

УДК 599: 616.98 (477)

КРИПТИЧНЕ РІЗНОМАНІТТЯ ССАВЦІВ У СХІДНІЙ ЄВРОПІ ЯК ВІДДЗЕРКАЛЕННЯ БАГАТОМАНІТНОСТІ ПРОЯВІВ ВИДУ

І. В. Загороднюк, І. Г. Ємельянов

Криптичне різноманіття ссавців у Східній Європі як віддзеркалення багатоманітності проявів виду. — І.В. Загороднюк¹, І. Г. Ємельянов². — Наведено підсумки досліджень криптичного різноманіття теріофауни України і суміжних країн з огляду на проблеми застосування поняття «вид» до всіх випадків виявлення ранніх стадій еволюційної диференціації популяції. Показано, що теріофауна Східної Європи включає величезний спектр проявів «не-стандартних» видів, від видів-двійників та аловидових комплексів до транзитивних таксономічних систем, що включають низку квазівидів. Ця частина біорізноманіття складає до 20 % від визнаного у класичних зведеннях видового багатства фауни. Кількість відомих видів ссавців постійно збільшується за рахунок визнання статусу криптичних видів, і ці знання мають бути зрозумілими для всіх, хто вивчає склад і екологію фауністичних угруповань і розробляє програми з їх охорони. Рівень невизначеності списку видів залежить від масштабу регіону, що розглядається, і є найбільшим у мірці всього регіону, а найбільш визначеним — на рівні локальних фаун. Найбільш проблемними є південні і східні райони регіону, що включають від 11 до 17% криптичних таксонів

Ключові слова: криптичне різноманіття, види-двійники, аловиди, фауна, біогеографія, ссавці, Східна Європа.

Адреса: 1 — Лабораторія екології тварин і біогеографії, Луганський національний педагогічний університет імені Тараса Шевченка; А/с 48, Луганськ, 91011, Україна. E-mail: zoozag@ukr.net.; 2 — Інститут зоології НАН України, вул. Б. Хмельницького 15, Київ, 01030, Україна. E-mail: emeln@izan.kiev.ua.

Cryptic diversity of mammals in Eastern Europe as reflection of variety of species phenomena. — Zagorodniuk I¹, Emelyanov I.² — Totals of investigations of mammal cryptic diversity in Ukraine and adjacent countries are analyzed in the light of problems of using of the species concept for all the cases of establishing of early stages of evolutionary differentiation of populations. It is shown that mammal fauna of Eastern Europe includes large spectra of non-standard species, from sibling species and groups of allospecies to the transitive taxonomical systems (TTS), which includes a number of quasispecies. This part of biodiversity includes up to 20 % of species diversity accepted in classic reviews. Number of known mammal species is continuously increasing due to recognising of status of cryptic species, and such knowledge should be accessible for everybody, who investigates composition and ecology of mammal communities as well as develops action plans for fauna protection. Level of uncertainty of fauna list depends on the scale of area under analysis: it is highest for the investigated region in a whole, but well-defined — on the level of local faunas. Both southern and eastern districts of the region are the most problematic and include about 11 to 17% of cryptic taxa.

Keywords: cryptic diversity, sibling-species, allospecies, fauna, biogeography, mammals, Eastern Europe.

Address: 1 — Laboratory for animal ecology and biogeography, Luhansk National Pedagogical University; P. O. Box 48, Luhansk, 91011, Ukraine. E-mail: zoozag@ukr.net.; 2 — Institute of zoology NAS of Ukraine, 15 Bohdan Khmelnytsky str., Kyiv, 01030, Ukraine. E-mail: emeln@izan.kiev.ua.

Вступ

до 250-річчя XII видання праці Карла Ліннея «Systema Naturae» (1758)

Сучасний період розвитку диверситології пов'язаний з ревізією таксономії більшості груп тварин і виявленням у складі «класичних» видів численних прикладів видів-двійників та інших проявів криптичного різноманіття фауни. Це позначилося на всіх прикладних галузях зоології, екології та соціології, у тім числі на формуванні списків фауни, на змісті визначників [17, 40], аналізі таксономічної ємності угруповань [23, 24, 56], планах дій щодо збереження фауни, а також тлумаченнях поняття «вид» [10, 35, 116] і механізмів видоутворення [41, 149, 150].

Одним з яскравих прикладів виявлення криптичного різноманіття стала теріофауна Східної Європи як зони колишніх фауністичних «розломів» внаслідок кількарізних гляціальних епох і наступних за ними розселень видів [44, 119]. Поштовхом для збільшення кількості видів, що визнаються, став розвиток нових методик виявлення таксономічної гетерогенності матеріалу (у т. ч. тонких морфологічних і порівняльно-генетичних), а також переоцінки виявлених раніше проявів мінливості [10, 32, 80]. Все це стало цариною діяльності систематиків та еволюціоністів.

Цей огляд присвячено аналізу різноманіття основних проявів криптичного різноманіття фауни, у тім числі видів-двійників, аловидів, квазівидів, транзитивних таксономічних систем, фантомних видів, якими займаються автори цієї праці на прикладі теріофауни України і суміжних країн (для огляду див.: [43, 44])¹. Мета цієї праці – узагальнення і аналіз даних щодо проявів криптичного (прихованого) різноманіття ссавців Східної Європи – від видів-двійників до «фантомних» видів.

В усіх випадках при описі таксонів суперечливого або не загально визнаного рангу, використано нейтральне поняття «форма», під якою матимемо на увазі будь-який таксон, поіменований або без власної назви, що потрапляє в об'єкти таксономічної оцінки. У загальному випадку всі «форми» розглядаються на предмет відповідності їхнього рангу поняттям «вид» або «підвид».

Отже, «форма» – це усталене позначення найнижчої в ейдології класифікаційної одиниці, ранг якої в схемі ієрархії біосистем різного рівня інтеграції [22] повинен прийматися вищим за поняття «популяція». Звідси: «форма» – це одиниця еволюційного процесу і одиниця класифікування, яку розглядають при аналізі концепцій «виду» і моделей видоутворення, структури еволюційної диференціації (у тім числі таксономічної, біогеографічної, екологічної) і проблем збереження біологічного різноманіття. До певної міри більш загальне порівняно з поняттям «популяція» і більш нейтральне за «вид» поняття «форма» у контексті аналізу біорізноманіття відповідає поняттям «жорданон» Де Фріза і Ю. Філіпченка [93] і «філон» М. Клокова [61].

Криптичне різноманіття та полівиди

Перед тим, як розглядати і аналізувати явища видів-двійників та інших проявів криптичного різноманіття, варто охарактеризувати саме це поняття та поняття політипних видів у історичному та гносеологічному контекстах.

Криптичне різноманіття – це приховане різноманіття фауни, тобто та її частина, яку звичайно недообліковують при аналізі складу фауни або взагалі не реєструють традиційними (для певної систематичної групи тварин) методами її обліку і критеріями діагностики видів. Варто розрізняти «недооцінене різноманіття», величина якого визначається ступенем вивченості (радіше «невивченості») фауни, та власне криптичне різноманіття, яке було не помічене або не визнане попередниками. Складовими криптичного різноманіття є такі його прояви, як види-двійники, аловиди, напіввиди (квазівиди) [114], транзитивні таксономічні системи, види «у стадії народження»

(*in statu nascendi*) [8]. До проявів криптичного різноманіття формально відносяться також фантомні види, тобто всі недоведено присутні в складі тієї чи іншої фауни види, за своєю суттю також «двійники» визнаних видів [30].

Оцінки величини криптичного різноманіття ссавців нашої фауни дають близько 20% від загального складу фауни [32], і сучасний темп збільшення списку видів протягом ХХ ст. склав близько 1 виду за 2 роки. Близько половини таких доповнень дають адвентивні види [46], іншу частину – види-двійники і аловиди, при тому у дрібних ссавців виявляють як двійників, так і аловиди, а у великих – переважно аловиди [32]). Останнім часом збільшення списку фауни у частині прихованого різноманіття відбувається переважно за рахунок підвищення рангу колишніх підвидів, тобто опису аловидів [44]. Цей процес посилюється запровадженням у практику аналізу різноманіття ДНК-технологій, що нерідко веде до переоцінки поняття «вид» і його інфляції до рівня колишнього поняття «підвид» [35]. Нова ера у таксономічній історії ссавців, як і інших груп, почалася з формування поняття «політипного виду», за первинним змістом – суто типологічного [87].

Політипні види – це поняття має три тлумачення. По-перше, під політипними традиційно розуміють види, що складені з двох і більше диференційованих підвидів. Останні нерідко спочатку були описані як окремі види, проте у подальшому зведені у синоніми інших більш відомих видів. Таке широке розуміння «виду» домінувало у «видооб'єднавчий» період середини ХХ ст., коли величезна кількість описаних на той час таксонів була зведена у склад «великих» видів [109]. Так, 1951 р. до *Mus musculus* було включено 112 форм, частина яких наразі відноситься до інших видів чи навіть надвидів².

По-друге, під політипними видами часто розуміють «колишні» види (види у розумінні попередників), що виявилися *de facto* складеними з кількох «малих» видів, тобто з видів-двійників, аловидів, квазівидів; таке тлумачення приймається і у працях авторів [29, 32], у тім числі під назвою «полівиди» [33].

По-третє, під політипними видами нерідко розуміють будь-яку групу, яка (фактично або гіпотетично) складена з кількох форм близького до видового рівня диференціації. Її відповідником у систематиці є поняття «надвиду». Серед останніх прикладів – хромосомно поліморфні види, в межах яких виділяють окремі географічні раси або «кола рас». Найвідомішими серед них є надвиди мідіци звичайної (*Sorex araneus*) з низкою хромосомних рас напіввидового рангу [104, 147, 151] та полівидовий комплекс ховрахів групи *Spermophilus «citellus» (citellus-pygmaeus-odessanus-suslicus)*,

¹ Спеціальні праці авторів щодо питань таксономічної гетерогенності теріофауни Східної Європи можна знайти у повнотекстовому форматі в електронній бібліотеці сайту Теріологічної школи за адресою «www.terioshkola.org.ua».

² Те саме було в історії таксономії багатьох інших груп ссавців, у тім числі вуханів, нориць, ведмедів тощо.

які формують гібридні зони на стижах ареалів, і на прикладі яких описано поняття «транзитивних таксономічних систем» [38].

В усіх цих випадках має місце гетерогенність колишніх видів і припускається видовий (або близький до видового) ранг окремих форм, що входять до складу полівиду. При цьому необхідно ясно відрізнити *політипність* під *поліморфізму* [32]. Політипність проявляється як дискретність ознак географічних або інших (напр., екологічних або сезонних) форм, а поліморфізм – насамперед як внутрішньо-популяційна мінливість (у тім числі індивідуальна, вікова, сезонна тощо) при збереженні панміксії. Джерелом пошуку криптичного різноманіття (зокрема, видів-двійників та аловидів) є саме політипізм, який звичайно проявляється на значно ширшому за межі однієї країни ареалі, щонайменше у межах ареалу всього надвиду або навіть роду.

Формування проблематики двійників

Початки таксономічних ревізій стосувалися дослідницької активності вузькоспеціалізованих систематиків, що володіли великою сумою знань про певну групу і приймали таксономічні рішення фактично на підставі загального враження про мінливість у групі. Формування проблематики криптичного різноманіття пройшло кілька важливих стадій, на кожній з яких обсяг поняття «вид» постійно звужувався. При цьому рівень розуміння цього поняття також звужувався, і те, що раніше вважали двійниками або «проблемними видами» (напр., [68]), наразі не входить в коло проблем аналізу криптичного різноманіття [43].

Епоха морфологічної концепції виду. Цей період досліджень базувався на систематичних колекціях та морфологічних критеріях виду. Відповідно, основна маса таксономічних рішень виходила із зоологічних музеїв, і домінуючою була система поглядів на вид як «те що має вид» [25]. Цей період відзначений розквітом типологічної концепції виду [82], і будь-які нові погляди на таксономію пропонувалося впроваджувати виключно після видання відповідних зведень [85]. У той же час почали накопичуватися дані щодо прихованої мінливості і диференціації, що призвело до формування понять «види-двійники», «надвиди» і «напіввиди», вперше докладно розглянутих у монографії Е. Майра [69].

Повною мірою ці поняття були задіяні у практиці систематичних досліджень лише згодом, з розвитком порівняльно-генетичних методик, першим етапом розвитку яких стала каріосистематика. Більшість доволі невпевнених, як за наслідками, ревізій, проведених в епоху домінування морфологічної концепції виду, залишилися невизнаними, почасти через малу, як з морфологічної точки зору, доказовість, а, з іншого боку, – через традицію слідувати зведенням корифеїв. У цьому контексті показовими є дві історії.

Перша стосується невизнання курганцевої миші як виду (*Mus sergii*, докладніше далі), в чому незаперечне лідерство залишалося за монографією А. Аргиропуло [4], якій мали слідувати усі, аж до кінця 80-х років [65, 73]. Друга історія стосувалася вуханя австрійського (*P. austriacus*), визнаного у Європі, проте так і не визнаного О. Кузякіним [6, 67], а, отже, і всіма радянськими зоологами, і фактично тільки по його смерті описаного з різних частин Східної Європи [89–90, 153, 155], що врешті було сприйнято як належне.

Хромосомна революція. Доволі довгий період «прихованої» каріосистематики, яку послідовно, впродовж 50 років, розвивав Р. Маттей [135], закінчився бурхливим сплеском цитотаксономії, початок розквіту якої пов'язаний з ім'ям М. Воронцова [9]. За неповні 20 років кількість праць щодо каріотипів, мінливості хромосомних наборів і таксономічної оцінки цитогенетичних даних у кілька разів переросла кількість публікацій про результати класичних таксономічних досліджень [79]. Поява нових керівництв з каріосистематики (напр., [80]) і прогрес у розвитку нових методик (зокрема, техніки приготування повітряно-сухих препаратів хромосом) на довгий час визначили інтерес до пошуку нових таксонів. В цей час описано велику кількість нових видів, у тім числі цитогенетично відмінних, проте морфологічно ідентичних пар, за якими стійко закріпилася назва «види-двійники» [70, 78].

Особливу увагу серед європейських ссавців було приділено норицям (*Microtus s. l.*), рівні каріотипної диференціації яких виявилися значно вищими за їхню морфологічну диференціацію [18, 27, 139]. Дуже швидко кількість визнаних видів у частині груп (напр., в групі «*Pitymys*» = *Terricola*) зросла у 2–3 рази, проте для багатьох груп так само було описано і мінливість каріотипу [157], а в частині випадків – широку мінливість почали інтерпретувати як свідчення широкого поліморфізму, лише частину якого можна відносити до видового рівня диференціації. Це сталося, зокрема, з поглядами на мінливість каріотипу в надвидах *Sorex «araneus»* [59, 60, 117, 158] та *Microtus «arvalis»* [28, 126], *Terricola multiplex* [115] та ін.

В окремих випадках широка мінливість каріотипу не мала таксономічної інтерпретації, проте свідчила про потужні процеси цитогенетичної диференціації, що продовжуються. Феномен формування широкої мінливості каріотипу за рахунок злиття окремих пар хромосом, відомий як «робертсонівські віяла», описано для різних груп хатніх мишей (*Mus*) [105, 134], сліпушків (*Ellobius*) [96, 131] та деяких інших груп ссавців (*Blarina carolinensis*, *Nannospalax ehrenbergi* etc.).

Цитогенетичні підходи зіграли також провідну роль у формуванні сучасних поглядів на таксономію їжаків (*Erinaceus*) [57, 132], ховрахів (*Spermophilus*) [11, 58, 94] та багатьох інших груп ссавців нашої фауни [79].

Тонка морфологія. Тематика видів-двійників розвивалася у різних напрямках, і почасти відмінності, незначні на перший погляд, визначалися як маркери видів, що знаходило своє підтвердження у подальшому, проте довго не визнавалося. З прикладів нашої фауни варто відмітити три. Перший стосується курганцевої миші (*Mus spicilegus*), описаної за екологічними особливостями ще 1927 р. і повторно описаної за 10 років О. Мигуліним [76] із зазначенням відмінностей у будові виличної дуги і деяких інших ознак. Знадобилося ще 30 років, щоби численні суперечки були владнані на користь визнання цього виду на підставі даних порівняльної генетики (напр., [7, 64]) і знову ж таки тонкої морфології [39, 65, 73].

Іншим прикладом є опис *«Apodemus microps»*, нині відомого як *Sylvaemus uralensis*: Й. Кратохвіл звернув увагу на відмінності у морфології дрібної форми лісових мишей зі Словаччини [127], проте лише за 30 років це ствердили генетики і, на великий подив багатьох, ареал цього виду був «поширений» до Уралу і далі на схід [52, 74].

Третім подібним прикладом з нашої фауни є таксономічна історія татринської нориці (*«Pitymys» tatricus*), опис якої у виконанні Й. Кратохвіла [127] і К. Ковальського [125] залишався невизнаним більшістю, а в Україні (і загалом СРСР) – усіма, навіть після опису каріотипу цієї нориці [128, 129], і лише за 30 років цей вид почали ідентифікувати в різних місцезнаходженнях карпатської дуги [26, 53, 133, 156].

Те саме варто сказати про квазивидами *Mus musculus + domesticus* [103, 142], *Arvicola amphibius + scherman* [36], аловидами *Sorex minutus + volnuchini* [62], *Sylvaemus tauricus + ponticus* [71] і багато інших пар, на гетерогенності яких спершу наполягали саме на підставі даних про тонку морфологію, у т. ч. краніальну. Не менш відомим прикладом якісної морфологічної ревізії у догенетичний період є дослідження В. Топачевським роду *Spalax* [92] з визнанням відразу 5 видів, що згодом підтверджено працями М. Воронцова і колег [13] і наразі визнане у всіх зведеннях [17, 83].

Електрофорез протеїнів. Поява методик аналізу білкового поліморфізму сприяла виявленню таксономічної гетерогенності у різних групах тварин [2]. Завдяки цьому з 70-х років почалася нова хвиля описів нових видів у до того «мовчазних» з точки зору цитогенетики групах, зокрема у таких родах, як *Sylvaemus* [14, 75, 107, 111], *Mus* [103, 140, 142], *Arvicola* [145] тощо.

Ефективність цієї методики мала місце і при аналізі раніше ревізованих цитогенетиками груп – нориць роду *Microtus* [12, 20] та роду *Terricola* [113], ховрахів роду *Spermophilus* [94, 112], їжаків роду *Erinaceus* [110], сліпаків роду *Spalax* [13] тощо. Власне, завдяки вивченню білкового поліморфізму було виявлено і численні факти гібридизації різних форм, а в низці випадків переглянуто (звужено) критерії видів [84].

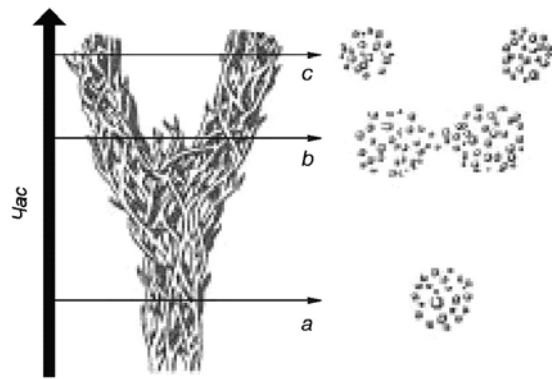


Рис. 1. Схема розщеплення вихідного виду (a) на два дочірні (b–c) в часі (за Т. Добжанським [108]). Сплетені гілки – окремі популяції. Об'єкт нашого аналізу – види у проміжку від ситуації «b» до «c». Схему відтворено за рисунком зі статті Ю. Алтухова [3].

Період ДНК-технологій розпочався на початку 90-х років. Попри проблеми у тлумаченні критеріїв «виду» за молекулярними маркерами (особливо при аналізі мітохондріальної ДНК) відбулося визнання «малих» видів «третього ешелону». Такі види, зокрема, описано або підтверджено у межах таких загалом добре досліджених груп європейських ссавців, як *Plecotus* [124, 146], *Pipistrellus* [97], *Sylvaemus* [120, 141], *Sicista* [5] *Sorex* [117], *Myotis* [136]. Відбулися і зворотні ревізії. Так, рудий вовк (*Canis rufus*) виявився гібридною формою між вовком і койотом [143, 144]. Так само з кожним дослідженням маємо все менше підстав говорити про полівидовий комплекс *Myotis myotis–blythii–oxygnathus* [19, 99], частота гібридів між якими в європейських популяціях скоріше свідчить про суцільну панміксію, ніж про наявність двох близьких видів [102].

Фактично має місце подальше розмивання поняття «вид». Головною перевагою ДНК-технологій стали реконструкції філогенезу і біогеографічні інтерпретації, успішно проведені останнім часом для багатьох груп ссавців, представлених і в нашій фауні: *Microtus* [106, 123], *Sylvaemus* [141], *Pipistrellus* [97, 122], *Cervus* [130] тощо.

«Малі» види у різних проявах

«Малі» види і «великі» види – відповідники поняття «вид» у викладах авторів, що сповідають різні концепції виду. Ці два поняття стосуються розбіжностей у тлумаченні рангу «виду», тобто залежать від того, який рівень відмінностей вони визнають за видовий. У більшості праць приймається відповідність малих і великих видів поняттю «монофілетичних груп», проте ранг і склад таких груп трактується по-різному. Найчастіше під «малими» видами розуміють аловидами у

всіх їх проявах: від двох географічно диференційованих форм до складних «кіл рас» з численними перехідними формами [35, 88].

У першому випадку (дві форми) головними критеріями видовості є ареал і наявність якісних (морфологічних чи генетичних) відмінностей, проте одними дослідниками вони трактуються як очевидний гіатус, а іншими – як лише порушення географічної мінливості без таксономічних висновків [42]. Така ситуація, зокрема, виникає при аналізі ізольованих від «основного» виду кримських або кавказьких форм малих мідичь, мишаків жовтогрудих тощо, видовий ранг яких не завжди є очевидним або визнається.

У другому випадку (кола рас) має місце наявність низки географічних форм, що диференційовані за однією з вагомих з точки зору дослідника ознак, проте однозначні критерії для розмежування цих форм відсутні або є частковими. У останньому випадку точки зору на структуру полівиду можуть розходитися діаметрально – від визнання одного «великого» виду до визнання групи «малих» видів (напр., *Sylvaemus uralensis* в розумінні різних авторів [72, 81]). Особливу складність додають факти виявлення гібридних зон та «проміжних» форм, що спонукає до визнання низки проміжних класифікацій [84, 88].

Історія з надвидом *Mus musculus* (вкл. квазівид «domesticus») є однією з найбільш показових у цьому відношенні (для огляду див. [31, 65]). Близька ситуація у інтерпретації рангів склалася у 70–80-х роках ХХ ст. (і зберігається дотепер) для групи чагарникових нориць (*Terricola*), актуальна вона для звичайних нориць (*Microtus «arvalis»*) [47], степових мишівок (*Sicista «subtilis»*) [5, 44], різних груп нічниць (*Myotis «mystacinus»*, «*oxygnathus»*, «*nattereri»*) [100, 121].

«Малі» види визнають звичайно у періоди ревізій, проте у подальшому щонайменше третину їх «закривають». Наразі такий процес триває в оцінках різноманіття вусатих нічниць (група *Myotis «mystacinus»*) [98, 100, 118] і вуханів (рід *Plecotus*) [146, 153]. В останньому випадку кількість визнаних видів зросла за останні 20 років з одного політипного виду *Plecotus auritus* до щонайменше 10–12 і продовжує збільшуватися [121], проте починають відбуватися і зворотні ревізії [146]. Можна говорити про те, що в окремі періоди розвитку систематики формуються певні «модні» теми (напр., тема *Mus* ex gr. «*musculus»* або *Myotis*

ex gr. «*myotis»*), в кінці розробки яких кількість визнаних видів порівняно з початками ревізії зростає, проте явно є меншою за загальну кількість номінальних таксонів в час розквіту ревізії.

Види-двійники і «хромосомні» види – це види, які не розрізняються або слабо розрізняються за ознаками, прийнятими у діагностиці відповідної групи. Власне, з опису «двійників» і почалося вивчення проблематики криптичного різноманіття. Якщо поняття «малих» і «великих» видів пов'язано з прийнятою дослідниками концепцією виду (широка або вузька), то у випадку з двійниками мова завжди йде про безсумнівні види з усіма атрибутами видовості, включаючи репродуктивну ізоляцію та симпатрію, а почасти і симбіотопію. Морфологічні критерії їх розрізнення найчастіше відсутні, принаймні, в межах традиційних для групи систем ознак. Тобто, найбільш вузька (двійникова) трактовка «виду» пов'язана із розробкою нових критеріїв діагностики симпатричних форм.

В нашій фауні прикладами двійникових груп є «малі» види звичайних полівок (*Microtus «arvalis»*), що різняться за числом і морфологією хромосом [47, 70], малих нетопирів (*Pipistrellus «pipistrellus»*), що відмінні за частотами ультразвукових сигналів [44, 138], лісових мишей (*Sylvaemus «sylvaticus»*), що відмінні за «тонкими» краніальними ознаками [52, 111] тощо (рис. 2).

В усіх випадках між такими видами виявлено чіткі відмінності за генетичними ознаками. Види-двійники у вузькому їх розумінні представляють близько третини криптичного різноманіття нашої фауни. У систематичному плані вони являють собою близькі (сестринські) види одного надвиду; в екологічному розумінні двійники є конкурентами, що займають дуже близькі еконіші [48, 95].

Висока концентрація видів-двійників ссавців, як і інших груп хребетних, на теренах Східної Європи пов'язана з вторинним перекриванням ареалів в результаті «зустрічного» заселення постгляціальних зон первинно алопатричними формами [42], при цьому в усіх добре досліджених випадках сформувалася лише маргінальна симпатрія, явно не усталена [44]. У частині прикладів процес формування симпатрії посилюється антропогенними чинниками, у тім числі через розселення у неприродних біотопах [46].

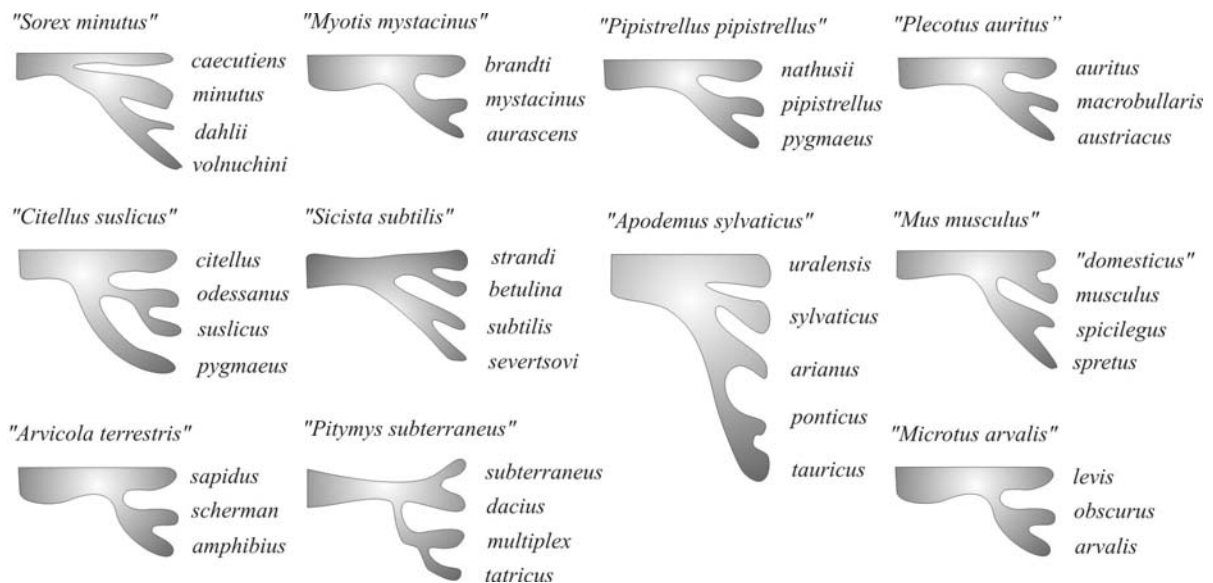


Рис. 2. Схеми розколу колишнього політипного виду на «малі» види протягом таксономічної історії окремих груп. Подано приклади надвидів, що відомі у фауні Східної Європи і виявилися складеними з трьох і більше «малих» видів. В лапках наведено назви колишніх політипних видів, що були прийняті у класичних монографічних зведеннях 50–70-х років. В частині випадків подібні схеми можна представити також для окремих «малих» видів та видів-двійників (напр., для *Sylvaemus «arianus»* з групи «*Apodemus sylvaticus*»).

Аловиди, квазиви́ди і фантомні види

Існує низка понять і фактичних проявів різноманіття, які суттєво впливають на наші уявлення про склад будь-якої фауни і складають найбільш нестабільну частину списку фауни (рис. 3). Значною мірою це залежить від прийнятої концепції виду (насамперед, «планки виду») та авторитету дослідників, тобто є найбільш суб'єктивною частиною таксономічного різноманіття.

Аловиди і квазиви́ди – це різні варіанти «малих» видів, ранг яких не є загально визнаним і по суті залежить від точки зору дослідника. На відміну від видів-двійників, напіввиди формують алопатричні (аловиди) або парapatричні (квазиви́ди) популяційні системи, тобто провідними їх ознаками є географічна диференціація при значній морфологічній подібності, а також відсутність гібридів із суміжними (сестринськими) формами, почасти через відсутність зон контакту між ними. У випадку з квазивидами допускається формування вузьких зон гібридизації з незначною (до 10 %) концентрацією гібридів, що останнім часом введено у постулати «біологічної» (=ізоляційної) концепції виду [10, 35, 84, 114].

Існує велика кількість прикладів аловидових пар у фауні регіону: сарни *Capreolus capreolus* + *pygargus* [37], ховрахи *Spermophilus podolicus* + *suslicus* [58], нориці *Microtus arvalis* + *obscurus* [28], мишівки *Sicista betulina* + *strandti* [51] та ін. До того ж, чимало монотипних на рівні регіону видів мають аловидові пари за межами регіону (напр., борсуки, лосі, сурки, широкоухи). Те саме

стосується поширення у природі квазиви́дів, тобто напіввидів, які формують зони гібридизації.

У нашій фауні таке явище характерне для більшості ховрахів (*Spermophilus*) [16], припускається для великих нічниць (*Myotis myotis* + *oxygnathus*) [102] і степових мишівок (*Sicista subtilis* + *severtsovi*) [55], а в суміжних регіонах, де є «парний» до відомого у нашій фауні вид, – для хатніх мишей (*Mus musculus* + *domesticus*) [31], їжаків (*Erinaceus concolor* + *europaeus*) [58, 110], водяних нориць (*Arvicola amphibius* + *scherman*) [36], куниць (*Martes martes* + *zibellina*) [91]. Щоправда, наявність гібридних зон між ними в частині випадків встановлена за непрямыми даними.

Транзитивні таксономічні системи (ТТС) – це система аловидів і квазиви́дів, що включає три або більше взаємодіючих форми з не випадковим просторовим їх розподілом. Особливістю ТТС є відтворення у просторі структури родинних взаємин «малих» видів, частина з яких досягла статусу видів, позаяк інші формують гібридні зони. Транзитивність (перехідний характер) більшості морфологічних і генетичних ознак відтворює вектори диференціації «малих» видів у просторі так само, як це мало бути у часі [58], і окремі сегменти ТТС нагадують варіанти географічної диференціації єдиного виду. Наявність зон гібридизації може розглядатися, залежно від прийнятої концепції виду, або як порушення ізолюючих механізмів, або як відновлення панміксії.

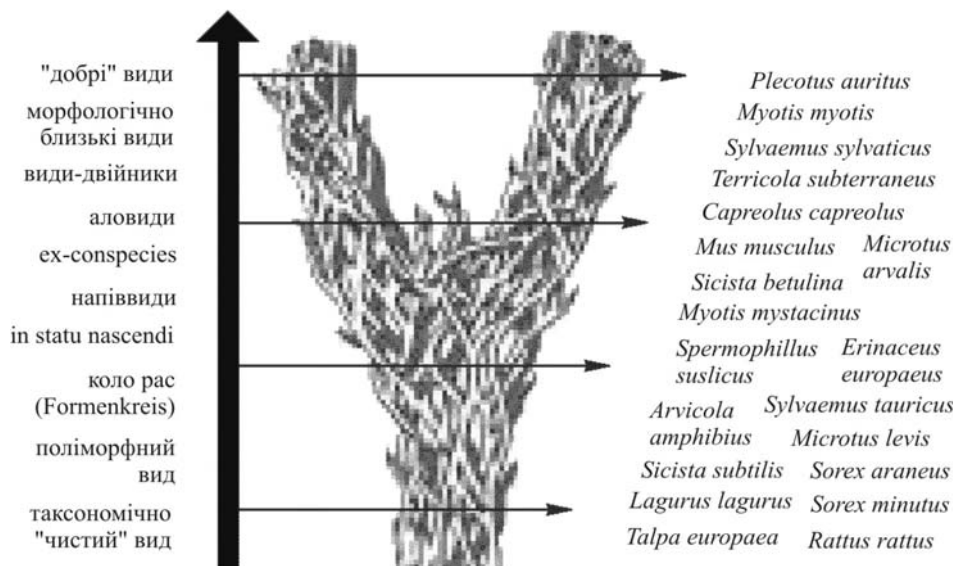


Рис. 3. Схематичне зображення розщеплення вихідного виду на два дочірні в часі (за [108], див. рис. 1) і відповідність окремих фаз диференціації популяцій (в центрі) до різних тлумачень обсягу та визначеності поняття «вид» (ліворуч) і реальних прикладів з теріофауни Східної Європи (праворуч).

Прикладами *TTC* у нашій фауні є надвид мідиці *Sorex araneus* s. l., представлений у Східній Європі низкою хромосомних рас [104], з яких частина периферійних форм (у т. ч. кавказька) наразі визнана за окремі види [44, 151, 158]. Іншим прикладом є надвидовий комплекс рябих ховрахів (*Spermophilus* s. str.), в межах якого відбувається закономірна зміна розмірів, забарвлення і хромосомних чисел у північному напрямку [38]. Подібну ситуацію (проте у ширших за межі регіону мірилах) формують великі нічниці (*Myotis* s. str.) та, правдоподібно, вухані (*Plecotus*) [121].

До класичних *TTC* без таксономічних інтерпретацій можна віднести і людину з усіма її географічними расами, а от у випадку з вовками і койотами гібридну між ними форму *Canis rufus* визнають за окремий вид. Можна припустити, що стадію *TTC* пройшли різні надвидові групи у період їхньої первинної (географічної) диференціації. В усіх випадках *TTC* являють собою результат незавершеного процесу видоутворення, «продукти» якого лежать в межах напіввидових понять з групи «види *in statu nascendi*» М. Воронцова [8] або «*ex-conspecies*» Л. Степаняна [88].

Для розуміння рангів складових *TTC* пропонується щонайменше два сценарії [38]: 1) формування широкого ареалу, що згодом розпадався на серію ізолятів, які знову зливалися з формуванням гібридних популяцій, 2) розширення меж поширення шляхом формування нових периферійних поселень за межами вихідного ареалу з подальшим злиттям ізолятів в єдину панміктичну систему. Перший сценарій припускає незавершене алопатричне видоутворення шляхом диференціації географічних форм, другий містить елементи інвазійної моделі видоутворення через ам-

пліфікацію крайових варіантів географічної мінливості материнського виду [38, 42].

Фантомні види, криптовиди – це існуюче часто лише «на папері» різноманіття фауни, не підтвержене спеціальними дослідженнями і визнане лише на підставі довіри до авторитетів. Поняття введене нами при аналізі «знахідок» в Україні деяких рідкісних видів мідиць і інших ссавців (*Sorex caecutiens*, *Suncus etruscus*, *Myotis ikonnikovi* тощо) [30], присутність яких коректно не доведена¹, проте яких визнано в усіх оглядах ссавців України [1, 63, 66, 86]. Докладний аналіз теми «фантомів» представлено в авторському огляді ссавців східної України [45].

Окрім такої ситуації (переписування старих списків), існує також «традиція» наведення видів зі старих списків поруч із наново виявленими. Наприклад, традицією стало наведення не існуючого в Україні виду їжака *Erinaceus europaeus* з одночасним наведенням *E. roumanicus* (=concolor s. l.), хоча, не вдаючись у деталі таксономії, на регіональному рівні має бути лише заміщення однієї назви іншою [57]. Нерідко кількість публікацій про фантомні види перевищує кількість публікацій про реально існуючі види з тих самих груп, як це сталося, зокрема, із «середніми» підковиками (*Rhinolophus* ex gr. «*euryle*») [21, 152], насправді відсутніми у нашій фауні [54].

Список «фантомів» у фауні України сягає щонайменше 10–15 видів, і їхнє число збільшується

¹ Пошуки і серія знахідок в Європі далекосхідного *M. ikonnikovi* почалися саме з України, і історія ця дотепер не завершена: у нас є підстави говорити про те, що «нічниця Іконнікова» у розумінні В. Абеленцева [1] є нічим іншим, як наразі визнаним в Європі новим видом групи «вусатих» нічниць – *M. aurascens*, ідентифікованим нами 2005 р. при обліках кажанів у штольнях с. Глибоке біля м. Ужгород [154].

не лише завдяки завзятим пошукам «ще не існуючих» у нас видів, але й спробам знайти види, що, схоже, давно зникли з території країни (напр., вечірниця гігантська, тюлень-монах). Статус «локальних фантомів» мають чимало загалом досить диференційованих видів на межах свого поширення, тобто в регіонах, де їх мало знають (напр., мишак лісовий або нориця підземна у степових районах, вовчок садовий у лісостепу).

У доповнення до цього, для тих чи інших територій відомі «абсолютні» фантоми, про яких всі чули, але ніхто не бачив [45]. Нерідко вивчення таких «видів-легенд» стає предметом тривалих досліджень. І мова не тільки про снігову людину чи всі 189 видів *Rhinogradentia* [148]. Так, по всій Європі протягом 90-х років активно вивчали вид-двійник водяної нічниці (*Myotis daubentonii*), відомий як «*Myotis nathalinae*», що врешті виявився лише варіантом мінливості *M. daubentonii*, як і припускали спочатку [101]¹.

Загалом можна говорити про те, що проблема «фантомних» видів – це шлях перевірки усталених поглядів на склад фауни, що забезпечує дослідників від бездумного прийняття традиційних поглядів на види та їхні ознаки. Почасті такі види фігурують у списках близько 30–50 років від їх першої згадки, і звичайно потрібна зміна 1–2 поколінь дослідників для спростування або підтвердження таких знахідок.

Обговорення

Наразі відбувається кардинальна зміна поняття «вид», насамперед у бік його подрібнення і визнання виду як умовного таксономічного рангу та як динамічної популяційної системи, яка в різних умовах веде себе по-різному: то як чітко відокремлений від інших вид, то як таксономічна форма невизначеного рангу, що обмежено гібридує з іншими подібними популяціями.

Вид і концепція виду – це базові поняття при аналізі біологічного різноманіття як на рівні аналізу глобальних, так і локальних біот та фауністичних угруповань, а так само їхніх змін у просторі й часі. Під «видом» розуміють дуже різні варіанти популяційних систем, які характеризуються самобутністю (власними ознаками) і високим рівнем відокремленості від інших подібних систем, включаючи автономну еволюційну історію і фактичну репродуктивну ізоляцію.

При цьому варто розуміти, що первинні тлумачення і визначення виду пов'язані з описом різноманіття локальних фаун, тобто без аналізу географічних змін, та з пошуком певних морфологічних відмінностей від суміжних видів (у межах тих же локальних фаун!) [35].

У визначеннях поняття «вид» закладено низку протиріч, головними з яких є визначення виду через інші види, умовність понять ізоляція та пан-

міксія, невизначеність масштабу поняття у просторі і часі, відсутність однозначного тлумачення поняття «гіатус» (розрив або рівень відмінностей) [35], а також умовність граничного рівня видового рангу [43], що визначається різноманіттям рівнів диференціації таксонів.

В усіх випадках дослідники базують свої побудови (явно або підсвідомо) на певній концепції виду, тобто надають вагу тим чи іншим особливостям своїх об'єктів: репродуктивна ізоляція, морфологічна дискретність, наявність унікальних ознак, розходження з іншими видами у просторі або часі тощо. Особливо яскраво проблема «виду» виникає при аналізі популяцій острівного типу, оскільки вони також нерідко мають свої унікальні ознаки і фактичну репродуктивну ізоляцію (Дотепер як окремі види розглядається значна кількість острівних форм. Острівний характер, зокрема, мають кримські популяції дрібних ссавців). Все це спонукало дослідників до розробки певних «правил гри» у визначенні критеріїв виду, які мають назву «концепції виду».

«Добрі» види – це ті представники локальної або глобальної фауни, стосовно яких не виникає питань щодо їхньої ідентичності з іншими видами (конспецифічності), які мають надійні морфологічні ознаки і однорідність яких не викликає сумніву. Парадоксально, але така ситуація є унікальною і можлива лише у двох крайніх випадках: або при аналізі складу локальних фаун, або при розгляді «мотрійних» таксонів, коли вид є єдиним представником свого роду або родини.

Тому повторимо: *«Існує лише кілька ситуацій, за яких ми можемо впевнено говорити про види: 1) коли ми досліджуємо представників різних надвидових груп, 2) коли ми вивчаємо види зі складу одного угруповання, 3) коли ми є свідомими типологами, 4) коли знаємо про вид дуже мало. В усіх інших випадках уявлення про «вид» зводять до популяційних систем, що супроводжується зростанням кількості описів малих видів»* [35].

Більшість досліджень локальних фаун не породжує проблеми виявлення криптичного різноманіття, оскільки більшість двійникових пар демонструють лише маргінальну симпатрію [41, 48]. На рівні локальних фаун не буває також проблем з визначенням статусу аловидів, і «аловидова» тематика має виключно номенклатурний аспект. Проте, при переході на регіональний [49] і більш високі рівні аналізу фауни [44, 137] ми невідворотно стикаємося з темою видів-двійників, і детективом стає їхня діагностика та аналіз екоморфологічної диференціації [48, 95]. Особливої значимості ця тема набуває при оцінках багатства фаун і при порівняннях різних фаун, і чим у більшому мірі ми працюємо, тим менше у наших списках буде частка «добрих» видів.

Зміни списку фауни. Для оцінки змін видового багатства теріофауни розглянуто повний список видів ссавців України, проіндексований за

¹ Україну ця історія обминула, що можна пояснити браком на той час інформації та фахівців.

7 критеріями (табл. 1): N (базовий список фауни), S (список видів-двійників), A (адвентивні види), R (раритетні види), E (втрачені види), F (фантомні види), M (помилкові види).

Перші чотири категорії відносяться до фактично присутнього набору видів (N+S+A+R), три останні (E+F+M) – до дискусійних. На підставі цих даних розраховано такі показники: повний список видів (Total), базовий склад фауни (Base), обсяг змін (Change), індекс змін (Index-1), індекс проблемності (Index-2) (див. табл. 1).

Аналіз історичних змін списку фауни проведено за трьома часовими зрізами відповідно до зведень О. Мигуліна «Звірі УРСР» [77], О. Корнеєва «Визначник звірів УРСР» [63] і «Ссавці України під охороною Бернської конвенції» [34] з ура-

Таблиця 1. Оцінки таксономічного багатства теріофауни України за окремими складовими та розрахунки індексів фактичних змін фауни (Index-1) і змін поглядів на її склад (Index-2) (зміст індексів за [50])

Показники	Позначення та зміст показника	1000 Русь	1938 [77]	1965 [63]	2007 [50]
Часткові					
normal	N — типові аборигенні види	122	87	97	93
sibling	S — нещодавно визнані види	0	1	1	19
aliens	A — акліматизовані та інвазійні види	0	1	5	11
rare	R — види з Червоної книги України	0	0	0	41
extinct	E — аборигени, що зникли в історичні часи	0	0	0	10
phantom	F — види, наявність яких не доведена	0	0	0	3
mistake	M — види, яких вказували помилково	0	0	0	2
Інтегральні					
total	T = N+S+A+R+E+F+M — повний список	122	89	103	138
base	B = N+S+R — базовий склад	122	88	98	112
changes	C = A+E — обсяг змін фауни	0	1	5	21
index-1	$I_C = (C/2) / B$ — індекс змін фауни %	0,0	0,6	2,6	9,4
index-2	$I_P = (S+F+M) / T$ — індекс проблемності %	0,0	1,1	1,0	17,4

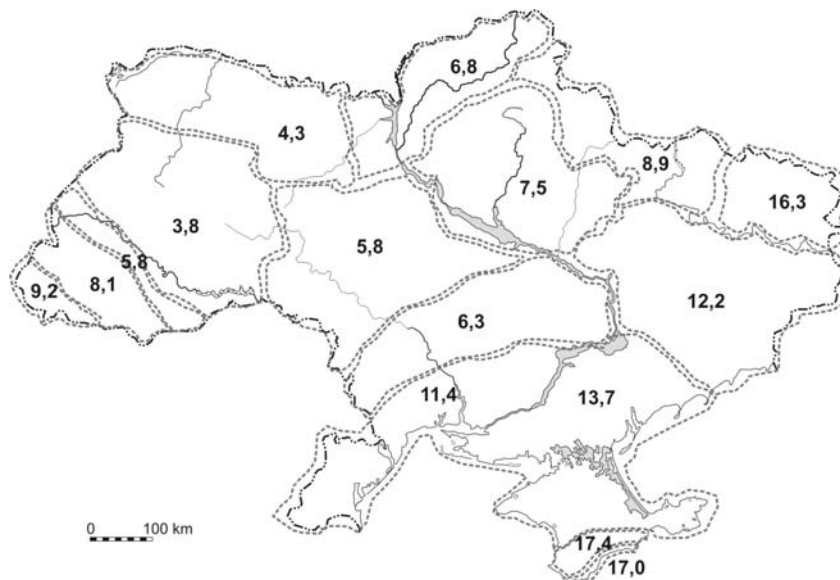


Рис. 4. Географічні зміни частки криптичного різноманіття теріофауни України (індекс I_P за табл. 1) за природними зонами. В основу поділу покладено лісогосподарське районування за С. Генсіруком [15], проте враховуючи велике значення Дніпра як межі у поширенні ссавців, степовий округ (X) поділено на лівобережну та правобережну частину.

Очевидно, що індекс проблемності фауни удвічі вищий на індекс змін фауни, тобто зміни поглядів на склад фауни помітно випереджають зміни фактичного складу фауни. Все це засвідчує, що дослідження криптичного різноманіття, у тім числі перенесення цих даних з регіонального рів-

хуванням подальших уточнень. За вихідний склад фауни взято реконструйований список теріофауни часів Київської Русі [50].

«Індекс проблемності», що визначається дослідницькою компонентою (S+F+M), змінюється в межах $I_P=3,8-17,0\%$ і загалом для України складає 17,4%. Найменші його значення характерні для карпатських (5,8–9,2), поліських (4,3–6,8) і лісостепових округів (3,8–8,9) з виразною клиною до зростання у східному і південному керунках (рис. 4). Найвищі його значення відносяться до південного степу (11–14), лівобережних варіантів північного степу (12,2–16,3) і Криму (17,0–17,7). Отже, найбільш складними для вивчення є фауни Криму та східних і південних степів, а найбільш стабільними – фауни Полісся і Карпат.

на локальний є більш важливим для розуміння динаміки фауни, ніж видимі зміни її складу. Пов'язано це з тим, що значна частка криптичного різноманіття стосується мало вивчених груп, облік і діагностика яких вимагають спеціальних методик. Це найбільшою мірою стосується кажанів, гризунів і землерийок, і подальший прогрес у

вивченні закономірностей динаміки фауни значною мірою пов'язаний з цими групами.

Прикладні аспекти диверсифікації. Серед різноманіття прикладних аспектів диверсифікації варто зауважити принципову роль оцінок видового багатства та різноманіття фауни на локальному рівні та питання історичної динаміки фауни. Інші аспекти, у тім числі загальні оцінки різноманіття на великому просторі (біоми, континенти) сильно залежні від домовленості дослідників у визнанні статусу напіввидових форм, які ніколи не зустрічаються спільно, а завжди є алопатричними або парапатричними. Отже, оцінки складу локальних фаун та їхньої динаміки залежать від власне видів-двійників, тобто морфологічно близьких симпатричних форм.

Подяки. Це дослідження проведено у продовження серії спеціальних досліджень, започаткованих у співпраці з лабораторією проф. М. Воронцова і лабораторією проф. Я. Зими та продовжених авторами у Відділі популяційної екології та біогеографії Інституту зоології НАН України. Щиро дякуємо проф. В. Топачевському, проф. Л. Рековцеві, проф. А. Надаховському, проф. К. Ковальському, проф. О. Ляпуновій, І. Павлінову, В. Корабльову, В. Малигіну, О. Михалевичу, С. Золотухиній, С. Тесленкові, С. Мєжжеріну, Г. Бєскорову, О. Зикову, О. Корнюшину, В. Чумакові, А. Мішті, О. Федорченкові, М. Товпінцю, Т. Поставі, Д. Вишневському, Д. Іванову, Л. Годлевській, О. Кондратенкові, В. Тищенкові, Н. Атамась, М. Коробченко та багатьом іншим колегам, які сприяли проведенню окремих частин всього циклу досліджень криптичного різноманіття теріофауни регіону.

У цьому контексті необхідно відзначити кілька ключових аспектів прикладної криптичної диверсифікації:

1) незнання або неувага до криптичного різноманіття фауни ведуть до недооцінки сумарного фактичного різноманіття фауністичних комплексів, як локальних, так і зональних;

2) криптичне різноманіття складає значну частку видового багатства, що суттєво впливає на точність порівнянь у дослідженнях, пов'язаних з цінністю територій та ємністю угруповань;

3) «малі» види різняться за рівнями чисельності, біотопними перевагами, міграційною активністю, і незнання того, що потребує охорони, шкодить успіху природоохоронних програм.

1. Абеленцев В. І., Підолічко І. Г., Попов Б. М. Загальна характеристика ссавців. Комахоїдні, кажани. – К.: Наукова думка, 1956. – 448 с. – (Фауна України. Том 1, вип. 1).
2. Алтухов Ю. П. Генетические процессы в популяциях. – Москва: Наука, 1989. – 328 с.
3. Алтухов Ю. П. Вид и видообразование // Соросовский образовательный журнал. – 1997. – № 4. – С. 2–10.
4. Арциротуло А. И. Сем. Muridae – мыши. – М., Л-д: Изд-во АН СССР, 1940. – 170 с.
5. Баскевич М. И., Акулова Н. М., Потапов С. Г. К вопросу о мозаичности эволюции на примере мышовок *Sicista* фауны России и сопредельных территорий // Проблемы эволюции. – Владивосток: Дальнаука, 2003. – Том 5. – С. 178–185.
6. Бобринский Н. А., Кузнецов Б. А., Кузкин А. П. Определитель млекопитающих СССР. – М.: Просвещение, 1965. – 383 с.
7. Булатова Н. Ш. У-хромосома как маркер систематической и исторической дифференциации симпатричных форм домашних мышей // Доклады АН СССР. – 1990. – Том 314, № 1. – С. 249–251.
8. Воронцов Н. Н. Виды хомяков Палеарктики *in statu nascendi* // Доклады АН СССР. – 1960. – Том 132, № 6. – С. 1448–1451.
9. Воронцов Н. Н. Значение изучения хромосомных наборов для систематики млекопитающих // Бюлл. МОИП, отд. биол. – 1958. – Том 63, № 2. – С. 5–36.
10. Воронцов Н. Н. Развитие эволюционных идей в биологии. – М.: Прогресс-Традиция, 1999. – 640 с.
11. Воронцов Н. Н., Ляпунова Е. А. Хромосомы сусликов Палеарктики (*Citellus*, Marmotinae, Sciuridae, Rodentia) // Млекопитающие: эволюция, кариология, фаунистика, систематика. – Новосибирск, 1969. – С. 41–47.
12. Воронцов Н. Н., Ляпунова Е. А., Белянин А. Н. и др. Сравнительно-генетические методы диагностики и оценки степени дивергенции видов-двойников обыкновенных полевок *Microtus arvalis* и *M. epiroticus* // Зоол. журнал. – 1984. – Том 63, вып. 10. – С. 1555–1565.
13. Воронцов Н. Н., Мартынова Л. Я., Фомичева И. И. Электрофоретическое сравнение белков крови слепышовых фауны СССР (Spalacidae, Rodentia) // Зоол. журнал. – 1977. – Том 56, вып. 8. – С. 1207–1215.
14. Воронцов Н. Н., Мєжжерин С. В., Бєскоров Г. Г., Ляпунова Е. А. Генетическая дифференциация видов-двойников лесных мышей (*Ardemus*) Кавказа и их диагностика // Доклады АН СССР. – 1989. – Том 309, № 5. – С. 1234–1238.
15. Генсірук С. А. Ліси України. – Львів, 2002. – 496 с.
16. Громов И. М., Бибиков Д. И., Калабухов Н. И., Мейер М. Н. Род *Citellus* // Наземные белычьи (Marmotinae). – М.; Л.: Наука, 1965. – С. 160–325. – (Фауна СССР: Том 3. Млекопитающие. Вып. 2).
17. Громов И. М., Ембаева М. А. Млекопитающие фауны России и сопредельных территорий. Зайцеобразные и грызуны. – Санкт-Петербург, 1995. – 468 с.
18. Громов И. М., Поляков И. Я. Полевки (Microtinae). – Л-д: Наука, 1977. – 504 с. – (Фауна СССР. Том 3: Млекопитающие, Вып. 8).
19. Гхазалі М. А. Функціональна інтерпретація відмінностей в будові жуваального апарату нічниць великої, *Myotis myotis*, та нічниць гостровоухої, *Myotis blythii* // Вестник зоології. – 2004. – Том 38, № 2. – С. 39–44.
20. Доброхотов Б. П., Малыгин В. М. Применение электрофореза гемоглобинов для идентификации серых полевок (*Microtus*) группы «arvalis» (Rodentia, Cricetidae) // Зоол. журнал. – 1982. – Том 61, вып. 3. – С. 436–439.
21. Дулицкий А. И., Михайлова А. Е., Стенько Р. П. Первые находки подковоносов Мегели и южного (*Rhinolophus mehelyi* Matschye, 1901 и *Rh. euryale* Blasius, 1853; Chiroptera, Rhinolophidae) на территории Украины // Заповедники Крыма на рубеже тысячелетий. – Симферополь, 2001. – С. 32–34.
22. Емельянов И. Г. Разнообразие и его роль в функциональной устойчивости и эволюции экосистем. – Киев, 1999. – 168 с.
23. Емельянов И. Г., Загороднюк И. В. Таксономическая структура сообществ грызунов Восточных Карпат: видовое богатство и таксономическое разнообразие // Фауна Східних Карпат: Сучасний стан і охорона. – Ужгород, 1993. – С. 57–60.
24. Емельянов И. Г., Загороднюк И. В., Хоменко В. Н. Таксономическая структура и сложность биотических сообществ // Экология та ноосферология. – 1999. – Том 8, № 4. – С. 6–17.
25. Завадский К. М. Учение о виде. – Л-д: Изд-во Ленингр. ун-та, 1961. – 255 с.
26. Загороднюк И. В. Таксономия, распространение и морфологическая изменчивость полевок рода *Terricola* Восточной Европы // Вестник зоології. – 1989. – № 5. – С. 3–14.
27. Загороднюк И. В. Кариотипическая изменчивость и систематика серых полевок (Rodentia, Arvicolini). Сообщение I. Видовой состав и хромосомные числа // Вестник зоології. – 1990. – № 2. – С. 26–37.
28. Загороднюк И. В. Кариотипическая изменчивость 46-хромосомных форм полевок группы *Microtus arvalis* (Rodentia): таксономическая оценка // Вестник зоології. – 1991. – Том 25, № 1. – С. 36–45.
29. Загороднюк И. В. Политипические Arvicolidae Восточной Европы: таксономия, распространение, диагностика. – Киев: Ин-т зоол. АН Укр., 1991. – Препр. № 10.91. – 64 с.
30. Загороднюк И. В. Редкие виды бурозубок на территории Украины: легенды, факты, диагностика // Вестник зоології. – 1996. – Том 30, № 6. – С. 53–69.

31. Загороднюк И. В. Таксономическая ревизия и диагностика грызунов рода *Mus* из Восточной Европы. Сообщение 1 // Вестник зоологии. – 1996. – Том 30, № 1–2. – С. 28–45.
32. Загороднюк И. В. Політичні види: концепція та представлення у теріофауні Східної Європи // Доповіді НАН України. – 1998. – № 7. – С. 171–178.
33. Загороднюк И. В. Полівиди кажанів Східної Європи та їх діагностика // Європейська ніч кажанів '98 в Україні. – К., 1998. – С. 56–65. – (Праці Теріологічної школи, вип. 1).
34. Загороднюк И. В. Контрольний список теріофауни України // Савці України під охороною Бернської конвенції. – Київ, 1999. – С. 202–210. – (Праці Теріологічної Школи, вип. 2).
35. Загороднюк И. В. Вид в біології як неперервна система // Феномен співіснування двох парадигм: креаціонізму та еволюційного вчення / За ред. І. Г. Ємельянова. – К.: Вирій, 2001. – С. 153–181.
36. Загороднюк И. В. Номенклатура и система рода *Arvicola* // Водяная полевка. Образ вида / Под ред. П. А. Пантелеева. – М.: Наука, 2001. – С. 174–192.
37. Загороднюк И. В. Аловиди сарни (*Capreolus*): природа відмінностей між ними і статус популяцій з України // Вісник Луганського держ. пед. ун-ту. Біол. науки. – 2002. – № 1 (45). – С. 206–222.
38. Загороднюк И. В. Транзитивные таксономические системы и их структура у сусликов (*Spermophilus*) // Доповіді НАН України. – 2002. – № 9. – С. 185–191.
39. Загороднюк И. В. Таксономическая ревизия и диагностика грызунов рода *Mus* из Восточной Европы. Сообщение 2 // Вісті Біосферного заповідника «Асканія-Нова». – Асканія-Нова, 2002. – Том 4. – С. 130–140.
40. Загороднюк И. В. Польовий визначник дрібних ссавців України. – Київ, 2002. – 60 с. – (Праці Теріологічної Школи, вип. 5).
41. Загороднюк И. В. Автогенетичні закономірності формування двійникових комплексів у ссавців // Доповіді НАН України. – 2003. – № 11. – С. 179–187.
42. Загороднюк И. В. Біологічний вид як ампліфікована сутність: ознаки буферизації та механізми її зрушення // Наук. вісн. Ужгород. ун-ту. Біол. – 2004. – Вип. 14. – С. 5–15.
43. Загороднюк И. Рівні морфологічної диференціації близьких видів звірів та поняття гіаусу // Вісн. Львів. ун-ту. Сер. біол. – 2004. – Вип. 38. – С. 21–42.
44. Загороднюк И. Біогеографія криптичних видів ссавців Східної Європи // Наук. вісн. Ужгород. ун-ту. Сер. Біол. – 2005. – Вип. 17. – С. 5–27.
45. Загороднюк И. Савці східних областей України: склад та історичні зміни фауни // Теріофауна сходу України. – Луганськ, 2006. – С. 216–259.
46. Загороднюк И. Адвентивна теріофауна України і значення інвазій в історичних змінах фауни та угруповань // Фауна в антропогенному середовищі. – Луганськ, 2006. – С. 18–47.
47. Загороднюк И. Узгоджена генетична, біогеографічна та морфологічна диференціація у еволюційно молодих видів: аналіз групи *Microtus «arvalis»* (Mammalia) // Доповіді НАН України. – 2007. – № 3. – С. 175–181.
48. Загороднюк И. Конфлікт через збіг ніш у видів-двійників: оцінка за стаєю Хатчинсона // Наук. вісн. Ужгород. ун-ту. Сер. Біол. – 2007. – Вип. 20. – С. 5–13.
49. Загороднюк И. В. Криптичне різноманіття фауни ссавців степової зони Східної Європи // Заповідні степи України. Стан та перспективи їх збереження. – Асканія-Нова, 2007. – С. 52–54.
50. Загороднюк И. В. Савці України: географічні та історичні зміни різноманіття фауни і угруповань // Биоразнообразие и роль животных в экосистемах: Материалы IV Международной научной конференции (Zoocenosis-2007). – Днепропетровск: Изд-во ДНУ, 2007. – С. 479–482.
51. Загороднюк И. В. Аловиди гризунів групи *Sicista «betulina»*: просторові взаємини видів з огляду на концепцію лімітуючої схожості // Вісн. Дніпроп. ун-ту. Сер. Біол., Екол. – 2007. – Вип. 15, том 1. – С. 45–53.
52. Загороднюк И. В., Боевков 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.
53. Загороднюк И. В., Воронцов Н. Н., Песков В. Н. Татранская полевка (*Terricola tatricus*) в Восточных Карпатах // Зоол. журнал. – 1992. – Том 71, вып. 6. – С. 96–105.
54. Загороднюк И., Годлевська Л., Тищенко В., Петрушенко Я. Кажани України та суміжних країн: керівництво для польових досліджень. – К., 2002. – 110 с.
55. 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.
56. Загороднюк И. В., Кондратенко О. В. Біотопна диференціація видів як основа підтримання високого рівня видового різноманіття фауни // Вісник Львівського університету (Серія біологічна). – 2002. – Вип. 30. – С. 106–118.
57. Загороднюк И. В., Мишта А. В. О видовой принадлежности ежей рода *Erinaceus* Украины и прилегающих стран // Вестник зоологии. – 1995. – Том 29, № 2–3. – С. 50–57.
58. Загороднюк И. В., Федорченко А. А. Аллопатрические виды грызунов группы *Spermophilus suslicus* (Mammalia) // Вестник зоологии. – 1995. – Том 29, № 5–6. – С. 49–58.
59. Загороднюк И., Хазан М. Филогения и биогеография группы «*araneus*» (род *Sorex*): цитогенетический подход // Состояние териофауны в России и ближайшем зарубежье. – М., 1996. – С. 157–161.
60. Иваницкая Е. Ю. Кладистический подход в интерпретации цитогенетических данных: анализ кариотипов землероек (*Sorex: Insectivora*) // Труды Зоол. музея МГУ. – М., 1992. – Том 29. – С. 210–222.
61. Клоков М. В. Биологическая дифференциация в таксономическом и фитоэкологическом аспектах // Новости систематики высших и низших растений 1977. – Киев: Наукова думка, 1978. – С. 50–73.
62. Козловский А. И. Результаты кариологического обследования аллопатрических форм малой бурозубки (*Sorex minutus*) // Зоол. журнал. – 1973. – Том 52, № 3. – С. 390–398.
63. Корнєєв О. П. Визначник звірів УРСР. Видання друге. – Київ: Рад. шк., 1965. – 236 с.
64. Коробицина К. В., Якименко Л. В., Фрисман Л. В. К вопросу о систематике домовых мышей фауны СССР: цитогенетические данные // Эволюционные и генетические исследования млекопитающих. – Владивосток, 1990. – Ч. 1. – С. 55–78.
65. Котенкова Е. В., Булатова Н. Ш. (ред.). Домовая мышь: происхождение, распространение, систематика, поведение. – М.: Наука, 1994. – 268 с.
66. Крыжановский В. И., Емельянов И. Г. Класс млекопитающие // В. А. Топачевский (ред.). Природа Украинской ССР. Животный мир. – К.: Наукова думка, 1985. – С. 197–234.
67. Кузякин А. П. Летучие мыши. – М.: Высшая школа, 1950. – 444 с.
68. Ларина Н. И. О некоторых особых случаях географических изменений близких видов // Проблемы зоогеографии суши. – Львов: Изд-во Львовск. ун-та, 1958. – С. 129–137.
69. Майр Э. Систематика и происхождение видов. – М.: ИЛ, 1947. – 334 с.
70. Малыгин В. М. Систематика обыкновенных полевок. – М.: Наука, 1983. – 208 с.
71. Межжерин С. В. О видовой самостоятельности *Apodemus (Sylvaemus) ponticus* (Rodentia, Muridae) // Вестник зоологии. – 1991. – Том 25, № 6. – С. 34–40.
72. Межжерин С. В. Ревизия мышей рода *Apodemus* (Rodentia, Muridae) Северной Евразии // Вестник зоологии. – 1997. – Том 31, № 4. – С. 29–41.
73. Межжерин С. В., Загороднюк И. В. Морфологические, кариологические и генетические различия домовой (*Mus musculus musculus*) и курганчиковой (*Mus musculus hortulanus*) мышей // Домовая мышь. – М., 1989. – С. 99–114.
74. Межжерин С. В., Загороднюк И. В. Новый вид мышей рода *Apodemus* (Rodentia, Muridae) // Вестник зоологии. – 1989. – Том 23, № 4. – С. 55–59.
75. 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.
76. Мигулин О. О. Курганчиковая миша (*Mus sergii* Valch) як вид // Збірник праць Зоологічного музею. – 1937. – Вип. 20. – С. 115–120.

77. Мигулін О. О. Звірі УРСР (матеріали до фауни). – Київ: Вид-во АН УРСР, 1938. – 426 с.
78. Орлов В. Н. Кариосистематика млекопитающих (цитогенетические методы в систематике млекопитающих). – М.: Наука, 1974. – 208 с.
79. Орлов В. Н., Иванцкая Е. Ю. Хромосомные числа и краткие морфологические характеристики кариотипов млекопитающих // Орлов В. Н., Булатова Н. Ш. Сравнительная цитогенетика и кариосистематика млекопитающих. – М.: Наука, 1983. – С. 171–403.
80. Орлов В. Н., Булатова Н. Ш. Сравнительная цитогенетика и кариосистематика млекопитающих. – М.: Наука, 1983. – 170 с.
81. Орлов В. Н., Козловский А. И., Наджафова Р. С., Булатова Н. Ш. Хромосомные диаграммы и место генетических таксонов в эволюционной классификации лесных мышей подрода *Sylvaeus* Европы (*Apodemus*, Muridae, Rodentia) // Зоол. журн. – 1996. – Том 75, № 1. – С. 88–103.
82. Павлинов И. Я. О соотношении эволюционных и типологических моделей // Филогенетика млекопитающих. – М.: Изд-во Московского ун-та, 1992. – С. 234–246.
83. Павлинов И. Я., Яхонтов Е. Л., Агаджанян А. К. Млекопитающие Евразии: систематико-географический справочник. – Москва: Изд-во Моск. ун-та, 1995. – Ч. 1. Rodentia. – 240 с. – (Сб. трудов Зоол. музея МГУ. Том 32).
84. Панов Е. Н. Граница вида и гибридизация у птиц // Гибридизация и проблема вида у позвоночных. – М.: Изд-во Моск. ун-та, 1993. – С. 53–95.
85. Пантелеев П. А. Надродовая система грызунов фауны Палеарктики // Систематика животных, практическая зоология и ландшафтная зоогеография. – М.: Наука, 1991. – С. 30–46.
86. Сокур І. Т. Ссавці фауни України та їх господарське значення. – Київ: Держзупедвид., 1960. – 211 с.
87. Старобогатов Я. И. О соотношении биологической и типологической концепций вида // Журнал общей биологии. – 1977. – Том 38, № 2. – С. 157–166.
88. Степанян Л. С. Надвиды и виды-двойники в авифауне СССР. – Москва: Наука, 1983. – 294 с.
89. Стрелков П. П. Бурый (*Plecotus auritus*) и серый (*Plecotus austriacus*) ушаны (Chiroptera, Vespertilionidae) в СССР. Сообщение 1 // Зоол. журнал. – 1988. – Том 67, вып. 1. – С. 90–101.
90. Стрелков П. П. Бурый (*Plecotus auritus*) и серый (*Plecotus austriacus*) ушаны (Chiroptera, Vespertilionidae) в СССР. Сообщение 2 // Зоол. журнал. – 1988. – Том 67, вып. 2. – С. 287–292.
91. Терновский Д. В. Биология кунцеобразных. – Новосибирск: Наука, 1977. – 280 с.
92. Топачевский В. А. Слепышовые (Spalacidae). – Л-д: Наука, 1969. – 248 с. – (Фауна СССР. Том 3: Млекопитающие. Вып. 3).
93. Филиппченко Ю. А. Изменчивость и методы ее изучения. – 5-е изд. – М., 1978. – 238 с.
94. 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.
95. Arlettaz R., Perrin N., Hausser J. Trophic resource partitioning and competition between the two sibling bat species *Myotis myotis* and *Myotis blythii* // The Journal of Animal Ecology. – 1997. – Vol. 66, N 6. – P. 897–911.
96. Bakloushinskaya I. Yu., Lyapunova E. A. History of study and evolutionary significance of wide Robertsonian variability in molevoles *Ellobius tancrei* s. l. (Mammalia, Rodentia) // Проблемы эволюции. – Владивосток: Дальнаука, 2003. – Том 5. – С. 114–126.
97. Barratt E. M., Deaville R., Burland T. M. etc. DNA answers the call of pipistrelle bat species // Nature. – 1997. – Vol. 387. – P. 138–139.
98. Benda P. *Myotis aurascens* Kuszakin, 1935 – Steppen-Bartfledermaus // Handbuch der Säugetiere Europas / Niethammer J., Krapp F. (eds.). – Wiebelsheim: Aula-Verlag, 2004. – Bd. 4/II: Fladertiere (Chiroptera) II. – S. 1149–1158.
99. Benda P., Horáček I. Biometrics of *Myotis myotis* and *Myotis blythii* // Myotis. – 1995. – Bd. 32–33. – P. 45–55.
100. 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. 331–402.
101. Bogdanowicz W., Wójcik A. M. Morphological and electrophoretic differentiation between *Myotis daubentoni* (Kuhl, 1819) and *M. nathalinae* Tupinier, 1977 // Myotis. – 1986. – Vol. 23–24. – P. 17–30.
102. Bogdanowicz W., Bussche (Van Den) R. A., Gajewska M., Postawa T. Ancient DNA sheds light on the history of mouse-eared bats in Europe // Acta Chiropterologica. – 2008. – Vol. 10.
103. 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.
104. 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.
105. Capanna E., Gropp A., Winking H. et al. Robertsonian metacentrics in the mouse // Chromosoma. – 1976. – Vol. 58. – P. 341–353.
106. Conroy C. J., Cook J. A. Molecular systematics of a Holarctic rodent (*Microtus*: Muridae) // Journal of Mammalogy. – 2000. – Vol. 81, N 2. – P. 344–359.
107. Csaikl F., Engel W., Schmidtke J. On the biochemical systematics of three *Apodemus* species // Comp. Biochem. Physiol. – 1980. – Vol. 65 B, N 2. – P. 411–414.
108. Dobzhansky T. Evolution, genetics and man. – N. Y.: John Wiley & Sons, 1955. – IX + 398 p.
109. Ellerman J. R., Morrison-Scott T. C. S. Checklist of Palearctic and Indian Mammals 1758 to 1946. – Tonbridge: Tonbridge Printers Ltd., 1951. – 810 p.
110. Filippucci M. G., Simson S. Allozyme variation and divergence in Erinaceidae (Mammalia, Insectivora) // Israel J. Zool. – 1996. – Vol. 42, N 4. – P. 335–345.
111. 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.
112. Frisman L. V., Korablev V. P., Lyapunova E. A., Vorontsov N. N. Speciation levels and isozyme differentiation in the genus *Spermophilus* in the Palearctic // Israel J. Zool. – 2000. – Vol. 46, N 4. – P. 366–367.
113. Graf J.-D. Genetique biochimique, zoogeographie et taxonomie des Arvicolidae (Mammalia, Rodentia) // Rev. suisse Zool. – 1982. – Vol. 89, N 3. – P. 749–787.
114. Haffer J. Superspecies and species limits in vertebrates // Z. zool. Syst. Evol.-forsch. – 1986. – Vol. 24. – S. 169–190.
115. Haring E., Hertzig-Straschil B., Spitzenberger F. Phylogenetic analysis of Alpine voles of the *Microtus multiplex* complex using the mitochondrial control region // J. Zool. Syst. Evol. Research. – 2000. – Vol. 38. – P. 231–238.
116. Häuser C. L. The debate about the biological species concept – a review // Z. zool. Syst. Evol.-forsch. – 1987. – Bd. 25. – S. 241–257.
117. Hausser J. (ed.). The cytogenetics of the *Sorex araneus* group and related topics // Memoires de la Societe Vaudoise des Sciences Naturelles. – 1991. – Vol. 19. – 151 s.
118. Helversen O., Heller K.-G., Mayer F. et al. Cryptic mammalian species: a new species of whiskered bat (*Myotis alcathoe* n. sp.) in Europe // Naturwissensch. – 2001. – Vol. 88, N 5. – P. 217–223.
119. Hewitt G. N. Postglacial re-colonization of European biota // Biological Journal of the Linnean Society. – 1999. – Vol. 68. – P. 87–112.
120. Hooper S. R., Gaschak S., Dunina-Barkovskaya Y. et al. New information for systematics, taxonomy, and phylogeography of the rodent genus *Apodemus* (*Sylvaeus*) in Ukraine // J. Mammalogy. – 2007. – Vol. 88 (2). – P. 330–342.
121. 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.
122. 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.
123. 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.

124. Kieffer A., Mayer F., Kosuch J. et al. Conflicting molecular phylogenies of European long-eared bats (*Plecotus*) can be explained by cryptic diversity // *Molecular Phylogenetics and Evolution*. – 2002. – Vol. 25, N 3. – P. 557–566.
125. Kowalski K. *Pitymys* McMurtrie (Microtidae, Rodentia) in the Northern Carpathians // *Acta Theriologica*. – 1960. – Vol. 4, fasc. 6. – P. 81–91.
126. Kral B., Liapunova E. A. Karyotypes of 46-chromosome *Microtus arvalis* (Microtidae, Rodentia) // *Zool. listy*. – 1975. – Vol. 24, N 1. – P. 1–11.
127. Kratochvil J. Hrabosi rodu *Pitymys* McMurtrie v Československu // *Prace Morav. Akad. ved Prir.* – 1952. – Vol. 24, N 8. – P. 155–194.
128. Kratochvil J. Die systematische Stellung von *Pitymys tatricus* Kratochvil, 1952 // *Z. Sauget.* – 1964. – Bd. 29, H 4. – S. 230–235.
129. Kratochvil J. *Pitymys*-Arten aus der Hohen Tatra (Mam., Rodentia) // *Acta Sci. Nat. Brno*. – 1970. – Vol. 4, N 12. – 64 S.
130. 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.
131. Lyapunova E. A., Vorontsov N. N., Korobitsina K. V. et al. A Robertsonian fan in *Ellobius talpinus* // *Genetica*. – 1980. – Vol. 52/53. – P. 239–247.
132. Mandahl N. Variation in C-stained chromosome regions in European hedgehogs (Insectivora, Mammalia) // *Hereditas*. – 1978. – Vol. 89, N 1. – P. 107–128.
133. 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.
134. Matthey R. L'éventail Robertsonien chez le *Mus (Leggada)* africain du groupe *minutoides-musculoides* // *Rev. Suisse Zool.* – 1970. – Vol. 77. – P. 625–629.
135. Matthey R. The chromosome formulae of eutherian mammals // *Cytotaxonomy and Vertebrate Evolution*. – L., N. Y.: Acad. Press, 1973. – P. 531–616.
136. Matveev V. A., Kruskop S. V., Kramerov D. A. Revalidation of *Myotis petax* Hollister, 1912 and its new status in connection with *M. daubentonii* (Kuhl, 1817) (Vespertilionidae, Chiroptera) // *Acta Chiropterologica*. – 2005. – Vol. 7, N 1. – P. 23–37.
137. Mayer F. and von Helversen O. Cryptic diversity in European bats // *Proc. R. Soc. London. B*. – 2001. – Vol. 268, № 1478. – P. 1825–1832.
138. Mayer F., von Helversen O. Sympatric distribution of two cryptic bat species across Europe // *Biological Journal of the Linnean Society*. – 2001. – Vol. 74, Is. 3. – P. 365–374.
139. Meylan A. Caryotypes et distribution de quelques *Pitymys* européens (Mammalia, Rodentia) // *Rev. Suisse Zool.* – 1970. – Vol. 77, N 3. – P. 562–575.
140. Mezherin S. V., Kotenkova E. V. Biochemical systematics of house mice from the Central Palearctic region // *Zeits. Syst. Evolut.* – 1992. – Vol. 30. – P. 180–188.
141. 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 // *Heredity*. – 2005. – Vol. 94. – P. 52–63.
142. Orsini P., Bonhomme F., Britton-Davidian J. et al. Le complexe d'espèces du genre *Mus* en Europe Centrale et Orientale. 2 // *Zeits. Säugethierk.* – 1983. – Bd. 48, H. 2. – S. 86–95.
143. Reich D. E., Wayne R. K., Goldstein D. B. Genetic evidence for a recent origin by hybridization of red wolves // *Molecular Ecology*. – 1999. – Vol. 8, N 1. – P. 139–144.
144. Roy M. S., Geffen E., Smith D. et al. Patterns of differentiation and hybridization in north American wolflike canids, revealed by analysis of microsatellite loci // *Molecular Biology and Evolution*. – 1994. – Vol. 11, N 5. – P. 553–570.
145. 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.
146. Spitzenberger E., Strelkov P., Haring E. Morphology and mitochondrial DNA sequences show that *Plecotus alpinus* Kieffer & Veith, 2002 and *Plecotus microdontus* Spitzenberger, 2002 are synonyms of *Plecotus macrobullaris* Kuzjakin, 1965 // *Natura Croatica*. – 2003. – Vol. 12, N 2. – P. 39–53.
147. Searle J. B., Wójcik J. M. Chromosomal evolution: the case of *Sorex araneus* // Wójcik J. M., Wolsan M. (ed.). *Evolution of shrews*. – Białowieża: Mammal Research Institute PAN, 1998. – P. 219–268.
148. Stümpke H. *Bau und Leben der Rhinogradentia*. – Stuttgart: Gustav-Fischer-Verlag, 1981. – 85 S.
149. Vorontsov N. N. The problem of species and speciation // *ISPS (International studies in the Philosophy of Science). The Dubrovnic Papers. Philosophy of Biology*. – 1989. – Vol. 3, N 2. – P. 173–189.
150. White M. J. D. *Modes of speciation*. – San Francisco: W. H. Freeman and Co., 1978. – 455 p.
151. 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. – P. 139–167.
152. Zagorodniuk I. V. Taxonomy, biogeography and abundance of the horseshoe bats in Eastern Europe // *Acta zoologica cracoviensia*. – 1999. – Vol. 42, N 3. – P. 407–421.
153. Zagorodniuk 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 VIIIth ERBS*. – Krakow: PLATAN Publ. House, 2001. – Vol. 2. – P. 159–173.
154. Zagorodniuk I. Status of *Myotis ikonnikovi* Ognev (Vespertilioniformes) from Ukraine // *Visn. Lviv. Univ. Ser. Biol.* – 2008. – Vol. 47. – (In press).
155. Zagorodniuk I., Postawa T. Spatial and ecomorphological divergence of *Plecotus* sibling species (Mammalia) in sympatry zone in Eastern Europe // *Proc. of the State Nat. Hist. Museum*. – Lviv, 2007. – Vol. 23. – P. 215–224.
156. 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.
157. Zima J., Kral B. Karyotypes of European Mammals. 2 // *Acta Sci. Nat. Brno*. – 1984. – Vol. 18, N 8. – 62 p.
158. Zima J., Macholan M., Fillippucci 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.

Отримано: 01 вересня 2007 р.

Прийнято до друку: 28 грудня 2007 р.