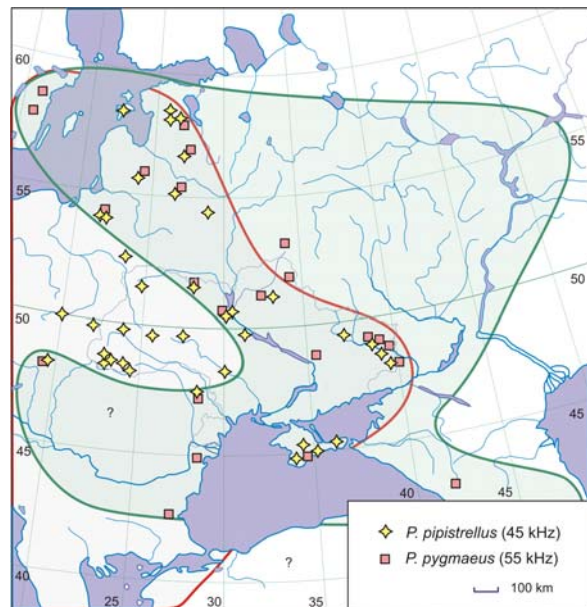


Рис. 8. Поширення двох звукових форм нетопира звичайного у Східній Європі за сумою всіх даних: *Pipistrellus pipistrellus* (s. str.) та *P. pygmaeus*. Східна межа надвиду подана за кадастром В. Львіна з кол. [78].

**Вухані звичайні (*Plecotus* ex gr. “*auritus*”)** – одна з найбільш нестабільних за обсягом систематичних груп ссавців, яку за числом таксономічних новин можна порівняти з групою *Mus* “*musculus*”. Численні зміни в таксономії вуханів (наразі лише у Західній Палеарктиці розрізняють не менше 10 видів) вимагають постійного перегляду даних щодо діагностики і поширення “малих” видів [250]. Стосовно теренів Східної Європи (рис. 9) мова може впевнено йти про два види – звичайного для більшості регіонів *Plecotus auritus* (s. str.) і його виду-двійника *P. austriacus*<sup>1</sup> [132, 266]. Загалом вся Центральна Європа є зоною їх симпатрії. Особливостями цих видів є притаманність *Plecotus auritus* (s. str.) до бореальних комплексів і лісових масивів загалом, а *P. austriacus* – до південних ксероморфних місцезнаходжень, скельних і карстових районів, урбо- і агроландшафтів [172].

Та сама тенденція ясно простежується на теренах Східної Європи [132], при цьому з певною очевидністю можна говорити про поступову інвазію південного *P. austriacus* в ареал *P. auritus*. Зокрема, колишні уявлення про поширення в Криму лише *P. auritus*, ствержені і давніми колекційними зразками [84, 132], уточнені появою і чисельним домінуванням в останній час знахідок вуханя сірого [266] (не виключено, що це *P. macrobullaris*). В районі Карпат маємо те саме: у давніх працях Карпати вважали межею поширення цих двох видів (на північ – *P. auritus*, на південь – *P. austriacus*) [1 та ін.], наразі маємо широку симпатрію в регіоні Карпат загалом (рис. 9).

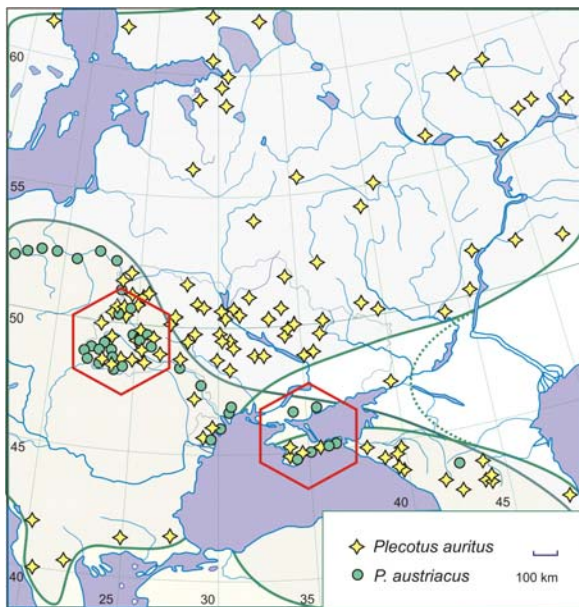


Рис. 9. Поширення вуханів групи *Plecotus* “*auritus*”: європейського *P. auritus* та сірого *P. austriacus* (Україна – детально, за [46, 266] з доповненнями; Європа – межі ареалів за [196, 197]; знахідки в Росії – за [78]).

<sup>1</sup> Можна припустити ідентичність кримських і причорноморських *P. austriacus* до *P. macrobullaris*, відомого з Балкан і Кавказу [251], проте це вимагає додаткових досліджень.

**Нічниці великі і вусаті (*Myotis* sp.).** Аналогічними описаним вище є просторові взаємини між “малими” видами нічниць. У фауні регіону їх є дві групи [44, 45]: нічниці великі (два аловиди) і нічниці вусаті (три аловиди), кожен з яких ще нещодавно розглядали як цілісні та неподільні види [1, 85, 128]. Розглянемо їх більш стисло.

**Вусаті нічниці (*Myotis* ex gr. “*mystacinus*”)** – одна з найбільш загадкових груп, в межах якої описано щонайменше 10 “малих” видів [198]. Першим і найвідомішим кроком у сучасній таксономічній історії цієї групи стало виокремлення виду *M. brandtii*, що продовжилося у типовому для європейської зоології “параді фаунітетів”: вид швидко почали знаходити в різних місцях і описувати нові фрагменти його ареалу і нові діагностичні особливості [161, 188, 242, 256].

Першою ревізією східноєвропейських популяцій стала робота П. Стрелкова і О. Бунтової [8, 130–131, 133], продовжена у працях К. Цицуліної, П. Бенди та ін. [48, 168, 170]. Результатом цього періоду стало перевизначення колекцій і перегляд складу фауни регіону: на першому етапі – виокремлення знахідок *M. brandtii* [48, 131, 264], на другому етапі – аналіз дрібних *ikonnikovi*-подібних форм [168, 170]. Останнє дозволило провести певне зоогеографічне зонування надвиду, розрізнивши три зональні таксономічні групи: бореальних *M. brandtii*, лісостепових *M. mystacinus* (s. str.) і степових *M. aurascens* [120, 170].

Загалом це одна з небагатьох груп, у якій поширення малих збігається з природною зональністю, проте це не зовсім так. За даними П. Стрелкова [130], відомі знахідки *M. mystacinus* s. str. далеко в глибині ареалу більш північного *M. brandtii*, проте ці знахідки лиш підтверджують загальну картину, описану вище: вони походять з периферійних районів Східної Європи (Прибалтія, Урал), і в центрі регіону має місце помітний південний “прогин” ареалу бореального *M. brandtii*, і вид проникає тут до Карпат і Поділля [138].

**Великі нічниці (*Myotis* ex gr. “*myotis*”)** представлені у фауні Східної Європи двома близькими видами, яких звичайно об’єднують в один політипний вид [85]. Після праць П. Стрелкова щодо популяцій зі Східної Європи [129] та П. Бенди та інших колег стосовно Центральної і Південної Європи [158, 169] диференціюють як два близькі види. За характером поширення види є вікарними і лише в окремих районах Центральної Європи вони формують зону симпатрії [159].

У Східній Європі види зберігають такий же високий рівень схожості [148] і загалом добре диференційовані у просторі й часі. Формально широка зона їх симпатрії на заході України є зоною перекриття зимового ареалу більш північного і західного виду *M. myotis* з літнім ареалом східного *M. blythii* [45]. Ці види поширені у Східній Європі переважно на її південному заході і з біогеографічної точки зору є маргінальними.



## Рівнинно-гірські-пари

Існує кілька двійникових груп, що представлені одним широко поширеним у Східній Європі видом і його двійником, обмежено поширеним у гірських регіонах [43]. До таких належать два надвиди "карпатської" групи і два "кавказько-кримської". Перша представлена чагарниковими (*Terricola* gr. "subterraneus") і водяними норицями (*Arvicola* gr. "amphibius"). Друга включає аловидовий комплекс мідиці малої (*Sorex* gr. "minutus") і мишака жовтогрудого (*Sylvaemus* gr. "tauricus"). Всі групи включають таксони неоднозначного рангу, видовість яких не є загально визнаною.

**Чагарникові нориці (*Terricola* "subterraneus")** представлені у Східній Європі парою двійників *T. subterraneus* та *T. tatricus*, що добре розрізняються за каріотипом і ареалами, проте мають дуже малі морфологічні відмінності [34, 213]. Для *T. subterraneus* характерний архаїчний каріотип з  $2n=52-54$  [33, 212, 243] і широкий ареал, що простягається від заходу Європи до Валдаю і Волги [38, 150]. Нориця татринська, навпаки, має один з найбільш просунутих в родині каріотипів з  $2n=32$  [272] і обмежене Карпатами поширення [64, 223]. За ареалогічними даними, морфологією черепа і каріотипу *T. tatricus* відноситься до альпійської групи "multiplex" [33, 34, 213] і не проникає на рівнини Східної Європи (рис. 10). Припущення про її спорідненість з азійськими норицями з груп *Stenocranium* та *Blanfordimys* [223] не підтверджують генетичні дані [206]. Знахідки 54-хромосомної форми у Східній Польщі за непрямыми даними можна віднести до *Microtus levis*.

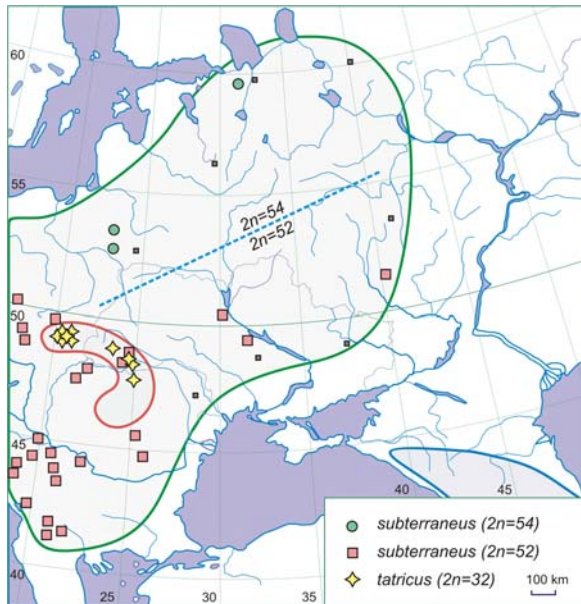


Рис. 10. Поширення трьох форм чагарникових нориць (колишній вид "*Pitymys subterraneus*") у Східній Європі: *Terricola tatricus* ( $2n=32$ ) та *T. subterraneus* ( $2n=52/54$ ) (за [34], з доповн. за [64, 223, 243]). Для *T. subterraneus* показано лише каріологічно датовані знахідки хромосомних рас: "subterraneus" ( $2n=54$ ) і "dacius" ( $2n=52$ ).

Другий вид – *T. subterraneus* – представлений двома хромосомними расами, які запропоновано розглядати як аловиди: більш південною расою "dacius" з  $2n=52$  (із поліморфізмом за 1-ю парою хромосом) і північною "subterraneus" з  $2n=54$  [34, 243]. Чисельність північної форми є вкрай низькою, і вона має дуже вузьку нішу порівняно з формою "dacius" [38], що разом з її відсутністю у складі "викопних фаун" [117] може свідчити про нещодавнє проникнення *T. subterraneus* на рівнини Східної Європи [35]. Можна також припустити близькі родинні стосунки східноєвропейських *T. subterraneus* з кавказькими *T. daghestanicus*, подібними до них за екологічними перевагами та хромосомними числами [33], що підтверджують і молекулярні дані [206].

**Водяні нориці (*Arvicola* "amphibius")** демонструють дуже подібну структуру просторово-таксономічної диференціації, проте вона розгорнута у значно більшому просторі. У фауні Східної Європи ця група представлена двома формами з суперечливим таксономічним рангом [98, 176, 241, 244], який автор визнає за видовий: *A. amphibius* s. str. і *A. scherman* [52]. В межах регіону, що розглядається, рівнинна амфібійна *A. amphibius* пов'язана з басейнами річок і поширена практично по всій Східній Європі, натомість дрібна гірська фосорійна *A. scherman* зустрічається лише у Карпатах (проте за межами Східної Європи її ареал значно ширший і охоплює більшу частину Центральної і Західної Європи). За більшістю ключових систематичних ознак (розміри і морфологія черепа і зубів) гірська *A. scherman* є більш архаїчною [52, 116], а рівнинна *A. amphibius* – більш просунутою і до того ж однорідною морфологічно в межах ареалу [52, 108].

**Мідиці малі (*Sorex* "minutus")** – доволі монотипна група, особливістю якої є дуже широкий ареал [30], розділений у Східній Європі степовою зоною на основний материковий сегмент (*S. minutus* s. str.) і кавказько-кримський ізолят. Кавказьку популяцію зараз відносять до окремого виду цієї групи – *S. pusillus* (= *volnuchini*), що справджено каріологічними даними ( $2n=40$  проти  $2n=42$  у *S. minutus* s. str.) [82]. Статус кримських мідиць не є однозначним [139], проте за морфологічними даними (каріотип не досліджений) вони можуть бути віднесені до кавказького аловиду *S. pusillus* [41, 263], що можуть підтвердити лише подальші порівняльно-генетичні дослідження.

**Мишак жовтогрудий (*Sylvaemus* "tauricus")** представляє відносно "тиху" надвидову групу ссавців Східної Європи і на більшій її частині представлений однотипною номінативною формою *S. tauricus* [62], яку на Кавказі замінює її аловид *S. ponticus* [19, 93]. Як і у випадку з мідицями, статус кримської популяції не підтверджений генетичними даними, і припущення про її належність до кавказького аловиду [39] є попереднім, що, врешті, виходить за межі нашої теми.

## Транзитивні таксономічні системи

ТТС – одне з найпоширеніших явищ, при якому політипні види представлені низкою вікарних форм напіввидового рангу (у частині випадків – сформованих "малих" видів), рівень еволюційної просунутості яких визначений біогеографічно. Сповідуючи ідеї Єлізе Реклю, зазначу, що у просторі (тобто зараз) повторюється те, що відбувалося (колись) у часі. Розглянемо це на прикладі 3-х груп: землерийок надвиду *Sorex* "araneus", ховрахів надвиду *Spermophilus* "citellus" і мишівок степових (*Sicista* "subtilis"), що представлені низкою хромосомних рас невизначеного рангу.

**Звичайні бурозубки.** Особливістю групи *Sorex* "araneus" є надвисокий рівень хромосомного поліморфізму. Ця мінливість проявляється як на популяційному рівні, так і на рівні міжпопуляційних відмінностей. Обсяг досліджень надзвичайно високий, і наразі цитогенетиками досліджено більшість видів і їх географічних форм [77, 246].

Для всієї групи характерна виразна тенденція до редукції числа хромосом, за яким відрізняються "мали" види та їхні хромосомні раси [274, 276]. В основі цього явища лежить поширений в межах групи поліморфізм за центричними злиттями хромосом (за типом Робертсонівських транслокацій) [245]. Головним наслідком широких досліджень структури систематичних взаємин у цій групі стало визнання видового рангу низки географічних форм мідіць зі стабільним каріотипом та унікальними транслокаціями [187, 192].

Після обґрунтування самостійності таких "малих" видів (див. [190]) розпочато детальні дослідження географічної мінливості каріотипу у власне *Sorex araneus* s. str. з особливою увагою до периферійних популяцій [278] і зон гібридизації хромосомних рас [77]. Процес вивчення надвиду триває у формі численних воркшопів, присвячених цитогенетиці *Sorex araneus* [191 та ін.].

Просторовий розподіл "малих" видів, виокремлених зі складу *Sorex araneus* за останні десятиліття, а так само окремих хромосомних рас *S. araneus* s. str., має певні закономірності [270]. Такі дані узагальнено на картосхемі (рис. 12). Очевидно, що розподіл видів у просторі повторює картину філогенезу цієї групи ссавців: найбільш архаїчні форми (рис. 11) поширені по периферії ареалу *S. araneus* з епіцентром цього розподілу в центрі Східної Європи (рис. 12). При цьому в межах того комплексу рас, що формують вершину кладограми (*Sorex araneus* s. str.), спостерігається та сама тенденція: найбільш цитогенетично просунуті раси, що мають найменше для надвиду число хромосом [105, 246], закономірно виявляють у північній частині Східної Європи.

Картина поширення хромосомних рас мідіць у Східній Європі відома лише в загальних рисах [9, 77, 175] і очевидно, що подальші дослідження внесуть більшу ясність. В кожному разі відомо, що тут проходить зона взаємодії кількох хромосомних рас, у тому числі в Поліссі [77] і на Дону [9], що засвідчує біогеографічну роль Східноєвропейської рівнини в еволюції ссавців.

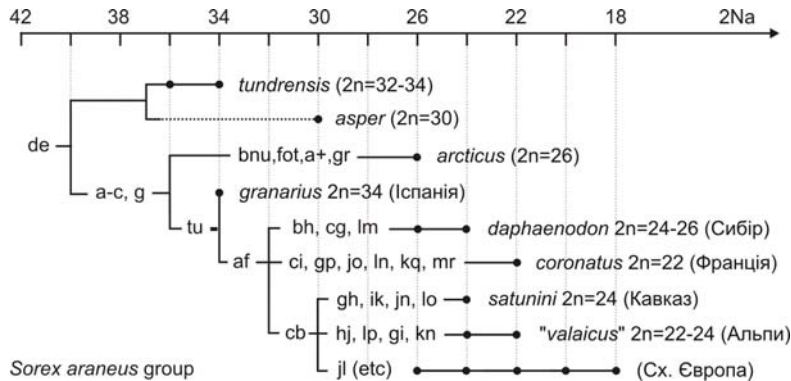


Рис. 11. Схема імовірних філогенетичних взаємин видів *Sorex* (s. str.), побудована на основі цитогенетичних апоморфій і градуйована за  $2N_a$  (за [72, 268]). Порівнюючи цю схему з мапою поширення "малих" видів (рис. 12), бачимо не випадковий їх збіг: найбільш архаїчні форми є найвіддаленішими від Східноєвропейського біогеографічного вузла, а найбільш просунуті раси *S. araneus* s. str. ( $2n=18-24$ ) поширені саме у Східній Європі.

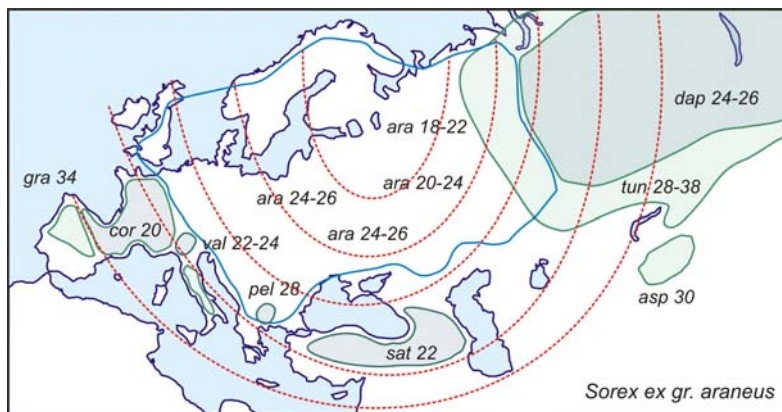


Рис. 12. Просторовий розподіл видів і хромосомних рас групи *Sorex* "araneus". Ареали видів – за [30, 180] та ін. працями. Акроніми – назви окремих "малих" видів і деяких хромосомних рас, що досягли статусу "видовості"; цифри – число хромосом ( $2N_a$ ). Ізолнії відповідають головним стадіям кладогенезу, представленим на рис. 11.

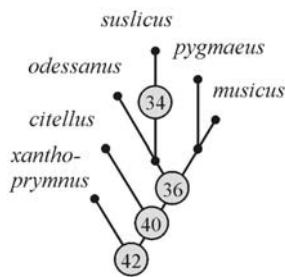
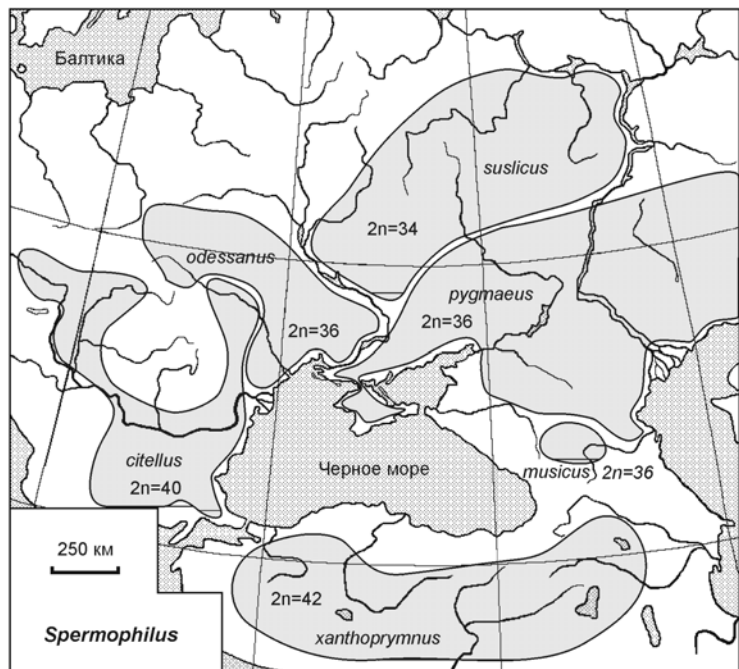


Рис. 13. Імовірні родинні стосунки західнопаLEARктичних ховрахів (*Spermophilus* s. str.) за хромосомними числами (ліворуч) та ареали "малих" видів цієї групи видів (праворуч). Очевидний збіг структури і векторів змін біогеографічних і цитогенетичних даних (за [55]).



**Ховрахи групи *Spermophilus "suslicus"*** представлені кількома формами видового і напіввидового рангу [55]. Ця група представляє собою комплекс вікарних популяцій [118], що однотипними за морфологією [27], проте відрізняються високим рівнем диференціації за хромосомними числами [17, 20, 55]<sup>1</sup>. Загалом ця група включає 6 "малих" видів різного рівня родинності (рис. 13а), і в її межах хромосомні числа змінюються від  $2n=42$  до  $2n=34$ . У більшості випадків межами поширення видів є річки, проте у зонах контакту на плакорях між ними формуються гібриди.

У Східній Європі поширені 4 "мали" види цієї групи, з яких найбільший інтерес становлять взаємини крапчастих і малих ховрахів: тут виявлена велика мінливість як екстер'єрних ознак [115], так і каріотипу [181, 210]. При цьому географічні кліни морфологічної (розміри, забарвлення) і цитогенетичної мінливості ( $2n$ ) йдуть "крізь" ареали "малих" видів так, якби це був один вид [69]. Власне, на цьому прикладі і запропоновано поняття ТТС – "транзитивних таксономічних систем" [55]. З представлених на рис. 13 даних можна бачити, що структура просторової диференціації "малих" видів ховрахів збігається з філогенетичними реконструкціями [55]. Ховрахи демонструють перехідний характер мінливості практично всіх ознак, і просторовий розподіл "малих" видів на теренах Східної Європи відповідає моделі "таксономічного брунькування" з вищепленням нових форм у напрямку від Малої Азії до центру Східноєвропейської рівнини (див. рис. 13).

<sup>1</sup> Ховрах "звичайний" ("*Citellus citellus*") протягом 200-літньої історії вивчення був послідовно поділений на кілька "малих" видів, у т. ч.: *Spermophilus citellus* (європейський), *S. pygmaeus* (сірий), *S. suslicus* (крапчастий), *S. odessanus* (подільський). Остання пара видів визнана лише в останні роки [69, 146].

**Мишівки степові (*Sicista* ex gr. "*subtilis*")** – одна з найбільш загадкових груп [2], представлена широким спектром хромосомних рас, крайні варіанти мінливості яких описано як окремі види: *S. subtilis* з  $2n=26$  та *S. severtzovi* з  $2n=18$  [122]. У подальшому між ними виявлено кілька проміжних рас, і загалом картина їх взаємин виглядає доволі складною [66, 80, 81]. На цей час у групі степових мишівок відомо 5 хромосомних рас, у тому числі: 26-хромосомна (Крим і степове Приазов'я від Дніпра до Дінця), 24-хромосомна (від Нижнього Дону до Волги і далі на схід), 18-хромосомна (від Дінця до Дону), а також дві локальні раси з  $2n=22$  та 26 у різних частинах долини річки Дон.

Перші дві раси мають загалом стабілізований каріотип і відносно широкі ареали (рис. 14). Натомість, найбільш північні малохромосомні раси (група "*severtzovi*") характеризуються значним поліморфізмом за числом і морфологією хромосом [66, 80]. З'ясування їх гомологій проблематичне, і відповідей на питання щодо їхніх родинних стосунків немає. Не виключено, що все це – варіанти мінливості, аналогічні виявленим у землерийок групи *Sorex araneus* [77, 275] та сліпачків групи *Ellobius talpinus* [163, 220].

Залишається недослідженим каріотип мишівок з інших частин їх ареалу, у тому числі із Західного Лісостепу, Придунав'я, середнього Поволжя (рис. 14). На захід від Дніпра степові мишівки, очевидно, зникли, скоротивши, як і більшість інших степових видів (сліпачки, сліпаки, ховрахи) чисельність і ареали [71]. У кожному разі, зони розлому малих видів закономірно лежать у межиріччі від Дніпра до Волги, а поширення хромосомних рас правдоподібно має клинальний характер, що нагадує картину мінливості у інших розглянутих тут груп, у т. ч. ховрахів [55].

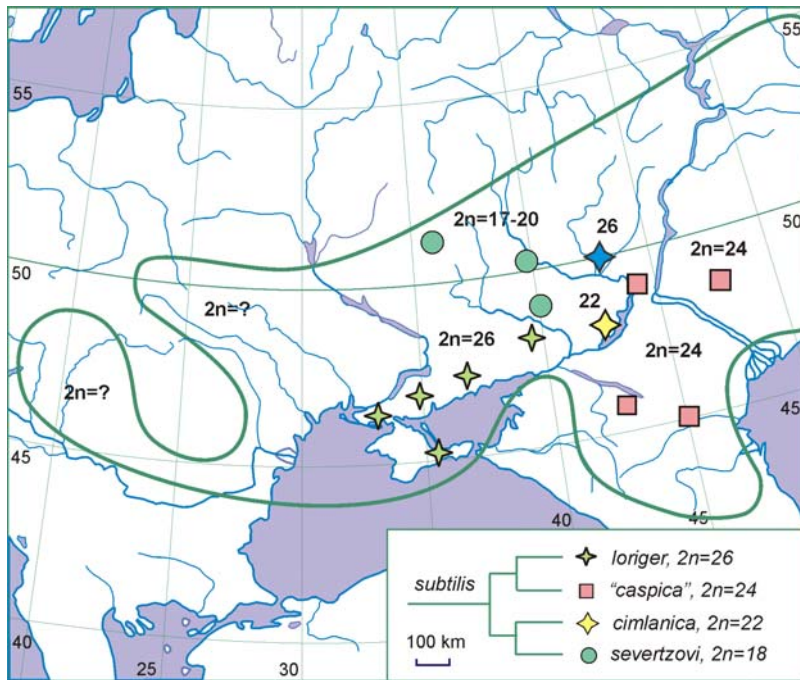


Рис. 14. Поширення хромосомних рас степової мишівки (*Sicista* ex gr. "subtilis") у Східній Європі (за даними з [66, 80 та ін.]). Західний сегмент ареалу, де, очевидно, мишівки зникли в історичний час, подано за оглядами [71] (Україна) та [236] (Центральна Європа).

Очевидно, що існує певна закономірність у поширенні різнохромосомних рас мишівок: загалом їх ареали обмежені руслами великих річок і більш просунуті каріотиби зустрічаються в більш північних частинах регіону. В цьому є певна аналогія з поширенням хромосомних рас ховрахів, описаним вище.

### Інші приклади політипних груп

**Підковики малі (*Rhinolophus "hipposideros"*)** є однією з найменш вивчених політипних груп, питання поширення і мінливості яких у Східній Європі тільки почато вирішувати [265, 271]. В межах цього виду описано кілька підвидів і форм напіввидового рангу, а також кілька хромосомних рас. Серед згаданих у давній літературі таксонів привертає увагу популяція кримських *R. h. minimus*, яка перевищує за розмірами типових "minimus", проте географічно тяжіє до них [265]. Детективності цьому додає незвична для підковиків хромосомна мінливість. При стабільних для роду  $2n=56$  [171, 279] в групі "hipposideros" описано щонайменше три хромосомні раси: поширена у західній і центральній Європі з  $2n=56$  [177, 274], кілька аберантних варіантів цього ж каріотипу із Закавказзя і Балкан [167], каріотип з Йорданії з  $2n=58$  [239] і, врешті, расу  $2n=62$  з Киргизії [279]. Наявність 3-х рас в межах одного виду при стабільності каріотипу у роді – явище рідкісне і заслуговує на увагу [199]. Окрім аловидової гіпотези автор припускає помилки при ідентифікації видів. Подільські підковики мають  $2n=56$  (дані автора), кримська популяція не вивчена.

**Строкатки степові (*Lagurus lagurus* s. l.)** – одна з найдавніших груп гризунів Східної Європи, колись поширена на захід до Франції [112]. За історичний час строкатки суттєво скоротили свій ареал і практично зникли на терені від Дністра до Дінця [49, 83]. В межах виду виявлено поліморфізм, пов'язаний з інверсією в парі крупних аутосом, що дає мінливість  $NFa=58/60$  [156, 273]. Ці відмінності можуть трактуватися як міжпопуляційні [104], що підтверджують і дані автора: в Україні є лише один з варіантів каріотипу.

**Миші звичайні (*Mus* ex gr. "musculus")** – найбільш znana в царині вивчення політипізму група ссавців, якій присвячено надзвичайно обсяжну літературу (див. [42, 86, 221]). Хоча питання таксономічної гетерогенності східноєвропейських "хатніх" мишей піднімалося давно [101 та ін.], очевидний прорив досягнуто завдяки розвитку порівняльно-генетичних методів дослідження [96, 173, 228]. Величезний обсяг проведених дотепер досліджень дозволив підтвердити правильність сформульованих ще на початку ХХ ст. положень про видову самостійність миші курганцевої (*M. spicilegus* = "sergii") і конспецифічність екзантропних *M. hortulanus* з власне хатніми мишами (*M. musculus*), а також відсутність у фауні Східної Європи аловиду хатніх мишей *M. domesticus* (докладніше: [42, 56]). Наразі інтерес до досліджень цієї групи ссавців явно зменшився, хоча деякі аспекти неоднорідності географічних популяцій *M. musculus* s. str. продовжують викликати інтерес.

Зокрема, цитогенетичними дослідженнями показано, що східноєвропейська рівнина було зоною сходження кількох цитогенетичних типів, у тому числі "європейського" та "азійського" [155]. Щодо миші курганцевої (екзантроп) і трьох екологічних рас миші хатньої (екзантроп, сезонний синантроп, облігатний синантроп), то межі їхнього географічного поширення цілком визначаються природною зональністю Східної Європи [42].

**Внутрішньовидові форми** на рівні колись диференційованих популяцій, що відновили свою єдність з суміжними формами, тільки-но починають вивчати. Двома яскравими прикладами цього є мишаки жовтогруді (*Sylvaeemus tauricus*) [229] і нориці сибірські (*Microtus oeconomus*) [174], представлені у Східній Європі диференційованими і унікальними генетичними системами.

## Обговорення

Наука – не просте накопичення емпіричних результатів.  
Вона є спробою зрозуміти і впорядкувати ці результати  
(Бріллоен, цит. за: Іванов, 1996)

**Загальні закономірності.** Ареал є такою же характерною і специфічною ознакою виду, як і його морфофізіологічні та інші особливості [32]. Понад те, вид не тільки існує у просторі, але й "розгортає" у ньому свою мінливість, змінюється, формуючи географічну мінливість, "інвазуючись" на нові території і в нові біогеоценози, взаємодіючи у просторі з іншими видами. Наведені вище численні факти та їх інтерпретації незаперечно засвідчують дві важливі закономірності:

1) практично всі еволюційно молоді види мають неусталені ареали і нетипові для вихідного (материнського) виду ареалогічні взаємодії зі своїми найближчими (сестринськими) видами;

2) територія Східної Європи виявилася не випадковим полігоном розгортання мінливості молодих видів у просторі і таким же не випадково багатим на криптичне різноманіття регіоном Європи і Палеарктики загалом.

Очевидно, що типи ареалів "малих" видів і системи їх просторових взаємин в кожній з надвидових груп певною мірою відрізняються, проте спільним знаменником усіх розглянутих ситуацій є те, що зони "розколу" материнських видів, зони прохорезу "малих" видів та зони вторинної їх симпатрії формуються саме на теренах Східної Європи, переважно у середніх і північних широтах. Це стосується усіх систематичних груп: їжаків і ховрахів, вуханів і нічниць, нетопирів і землерийок, мишей і нориць, мишівок і копитних. І має місце, незалежно від типів диференціації (аловиди, симпатричні види-двійники, транзитивні таксономічні системи) і незалежно від систем провідних ознак диференціації і, власне, виявлення їх неоднорідності (хромосоми, протеїни, звуки).

**Кореляції меж ареалів.** Практично всі розглянуті тут "мали" види мають унікальні ареалогічні особливості, проте в усіх випадках ми знаходимо спільні ареалогічні ознаки і збіги як типів ареалів, так і окремих їх сегментів в межах східноєвропейського біогеографічного вузла. Зокрема, у групі розглянутих тут першими видів-двійників нориці звичайної тип ареалу *Microtus arvalis* загалом збігається з характером поширення нориці *Terricola subterraneus*, сарни *Capreolus capreolus* (проникають далі на схід), їжака *Erinaceus europaeus* (більш західний). Інший вид тієї ж групи звичайних нориць – *Microtus levis* – демонструє подібність поширення з такими "малими" видами з інших груп як їжак *Erinaceus concolor* (ареал ширший), ховрахи групи *Spermophilus citellus* + *odesanus* + *suslicus* (більш південні), мишівка *Sicista strandi* (значно менший ареал). Схожими, принаймні у масштабі Східної Європи, є ареали гірських видів з усіх гірсько-рівнинних пар.

**Приклади з інших груп.** Східноєвропейська рівнина виявилася полігоном розвитку еволюційних подій не лише для ссавців. Аналіз літератури щодо подібних ситуацій в інших групах тварин засвідчує наявність тих самих закономірностей. Для ілюстрації розглянемо по одному подібному прикладу в суміжних групах хребетних тварин.

а) серед птахів яскравою є ситуація з білоголовими мартинами (*Larus ex gr. argentatus – cachinnans*), що відносяться до двійникових комплексів [70]. В останніх працях щодо мінливості та філогеографії цих груп ясно показано, що розкол і подальша взаємодія ключових таксономічних одиниць (напіввидів) у цій групі мають місце саме на рівнинах Східної Європи [107, 144]. Тут формується зона вторинного сходження ареалів молодих видів, і має місце їх широка гібридизація.

б) плазуни дають цікавий приклад з аловидовим комплексом ящірки прудкої, *Lacerta agilis* [50, 59]. Відомі у Східній Європі дві її форми – західна *L. agilis s. str.* і східна *L. exigua* – розрізняються навіть на колекційних серіях, а їх ареали розмежовані лінією, що відповідає центральному меридіану Східної Європи [134]. Хоча сучасні дані свідчать про наявність зони інтерградації між цими формами ящірки [153, 154], зведення системи з двох аловидів до серії географічних форм є очевидним спрощенням ситуації.

в) амфібії Східної Європи включають кілька політипних груп, більшість з яких представлена алопатричними або парапатричними формами [59]. Особливо яскравий приклад дають часникові жаби, *Pelobates fuscus s. l.* В межах цього надвиду виявлено два цитотипи, що відрізняються за розміром геному і за генетичними особливостями досягли видового рівня диференціації [147]. Контурні ареалів "західної" і "східної" форм [5] збігаються з визначеними для багатьох розглянутих тут аловидових комплексів, у т. ч. 46-хромосомних аловидів групи *Microtus arvalis* (рис. 2).

**Зони симпатрії.** Далеко не всі види, розглянуті у цій праці, представляють собою алопатричні або парапатричні комплекси. Для частини з них має місце формування вузьких або відносно широких зон симпатрії. Проте, абсолютна більшість ситуацій відноситься не до явищ симпатрії як такої (суттєве перекривання ареалів), а до маргінальної симпатрії, коли має місце незначне накладання ареалів в одній з частин ареалу надвиду. При цьому, характерним є те, що зони симпатрії розглянутих тут двійникових пар формуються саме на теренах Східної Європи (рис. 2–14). Більшість зон симпатрії, як і більшість меж поширення "малих" видів, не збігаються з природною зональністю і можуть розглядатися як історично недавнє явище. Тобто вони *не стабільні*, і в цих зонах продовжуються процеси просторово-екологічної диференціації "малих" видів. Загалом формування симпатричних пар (власне двійників) характерне лише для дрібних ссавців [43].

Особливо яскраво такі зони виразні у дрібних норкових гризунів, зокрема, у нориць (*Microtus arvalis – levis*) і мишаків (*Sylvaemus sylvaticus – uralensis*). Менш яскраво це виразно у кажанів, що пов'язано як з їх прив'язаністю до спелеорайонів [142], так і високою міграційною активністю [100] і високим рівнем синантропії [60, 249]. Останнє часто веде до змін міграційного статусу видів і змін їх ареалів, часто у бік їх розширення. Проте, навіть за таких умов спостерігаються певні закономірності, найбільш яскраво помітні на прикладі вуханів (*Plecotus*) і нетопирів (*Pipistrellus*).

**Антропогенний фактор** виявився потужним чинником історичних змін фауни загалом [79, 145] та ареалів багатьох "малих" видів, зокрема. В окремих випадках зони контакту видів суттєво видозмінені або й посилені діяльністю людини, що яскраво видно на прикладі сарн (активне розселення [54]) і нориць (розширення зон землеробства [35]). Антропогенний фактор також суттєво вплинув і на поширення інших видів, зокрема, на їжаків і кажанів (розширення ареалів), ховрахів і мишівок (скорочення ареалів). Такі явища докладніше розглянуто вище у відповідних нарисах. Найбільш цікавими з огляду на проблеми, що розглядаються тут, є зміни ареалів у бік їх розширення, що веде до формування зон симпатрії. Зокрема, ситуація з норицями групи *Microtus "arvalis"*, які на півночі Східної Європи поширені переважно в некорінних стаціях [137, 151]<sup>1</sup>, незаперечно свідчить про вторинність зони їх симпатрії.

**Фактори високого рівня біорізноманіття**, яке сформувалося на теренах Східної Європи, становлять головну проблему. Фактично тут сходяться три напрямки дослідження фауни: біогеографія, таксономія і макроеволюція, що наразі частіше позначають як "філогеографія" [157, 218, 219, 258]. Можна припустити принаймні три гіпотези щодо причин формування високого рівня таксономічного різноманіття регіональної теріофауни у Східній Європі (рис. 15). Відповідно до них Східна Європа може розглядатися як:

1) регіон, що є первинним центром видоутворення і багатства біоти (у Вавіловському розумінні центрів різноманіття [12]), альтернативою чому є теза про псевдоцентри багатства (рис. 15-а),

2) зона вторинного контакту малородинних видів з різних фауністичних комплексів, що мають схожість внаслідок "зворотного ізоморфізму" (*sensu* Степаняна [127]), альтернативою чому є дивергентна модель Воронцова [16] (рис. 15-б),

3) зона "розлому" колись єдиних материнських популяцій з формуванням "малих" видів внаслідок редукції систем їх мінливості та вторинної інвазії їх у нові регіони та в ареали один одного (інвазійна модель автора [57, 61]) (рис. 15-в).

<sup>1</sup> Докладніше ця проблема розглянута у давнішій праці автора [35]. Варто додати, що більшість найбільш західних знахідок *Microtus levis* (які, власне, і стосуються зони симпатрії двійників) походять зі скирт на полях після посівів зернових.

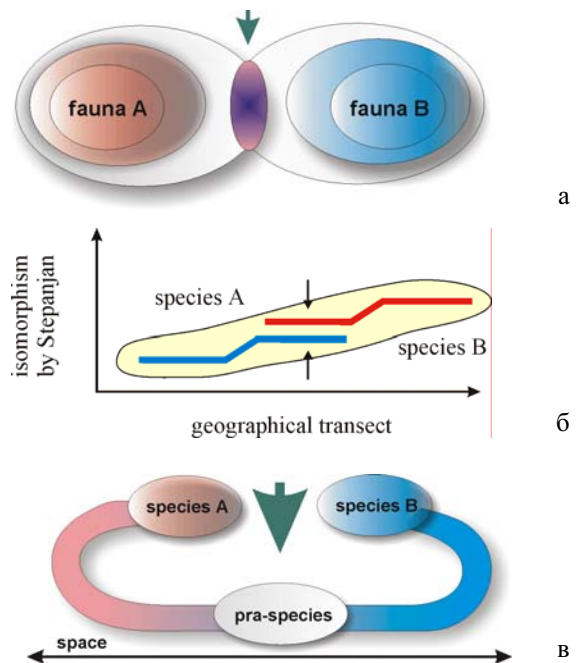


Рис. 15. Гіпотези формування високого рівня криптичного різноманіття теріофауни у Східній Європі:

- а — як вторинний центр багатства,
- б — внаслідок зворотного ізоморфізму,
- в — внаслідок розколу материнського виду.

**Перша гіпотеза** в основному викладі (центр різноманіття) і викладі альтернативному (псевдо-центр) не життєздатна, оскільки жодний з рівнинних біомів помірних широт не відноситься до таких центрів, по-перше, а, по-друге, практично всі розглянуті вище види мають у Східній Європі межі свого поширення. З іншого боку, про псевдоцентри можна говорити лише у зональному аспекті (напр., лісостеп як до певної міри композиція лісових і степових біотичних комплексів), проте більшість розглянутих тут "малих" видів мають ареали, межі яких йдуть врозріз із природною зональністю, і центри яких лежать поза регіоном.

**Друга гіпотеза** докладно розглянута для більшості згаданих тут видів у спеціальній праці автора [58]. В деяких випадках дійсно можна говорити про ізоморфізм (напр., вусаті нічниця та звичайні нориці), в інших – про дивергенцію в зонах контакту (напр., лісові миші або вухані). Проте, загалом взаємини близьких видів носять більш складний характер і мають, як не дивно, простіше пояснення через автогенетичну модель [58], яка у розвиненому викладі [61] включає дві складові: (1) редукцію вихідної мінливості правиду внаслідок редукції його ареалу та (2) ампліфікацію морфогенетичного типу в ході інвазії в нові ареали. До певної міри це пояснює і статус двійниковості більшості молодих видів, і формування транзитивних таксономічних систем. У кожному разі мова йде про монофілетичні групи близьких видів, а не про псевдокриптичне різноманіття.

**Третя гіпотеза** є головною і викладена далі.

## Гляціальні ефекти і різноманіття

**Лінія Дніпровського розлому.** Наведені вище численні приклади щодо ссавців та деяких інших груп тварин свідчать про очевидну історичність (недовершеність формування) ареалів більшості "малих" видів. На відміну від "звичайних" видів, ареали переважної більшості з цих видів не відповідають розподілу біозональних комплексів. Порівнюючи ці ареали, можна бачити, що всі вони мають не випадковий розподіл у просторі відносно певної вісі, яку автор називає "Лінією Дніпровського розлому". Проте, сам Дніпро виступає межею поширення переважно лиш для видів степового фауністичного ядра [23, 49], а чимало двійникових комплексів "розгортають" свої ареали і формують зони симпатрії у більш північних районах Східної Європи і частіше на схід від Дніпра (див. рис. 2–14). Отже, існує інший і більш потужний фактор, що впливає на фауну загалом і конфігурацію ареалів "малих" видів, зокрема.

**Гляціали та постгляціальна зона.** Єдиною відповіддю і єдиним фактом, що без застережень узгоджується з картиною поширення двійникових комплексів, є схема розвитку суцільних покривних зледенінь, які розвивалися на рівнинах Східної Європи продовж Плейстоцену з епіцентром у Скандинавії<sup>1</sup>. Література щодо гляціалів безмежна, і ми обмежимося схемами із загальноєвропейських у нас в країні праць Величко [13, 14] (для огляду також див. праці: [31, 203, 204, 216]).

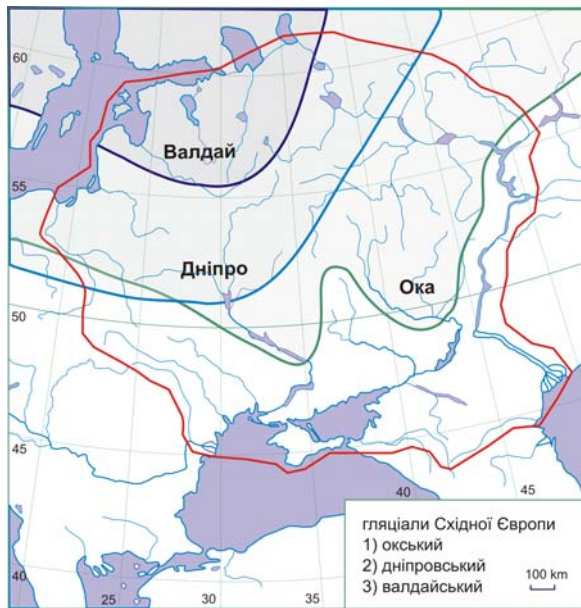


Рис. 16. Південна межа поширення суцільних покривних зледенінь на території Східної Європи у Плейстоцені (за [14]). Найдавнішим є Окський гляціал, Валдайський гляціал найчастіше розглядають як останню фазу Дніпровського зледеніння.

<sup>1</sup> В різних країнах прийнято різні позначення гляціалів. Зазначимо назви, широко вживані в літературі щодо Руської рівнини і Польщі: Ранній Плейстоцен – Ока = Сан2, Середній Плейстоцен – Дніпро = Одер, Пізній Плейстоцен – Валдай = Вісла.

Всі відомі дані щодо четвертинної історії Землі свідчать про величезний вплив покривних зледенінь на динаміку і сучасний склад біоти [193, 253], як флори [25, 141], так і фауни [194, 255]. Одним із наслідків гляціалів стало посилення процесів ротації фауни, як вимирання [234], так і видоутворення [160]. Останнє особливо добре досліджене на птахів [209, 259]. Врешті, гляціальні ефекти розглядаються як провідні фактори у формуванні надзвичайної хромосомної мінливості у мицих [72, 260], аловидів у сарни [29, 54] і крапчастих ховрахів [55], видів-двійників звичайних нориць [45] та інших "незручних" таксонів, що послідовно доводиться у всіх працях автора.

**Постгляціальні інвазії.** Ясно, що ефект Лінії Дніпровського розлому виник не через роль Дніпра як біогеографічної координати, а завдяки розвитку гляціалів, що поширювалися зі Скандинавії широким фронтом, і найбільш далеко на південь – долинами крупних річок. Формування рефугій (місць переживання біоти) на локальному рівні (окремі височини) та глобальному рівні (Європа, Азія) посилювалося південними морями (Паннонське, Понто-Азов, Каспій) і горами Альпійської складчастості (Альпи, Карпати і Кавказ). Власне, з таких рефугій [193, 255] фауна і розселялася у зворотному напрямку, займаючи нові території по всій постгляціальній зоні. Пульсації льодовикового покриву [14], формування мостів суші (Босфор, Запорізькі пороги тощо) [200], зміни повноводності та русел річок (прориви нових русел) [111, 114] формували нові зони прориву рефугіальної фауни на рівнини Східної Європи.

Ключову роль у процесах реколонізації постгляціальної зони грали міграційні здібності видів-інвайдерів [232]. Очевидно, що вони дуже різні в різних групах (зокрема, землерийок значно вищі, ніж у ховрахів, а у кажанів – вищі порівняно із землерийками). Відповідно, існує різна щільність аловидів і хромосомних рас у перерахунку на весь регіон. Зокрема, у таких типових землерийок, якими є сліпаки і ховрахи, сформувалося по 4–5 аловидів [39, 140], у нориць і мишей – по 2–3 види [34, 35, 42, 52, 262 та ін.], у землерийок – по кілька хромосомних рас, які так і не досягли статусу видовості [41, 260], у кажанів – лише по одному виду, що заселив постгляціальну зону та його виду-двійнику з маргінальним поширенням на південному заході регіону [65].

Далеко не всі групи ссавців змогли широко освоїти постгляціальні зони. Максимум видового багатства теріофауни спостерігається на півдні регіону, у колишній циркумгляціальній зоні (мишівки, мишаки лісові і миші звичайні тощо). Показники видового багатства локальних фаун загалом зменшуються у північному напрямку. Зокрема, видове багатство теріофауни України майже вдвічі (на 20–70% більше за багатство теріофауни Прибалтики, Валдайської височини, Білорусі, Польщі, верхньої та середньої Волги тощо).

**Внутрішньовидове різноманіття.** Різноманітні оцінки морфологічної і генетичної мінливості видів з числа представників політипних таксонів (тобто розглянутих тут "малих" видів) показують вкрай низьку їх мінливість порівняно з очікуваною. Зокрема, хатні миші (*Mus musculus*) з північних популяцій мають лише до 30–50% аельної мінливості, що виявлена на півдні регіону [86]. Дуже однорідними за морфологією і без типового для виду хромосомного поліморфізму виявилися східноєвропейські підземні нориці (*Terricola subterraneus*) порівняно з центральноевропейськими популяціями [34]. Дуже однорідними за морфологією виявилися "політипні" *Arvicola amphibius*, що захоплювали не одне покоління дослідників [52, 108]. Прикладів цього є чимало.

Вкрай однорідними при вивченні ДНК виявилися мишаки лісові і жовтогруді (*Sylvaemus sylvaticus et tauricus*) у вибірках зі Східної Європи [229]. При цьому на представленій в цій останній праці кладограмі ясно видно дві лінії розвитку *Sylvaemus tauricus*: північно-західна та південно-східна, які відповідають реконструйованим шляхам інвазії фауни на рівнини Східної Європи. При цьому порівняння рівнів географічної мінливості різних видів *Sylvaemus* однозначно показує, що види, ареали яких найбільш повно пов'язані з постгляціальною зоною, мають найменш виразну географічну мінливість [62]. Це можна пояснити їх нещодавною інвазією в регіон, під час якої темпи розселення значно випереджали темпи формування географічної мінливості.

**Післямова.** Наразі домінуючою концепцією виду в теріології є т. зв. біологічна, або ізоляційна концепція, багаторазово дискутована в літературі [18, 53, 119, 189]. Попри свої численні недоліки, ця ідея залишається життєздатною і влаштовує багатьох вже тому, що визнає всі можливі типи видоутворення (від симпатрії і стасипатрії до формування аловидових комплексів) і абсолютно не регламентує критичний рівень загальних відмінностей між видами (від т. зв. "хороших" видів до повних двійників). Проте, на цьому всі зручності цієї концепції закінчуються, а складностей і парадоксів залишається доволі багато, на чому автор акцентував увагу спеціально [53, 61].

Одним із цих парадоксів є визнання видоутворення як складової прогресивної еволюції, і при тому віднесення до одного з ключових моментів видоутворення такого "прогресивного" явища як редукція чисельності, ареалу і мінливості на фоні фрагментації популяцій. Для виправлення цього протиріччя автором було сформульовано гіпотезу під назвою "інвазійна модель видоутворення" [57, 61]. Її ключовим елементом є те, що популяція набуває стану "видовості" не тільки і не стільки внаслідок змін генотипу чи морфотипу при автохтонному її розвитку, скільки внаслідок змін структури мінливості, які супроводжують інвазійний процес і потрапляння у нові біоми.

Основним механізмом формування високого криптичного різноманіття фауни є функціонування "гляціальної помпи", тобто циклічний перерозподіл мас води між океаном і суходолом, який викликав багаторазові зміни ареалів і структури географічної мінливості видів. Нестабільні і змінні умови існування в зоні дії гляціалів, "витискання" фаун та формування великих постгляціальних зон і мостів суші, зміни клімату та біоценотичного покриття формували нові ніші і викликали відповідні еволюційні ефекти. Екосистеми постгляціальних зон виступали новим середовищем існування для змінених гляціальними впливами популяцій, що стимулювало формотворчі процеси і автогенетичні механізми диференціації.

Приклади з криптичним різноманіттям теріофауни Східної Європи і численні спеціальні дослідження окремих систематичних груп і окремих проявів мінливості на рівні морфологічних чи-то генетичних ознак, викладені в численних цитованих вище публікаціях, у тому числі авторських, демонструють принципову важливість інвазійних процесів при сучасній формуванні теріофауни Східної Європи. Інтенсивні антропогенні трансформації ландшафту та біоти суттєво і з кожним десятиліттям все більше спотворюють загальну картину, проте факт наразі є з'ясованим і залишається незаперечним: Східна Європа була і залишається потужним центром формоутворення на євразійському континенті, і тут сформувалося невідповідно велике криптичне різноманіття фауни.

## Висновки

*Сучасне – це майбутнє минулого (Карл Р. Поппер)*

1. Територія Східної Європи виявилася одним із найбагатших регіонів Палеарктики на види-двійники та інші прояви криптичного різноманіття фауни. Тут має місце висока концентрація надвидів з низькими рівнями їх еволюційної диференціації і численні приклади взаємодії близьких видів у вигляді зон маргінальної симпатрії.
2. Найпоширенішим типом диференціації видів є формування аловидових комплексів і транзитивних таксономічних систем. В усіх добре досліджених групах Східноєвропейська рівнина виявляється полігоном, на якому мали місце процеси формоутворення на основі фрагментації ареалів та вторинних інвазій. Це стосується усіх систематичних груп ссавців і є характерним для інших тварин, у тому числі птахів, плазунів, амфібій.
3. Головною біогеографічною координатою регіону є Лінія Дніпровського розлому, що відповідає головній магістралі розвитку гляціалів. Гляціали виступили глобальним фактором формоутворення для всієї Західної Палеарктики за рахунок циклічної дії "гляціальної помпи", яка спровокувала кількаразові процеси редукції популяційних систем і почергову появу мостів суші на півдні і зон прохорезу фауни на півночі регіону.



**Подяки та визнання.** Щиро дякую моїм вчителям, які своїм прикладом, знаннями і вміннями навчили шукати незвичне у тому, що здавалося банальним: проф. Миколі Воронцову, Оресту Михалевику, Віталію Межжеріну, проф. Вадиму Топачевському, проф. Яну Зимі, проф. Адамові Надаховському, Леоніду Рековцю. Моя величезна подяка керівнику цього дослідження проф. Ігорю Смельянову за постійну підтримку всіх моїх наукових досліджень. Колегам-теріологам, які своїми знаннями і повсякденною допомогою у польових і лабораторних дослідженнях сприяли прогресу цього дослідження. Дякую всьому колективу Кафедри ентомології Ужгородського національного університету та особисто Володимирі Рошкові за щоденну підтримку моїх досліджень впродовж двох останніх років, учасникам 10 та 11 Теріологічної школи-семінару та учасникам наукових семінарів в Інституті зоології НАНУ та Інституті систематики та еволюції тварин ПАН за активну участь в обговоренні отриманих результатів та теоретичних положень цієї праці. Моя величезна подяка Томашу Поставі, Лені Годлевській за допомогу в пошуку та опрацюванні важкодоступних літературних періоджерел, а також Юлії Зізда за величезну допомогу при підготовці кінцевої версії статті і впорядкуванні посилань на літературу.

1. Абеленцев В. І., Підоплічко І. Г., Попов Б. М. Загальна характеристика савців. Комахоїдні, кажани. – Київ: Наукова думка, 1956. – 448 с. – (Фауна України. Том 1, вип. 1).
2. Баскевич М. И., Акулова Н. М., Потапов С. Г. К вопросу о мозаичности эволюции на примере мышевок *Sicista* фауны России и сопредельных территорий // Проблемы эволюции. – Владивосток, Дальнаука, 2003. – Том 5. – С. 178–185.
3. Баскевич М. И., Окулова Н. М., Балакирев Е. А. и др. К вопросу о генетической маркировке и распространении видов-двойников обыкновенной полевки *Microtus arvalis* s. l. (Rodentia, Arvicolidae) в Центральном Черноземье и Предкавказье // [Исследования в Центрально-Черноземном заповеднике]. – Курск, 2005. – С. 281–284.
4. Бобринский Н. А., Кузнецов Б. А., Кузякин А. П. Определитель млекопитающих СССР. – Москва: Просвещение, 1965. – 384 с.
5. Боркин Л. Я., Литвинчук С. Н., Розанов Ю. М., Скоринов Д. В. О криптических видах (на примере амфибий) // Зоологический журнал. – 2004. – Том 83, № 8. – 936–960.
6. Браунер А. Къ какому виду принадлежат козули Южной России и Крыма // Записки Крымского общества естествоиспытателей. – 1915. – Том 5. – С. 112–114 (+ вкл.).
7. Булахов В. Л., Губкин А. А., Рева А. А. Современное состояние териофауны степного Приднепровья // Состояние териофауны в России и ближайшем зарубежье. – Москва, 1996. – С. 65–69.
8. Бунтова Е. Г., Стрелков П. П. Распространение и ландшафтная приуроченность *Myotis mystacinus* Kuhl, 1819 и *Myotis brandti* Eversmann, 1845 (Chiroptera) // Морфология, систематика и эволюция животных. – Ленинград: Зоол. ин-т АН СССР, 1978. – С. 50–54.
9. Булатова Н. Ш., Быстракова Н. В., Щитанов Н. А., Орлов В. Н. Кариологическая дифференциация обыкновенной бурозубки *Sorex araneus* L. бассейна Верхней и Средней Волги (Insectivora, Mammalia) // Доклады АН. – 1999. – Том 366, № 3. – С. 416–419.
10. Быстракова Н. В., Ермаков О. А., Титов С. В. Хромосомный маршрут на Среднем Дону // Вестник ВОГиС. – 2005. – Том 9, № 1. – С. 67–69.
11. Вавилов Н. И. Центры происхождения культурных растений. – Ленинград, 1926. – 248 с.
12. Вавилов Н. И. Происхождение и география культурных растений. – Ленинград: Наука, 1987. – 440 с.
13. Величко А. А. Природный процесс в плейстоцене. – Москва: Наука, 1973. – 255 с.
14. Величко А. А. Вопросы палеогеографии и хронологии раннего и среднего плейстоцена // Возраст и распространение максимального оледенения Восточной Европы. – Москва: Наука, 1980. – С. 189–208.
15. Воронов А. Г. Биogeография. – Москва: Изд-во Моск. ун-та, 1963. – 339 с.
16. Воронцов Н. Н. Дивергенция близких видов на стыках их ареалов // Проблемы эволюции. – Новосибирск: Наука, 1968. – Том 1. – С. 202–207.
17. Воронцов Н. Н. Генетика и геогеография // Чтения памяти Н. В. Тимофеева-Ресовского. – Ереван: Изд-во АН Армянской ССР, 1983. – С. 200–236.
18. Воронцов Н. Н. Развитие эволюционных идей в биологии. – Москва: Прогресс, 1999. – 640 с.
19. Воронцов Н. Н., Боевсков Г. Г., Межжерин С. В. и др. Систематика лесных мышей подрода *Sylvaemus* Кавказа (Mammalia, Rodentia, *Apodemus*) // Зоологический журнал. – 1992. – Том 71, N 3. – С. 119–131.
20. Воронцов Н. Н., Ляпунова Е. А. Хромосомы сусликов Палеарктики (*Citellus*, Marmotinae, Sciuridae, Rodentia) // Млекопитающие: эволюция, кариология, фаунистика, систематика. – Новосибирск, 1969. – С. 41–47.
21. Воронцов Н. Н., Ляпунова Е. А. Генетика и проблемы трансберингийских связей голарктических млекопитающих // Берингийская суша и ее значение для развития голарктических флор и фаун в Кайнозойе. – Хабаровск, 1973. – С. 337–353.
22. Второв П. П., Дроздов Н. Н. Биogeография материков. – Москва: Просвещение, 1974. – 224 с.
23. Гептнер В. Г. О некоторых особенностях распространения млекопитающих в Европейской части Советского Союза // Symposium theriologicum II (Brno, 1971). – Praha: Academia (Publ. House of the Czechoslov. Acad. Sci.), 1974. – С. 93–97.
24. Гептнер В. Г., Насимович А. А., Банников А. Г. Род козуль // Гептнер В. Г., Насимович А. А., Банников А. Г. Парнокопытные и непарнокопытные. – Москва: Высшая школа, 1961. – С. 174–216. – (Серия «Млекопитающие Советского Союза». Том 1).
25. Гричук В. П. Растительность Русской равнины в нижне- и среднечетвертичное время // Труды Института географии АН СССР. – 1950. – Том 46, № 3. – С. 5–502.
26. Громов И. М. Ископаемые верхнечетвертичные грызуны предгорного Крыма // Труды Комиссии по изучению четвертичного периода. – Москва, 1961. – Вып. 27. – С. 1–190.
27. Громов И. М. Род суслики – *Citellus* Oken, 1816 // Млекопитающие фауны России и сопредельных территорий. Зайцеобразные и грызуны. – Санкт-Петербург, 1995. – С. 98–132.
28. Данилкин А. А. Европейская и сибирская козули: подвиды или виды // Охота и охотничье хозяйство. – Москва, 1986. – № 7. – С. 16–18.
29. Данилкин А. А., Марков Г. Г., Штуббе К. и др. Изменчивость и таксономия // Соколов В. Е. (ред.) Европейская и сибирская козули: систематика, экология, поведение, рациональное использование и охрана. – Москва: Наука, 1992. – С. 22–63.
30. Долгов В. А. Бурозубки Старого света. – Москва: Изд-во Моск. ун-та, 1985. – 221 с.
31. Еришов Е. Д. (ред.) Геохронология СССР. Европейская территория. – Москва: Недра, 1988. – 358 с.
32. Смельянов І. Г., Загороднюк І. В. Біogeографія // Енциклопедія сучасної України. – Київ, 2004. – Том 3. – С. 5–6.
33. Загороднюк И. В. Кариотип, систематическое положение и таксономический статус *Pitymys ukrainicus* // Вестник зоологии. – 1988. – N 4. – С. 50–55.
34. Загороднюк И. В. Таксономия, распространение и морфологическая изменчивость полевков рода *Terricola* Восточной Европы // Вестник зоологии. – 1989. – N 5. – С. 3–14.
35. Загороднюк И. В. Политипические Arvicolidae Восточной Европы: таксономия, распространение, диагностика. – Киев: Ин-т зоол. АН Укр., 1991а. – Препринт N 10.91. – 64 с.

36. Загороднюк И. В. Кариотипическая изменчивость 46-хромосомных форм полевков группы *Microtus arvalis* (Rodentia): таксономическая оценка // Вестник зоологии. – 1991b. – Том 25, N 1. – С. 36–45 (+ 3-я стр. обл.).
37. Загороднюк И. В. Систематическое положение *Microtus brevisrostris* (Rodentiformes): материалы по таксономии и диагностике группы "arvalis" // Вестник зоологии. – 1991в. – Том 25, N 3. – С. 26–35.
38. Загороднюк И. В. Особенности географического распространения и урвни численности *Terricola subterraneus* на территории СССР // Зоологический журнал. – 1992а. – Том 71, вып. 2. – С. 86–97.
39. Загороднюк И. В. Обзор рецентных таксонов Muroidea (Mammalia), установленных для территории Украины (1758–1990) // Вестник зоологии. – 1992б. – Том 26, N 2. – С. 39–48.
40. Загороднюк И. В. Идентификация восточно-европейских форм *Sylvaemus sylvaticus* (Rodentia) и их географическое распространение // Вестник зоологии. – 1993. – Том 27, N 6. – С. 37–47.
41. Загороднюк И. В. Редкие виды бурозубок на территории Украины: легенды, факты, диагностика // Вестник зоологии. – 1996а. – Том 30, № 6. – С. 53–69.
42. Загороднюк И. В. Таксономическая ревизия и диагностика грызунов рода *Mus* из Восточной Европы. Сообщение 1 // Вестник зоологии. – 1996б. – Том 30, № 1–2. – С. 28–45.
43. Загороднюк И. В. Політипні види: концепція та представленість у теріофауні Східної Європи // Доповіді НАН України. – 1998а. – N 7. – С. 171–178.
44. Загороднюк И. В. Полівиди кажанів Східної Європи та їх діагностика // Європейська ніч кажанів '98 в Україні. – Київ, 1998б. – С. 56–65. – (Праці Теріологічної школи, вип. 1).
45. Загороднюк И. В. Нічниця гостровуха – *Myotis blythi*. Нічниця велика – *Myotis myotis* // Ссавці України під охороною Бернської конвенції. – Київ, 1999а. – С. 33–46. – (Праці Теріологічної Школи, випуск 2).
46. Загороднюк И. В. Вухань звичайний – *Plecotus auritus*. Вухань австрійський – *Plecotus austriacus* // Ссавці України під охороною Бернської конвенції. – Київ, 1999б. – С. 61–71. – (Праці Теріологічної Школи, випуск 2).
47. Загороднюк И. В. Мишівка лісова – *Sicista betulina* // Ссавці України під охороною Бернської конвенції. – Київ, 1999в. – С. 138–143. – (Праці Теріологічної Школи, випуск 2).
48. Загороднюк И. В. Помилкові вказівки виду *Myotis mystacinus* з території України // Вестник зоологии. – 1999г. – Том 33, № 3. – С. 110.
49. Загороднюк И. В. Степове фауністичне ядро Східної Європи: його структура та перспективи збереження // Доповіді НАН України. – 1999д. – № 5. – С. 203–210.
50. Загороднюк И. В. Види і надвидові групи нижчих тетрапод України // Загороднюк И. В. (ред.). Земноводні та плазуни України під охороною Бернської конвенції. – Київ, 1999е. – С. 73–92. – (серія "Каталог флори і фауни Бернської конвенції", випуск III).
51. Загороднюк И. В. Поширення звукової форми "45 кГц" нетопира малого в Центральній Україні // Вестник зоологии. – 2001а. – Том 35, N 4. – С. 102.
52. Загороднюк И. В. Номенклатура и система рода *Arvicola* // Водяная полевка. Образ вида / Под ред. П. А. Пантелеева. – Москва: Наука, 2001б. – С. 174–192. – (Серия "Виды фауны России и сопредельных стран").
53. Загороднюк И. В. Вид в біології як неперервна система // Феномен співіснування двох парадигм: креаціонізму та еволюційного вчення / За ред. І. Г. Ємельянова. – Київ: НВП "Вирій", 2001в. – С. 153–181.
54. Загороднюк И. В. Аловиди сарни (*Capreolus*): природа відмінностей між ними і статус популяцій з України // Вісник Луганського державного педагогічного університету. Біологічні науки. – 2002а. – № 1 (45). – С. 206–222.
55. Загороднюк И. В. Транзитивные таксономические системы и их структура у сусликов (*Spermophilus*) // Доповіді НАН України. – 2002б. – № 9 – С. 185–191.
56. Загороднюк И. В. Таксономическая ревизия и диагностика грызунов рода *Mus* из Восточной Европы. Сообщение 2 // Вісті Біосферного заповідника "Асканія-Нова". – Асканія-Нова, 2002в. – Том 4. – С. 130–140.
57. Загороднюк И. В. Інвазія як шлях видоутворення // Доповіді НАН України. – 2003а. – N 10. – С. 187–194.
58. Загороднюк И. В. Автогенетичні закономірності формування двійникових комплексів у ссавців // Доповіді НАН України. – 2003б. – N 11. – С. 179–187.
59. Загороднюк И. В. Види нижчих тетрапод України: у природі та на папері // Вісник Львівського університету. Серія біологічна. – 2003в. – Випуск 33. – С. 80–90.
60. Загороднюк И. В. Дика теріофауна Києва та його околиць і тенденції її урбанізації // Вестник зоологии. – 2003г. – Том 37, № 6. – С. 30–38.
61. Загороднюк И. В. Біологічний вид як ампліфікована сутність: ознаки буферизації та механізми її зрушення // Науковий вісник Ужгородського університету. Серія Біологія. – 2004. – Випуск 14. – С. 5–15.
62. Загороднюк И. В. Закономірності прояву географічної мінливості видів у двійникових комплексах ссавців (на прикладі роду *Sylvaemus*) // Доповіді НАН України. – 2005. – № 9. – (у друці).
63. Загороднюк И. В., Боескоров Г. Г., Зыков А. Е. Изменчивость и таксономический статус степных форм мышей рода *Sylvaemus* (*falzfeini* – *fulvipectus* – *hermonensis* – *arianus*) // Вестник зоологии. – 1997. – Том 31, № 5–6. – С. 37–56.
64. Загороднюк И. В., Воронцов Н. Н., Песков В. Н. Татранская полевка (*Terricola tatricus*) в Восточных Карпатах // Зоологический журнал. – 1992. – Том 71, вып. 6. – С. 96–105.
65. Загороднюк И. В., Годлевська Л., Тищенко В., Петрушенко Я. Кажани України та суміжних країн: керівництво для польових досліджень. – Київ, 2002. – 110 с. – (Серія: Праці Теріологічної школи, випуск 3).
66. Загороднюк И. В., Кондратенко О. В. *Sicista severtzovi* та близькі до неї форми гризунів в Україні: цитогенетичний та біогеографічний аналіз // Вестник зоологии. – 2000. – Suppl. 15. – С. 101–107.
67. Загороднюк И. В., Мишта А. В. О видовой принадлежности ежей рода *Erinaceus* Украины и прилежащих стран // Вестник зоологии. – 1995. – Том 29, N 2/3. – С. 50–57.
68. Загороднюк И. В., Тищенко-Тишковець М. Нетопир *Pipistrellus ruytaeus* (55 kHz) на Київщині // Вестник зоологии. – 2001. – Том 35, N 6. – С. 52.
69. Загороднюк И. В., Федорченко А. А. Аллопатрические виды грызунов группы *Spermophilus suslicus* (Mammalia) // Вестник зоологии. – 1995. – Том 29, N 5–6. – С. 49–58.
70. Загороднюк И. В., Фесенко Г. Двійникові таксономічні комплекси серед птахів фауни Східної Європи // Науковий вісник Ужгородського університету. Серія Біологія. – 2004. – Вип. 15. – С. 5–19.
71. Загороднюк И. В., Філіпчук Н. "Бернські" види гризунів у Червоній книзі України. (*Spermophilus citellus*, *Sicista subtilis*, *Spalax graecus*) // Ссавці України під охороною Бернської конвенції / Під ред. І. В. Загороднюка. – Київ, 1999. – С. 155–162. – (Праці Теріологічної Школи, випуск 2).
72. Загороднюк И. В., Хазан М. Филология и биогеография группы "araneus" (род *Sorex*): цитогенетический подход // Составление териофауны в России и ближайшем зарубежье. – Москва, 1996. – С. 157–161.
73. Зайцев М. В. Географическая изменчивость краниологических признаков и некоторые вопросы систематики ежей подрода *Erinaceus* (Mammalia, Erinaceinae) // Труды Зоологического института АН СССР. – Ленинград, 1982. – Том 115. – С. 92–117.
74. Зайцев М. В. К систематике и диагностике ежей подрода *Erinaceus* (Mammalia, Erinaceidae) фауны СССР // Зоологический журнал. – 1984. – Том 63, вып. 5. – С. 720–730.
75. Зізда Ю. Поширення чорної та рудої форм вивірки (*Sciurus vulgaris*) у Закарпатті та в суміжних областях України // Науковий вісник Ужгородського університету. Серія Біологія. – 2005. – Випуск 17. – С. 147–154.
76. Зима Я., Загороднюк И. В., Гайченко В. А., Жежерина Т. О. Полиморфизм и хромосомная изменчивость *Microtus rossiaemeridionalis* (Rodentiformes) // Вестник зоологии. – 1991. – Том 25, № 4. – С. 48–53.
77. Иванцкая Е. Ю. Кладистический подход в интерпретации цитогенетических данных: анализ кариотипов землероек (*Sorex*: Insectivora) // Труды Зоологического музея МГУ. – Москва, 1992. – Том 29. – С. 210–222.

78. Ильин В. Ю., Смирнов Д. Г., Краси́льников Д. Б., Янueva Н. М. Материалы кадастра рукокрылых (Chiroptera) Европейской России и смежных регионов. – Пенза, 2002. – 64 с.
79. Кириков С. В. Человек и природа степной зоны. Конец X – середина XIX в. – Москва: Наука, 1983. – 126 с.
80. Ковальская Ю. М., Тихонова И. А., Тихонова Г. Н. и др. Новые точки находок хромосомных форм мышовок группы *subtilis* и описание *Sicista severtzovi cimlanica* subsp. n. (Mammalia, Rodentia) из среднего течения Дона // Зоологический журнал. – 2000. – Том 79, № 8. – С. 954–964.
81. Ковальская Ю. М., Федорович Е. Ю. К распространению хромосомных форм степной мышовки *Sicista subtilis* (Rodentia, Dipodidae) // Зоологический журнал. – 1997. – Том 76, № 12. – С. 1430–1433.
82. Козловский А. И. Результаты кариологического обследования аллопатрических форм малой бурозубки (*Sorex minutus*) // Зоологический журнал. – 1973. – Том 52, № 3. – С. 390–398.
83. Кондратенко О., Загороднюк І. Степові гризуни як кандидати до Бернських списків // Свaвці України під охороною Бернської конвенції / Під ред. І. В. Загороднюка. – Київ, 1999. – С. 185–191. – (Праці Теріологічної Школи, вип. 2).
84. Константинов А. И., Вишнев Ф. Н., Дулицкий А. И. Современное состояние фауны рукокрылых Крыма // Зоологический журнал. – 1976. – Том 55, вып. 6. – С. 885–893.
85. Корнеев О. П. Визначник звірів УРСР. Видання друге. – Київ: Радянська школа, 1965. – 236 с.
86. Котенкова Е. В., Булатова Н. Ш. (ред.). Домовая мышь: происхождение, распространение, систематика, поведение. – Москва: Наука, 1994. – 268 с.
87. Крыжановский В. И., Емельянов И. Г. Класс млекопитающие // Топачевский В. А. (ред.). Природа Украинской ССР. Животный мир. – Киев: Наукова думка, 1985. – С. 197–234.
88. Куцов А. И., Раменская М. Е. Географические концепции Н. И. Вавилова и современность // Шумный В. К. (ред.). Вавиловское наследие в современной биологии. – Москва: Наука, 1989. – С. 147–154.
89. Кэрролл Р. Палеонтология и эволюция позвоночных (перевод с англ.). – Москва: Мир, 1993. – Том 3. – 312 с.
90. Ларина Н. И. О некоторых особых случаях географических изменений близких видов // Проблемы зоогеографии суши. – Львов: Изд-во Львовск. ун-та, 1958. – С. 129–137.
91. Леме Ж. Основы биогеографии. – Москва: Прогресс, 1976. – 308 с.
92. Малыгин В. М. Систематика обыкновенных полевок. – Москва: Наука, 1983. – 208 с.
93. Межжерин С. В. О видовой самостоятельности *Apodemus (Sulvaelmus) ponticus* (Rodentia, Muridae) // Вестник зоологии. – 1991. – Том 25, № 6. – С. 34–40.
94. Межжерин С. В. Ревизия мышей рода *Apodemus* (Rodentia, Muridae) Северной Евразии // Вестник зоологии. – 1997. – Том 31, № 4. – С. 29–41.
95. Межжерин С. В., Загороднюк И. В. Новый вид мышей рода *Apodemus* (Rodentia, Muridae) // Вестник зоологии. – 1989а. – Том 23, № 4. – С. 55–59.
96. Межжерин С. В., Загороднюк И. В. Морфологические, кариологические и генетические различия домово́й (*Mus musculus musculus*) и курганчиково́й (*Mus musculus hortulanus*) мышей // Домовая мышь. – Москва, 1989б. – С. 99–114.
97. Межжерин С. В., Зыков А. Е. Генетическая дивергенция и аллозимная изменчивость мышей рода *Apodemus* s. lato (Muridae, Rodentia) // Цитология и генетика. – 1991. – Том 25, № 4. – С. 51–59.
98. Межжерин С. В., Зыков А. Е., Морозов-Леонов С. Ю. Биохимическая изменчивость и генетическая дивергенция полевок (Arvicolidae) Палеарктики // Генетика. – 1993. – Том 29, № 1. – С. 28–41.
99. Мекаев Ю. А. Зоогеографические комплексы Евразии. – Ленинград: Наука, 1987. – 126 с.
100. Міграційний статус кажанів в Україні / За ред. І. Загороднюка. – Київ: Українське теріологічне товариство, 2001. – 172 с. – (Novitates Theriologicae. Pars 6).
101. Мигулін О. О. Курганчикова миша (*Mus sergii* Valch) як вид // Збірник праць Зоол. музею. – 1937. – № 20. – С. 115–120. – (Труди Ін-ту зоол. та біол. АН УРСР. Том 18).
102. Мигулін О. О. Ряд п'ятий: ратичні – Artiodactyla Owen // Мигулін О. О. Звірі УРСР (матеріали до фауни). – Київ: Вид-во АН УРСР, 1938. – С. 376–383.
103. Муратов М. В. История Черноморского бассейна в связи с развитием окружающих его областей // Бюллетень МОИП (отд. геол.). – 1951. – Том 26. – С. 3–34.
104. Орлов В. Н. Кариосистематика млекопитающих (цитогенетические методы в систематике млекопитающих). – Москва: Наука, 1974. – 208 с.
105. Орлов В. Н., Иванюк Е. Ю. Хромосомные числа и краткие морфологические характеристики карิโอ́типов млекопитающих // Орлов В. Н., Булатова Н. Ш. Сравнительная цитогенетика и кариосистематика млекопитающих. – Москва: Наука, 1983. – С. 171–403.
106. Павлюнов И. Я., Яхонтов Е. Л., Агаджанян А. К. Млекопитающие Евразии: систематико-географический справочник (в трех частях). – Москва: Изд-во Моск. ун-та, 1995. – Ч. 1. Rodentia. – 240 с. – (Сб. тр. Зоол. муз. МГУ. Т. 32).
107. Павлов Е. Н., Монзиков Д. Г. Интеграция между серебряной чайкой *Larus argentatus* и хохотуньей *L. cachinnans* в Европейской России // Зоологический журнал. – 1999. – Том 78, вып. 3. – С. 334–348.
108. Паптелеев П. А. О внутривидовой систематике и таксономическом значении экстерьерных и краниометрических признаков у подвидов водной полевки *Arvicola terrestris* (Rodentia, Cricetidae) // Вестник зоологии. – 1996. – Том 30, № 3. – С. 21–25.
109. Паптелеев П. А. Грызуны Палеарктики: состав и ареалы. – Москва: ИПЭЭ РАН, 1998. – 118 с.
110. Петрушенко Я. В., Годлевська О. В., Загороднюк І. В. Дослідження населення кажанів в заплаві Сіверського Донця // Вісник Луганського державного педагогічного університету. Біологічні науки. – 2002. – № 1 (45). – С. 121–124.
111. Підопличко І. Г. Нові дані проти теорії про імперитність р. Дніпра // Четвертинний період. – 1936. – вип. 11. – С. 75–83.
112. Підопличко І. Г. О ледниковом периоде. – Киев: Изд-во АН УССР, 1951. – Вып. 2. – 264 с.
113. Полищук В. В., Гарасевич И. Г. Биогеографические аспекты изучения водоемов бассейна Дуная в пределах СССР. – Киев: Наукова думка, 1986. – 212 с.
114. Полищук В. В., Шена В. В. Исторична біогеографія Дунаю. – Київ, 1998. – 512 с.
115. Пузанов И. И. О некоторых закономерностях распределения систематических признаков крапчатого суслика // Проблемы зоогеографии суши. – Львов: Изд-во Львовского ун-та, 1958. – С. 203–209.
116. Рековец Л. И. Эволюция рода водяных полевок (*Arvicola*, Rodentia) и становление его ареала на территории Восточной Европы // Труды Зоологического института АН СССР. – 1989. – Том 198. – С. 56–82.
117. Рековец Л. И. Формирование сообществ мелких млекопитающих в антропогене юго-запада Восточной Европы. – Киев: Ин-т зоол. АН УССР, 1990. – 34 с.
118. Решетник С. Г. Систематика і географічне поширення ховрахів (*Citellus*) в УРСР // Труды Института зоологии АН УРСР. – Київ, 1948. – Том 1. – С. 84–113.
119. Северцов А. С. Современные концепции вида // Бюллетень МОИП, отд. биологии. – 1988. – Том 93, Вып. 6. – С. 3–14.
120. Смирнов Д. Г., Курмаева Н. М., Ильин В. Ю. Об изменчивости и таксономическом статусе усатых ночниц *Myotis mystacinus* s. l. на юге Среднего Поволжья // Plecotus et. al. – 2004. – № 7. – С. 31–40.
121. Соколов В. Е., Анискин В. М., Лукьянова И. В. Кариологическая дифференциация двух видов ежей рода *Erinaceus* на территории СССР (Insectivora, Erinaceidae) // Зоологический журнал. – 1991. – Том 70, вып. 7. – С. 111–120.
122. Соколов В. Е., Баскевич М. И., Ковальская Ю. М. Изменчивость карิโอ́типа степной мышовки (*Sicista subtilis* Pallas) и обоснование видовой самостоятельности *S. severtzovi* // Зоологический журнал. – 1986. – Том 65, вып. 11. – С. 1684–1692.

123. Соколов В. Е., Баскевич М. И., Ковальская Ю. М. О видовой самостоятельности мышовки Штранда (Rodentia: Dipodidae) // Зоологический журнал. – 1989. – Том 68, вып. 10. – С. 95–106.
124. Соколов В. Е., Башенина Н. В. (ред.). Обыкновенная полевка: виды-двойники *Microtus arvalis* Pallas, 1779 и *M. rossiaemeridionalis* Ognev, 1924. – Москва: Наука, 1994. – 432 с. – (Виды фауны России и сопредельных стран).
125. Соколов В. Е., Ковальская Ю. М., Баскевич М. И. Сравнительная кариология рода *Sicista* // Млекопитающие: Тезисы докладов III Всесоюзного териологического общества. – Москва, 1982. – Том 1. – С. 76–77.
126. Сокур І. Т. Ссавці фауни України та їх господарське значення. – Київ: Держзупедвидав, 1960. – 211 с.
127. Степанян Л. С. Надвиды и виды-двойники в авифауне СССР. – Москва: Наука, 1983. – 294 с.
128. Стрелков П. П. Отряд Chiroptera – Рукокрылые // Громов И. М., Гуреев А. А., Новиков Г. А. и др. Млекопитающие фауны СССР. – Москва; Ленинград: Изд-во АН СССР, 1963. – Часть 1. – С. 122–218.
129. Стрелков П. П. Остроухие ночницы: распространение, географическая изменчивость, отличия от больших ночниц // Acta Theriologica. – 1972. – Vol. 17, Fasc. 28. – P. 355–379.
130. Стрелков П. П. Усатая ночница (*Myotis mystacinus*) и ночница Брандта (*Myotis brandti*) в СССР и взаимоотношения этих видов. Сообщение 2 // Зоологический журнал. – 1983а. – Том 62, вып. 2. – С. 259–270.
131. Стрелков П. П. Места находок *Myotis brandti* Eversmann, 1845 и *Myotis mystacinus* Kuhl, 1819 (Chiroptera, Vespertilionidae) по материалам музеев СССР // Фауна, систематика и биология млекопитающих. – Ленинград, 1983б. – С. 38–42.
132. Стрелков П. П. Бурый (*Plecotus auritus*) и серый (*Plecotus austriacus*) ушаны (Chiroptera, Vespertilionidae) в СССР. Сообщение 1 // Зоологический журнал. – 1988. – Том 67, № 1. – С. 90–101. – Сообщение 2 // Зоологический журнал. – 1988. – Том 67, № 2. – С. 287–292.
133. Стрелков П. П., Бунтова Е. Г. Усатая ночница (*Myotis mystacinus*) и ночница Брандта (*Myotis brandti*) в СССР и взаимоотношения этих видов. Сообщение 1 // Зоологический журнал. – 1982. – Том 61, вып. 8. – С. 1227–1241.
134. Сухов Г. Ф. Обзор ящериц подрода *Lacerta* (Sauria), встречающихся в СССР // Труды Зоол. ин-та АН СССР. – 1948. – Том 7 (3). – С. 101–117.
135. Татаринев К. А. Звірі західних областей України. – Київ: Вид-во АН УРСР, 1956. – 188 с.
136. Тимофеева Е. К. Косуля. – Ленинград: Изд-во Ленингр. ун-та, 1985. – 224 с. – (Серия: «Жизнь наших птиц и зверей»). Выпуск 8).
137. Тихонов А. И., Тихонова Г. Н., Полякова Л. В. Виды-двойники *Microtus arvalis* и *Microtus rossiaemeridionalis* на северо-востоке Московской области // Зоологический журнал. – 1998. – Том 77, № 1. – С. 95–100.
138. Тищенко В. Перші знахідки *Myotis brandtii* (Chiroptera) на Поділлі (Україна) // Вестник зоологии. – 2003. – Том 37, № 6. – С. 72.
139. Товпінєць М., Євстаф'єв І. Сучасний стан гідрофільних та гірофільних угруповань дрібних ссавців Криму // Науковий вісник Ужгородського університету Серія Біологія. – 2005. – Випуск 17. – С. 93–98.
140. Топачевский В. А. Слепшовые (Spalacidae). – Ленинград: Наука, 1969. – 248 с. – (Фауна СССР. Том 3. Млекопитающие. Выпуск 3).
141. Удра И. Ф. Расселение растений и вопросы палео- и биогеографии. – Киев: Наукова думка, 1988. – 198 с.
142. Фауна пещер України / За редакцією І. Загороднюка. – Київ, 2004. – 248 с. – (Серія: Праці Териологічної Школи, випуск 6).
143. Федорченко А. А., Загороднюк И. В. Мыши рода *Sylvaemus* Нижнего Дуная. Сообщение 2. Распространение и численность // Вестник зоологии. – 1994. – Том 28, № 4–5. – С. 55–64.
144. Фильчагов А. В. Состояние изученности некоторых признаков чаек комплекса *argentatus – cachinnans – fuscus*, населяющих Восточную Европу и Северную Азию // В. А. Зубакин (ред.). Серебристая чайка: распространение, систематика, экология. – Ставрополь: Ставроп. пед. ин-т, 1992. – С. 3–8.
145. Формозов А. Н. Изменения природных условий степного юга европейской части СССР за последние сто лет и некоторые черты современной фауны степей // Исследования географии природных ресурсов животного и растительного мира. – Москва: Наука, 1962. – С. 114–161.
146. Фрисман Л. В., Кораблев В. П., Ляпунова Е. А. и др. Аллозимная дифференциация разнохромосомных форм крапчатого суслика (*Spermophilus suslicus* Guld., 1770, Rodentia) // Генетика. – 1999. – Том 35, № 3. – С. 378–384.
147. Халтурин М. Д., Литвинчук С. Н., Боркин Л. Я. и др. Генетическая изменчивость у двух форм обыкновенной чесночницы *Pelobates fuscus* (Pelobatidae, Anura, Amphibia), различающихся по размеру генома // Цитология. – 2003. – Том 45, № 3. – С. 308–323.
148. Цыба А. Диагностика видов-двойников больших ночниц // Европейська ніч кажанів '98 в Україні / За ред. І. В. Загороднюка. – Київ, 1998. – С. 66–74. – (Праці Териологічної школи, випуск 1).
149. Шарлемань М. Звірі України. Короткий порадник до визначання, збирання і спостереження ссавців (Mammalia) України. – Київ: Вукоопспілка, 1920. – С. 1–83.
150. Шварц Е. А. О распространении и биологии европейской подземной полевки на севере ареала // Бюллетень МОИП. Отд. Биол. – 1985. – Том 90, вып. 3. – С. 25–31.
151. Шварц Е. А., Замолодчиков Д. Г. Комбинативная система экологических ниш как способ отражения структуры населения мышевидных грызунов природных экосистем Валдайской возвышенности // Зоологический журнал. – 1991. – Том 70, N 4. – С. 113–124.
152. Штуббе Г., Брухгольц З. Опыты по гибридизации европейской и сибирской косуль (*Capreolus capreolus capreolus* L. (1758) x *Capreolus capreolus pygargus* Pall. (1771) // Зоологический журнал. – 1979. – Том 58, № 9. – С. 1398–1403.
153. Яблоков А. В. (отв. ред.). Прыткая ящерица: монографическое описание вида. – Москва: Наука, 1976. – С. 1–376.
154. Яблоков А. В., Баранов А. С., Розанов А. С. Реконструкция микрофилогенеза вида (на примере изучения прыткой ящерицы – *Lacerta agilis*) // Вестник зоологии. – 1981. – № 3. – С. 11–16.
155. Якименко Л. В., Киробицына К. В., Фрисман Л. В. и др. Цитогенетика и систематика домашних мышей России и прилегающих стран // Проблемы эволюции. – Владивосток, Дальнаука, 2003. – Том 5. – С. 62–89.
156. Яценко В. Н. Внутривидовая изменчивость кариотипа *Lagurus lagurus* // Популяционная изменчивость вида и проблемы охраны генофонда. – Москва: Изд. АН СССР, 1983. – С. 210.
157. Arbogast B. S., Kenagy G. J. Comparative phylogeography as an integrative approach to historical biogeography // Journal of Biogeography. – 2001. – Vol. 28. – P. 819–825.
158. Arlettaz R., Ruedi M., Hausser J. Field morphological identifications of *Myotis myotis* and *Myotis blythi* (Chiroptera, Vespertilionidae): a multivariate approach // Myotis. – 1991. – Vol. 29. – P. 7–16.
159. Arlettaz R., Ruedi M., Ibanez C. et al. A new perspective on the zoogeography of the sibling mouse-eared bat species *Myotis myotis* and *Myotis blythi*: morphological, genetical and ecological evidence // Journal of Zoology, London. – 1997. – Vol. 242. – P. 45–62.
160. Avise J. C., Walker D., Johns G. C. Speciation durations as Pleistocene effects on vertebrate phylogeography // Proc. Royal Soc. London. (Ser. B). – 1998. – Vol. 265. – P. 1701–1712.
161. Baagoe H. J. Taxonomy of two sibling species of bats in Scandinavia, *Myotis mystacinus* and *Myotis brandti* (Chiroptera) // Vidensk. Meddr. dansk. naturh. Foren. – 1973. – Vol. 136. – P. 191–216.
162. Baker R. J., Hamilton M. J., Van Den Bussche R. A. et al. Small mammals from the most radioactive sites near the Chernobyl nuclear power plant // Journal of Mammalogy. – 1996. – Vol. 77, № 1. – P. 155–170.
163. Bakloushinskaya I. Yu., Lyapunova E. A. History of study and evolutionary significance of wide Robertsonian variability in mole-voles *Ellobius tancrei* s. l. (Mammalia, Rodentia) // Про-

- блемы эволюции. – Владивосток, Дальнаука, 2003. – Том 5. – С. 114–126.
164. Balčiauskas L., Trakimas G., Juškaitis R. et al. Atlas of Lithuanian mammals, amphibians and reptiles: 2<sup>nd</sup> edition (revised). – Vilnius: Akstis Publ., 1999. – 120 p.
  165. Baquero R. A., Telleria J. L. Species richness, rarity and endemicity of European mammals: a biogeographical approach // Biodiversity and Conservation. – 2001. – Vol. 10, N 1. – P. 29–44.
  166. Barratt E. M., Deaville R., Burland T. M. etc. DNA answers the call of pipistrelle bat species. – Nature. – 1997. – Vol. 387. – P. 138–139.
  167. Belcheva R. G., Topashka-Ancheva M. N., Bisserkov V. Karyological studies of *Rhinolophus ferrum-equinum* and *Rhinolophus hipposideros* (Rhinolophidae, Chiroptera) from Bulgaria // Comptes Rendus de l'Academie Bulgare des Sciences. – 1990. – Vol. 43, N 2. – P. 81–83.
  168. Benda P. *Myotis aurascens* Kuzjakin, 1935 – Steppen-Bartfledermaus // Niethammer J., Krapp F. (eds.). Handbuch der Säugetiere Europas. – 2004. – Bd 4/II: Fledertiere (Chiroptera) II. – S. 1149–1158.
  169. Benda P., Horacek I. Biometrics of *Myotis myotis* and *Myotis blythi* // Myotis. – 1995. – Vol. 32–33. – P. 45–55.
  170. Benda P., Tsytsulina K. Taxonomic revision of *Myotis mystacinus* group (Mammalia, Chiroptera) in the western Palearctic // Acta Societatis Zoologicae Bohemicae. – 2000. – Vol. 64, N 4. – P. 331–398.
  171. Bogdanowicz W. Phenetic relationships among bats of the family Rhinolophidae // Acta Theriologica. – 1992. – Vol. 37. – P. 213–240.
  172. Bogdanowicz W. *Plecotus austriacus* (J. B. Fischer, 1829) // Mitchell-Jones A. L., Amori G., Bogdanowicz W. et al. The atlas of European mammals. – London: Academic Press, 1999. – P. 150–151.
  173. Bonhomme F., Catalan J., Britton-Davidian J. et al. Biochemical diversity and evolution in the genus *Mus* // Biochemical Genetics. – 1984. – Vol. 22, N 3–4. – P. 275–303.
  174. Brunhoff C., Galbreath K. E., Fedorov V. B. et al. Holarctic phylogeography of the root vole (*Microtus oeconomus*): implications for late Quaternary biogeography of high latitudes // Molecular Ecology. – 2003. – Vol. 12. – P. 957–968.
  175. Bulatova N., Searle J. B., Bystrakova N. et al. The diversity of chromosome races in *Sorex araneus* from European Russia // Acta Theriologica. – 2000. – Vol. 45, Suppl. 1. – P. 33–46.
  176. Cais L. Badania nad morfologia i rozmieszczeniem geograficznym karczownika *Arvicola terrestris* L. 1758 w Polsce // Pr. Kom. Nauk biol. Pozn. Tow. Przyj. Nauk. – 1974. – T. 37. – S. 1–30.
  177. Capanna E., Civitelli M. V. Chromosomal mechanisms in the evolution of chiropteran karyotype. Chromosomal tables of Chiroptera // Caryologia. – 1970. – Vol. 23. – P. 79–111.
  178. Corbet G. B. The mammals of the Palaearctic region: a taxonomic review. – London, Ithaca: Cornell Univ. Press, 1978. – P. 1–314.
  179. Danko Š., Pjenčák P. New data on the bat occurrence in Eastern Slovakia II. // Nature Carpat. – 2002. – Vol. 43. – P. 137–172. – (in Slovak).
  180. Dannelid E. The genus *Sorex* (Mammalia, Soricidae) – distribution and evolutionary aspects of Eurasian species // Mammal Review. – 1991. – Vol. 21, N 1. – P. 1–20.
  181. Denisov V., Bielianin A., Jordan M., Rudek Z. Karyological investigations of two species *Citellus* (*Citellus pygmaeus* Pall. and *Citellus suslicus* Guld.) // Folia biol. – Krakow, 1969. – Vol. 17, N 3. – P. 169–175.
  182. Ellerman J. R., Morrison-Scott T. C. S. Checklist of Palaearctic and Indian Mammals 1758 to 1946. – Tonbridge: Tonbridge Printers Ltd., 1951. – P. 1–810.
  183. Filippucci M. G. Allozyme variation and divergence among European, Middle Eastern, and north African species of the genus *Apodemus* (Rodentia, Muridae) // Israel J. Zool. – 1992. – Vol. 38. – P. 193–218.
  184. Filippucci M. G., Macholan M., Michaux J. R. Genetic variation and evolution in the genus *Apodemus* (Muridae: Rodentia) // Biological Journal of the Linnean Society. – 2002. – Vol. 75. – P. 395–419.
  185. Filippucci M. G., Simson S. Allozyme variation and divergence in Erinaceidae (Mammalia, Insectivora) // Israel J. Zool. – 1996. – Vol. 42, N 4. – P. 335–345.
  186. Gheorghiu V., Murariu D. *Pipistrellus kuhlii* Kuhl, 1819 and *P. pygmaeus* Leach, 1825 (Chiroptera: Vespertilionidae) recently reported in the Romanian vertebrate fauna // Travaux du Museum National d'Histoire Naturelle "Grigore Antipa". – 2002. – Vol. 44. – P. 443–454.
  187. George S. B. Systematics, historical biogeography, and evolution of the genus *Sorex* // Journal of Mammalogy. – 1988. – Vol. 69, N 3. – P. 443–461.
  188. Hanak V. *Myotis brandti* (Eversmann, 1845) (Vespertilionidae, Chiroptera) in der Tschechoslovakei // Vestn. Českoslov. spol. zool. – 1971. – Vol. 35, N 3. – P. 175–185.
  189. Häuser C. L. The debate about the biological species concept – a review // Z. zool. Syst. Evol.-forsch. – 1987. – Vol. 25. – S. 241–257.
  190. Häusser J. *Sorex coronatus* Millet, 1882 – Schabrackenspitzmaus; *Sorex granarius* Miller, 1909 – Iberische Waldspitzmaus; *Sorex samniticus* Altobello, 1926 – Italienische Waldspitzmaus // J. Niethammer, F. Krapp (eds.). Handbuch der Säugetiere Europas. – Wiesbaden: Aula-Verlag, 1990. – Bd. 3/I. – S. 279–294.
  191. Häusser J. (ed.). The cytogenetics of the *Sorex araneus* group and related topics // Memoires de la Societe Vaudoise des Sciences Naturelles. – 1991. – Vol. 19, N 1. – P. 1–151.
  192. Häusser J., Catzeflis F., Meylan A., Vogel P. Speciation in the *Sorex araneus* complex (Mammalia: Insectivora) // Acta Zoologica Fennica. – 1985. – Vol. 170. – P. 125–130.
  193. Hewitt G. N. Postglacial re-colonization of European biota // Biological Journal of the Linnean Society. – 1999. – Vol. 68. – P. 87–112.
  194. Hofreiter M., Serre D., Rohland N. et al. Lack of phylogeography in European mammals before the last glaciation // PNAS. – 2004. – Vol. 101, N 35. – P. 12963–12968.
  195. Holz H., Niethammer J. Gattung *Erinaceus* Linnaeus, 1758 // Handbuch der Säugetiere Europas. Band 3/1 (Insectivora, Primates). – Wiesbaden: AULA, 1990. – P. 22–74.
  196. Horáček I., Bogdanowicz W. *Plecotus austriacus* (Fischer, 1829) – Graues Langohr // Niethammer J., Krapp F. (eds.). Handbuch der Säugetiere Europas. – 2004. – Bd 4/II: Fledertiere (Chiroptera) II. – S. 1001–1049.
  197. Horáček I., Dulič B. *Plecotus auritus* Linnaeus, 1758 – Braunes Langohr // Niethammer J., Krapp F. (eds.). Handbuch der Säugetiere Europas. – 2004. – Bd 4/II: Fledertiere (Chiroptera) II. – S. 953–999.
  198. Horáček I., Hanak V., Gaisler J. Bats of the Palearctic region: a taxonomic and biogeographic review // Woloszyn B. W. (ed.). Approaches to biogeography and ecology of bats. – Krakow: PLATAN Publ. House, 2000. – P. 11–157. – (Proceedings of the VIII<sup>th</sup> EBRS. Vol. 1).
  199. Horacek I., Zima J. Evolutionary divergence in the lesser horseshoe bat // VIIth European bat research symposium (12–16 august 1996, Veldhoven, the Netherlands. – Veldhoven, 1996. – P. 26.
  200. Hoxey G. R. The Bosphorus land-bridge and mammals distributions in Asia Minor and the Balkans // Säuget. Mitt. – 1982. – Vol. 30, № 1. – S. 53–62.
  201. Hrabe V. Variation in cranial measurements of *Erinaceus europaeus* (Insectivora, Mammalia) // Zool. listy. – 1976a. – Vol. 25, N 4. – P. 303–314.
  202. Hrabe V. Variation in cranial measurements of *Erinaceus concolor* (Insectivora, Mammalia) // Zool. listy. – 1976b. – Vol. 25, N 4. – P. 315–326.
  203. Hubberten H. W., Andreev A., Astakhov V. I. et al. The periglacial climate and environment in northern Eurasia during Last Glaciation // Quaternary Science Reviews. – 2004. – Vol. 23. – P. 333–3357.
  204. Hughes T. The great Cenozoic ice sheet // Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology. – 1985. – Vol. 50. – P. 9–43.
  205. Hulva P., Horacek I., Strelkov P. P., Benda P. Molecular architecture of *Pipistrellus pipistrellus* / *Pipistrellus pygmaeus* complex (Chiroptera: Vespertilionidae): further cryptic species and Mediterranean origin of the divergence // Molecular Phylogenetics and Evolution. – 2004. – P. 1023–1035.

206. Jaarola M., Martinková N., Gündüz I. et al. Molecular phylogeny of the speciose vole genus *Microtus* (Arvicolinae, Rodentia) inferred from mitochondrial DNA sequences // Molecular Phylogenetics and Evolution. – 2004. – Vol. 33. – P. 647–663.
207. Jones G. *Pipistrellus pipistrellus* (Schreber, 1774) // Mitchell-Jones A. L., Amori G., Bogdanowicz W. et al. The atlas of European mammals. – London: Academic Press, 1999. – P. 126–127.
208. Jones G., van Parijs S. M. Bimodal echolocation in pipistrelle bats: are cryptic species present? // Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biol. Sci. – 1993. – Vol. 251. – P. 119–125.
209. Klicka R. M., Zink R. M. The importance of recent ice ages in speciation: a failed paradigm // Science. – 1997. – Vol. 277. – P. 1666–1669.
210. Korabiev V. P. Chromosomal differentiation of spotted ground squirrel *Spermophilus suslicus* Gueld. 1770 // Rodens & Spatium 4: Abstracts of the International Conference in Mikolajki. – Warszawa, 1993. – P. 51.
211. Kral B. Karyological analysis of two European species of the genus *Erinaceus* // Zool. listy. – 1967. – Vol. 16, N 3. – P. 239–252.
212. Kral B., Zima J. Chromosomal polymorphism in *Pitymys subterraneus* (Microtidae, Rodentia) // Folia Zool. (Brno). – 1978. – Vol. 27, N 1. – P. 13–24.
213. Kratochvil J. *Pitymys*-Arten aus der Hohen Tatra (Mam., Rodentia) // Acta Sci. Nat. Brno. – 1970. – Vol. 4, N 12. – 64 p.
214. Krystufek B., Griffiths H. I. Species richness and rarity in European rodents // Ecography. – 2002. – Vol. 25, N 1. – P. 120–128.
215. Lapini L. *Erinaceus concolor* Martin, 1838. *Erinaceus europaeus* Linnaeus, 1758 // Mitchell-Jones A. L., Amori G., Bogdanowicz W. et al. The atlas of European mammals. – London: Academic Press, 1999. – P. 36–39.
216. Larsen E., Lyså A., Demidov I. et al. Age and extent of the Scandinavia Ice Sheet in northwest Russia // Boreas. – 1999. – Vol. 28. – P. 115–122.
217. Limpens H. From Talmazza, Moldova // Bat Research News. – 2000. – P. 74–76.
218. Losos J. B., Glor R. E. Phylogenetic comparative methods and the geography of speciation // Trends in Ecology and Evolution. – 2003. – Vol. 18, N 5. – P. 220–227.
219. Ludt C. J., Schroeder W., Rottmann O., Kuehn R. Mitochondrial DNA phylogeography of red deer (*Cervus elaphus*) // Molecular Phylogenetics and Evolution. – 2004. – Vol. 31. – P. 1064–1083.
220. Lyapunova E. A., Vorontsov N. N., Korobitsina K. V. et al. A Robertsonian fan in *Ellobius talpinus* // Genetica (Ned.). – 1980. – Vol. 52/53. – P. 239–247.
221. Macholan M. Systematika a evolucionni vstany mezi taxony mysi domacich (Mammalia, Rodentia) // Biol. listy. – 1990. – Vol. 55, N 3. – P. 216–229.
222. Mandahl N. Variation in C-stained chromosome regions in European hedgehogs (Insectivora, Mammalia) // Hereditas. – 1978. – Vol. 89, N 1. – P. 107–128.
223. Martinkova N., Dudich A. The fragmented distribution range of *Microtus tatricus* and its evolutionary implications // Folia Zoologica. – 2003. – Vol. 52, N 1. – P. 11–22.
224. Martinkova N., Nova P., Sablina O. V. et al. Karyotypic relationships of the Tatra vole (*Microtus tatricus*) // Folia Zoologica. – 2004. – Vol. 53, N 3. – P. 279–284.
225. Masing M. The 45 kHz pipistrelle (*Pipistrellus pipistrellus* s. str.) found in Estonia // Eptesicus. – 2001. – № 1. – (www.hot.ee/sicista/eptesicus/latest/eptesicus1.2.htm).
226. Mayer F. and von Helversen O. Cryptic diversity in European bats // Proc. R. Soc. London. B [Biological Sciences]. – 2001a. – Vol. 268, № 1478. – P. 1825–1832.
227. Mayer F., von Helversen O. Sympatric distribution of two cryptic bat species across Europe // Biological Journal of the Linnean Society. – 2001b. – Vol. 74, Issue 3. – P. 365–374.
228. Mezhzherin S. V., Kotenkova E. V. Biochemical systematics of house mice from the Central Palearctic region // Zeits. Syst. Evolut. – 1992. – Vol. 30. – P. 180–188.
229. Michaux J. R., Libois R., Filippucci M.-G. So close and so different: comparative phylogeography of two small mammal species, the yellow-necked fieldmouse (*Apodemus flavicollis*) and the woodmouse (*Apodemus sylvaticus*) in the Western Palearctic region // Hereditas. – 2005. – Vol. 94. – P. 52–63.
230. Mishta A. V., Searle J. B., Wojcik J. M. Karyotypic variation of the common shrew *Sorex araneus* in Belarus, Estonia, Latvia, Lithuania and Ukraine // Acta Theriologica. – 2000. – Vol. 45, Suppl. 1. – P. 47–58.
231. Mitchell-Jones A. L., Amori G., Bogdanowicz W. (et al.). The atlas of European mammals. – London: Academic Press, 1999. – P. I–XI + 1–484.
232. Mooney H. A., Cleland E. E. The evolutionary impact of invasive species // Proceedings of NAS [National Academy of Sciences, USA]. – 2001. – Vol. 98, N 10. – P. 5446–5451.
233. Niethammer J., Krapp F. (eds.). Handbuch der Säugetiere Europas. – Wiesbaden: AULA-Verlag, 1990. – Band 3/1 (Insektenfresser – Insectivora, Herrentiere – Primates). – P. 1–524.
234. O'Regan H. J., Turner A., Wilkinson D. M. European Quaternary refugia: a factor in large carnivore extinction? // Journal of Quaternary Sciences. – 2002. – Vol. 17, N 8. – P. 789–795.
235. Pētersons G. Observations of *Pipistrellus pygmaeus* (Chiroptera: Vespertilionidae) in Latvia and in Belarus // Acta Zoologica Lituanica. – 2003. – Vol. 13, N 1. – P. 89.
236. Pucek Z. *Sicista subtilis* (Pallas, 1773) // Mitchell-Jones A. L., Amori G., Bogdanowicz W. et al. The atlas of European mammals. – London: Academic Press, 1999. – P. 306–307.
237. Pucek Z., Raczynski J. (eds.). Atlas of Polish mammals. – Warszawa: PWN, 1983a. – 188 p.
238. Pucek Z., Raczynski J. (eds.). Atlas of Polish mammals maps. – Warszawa: PWN, 1983b. – 90 p.
239. Qumsiyeh M. B., Owen R. D., Chesser R. K. Differential rates of genic and chromosomal evolution in bats of the family Rhinolophidae // Genome. – 1988. – Vol. 30, N 3. – P. 326–335.
240. Rachwald A., Szkuclarek R. Stwierdzenie występowania typów echolokacyjnych "45 kHz" i "55 kHz" karlika malutkiego *Pipistrellus pipistrellus* ("gatunki ukryte" *P. pipistrellus* i *P. pygmaeus*) na terenie Polski // Nietoperze. – 2001. – Vol. 2, N 1. – P. 19–22.
241. Reichstein H. Gattung *Arvicola* Lacepede, 1799 – Schermäuse // Niethammer J., Krapp F. (eds.). Handbuch der Säugetiere Europas. – Bd. 2/1, Nagetiere 2. – Wiesbaden: Acad. Verlag, 1982. – S. 209–252.
242. Ruprecht A. The occurrence of *Myotis brandtii* (Eversmann, 1845) in Poland // Acta Theriologica. – 1974. – Vol. 19, N 6. – P. 81–90.
243. Sablina O. V., Zima J., Radjabli S. I. et al. New data on karyotype variation in the pine vole, *Pitymys subterraneus* (Rodentia, Arvicolidae) // Vestn. Cz.-Sl. Spolec. Zool. (Praha). – 1989. – Vol. 53. – P. 295–299.
244. Saucy F., Wust-Saucy A.-G., Pelz J. Biochemical polymorphism and genetic variability in aquatic and fossorial populations of the water vole, *Arvicola terrestris*, in western Europe // Polish Ecol. Studies. – 1994. – Vol. 20, N 3-4. – P. 559–564.
245. Searle J. B., Fedyk S., Fredga K. et al. Nomenclature for the chromosomes of the common shrew (*Sorex araneus*) // Memoires de la Societe Vaudoise des Sciences Naturelles. – 1991. – Vol. 19, N 1. – P. 13–22.
246. Searle J. B., Wojcik J. M. Chromosomal evolution: the case of *Sorex araneus* // Wojcik J. M., Wolsan M. (ed.). Evolution of shrews. – Białowieża: Mammal Research Institute PAN, 1998. – P. 219–268.
247. Simpson G. G. The geography of evolution. – Philadelphia & New York: Chilton, 1965. – (цїт. за: Кэрролл, 1983).
248. Sokolov V. E., Kovalskaya Y. M., Baskevich M. I. Review of karyological research and the problems of systematics in the genus *Sicista* (Zapodidae, Rodentia, Mammalia) // Folia Zoologica. – 1987. – Vol. 36, № 1. – P. 35–44.
249. Spitzenberger F. Die Fledermause Wiens. – Wien, 1990. – 70 p.
250. Spitzenberger F., Pialek J., Haring E. Systematics of the genus *Plecotus* (Mammalia, Vespertilionidae) in Austria based on morphometric and molecular investigations // Folia Zoologica. – 2001. – Vol. 50, N 3. – P. 161–172.
251. Spitzenberger E., Strelkov P., Haring E. Morphology and mitochondrial DNA sequences show that *Plecotus alpinus* Kiefer & Veith, 2002 and *Plecotus microdontus* Spitzenberger, 2002 are synonyms of *Plecotus macrobullans* Kuzjakin, 1965 // Natura Croatica. – 2003. – Vol. 12, N 2. – P. 39–53.

252. Stehli F. C., Webb S. D. (eds.). The great American biotic interchange. – New York: Plenum, 1985. – (цит. за: Кэрролл, 1983).
253. Stewart J. R., Lister A. M. Cryptic northern refugia and the origins of the modern biota // Trends in Ecology and Evolution. – 2001. – Vol. 16. – P. 608–613.
254. Storch G. *Apodemus uralensis* (Pallas, 1811) // Mitchell-Jones A. L., Amori G., Bogdanowicz W. et al. The atlas of European mammals. – London: Academic Press, 1999. – P. 276–277.
255. Taberlet P., Fumagalli L., Wust-Saucy A., Cossons J. Comparative phylogeography and postglacial colonization routes in Europe // Molecular Ecology. – 1998. – Vol. 7. – P. 453–464.
256. Tupinier Y., Aellen V. *Myotis mystacinus* (Kuhl, 1817) – Kleinbartfledermaus (Bartfledermaus) // Krapp F. (ed.). Handbuch der Säugetiere Europas. – Wiebelsheim: Aula-Verlag, 2001. – Band 4/I: Fledertiere (Chiroptera) I. – S. 321–344.
257. Update to the National report on the implementation of the Agreement in Russian Federation. – April 2004. – Moscow Lomonosov State University. (EUROBATs site, 6 pages PDF).
258. Weider L. J., Hobæk A. Phylogeography and arctic biodiversity: a review // Acta Zoologica Fennici. – 2000. – Vol. 37. – P. 217–231.
259. Weir J. T., Schluter D. Ice sheets promote speciation in boreal birds // Proceedings of Royal Society London (Ser. B). – 2004. – (Vers. "published online").
260. Wójcik J. M., Ratkiewicz M., Searle J. B. Evolution of the common shrew *Sorex araneus*: chromosomal and molecular aspects // Acta Theriologica 2002. – Vol. 47, Suppl. 1 (J. Gliwicz, ed.: Theriology at the turn of a new century). – P. 139–167.
261. Wolf V. P. Unterscheidungsmerkmale am Unter Kiefer von *Erinaceus europaeus* und *Erinaceus concolor* Martin // Ann. Nat. Mus. Wien. – 1976. – Bd. 80. – S. 337–341.
262. Zagorodnyuk I. V. Sibling species of mice from Eastern Europe: taxonomy, diagnostics and distribution // Доповіді НАН України. – 1996a. – N 12. – С. 166–173.
263. Zagorodnyuk I. Review of shrews from the Crimea and Southern border of the *Sorex araneus* range // Evolution in the *Sorex araneus* group. Cytogenetic and molecular aspects (ISACC Fourth Intern. Meeting). – Uppsala, 1996b. – P. 13.
264. Zagorodnyuk I. V. Whiskered bats (*Myotis* ex gr. *mystacinus*) in Ukraine // M. Uhrin (eds.). Abstracts: 2nd Intern. Conf. on Carpathian Bats. – Nova Sedlica, 1998. – P. 13–14.
265. Zagorodnyuk I. V. Taxonomy, biogeography and abundance of the horseshoe bats in Eastern Europe // Acta zoologica cracoviensia. – 1999. – Vol. 42, N 3. – P. 407–421.
266. Zagorodnyuk I. Species of the genus *Plecotus* in the Crimea and neighbouring areas in the Northern Black Sea Region // Woloszyn B. W. (ed.). Proceedings of the VIII<sup>th</sup> ERBS. – Krakow: PLATAN Publ. House, 2001. – Vol. 2. – P. 159–173.
267. Zagorodnyuk I., Kondratenko O. Cryptic species of the birch mice (*Sicista*) in Eastern Europe: existence and distribution of four chromosome forms in Ukraine // 7<sup>th</sup> International Conference "Rodens et Spatium": Abstracts. – České Budějovice, 2000. – P. 80.
268. Zagorodnyuk I., Khazan M. Cladogenesis in the *Sorex araneus* group and its biogeographic interpretation // Evolution in the *Sorex araneus* group. Cytogenetic and molecular aspects (ISACC Fourth International Meeting). – Uppsala, 1996. – P. 40.
269. Zagorodnyuk I., Masing M., Peskov V. Sibling-species of common voles in Estonia // Eesti loodus (Tartu). – 1991. – N 11. – P. 674–678.
270. Zagorodnyuk I., Mishta A. A geographical perspectives of the karyotype evolution of *Sorex araneus* // Folia Zoologica. – 1994. – Vol. 43, suppl. 1. – P. 116.
271. Zagorodnyuk I., Tyshchenko V., Petrushenko Ya. Horseshoe bats (*Rhinolophus*) in the Dnister region as most east-northern part of their range in Europe // Studia Chiropterologica. – 2000. – Vol. 1. – P. 115–132.
272. Zagorodnyuk I. V., Zima J. *Microtus tatricus* (Kratochvil, 1952) in the Eastern Carpathians: cytogenetic evidence // Folia Zoologica (Brno). – 1992. – Vol. 41, N 2. – P. 123–126.
273. Zernahle K. Beiträge zur Zytogenetik des Steppenlemmings, *Lagurus lagurus* Pallas 1773. I. Die Chromosomen in der Mitose // Biol. Zbl. – 1974. – Bd. 93. – S. 31–40.
274. Zima J. Karyotypes of three species of horseshoe bats from Czechoslovakia // Lynx. – 1982. – Vol. 21. – P. 121–124.
275. Zima J. Is the trend toward low 2Na numbers inescapable for *Sorex araneus* populations? // Memoires de la Societe Vaudoise des Sciences Naturelles. – 1991. – Vol. 19, N 1. – P. 63–71.
276. Zima J. *Microtus rossiaemeridionalis* Ognev, 1924 // Mitchell-Jones A. L., Amori G., Bogdanowicz W. et al. The atlas of European mammals. – London: Academic Press, 1999. – P. 246–247.
277. Zima J., Fedyk S., Fredga K. et al. The list of the chromosome races of the common shrew (*Sorex araneus*) // Hereditas. – 1996. – Vol. 125. – P. 97–104.
278. Zima J., Macholan M., Fillipucci M. G. et al. Karyotypic and biochemical status of certain marginal populations of *Sorex araneus* // Folia Zoologica. – 1994. – Vol. 43, suppl. 1. – P. 43–51.
279. Zima J., Volleth M., Horacek I. et al. Comparative karyology of rhinolophid bats (Chiroptera: Rhinolophidae) // Horacek I., Vohralik V. (eds.). Prague Studies in Mammalogy. – Prague: Charles Univ. Press, 1992. – P. 229–236.

Отримано: 11 листопада 2004 р.  
Прийнято до друку: 23 травня 2005 р.

