

БЛИЗЬКІ ВИДИ НЕМИШОВИХ ГРИЗУНІВ У ФАУНІ УКРАЇНИ: ВІДМІННОСТІ, БІОГЕОГРАФІЯ, ЕКОМОРФОЛОГІЯ

Ігор Загороднюк

Національний науково-природничий музей НАН України (Київ, Україна)

Close non-murid rodent species in the fauna of Ukraine: differences, biogeography, and ecomorphology. — I. Zagorodniuk. — Results of taxonomic revisions, analysis of identification criteria, spatial and ecomorphological differentiation of close pairs of species are summed up. Increased taxonomic heterogeneity is characteristic for 4 superspecies: *Spermophilus suslicus* s. l. (2 species), *Sicista subtilis* s. l. (2 species), *Sicista betulina* s. l. (2 species), and *Spalax zemni* s. l. (2 species). Unlike other groups of small mammals (in particular, bats and rodents of the superfamily Muridae s. lato, seu Muroidei), all these superspecies complexes are represented by allospecies. Accordingly, the differences between them by eco-morphological characters are minimal or absent. It was revealed that sympatry in each group is possible only with species from adjacent taxa of the same ecomorphological groups, in particular, susliks with marmots, forest birch-mice with steppe birch-mice, and mole rats with mole voles. In all these allospecies complexes, all species are related to the forest-steppe or steppe faunal complexes (except for the northern forest birch-mice from the superspecies *Sicista betulina* s. l.), as well as their spatial differentiation is based on the principal inter-river spaces, and the boundaries of their ranges are large watercourses. One of the key factors of spatial segregation is the delimitation by large rivers, first of all the Dnipro, Dnister, Tyligul, Molochna, and Donets. Cases of sympatry, even marginal, have not been revealed, but the analysis of ancient literature and collections show signs of recent expansion of species. In particular, signs of the expansion of *Spermophilus odessanus* to the west were detected; probably the same applies to *Sicista loriger* and *Spalax zemni*. The key biogeographic coordinate of the whole complex of "small" species of non-Muroidei rodents is the Lower Dnipro, in particular the triangle between the Lower Dnipro, the Black Sea, and the Molochna river. Guilds in all these groups are as simple as possible (practically mono-species), and in addition, three of four of these groups are presented by hibernating animals (fourth group is underground rodents). Unlike other groups of mammalian siblings, all analyzed species do not show any tendency to synanthropy and are in need of special conservation measures.

Key words: rodents, non-Muroidei, taxonomy, distribution, differences, ecomorphology.

Correspondence to: I. Zagorodniuk; National Museum of Natural History, NAS of Ukraine; Bohdan Khmelnytsky St. 15, Kyiv, 01030 Ukraine; e-mail: zoozag@ukr.net; orcid: 0000-0002-0523-133X

Вступ

Гризуні є однією з таксономічно найбільш різномірних груп ссавців як на рівні світової фауни, так і фауни України. В Україні їх відомо 55 видів 32 родів 13 родин, тобто вони представляють близько 1/3 наявного різноманіття місцевої теріофауни, яка включає 152 види, 86 родів, 35 родин у повному переліку для трьох останніх століть (Загороднюк, Ємельянов, 2012). Значну їх частку формують надвиди, у складі яких показано наявність низки «малих» видів — як аловидів, так і «справжніх» (тобто симпатричних) видів-двійників та морфологічно близьких видів. Тобто, мова йде про все те таксономічне різноманіття фауни (Zagorodniuk, 2014), яке в класичних зведеннях 1950–1960-х років, що розглядаються тут як точку відліку для змін у таксономії, не визнавали. Відповідно, не визнавали і все наявне різноманіття провів поняття «вид» (Загороднюк, Ємельянов, 2008).

Звичайно гризунів поділяють на 5 підрядів, з яких у фауні Європи представлені Caviо-, Sciuro-, Castori-, Gliro- та Muomорpha, а в межах останніх розрізняють дві надродини — Diprodoidea та Muroidea (Павлинов та ін., 1995 та ін.). В обсязі останньої окремішнє положення займає родина Spalacidae (сліпакові), всі інші становлять єдиний комплекс Muroidei (Muridae s. l.), що включає родини Cricetidae, Arvicolidae та Muridae (рис. 1). У цій праці мова йде про двійників в усіх групах гризунів, окрім Muroidei (наступне повідомл.).

Група не має усталеної назви українською. Якщо мова йде про non-Muomorpha — варто говорити про «немишовиді», якщо non-Muroidea — «немишуваті», якщо non-Muridae (s. l.) — «немишові» (див. рис. 1). В такому обсязі кількість політипних видів гризунів за цими двома групами розподіляється майже порівну. У складі «немишових» політипними в обсязі фауни України є чотири надвиди — ховрахи крапчасті, мишівки лісові та степові, сліпаки подільські (табл. 1); у складі мишових (Muridae s. l.) такими є 5 надвидів — полівки звичайні та чагарникові, щурі водяні, миші хатні та мишаки лісові. Обсяги проблемних груп майже рівні.

При тому немишові є більш диференційованими на рівні надвидових груп, проте на рівні видів представлені переважно аловидами, що відрізняє їх від Muridae s. l., у складі яких є цілий спектр проявів виду. Тобто «немишові» — значно «спокійніша» група порівняно з кажанами (попереднє повід.: Загороднюк, 2018) та мишовими (наступне повід.). Це третє місце за індексом проблемності (за: Загороднюк, Ємельянов, 2008) вимагає докладного аналізу проявів криптичного різноманіття. Особливістю є й те, що у цій групі відомо чимало видів, які існували тут в історичні часи, проте зникли: *Spermophilus superciliosus*, *Marmota marmota*, *Pteromys volans*, *Eliotmys quercinus*, *Pygeretmus pumilio*.

Огляд таксономії немишовидих України представлено раніше (Загороднюк, 2009), огляд видів родини сліпакових, яких тут віднесено до non-Muroidei, також опубліковано раніше (Коробченко, Загороднюк, 2009). Загалом до цієї групи в обсязі фауни регіону відносять близько 20–25 видів, у т.ч. за зведеннями 1960 років — 17 видів (Татаринів, 1956; Сокур, 1960; Корнєєв, 1965 та ін.), а за сучасними зведеннями визнають 27 видів, включно з видами-двійниками та видами, що зникли в історичні часи (Загороднюк, Ємельянов, 2012).

Мета цієї праці — підвести підсумки таксономічних ревізій «немишових» гризунів фауни України у стосунку криптичного різноманіття та проаналізувати закономірності та ймовірні шляхи формування високого видового багатства та механізми його підтримання.

Матеріал і методи

В цьому дослідженні мова в йде про таксономічну гетерогенність колишніх політипних видів, що представлені у фауні України двома або більше «малими» видами (табл. 1), які в давніх оглядах (1950–1960 pp.) не визнавали або визнавали неоднозначно, і, як правило, об'єднували під назвами відповідних видів у широкому їх розумінні (sensu lato).

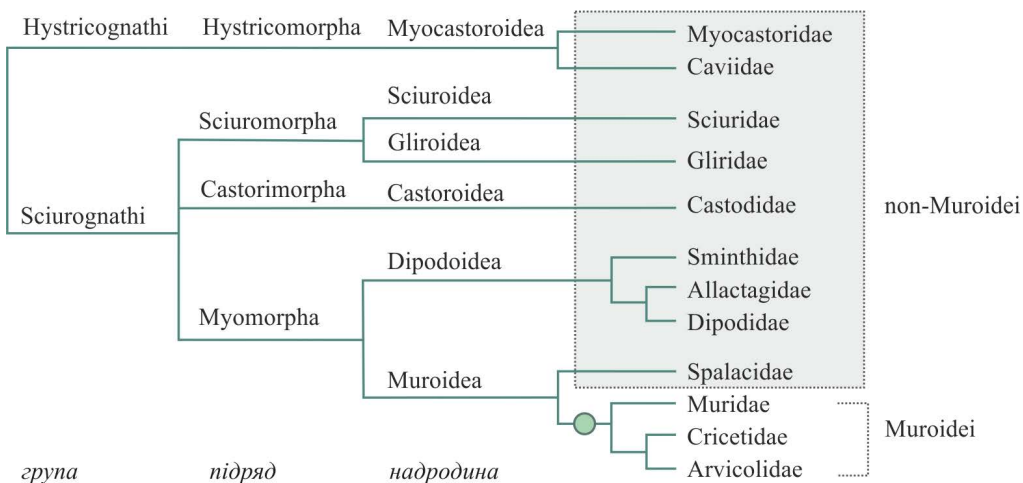


Рис. 1. Систематичні взаємини надродинних груп та родин гризунів, представлених у фауні України. Коло позначає надродину Muroidei, якій протиставлено всі інші родини, розглянуті тут — non-Muroidei (в їхньому складі є 4 групи близьких видів). Схема за: Загороднюк, 2009, зі змінами.

Fig. 1. Systematic relations between the superfamilies and families of rodents of the fauna of Ukraine. Circle denotes the superfamily Muroidei, which are opposed to all other families discussed here — non-Muroidei (in their composition there are 4 groups of close species). Scheme after: Zagorodniuk, 2009, with changes.

Таблиця 1. Надвиди немишових гризунів, що представлені у фауні України двома і більше «малими» видами
 Table 1. Superspecies of non-muroid rodents represented in the Ukrainian fauna by two or more “small” species

Надвид та видів в Україні	Номінативна форма	Малі види у фауні України та рік визнання*
<i>Spermophilus suslicus</i> (s. l.), 2 види	<i>S. suslicus</i> (s. str.)	<i>S. odessanus</i> (1995)
<i>Sicista subtilis</i> (s. l.), 2 види	<i>S. subtilis</i> (s. str.) в Україні відсутня	<i>S. loriger</i> (1927/2009)** <i>S. severtzovi</i> (1986/2000)
<i>Sicista betulina</i> (s. l.), 2 види	<i>S. betulina</i> (s. str.)	<i>S. strandi</i> (1989/2007)
<i>Spalax zemni</i> (s. l.), 2 види	<i>S. zemni</i> (s. str.)	<i>S. arenarius</i> (1940?/2019)

* мова тільки про фауну України. ** в огляді 1927 р. вжито назву *Sicista nordmanni* (див. далі).

Огляд політипних видів немишових гризунів та наявних у їхньому складі «малих» видів, поширених в Україні, представлено в низці попередніх публікацій (Загороднюк, Кондратенко, 2000, Загороднюк, 2007 b; Загороднюк, Ємельянов, 2008; Коробченко, Загороднюк, 2009; Zagorodniuk, 2014 та ін.). В усіх випадках під словом «регіон» мова йде про межі, більші за межі України, у першому наближенні це Східна Європа, що важливо з огляду на описи поширення окремих видів, а також аналіз типових зразків і вибірок, які, характеризуючи фауну України, нерідко походять із суміжних щодо України теренів інших країн. Види наведено у систематичному порядку згідно зі зведеннями останнього часу — як на рівні світової фауни (Wilson, Reeder, 2005), так і теріофауни України (Загороднюк, Ємельянов, 2012).

Як і в попередній праці стосовно кажанів, структура цього повідомлення включає дві частини: 1) підсумки ревізії кожної із політипних груп, 2) аналіз загальних закономірностей. Автором досліджено всі зразки, які зберігаються в природничих музеях України, насамперед наведених у каталогах колекцій ННПМ (Шевченко, Золотухіна, 2005) та ЗМД (Затушевський та ін., 2010). Ці колекції докладно проаналізовано й перевизначено. При підготовці карт метою було окреслення меж поширення, без впорядкування переліків усіх відомих автору знахідок. Серед екоморфологічних ознак, які було проаналізовано у першу чергу, — загальні розміри тіла й черепа, а також довжина зубного ряду та пов'язані виміри (напр. довжину мандибули), а також довжина ступні задньої лапки (Miljutin, 1997; Загороднюк, 2008). Такі дані накопичено при аналізі колекцій та під час польових досліджень.

При аналізі краніальних ознак використано запропоновану раніше схему вимірів черепів (Загороднюк, 2012), а з меристичних ознак основну увагу приділено 5 структурам, за якими, як правило, відрізняються близькі види: 1) розмірам і формі різцевих отворів, 2) морфології швів в назо-фронтальній області, 3) особливостям морфології заднього відділу твердого піднебіння, 4) формі кутового відділу мандибули і суміжним вирізкам; 5) морфології жуйної поверхні щічних зубів, зокрема верхніх кутніх (M1...M3).

Групи двійників та «мали» види в їх складі

Як зазначено вище, у складі фауни України є 4 таксони, яких значну частину їхньої історії розглядали як один вид, поділ якого на дрібніші форми вважали необґрунтованим. Час та темп визнання їхньої неоднорідності відмінні у різних групах (табл. 1), і процес такого визнання є надто розтягнутим у часі, а проблема ця є значною мірою невирішеною й дотепер. Надто на рівні практичного застосування знань, зокрема в природоохороні.

Загалом це визначається аловидовим статусом їхніх «малих» видів, оскільки його можна вільно трактувати то як видовий, то як підвидовий, хоча часто це не надто принципово для опису вікарних форм (Загороднюк, 2001). Власне, питання картування аловидів і перевизначення колекцій завдяки цьому значно спрощується і часто зводиться до перевизначень матеріалу за географічним критерієм, хоча необхідність контрольних ідентифікацій зразків залишається важливою умовою надійності даних і висновків¹.

¹ Наприклад, через рідкісність степових мишівок дотепер не відомі хромосомні числа мишівок на захід від Дніпра, включно з угорськими *trizona*; те саме стосується крапчастих ховрахів з Білорусі й Польщі.

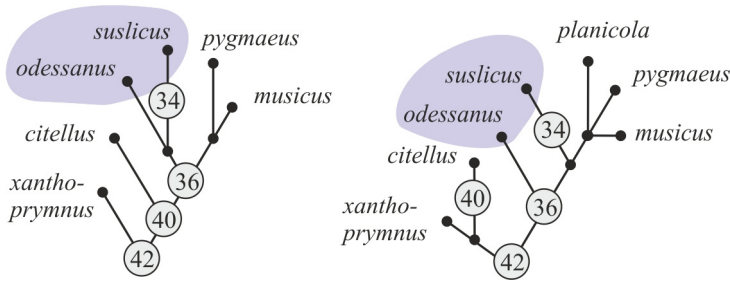


Fig. 2. Relationships between Western Palearctic forms of *Spermophilus* on the basis of their chromosomal numbers: left — initial hypothesis (Zagorodniuk, 2002), right — its modification considering paleontological data. Gray color marks allopecies “suslicus” s. lato superspecies.

Група *Spermophilus ex gr. suslicus* (крапчасті ховрахі)

Загальні зауваги. Історія таксономії ховрахів є доволі давньою, і пов’язана з переоцінками статусу підвидів колишніх політипних видів, представлених низкою вікарних форм неоднозначного рангу. Суть регулярних таксономічних новин полягає в тому, що окремі географічні популяції таких політипних видів по чергово визнають за види або, навпаки, «закривають» такі види, між якими закономірно реєструють гібридні зони (для огляду див.: Загороднюк, 2011). З останніх прикладів стосовно видів, представлених в Україні, стало «закриття» видового статусу кавказького *S. musicus* (Ермаков та ін., 2006), якого і раніше вважали частиною *S. pygmaeus* (Голубев та ін., 1976), хоча цитогенетичні дані підтверджують їхню окремішність (Цвирка, Кораблев, 2014), і тому в частині оглядів визнають три аловиди (Павлинов, Лисовский, 2012)². Іншим прикладом став послідовний поділ виду «*S. citellus*» s. l. через визнання видового рангу низки відомих на сьогодні форм ховрахів цієї групи в регіоні. Це було підтверджено й дослідженнями їхніх хромосомних чисел (Воронцов, Ляпунова, 1969; Загороднюк, Федорченко, 1995 та ін.).

Таксономія. Група «крапчастих ховрахів» представляє надвидовий комплекс *Spermophilus* (s. str.) Cuvier, 1825, зі складу якого донедавна виокремлювали підрид *Colobotis* Brandt, 1844 (включно з представленим в Україні *S. pygmaeus*) (Громов, 1995). У такому складі рід в обсязі фауни України представлений трьома надвидовими групами — *S. citellus* (Linnaeus, 1766), *S. suslicus* s. lato (Gueldenstaedt, 1770) та *S. pygmaeus* s. lato (Pallas, 1779). Останню визнають надвидом, що представлений в Україні аловидом *S. planicola* Satunin, 1908 (Павлинов, Лисовский, 2012). Автором запропоновано поділ 34- та 36-хромосомних рас *S. suslicus* s. l. на східних *S. suslicus* s. str. і поширених на захід від Дніпра *S. odessanus* (Загороднюк, Федорченко, 1995; Загороднюк, 2002). Подальші дослідження мт-ДНК підтвердили значимий (8 %) рівень генетичних відмінностей між ними (Ермаков та ін., 2011). Структура родинних стосунків, запропонована автором, засвідчує послідовну еволюцію в групі в бік зменшення хромосомних чисел, збільшення розмірів тіла та крапчастості забарвлення, і не лише в часі, але й в просторі, по мірі розселення ховрахів на північ (Загороднюк, 2002).

Ця авторська схема може бути дещо змінена (рис. 2 b), з огляду на гіпотезу незалежного походження двох форм «крапчастих» ховрахів від *S. pygmaeus* s. l. (Попова, 2007), що, врешті, не суперечитиме й даним про хромосомні числа (каріотип *S. suslicus* з $2n = 34$ і вторинною перетяжкою так само складно «вивести» з каріотипу *S. odessanus*, як і з *S. pygmaeus*, натомість каріотипи останніх двох форм ідентичні, $2n = 36$). Така гіпотеза пояснює факти подібності правобережних *S. suslicus* (власне, *S. odessanus*) до *S. pygmaeus* s. l., що відмічено не раз і попередниками (Пузанов, 1958; Рековец, 1979), як і значні відмінності правобережних *S. suslicus* (*S. odessanus*) від лівобережних *S. suslicus* (Мигулин, 1927; Решетник, 1946).

² Визнання трьох аловидів «малих» ховрахів у складі *S. planicola* Satunin, 1908, *S. pygmaeus* Pallas, 1779 та *S. musicus* Menetries, 1832 стало компромісом задля збереження видового статусу кавказьких *S. musicus*, які, як було з’ясовано, є дериватом рівнинних *S. pygmaeus* s. l. (Ермаков та ін., 2006). Ареал *S. planicola* простягається від Дніпра до Волги (Павлинов, Лисовский, 2012).

Рис. 2. Родинні стосунки західно-палеарктичних форм *Spermophilus* з урахуванням їхніх хромосомних чисел: ліворуч — вихідна гіпотеза (Загороднюк, 2002), праворуч — модифікація з урахуванням палеонтологічних реконструкцій (за даними з: Попова, 2007). Заливка — аловиди надвиду «suslicus» s. lato.

Поширення. Всі види ховрахів у фауні України та суміжних країн є строго парapatричними. По суті, це визначається кількома факторами, серед яких провідну роль відіграє спосіб їхнього життя: це колоніально-норові зимосплячі травоїдні з виразною часткою комахоїдності гризуни. Аналіз всього масиву відомостей про ховрахів засвідчує значну вузькість їхньої просторової ніші — в нормі це схили розлогих балок або борти малих річок, з помірним пасовищним навантаженням і гарним дренажем, де формуються поселення стрічкового типу³. Основними біогеографічними координатами у поширенні аловидів ховрахів є річища (заплави), долини великих річок, таких як Волга, Дніпро, Дністер.

Проте це не завжди так. Існують випадки прямого контакту видів на межиріччях, і тоді видові межі визначаються межами ареалів суміжних видів ховрахів (рис. 3).

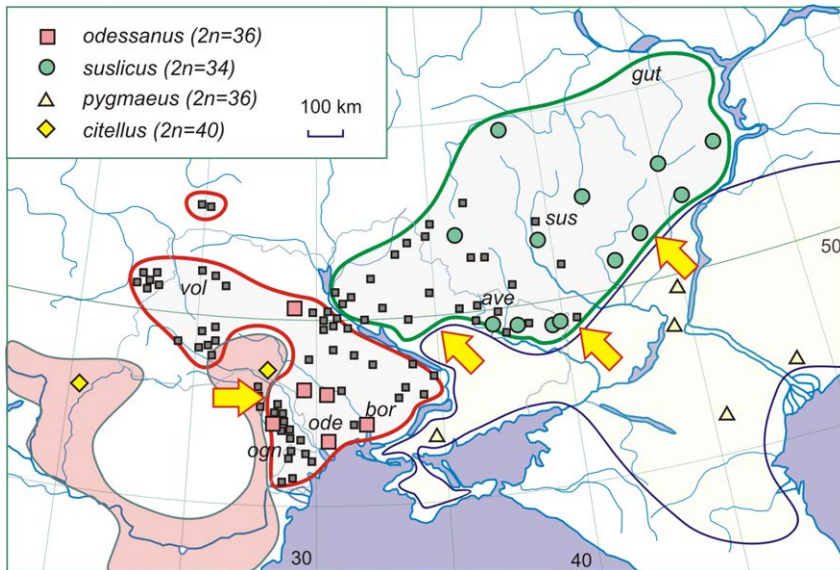


Рис. 3. Межі поширення і райони виявлення гібридних зон між видами східноєвропейських ховрахів (*Spermophilus*). Великі значки — місця вивчення каріотипів; дрібні значки — місця збору морфологічних матеріалів (за: Загороднюк, Федорченко, 1995, зі змінами); акронімами позначено типові знаходження таксонів (три перші літери наукових назв).

Fig. 3. Limits of distribution and regions in which hybrid zones between East-European species of susliks (*Spermophilus*) were found. Large marks indicate localities with studied chromosome numbers, small marks are the places of morphological samples collections (after: Zagorodniuk, Fedorchenko, 1995, with changes); acronyms indicate type localities of all local taxa (by 3 first letters of scientific names).



Рис. 4. Зона взаємодії ховрахів подільського (●) та європейського (■) і місця виявлення гібридних особин (★) (за: Загороднюк, 2011).

Аналіз даних різної давнини свідчить, що тут мала місце широка гібридизація на фоні розселення *S. odessanus* в зону поширення *S. citellus* (фрагмент великої мапи).

Fig. 4. Contact zone between Podolian (●) and European (■) susliks and localities with findings of hybrid specimens (★) (after: Zagorodniuk, 2011). Analysis of data collected in different time shows that wide hybridization occurred as a result of expansion of *S. odessanus* into the range of *S. citellus* (fragment of big map).

³ Принаймні, саме так виглядають поселення на фазах згасання їхніх популяцій, що не раз спостерігав автор у різних частинах України, зокрема на Луганщині, Черкащині, Тернопіллі тощо.

Тобто, подібно до угруповань, де видові ніші обмежені наявністю й тиском суміжних видів (членів «своєї» гільдії), в аловидових комплексах ховрахів важливу роль відіграє тиск суміжних форм, з якими в нормі є виразна парapatрія (змикання ареалів), інколи й із випадками спонтанної гібридизації між ними (Загороднюк, 2011). Власне, парapatрія в комбінації з динамікою ареалів і забезпечує появу феномена ТТС (Загороднюк, 2002), який є закономірним результатом розгортання філогеографічних систем (Загороднюк, 2005; Popova et al., 2019).

Парapatричний характер взаємин в аловидових комплексах ховрахів зберігається на всіх фазах динаміки видових ареалів і є ключовою особливістю ховрахів. Відповідно, видові межі можуть змінюватися внаслідок розселення одного виду в ареал іншого, проте у кожному місці завжди залишається лише один вид: як правило, той, що розселявся. Подібний приклад показує історія розселення *S. odessanus* на захід, в ареал *S. citellus*, що мала місце на півночі Бессарабії (рис. 4). Якщо не розділяти вибірки за часом, то складається враження про колишню симпатрію з випадками спонтанної гібридизації.

Діагностика. Особливості й деталі діагностики обох аловидів «крапчастих» ховрахів варто розглядати з огляду на плезіоморфні стани ознак, що наявні у ймовірного материнського для них надвиду *S. pygmaeus* s. lato. Екстер'єрними особливостями пари «крапчастих» ховрахів є такі: 1) наявність виразного крупного крапу в забарвленні хутра спини й частково боків, 2) наявність виразних пахвових «підпалин» рудого кольору, 3) неопушеність підшов задніх лап. Важливими є й метричні ознаки, зокрема й відносно більші розміри тіла та його частин, у т.ч. довжини хвоста і довжини задньої лапки (Загороднюк, Федорченко, 2005). В парі *S. odessanus* + *suslicus* перший з них (ховрах подільський) має світлий окрас і слабо виражений крап. Натомість, номінативна форма (*S. suslicus* s. str.) характеризується темним забарвленням, яскравим крапом на спині та яскраво-рудими підпалинами по всьому череву і особливо у пахвах, що виразно контрастує з білявим забарвленням хутра грудей (ibid.)⁴.

Краніальні ознаки подібні у всіх видів, що не дозволяє виявити однозначних відмінностей у пропорціях черепа чи його структур. Суттєві відмінності є в морфології кутніх зубів, р4, М12 та М3, проте переважно на рівні відмінностей надвидів, зокрема при порівнянні «малих» і «крапчастих» ховрахів (*pygmaeus* vs *suslicus* sensu lato), що було відмічено ще Громовим з кол. (1965) і згодом деталізовано Л. Поповою (Popova, 2016). Такі ознаки показано на рис. 6, окремо для нижніх р4+m1 та верхніх М1+М2 зубів. Щодо М3 — у *pygmaeus* — довгий з розвиненим заднім гребенем, у *odessanus* він відносно коротший, у *suslicus* ще коротший. Задній гребінь М3 у обох крапчастих видів є слабшим (Громов та ін., 1965; Popova, 2016).

Всі «малі» види ховрахів демонструють вкрай малі відмінностей між собою. Навіть при аналізі тонких одонтологічних відмінностей за системою малих ознак, для позначення чого запропоновано термін «патерни бунодонтності»⁵, рівень помилкових ідентифікацій сягає 25 % (Popova, 2016). Тобто, одним із ключових критеріїв залишається географічний. А такий незначний рівень морфологічних відмінностей у парapatричних форм свідчить про недавнє їх швидке розселення, без формування географічної мінливості, що відповідає ампліфікаційній моделі формоутворення (Загороднюк, 2005). Аналіз краніометричних ознак засвідчує значну подібність обох «малих» видів крапчастих ховрахів (Філіпчук та ін., 2005). Авторське дослідження показало, що відмінності між цими видами виявляються лише у кількох вимірах (проаналізовано 20 метричних ознак, проаналізовано черепи самців): такими є *Zyg*, *Dia*, *IM3*, *LFI*, *PalB* (рис. 7). *Spermophilus odessanus* є меншим від *S. suslicus* s. str., за п'ятіркою найбільш відмінних ознак маємо $CD = 1,36-1,97$ сигм. Вагомими є виявлені автором відмінності обох цих форм ховраха за меристичними ознаками, зокрема за формою основи носових кісток, задньопіднебінної вирізки, кутового відростка мандибули (рис. 8).

⁴ На ті самі форми поділяв ховрахів О. Мигулін (1927), називаючи їх «*averini*» (від Дінця до Дніпра) та «*meridio-occidentalis*» (правобережжя), проте в огляді 1938 р. він обмежив ареал останнього степовим правобережжям, а «*averini*» — Лісостепом. Слідом Є. Решетник (1946: 26) зазначила, що одеські ховрахи за забарвленням близькі до бессарабських і кіровоградських «і різко відрізняються від *Citellus suslica guttatus*».

⁵ Бунодонтність — система ознак, пов'язаних із взаємним розташуванням та ступенем розвитку горбків на жуйній поверхні зубів (або й емалевих петель на їх місці внаслідок зношування при жуванні).



Рис. 5. Ховрах подільський, *Spermophilus odessanus*, та варіанти забарвлення хутра у *citellus*, *citellus* x *odessanus* та *odessanus* s. str.: a — ховрах з окол. м. Миколаєва (фото: В. Бусел, 2017 р.), звідки І. Пузанов (1958) описав форму *borystenicus* з низкою ознак *odessanus*+*pygmaeus*; b — ховрахи з Зоологічного музею Львівського університету (Фото: І. Загороднюк, 23.07.2008).

Fig. 5. Podolian suslik, *Spermophilus odessanus*, and variants of fur coloration in *citellus*, *citellus* x *odessanus*, and *odessanus* s. str.: a — suslik from the vicinity of Mykolaiv (photo by V. Busel, 2017), where I. Puzanov (1958) described the form *borystenicus*, which has some features of both *odessanus* + *pygmaeus*; b — susliks from the Zoological Museum of Lviv University (Photo: I. Zagorodniuk, 23.07.08).

Позначення і ознаки зубів

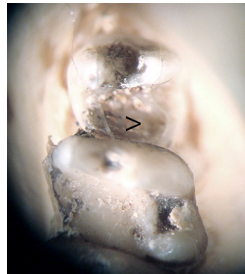
S. pygmaeus s. lato

S. odessanus

S. suslicus s. str.

P4+m1

На р4 у «малих» ховрахів редукований гіпоконід і тому задньо-бічний (щічний) кут цього зуба закруглений; у обох «крапчастих» ховрахів гіпоконід добре розвинений, видовжений в бік кута зуба, через що і весь цей край зуба добре сформований.



M1+M2

На верхніх M1+M2 задній гребінь (металоф) має в центральній частині чіткий метакокуль. Ознака плезіоморфна, відома у давніх форм (Громов та ін., 1965; Sinitsa, Pogodina, 2019), що підтверджує похідний тип морфології у *suslicus* s. l.

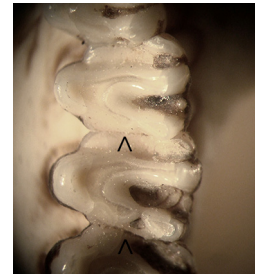
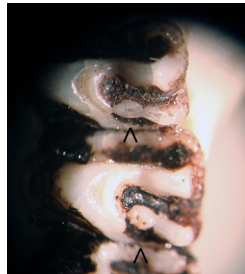


Рис. 6. Ключові зубні ознаки, за якими розрізняють «малі» види ховрахів групи *pygmaeus*/*suslicus*. У обох видів групи *suslicus* s. l. ознаки є похідними (розвиток гіпоконіда на р4, звуження цингулюмів, редукція метакокуль на M1+M2), і це відповідає авторській схемі кладогенезу в цій групі, за якою обидві форми групи *suslicus* s. l. є наймолодшими з еволюційної точки зору (рис. 2).

Fig. 6. Key dental features distinguishing "small" species of the group *pygmaeus* + *suslicus*. There is actually no hypoconid on p4 in "small" squirrels and the posterior lateral (buccal) angle of this tooth is rounded, underdeveloped; in both "speckled" squirrel species, the hypoconid is well developed, elongated in the direction of the tooth corner, because of which all this segment of the tooth is well formed. On the upper M1 + M2, metaloph has clear metaconule in the central part. This character is plesiomorphic known in ancient *S. praecox* (Sinitsa, Pogodina, 2019), which confirms a derivative type of morphology in *suslicus* s. l. (development of hypoconid on p4, narrowing of the cingulum and reduction of metaconules on M1+M2) and corresponds to the author's scheme of cladogenesis (fig. 2).

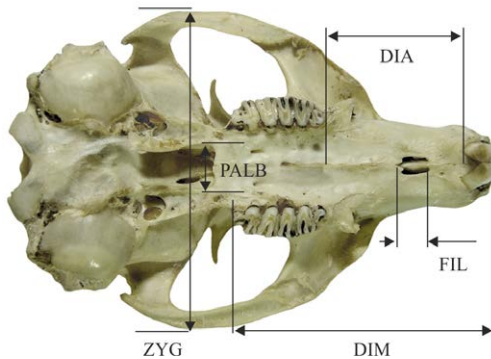


Рис. 7. Череп із позначенням відмінностей між парюю *S. odessanus* vs *suslicus* s. str. Всі ознаки групи CD5 — з групи «нижніх» (за топографією), пов'язані з зубною системою.

Fig. 7. Skull with designations of differences between *S. odessanus* vs *suslicus* s. str. All characters of CD5 group are related to the dental system.

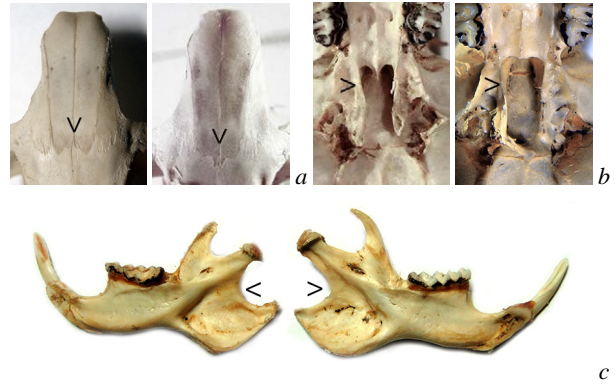


Рис. 8. Три групи ознак, за якими спостерігається диференціація пари *S. odessanus* (ліворуч) vs *suslicus* s. str. (праворуч): носові кістки (a), задньопіднебінна вирізка (b), кутовий відросток мандибули (c).

Fig. 8. Three groups of characters that differentiate the species *S. odessanus* (left) and *suslicus* s. tr. (right): nasal bones (a), posterior palatine (b), angular process of mandible (c).

Екоморфологія. Відмічені малі відмінності знаходять своє пояснення у алопатрії: види фактично не контактують і не формують симпатрії, тому перед ними не стоїть проблема у диференціації їхніх еконіш. Відмінності між аловидами (порівняння краніометричних ознак самців) далеко не досягають критичного значення за співвідношенням Хатчінсона ($HR = 1,27$) і всі лежать в межах $HR = 1,02-1,17$. Це значно менше за критичне значення $CD = 6,0$, при якому теоретична трансгресія ознак відсутня⁶. У той самий час варто відмітити, що всі ці ознаки, за якими намічена диференціація, пов'язані з зубною системою та структурами, що стосуються живлення (вильчйна ширина, довжина зубного ряду тощо). Інші краніальні ознаки, за якими має місце диференціація — задні краї носових кісток, ширина піднебінної вирізки та форма кутового відростка мандибули (рис. 8) — не мають очевидної адаптивності.

Група Sicista ex gr. subtilis (стенові мишівки)

Загальні зауваги. Група «степових мишівок» представляє одну з найрідкісніших груп ссавців у фауні України з одночасно найбільш заплутаною таксономією та номенклатурою. Тривале визнання у складі фауни України одного виду упродовж XX ст. змінилося поділом його на кілька «малих» видів, два з яких поширені в Україні. Складності у вивченні групи додає виразна сезонність у активності мишівок та тривала зимова сплячка, з вересня до квітні (Кириченко, 2012; дані автора). У колекціях мишівки рідкісні: для прикладу, в зоологічному відділі ННПМ є лише 57 зразків цієї групи (база даних ННПМ; Шевченко, Золотухіна, 2005), а в ЗМД — жодного зразка (див.: Затушевський та ін., 2010).

Таксономія. Огляд таксономії степових форм представлено автором раніше (Загороднюк, 2005, 2009), важливі дані в обсязі всього роду узагальнено М. Баскевич (2016). Історія таксономії степових форм *Sicista* пов'язана як з поділом їх на два аловида — західний *S. loriger* (= *nordmanni*, тип з Одеси) та східний *S. subtilis* (тип з Притоболля, Сибір) — і визнанням видової окремішності проміжної між ними форми *S. severtzovi* (тип з Воронізької обл.), зокрема на основі особливостей її каріотипу (Соколов та ін., 1986). Дві останні форми (*loriger* з $2n = 26$, *severtzovi* із $2n = 18-22$) виявлено в Україні (Загороднюк, Кондратенко, 2000). Поділ мишівок на західну та східну форми приймав ще М. Шарлемань (1927), позначаючи західну як «*nordmanni*», а до того так позначали всіх мишівок з України. Валідність і пріоритетність назви *loriger* Nathusius in Nordmann, 1840 є очевидною (Miller, 1912; Chaworth-Musters, 1934), що прийнято і в працях автора (Загороднюк, 2009 та ін.).

⁶ Докладніше про застосування показників HR та CD до близьких видів див.: Загороднюк, 2004, 2007 а.

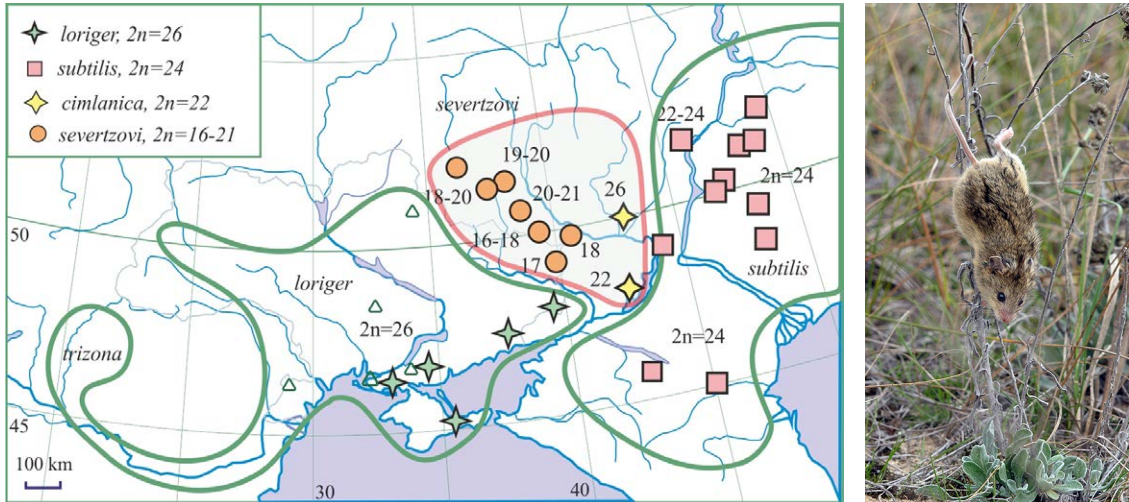


Рис. 9. Просторовий розподіл хромосомних рас мишівок групи *Sicista* ex gr. *subtilis* у Східній Європі (за різними джерелами, на основі мапи в: Загороднюк, 2005, 2011). Трикутники — нові знахідки. Праворуч — мишівка південна (*Sicista loriger*) з Олешківських пісків на Херсонщині (фото В. Бусела, 2016 р.).

Fig. 9. Spatial distribution of chromosome races of the birch mice group *Sicista* ex gr. *subtilis* in Eastern Europe (after different sources, based on map from Zagorodniuk, 2005, 2011). To the right, photo of the southern birch mouse (*Sicista loriger*) from the Oleshkivsky Sands, Kherson Region (photo by V. Busel, 2016).

Статус форми «*severtzovi*» не є однозначним, автор припускає, що це гібрид між *S. loriger* та *S. subtilis* (Загороднюк, 2011) або підвид *S. subtilis*; видовий статус припускається для найбільш західної трансільванської форми, *S. trizona* (Cserkesz et al., 2015).

Поширення. Надвид «степових мишівок» поширений на значній частині України, проте в основі ареалу — степова та лісостепова природні зони. Цитогенетичні матеріали стосуються майже виключно Приазов'я, Криму, Донбасу і Старобільських степів (рис. 9). Оскільки однозначна діагностика можлива лише за цитогенетичними показниками (зокрема, $2n$), фактично про межі ареалів можна говорити тільки у стосунку до сходу України, де проходить імовірна межа ареалів між *S. loriger* та *S. severtzovi*, роль якої виконує річище Дінця (Загороднюк, Коробченко, 2008). Цей результат прийнято без посилань в огляді поширення генетичних форм мишівок (Lebedev et al., 2019). Позначати як «*severtzovi*» мишівок з Подніпров'я (Булахов, Пахомов, 2006) або Сумщини (Мерзлікін, 2014) немає підстав. Матеріалів про поширення цього виду небагато (напр., Кириченко, 2012)⁷. Аналіз даних свідчить, що «степові» мишівки уникають антропогенно змінених біотопів і відомі виключно з ділянок цілинного степу, як заповідного, так і степових балок (Загороднюк, Коробченко, 2008; Кириченко, 2012).

Діагностика. Наявні матеріали вкрай неповні для аналізу діагностичних систем ознак мишівок, а надто краніальних ознак. Тому серед ключових залишається географічний критерій, ефективність якого визначається парapatрією «малих» видів мишівок. Доступні на сьогодні дані свідчать про те, що лінія поділу проходить по річищу Дінця, і цей критерій може бути використаний для ідентифікації колекційних зразків або спостережень. За метричними ознаками, отриманими за всією сумою доступних даних (оригінальні дані, колекція ННПМ, публікації давніших авторів) виявляється відмінність між західними (*S. loriger*) та східними формами (*S. severtzovi* та *S. cf. subtilis*). Західні форми є дрібнішими, короткохвостими та коротколапими (рис. 10). Важливо, що диференціація «малих» видів степових форм мишівок йде за тими самими ознаками, що й між надвидами «*subtilis*» та «*betulina*».

⁷ З нових важливих знахідок *S. loriger* відзначимо (рис. 9) реєстрації на Херсонщині (Чорноморський БЗ: Селюніна, 2008), Миколаївщині (різні райони, зразки від В. Кириченка), Кіровоградщині (9.04.08, с. Сасівка, Компаніївський р-н; фото О. Зіненка), Сумщині (26.09.03, Михайлівська цілина, фото В. Пархоменка), Херсонщині (24.10.16, Олешки; фото В. Бусела), Одещині (Тарутинський степ, 20.05.09, leg. Д. Ратько).

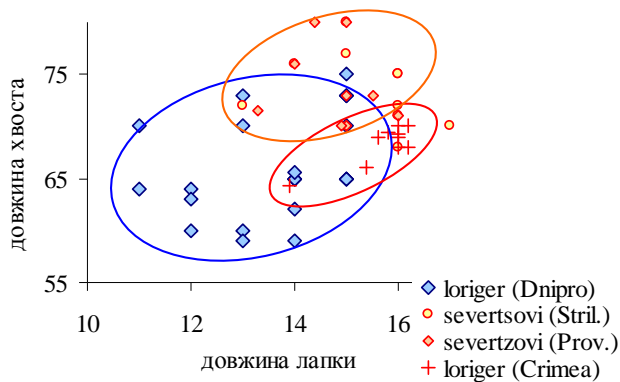


Рис. 10. Розподіл ключових промірів тіла у «степових» мишівок (*Sicista* ex gr. *subtilis*): форми *S. loriger* з Нижньодніпровських пісків (Dnipro) та з Криму (Crimea), *S. severtzovi* зі Стрільцівського (Stril.) та *S. cf. severtzovi* з Провальського степу (Prov.).

Fig. 10. Distribution of key body measurements in steppe birch mice (*Sicista* ex gr. *subtilis*): *S. loriger* from the Lower Dnipro Sands and Crimea, *S. severtzovi* from the Striltsivsky Steppe (Stril.) and *S. cf. severtzovi* from the Provalsky Steppe (Prov.).

Екоморфологія. Аловиди «степових» мишівок мають дуже виразну подібність одного з одним. Єдиним очевидним екоморфологічним фактом є зменшення розмірів тіла, яке явно має ту саму кліну, як і у інших степових ссавців (*Mustela eversmanni*, *Stygodipus telum*, *Microtus socialis*, *Sylvaemus witherbyi*, *Spalax* etc.). Ця кліна збігається з напрямком редукції Степового фауністичного ядра в цілому (Загороднюк, 1999 а). Оскільки мишівки цієї групи є строго парapatричними, а в зоні контакту їхніх ареалів, очевидно, гібридизують (в ареалі *S. severtzovi* та на схід від нього), у кожному природному регіоні і тим паче місцезнаходженні живе тільки один їх вид (рис. 9). До того ж, враховуючи їхню зимосплячистість (комахоїдність) і природно низьку чисельність, говорити про напруженість взаємин в гільдії гризунів-комахоїдів не має підстав: така гільдія дуже не повна (до певної міри в її складі можна розглядати *Sicista strandi*, *Micromys minutus* та *Dryomys nitedula*). Тому мишівки групи «subtilis» є безконфліктною групою в екологічному розумінні, і фактором впливу на них є не так інші види гризунів, як господарська діяльність людини (Загороднюк, Коробченко, 2008).

Gryna Sicista ex gr. *betulina* (лісові мишівки)

Таксономія. Група «лісових» мишівок включає два види, перший з яких об'єднує форми *betulina* та *montana*, а другий — північнокавказьку та поширену по басейну Дону і Дінця *Sicista strandi* (Загороднюк, 2009; Баскевич, 2016). У фауні України довший час всіх мишівок позначали як «мишівка [без видового означення]» з латинським номеном «*Sicista subtilis*» (Шарлемань, 1920) або «*Sicista nordmanni*» (напр. Підоплічка, 1932), що явно стосувалося й виду *Sicista betulina* в сучасному розумінні. Останнього вперше ідентифіковано Б. Поповим як *Sicista montana* Mehely за зразками з Пущі-Водиці в окол. Києва (Попов, 1936), а вид *Sicista strandi* вперше описано зі Стрільцівського степу (Модін, 1956). Уперше два види в сучасному вузькому розумінні описано як хромосомні форми «А» та «Б» (з $2n = 32$ та 44), останню з яких ідентифіковано як *Sicista strandi* (Соколов та ін., 1989). Врешті, це було прийнято і для фаун України (Загороднюк, 2007 b).

Поширення. В межах регіону (Україна та прилеглі території Східної Європи), відомо 14 місцезнаходжень мишівок з відомими каріотипами (рис. 11). Види є алопатричними. Відстань між найближчими цитогенетично датованими знахідками сягає кількасот кілометрів, межа між видами проходить по вододілу Середньоруської височини. Південна межа поширення *S. betulina* збігається з південною межею Полісся. Всі сучасні її знахідки обмежені Карпатами і Поліссям (напр.: Гащак та ін., 2000 та ін.)⁸. Східна частина ареалу *S. strandi* обмежена басейном Дінця, де відомо 10 знахідок (Загороднюк, Коробченко, 2014).

⁸ Зокрема, С. Гащак з кол. наводить відомості про 7 місцезнаходжень (20 особин) за 1995–1999 рр.; відомі також недавні знахідки в Шацькому НПП (Г. Зайцева, О. Гнатина, 2011 р.), Поліському природному заповіднику (шкірка і череп в колекції Музею природи, 07.2018), Стрийський парк, Львів (18.10.2017, М. Герус, фото, особ. повід.), г. Парашка (13.07.2007, О. Паламаренко, фото, особ. повід.) та окол. м. Радехів на Львівщині (04.06.2012, Д. Ратьков, фото); Машівський бір, Волинська обл. (02.06.2012, Д. Ратьков, фото).

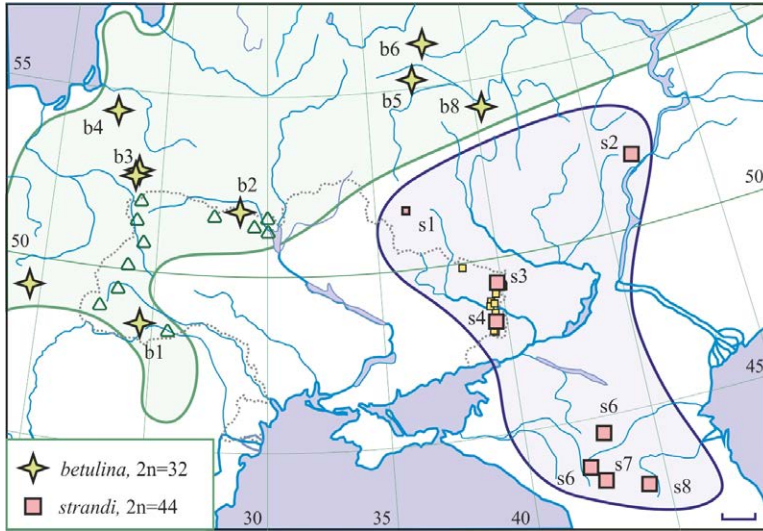


Рис. 11. Поширення «малих» видів лісових мишівок, надвид *Sicista* ex gr. *betulina* (за: Загороднюк, 2007 b, зі змінами і доповненнями): великі значки — місцезнаходження з відомими хромосомними числами, малі значки — інші знахідки (з 2000 р.).

Fig. 11. Distribution of "small" species of forest birch mice, *Sicista* ex gr. *betulina* (after: Zagorodniuk, 2007, amended and supplemented): large symbols — locations with known chromosomal numbers, small icons — other findings (since 2000).

Діагностика на рівні надвидів жодних ускладнень не викликає (Загороднюк, 2002), проте визначення малих видів (*betulina* vs *strandii*) за морфологічними критеріями проблематично. В описі з обґрунтування видової самостійності *strandii* (Соколов та ін., 1989) відмічено провідну роль каріотипу, а також морфологію *glans penis*. У *strandii* $2n = 44$ проти $2n = 32$. У обох форм *glans penis* має типову для групи «*betulina*» морфологію з двома роговими шипами зверху. За вимірами тіла мишівка донська є більш довгохвостою (рис. 12).

Екоморфологія. Як і в групі «степових» мишівок, екоморфологічна диференціація в умовах алопатрії не потрібна, і наявні відмінності скоріше визначаються впливами симпатричних форм суміжної групи: в нашому випадку симпатрією *S. strandii* et *severtzovi* (рис. 12). На думку автора, саме цим варто пояснити значиму диференціацію саме цієї пари, при тому явно (зі значимим $HR \gg 1,27$) лише за ознакою довжини хвоста. Останнє можна пояснити різними стратегіями кормодобування і використання кормового простору. Інші ознаки (включно з оцінками відмінностей за краніологією, за даними з: Баскевич, Окулова, 2003) в найкращому разі дають $HR = 1,03-1,13$ (Загороднюк, 2007 b).

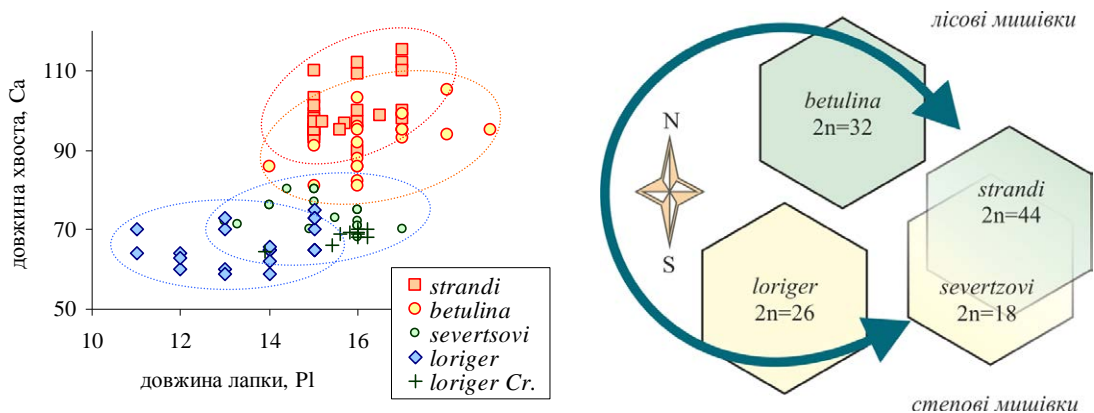


Рис. 12. Розподіл промірів тіла у «лісових» мишівок: *Sicista betulina* (s. str.) з Центрального Полісся та *S. strandii* зі сходу України. Для порівняння представлено дані стосовно «степових» мишівок (окремо кримські *loriger* Cr.). Збільшені значення цих ознак у *S. strandii* є відповіддю на присутність *S. severtzovi*. Праворуч — модель просторового співвідношення хромосомних форм мишівок (за: Загороднюк, 2007 b).

Fig. 12. Distribution of body measurements in "forest" birch mice: *Sicista betulina* (s. str.) from Central Polissia and *S. strandii* from the east of Ukraine. For comparison, data on "steppe" birch mice are presented (Crimean *loriger* Cr. shown separately). Increased values in *S. strandii* are considered as response to the presence of *S. severtzovi*. Right: a model of the spatial relations between chromosomal forms of birch mice (after: Zagorodniuk, 2007 b).

Група *Spalax ex gr. zemni* (подільські сліпаки)

Загальні зауваги. Найбільш проблемна група сліпаків Східної Європи, у складі якої центральний вид — *Spalax zemni* (= *polonicus*) — межує з усіма відомими в Україні видами. Останнього довгий час розглядали як географічну форму лівобережних *S. microphthalmus* (s. l.), а зі складу *S. zemni* у 1940-х роках було виокремлено ще один вид — *S. arenarius* (історію див.: Коробченко, Загороднюк, 2009). Останній є ключовим об'єктом аналізу, оскільки його статус залишається найбільш суперечливим, а в останніх зведеннях щодо фауни України його не визнають і відносять до *Spalax zemni* (Межжерін, Лашкова, 2013), що було і в першому описі цієї форми, відомої як *Spalax polonicus arenarius* (Решетник, 1939, 1941).

Таксономія. Незмінною проблемою є межа з трьома видами — *S. leucodon*, *arenarius*, *microphthalmus*, серед яких центральне місце посідає *S. arenarius*. Давні уявлення про поширення *Spalax zemni* на північ від Бугу, на схід до русла Дніпра з переходом на його лівобережжя на Нижньодніпровських пісках (Решетник, 1939; Цемш, 1941) мають бути переглянуті: 1) до *S. zemni* автором віднесені популяції з правобережжя Бугу аж до Тилігулу (Zagorodniuk et al., 2017) та сліпаки з Дніпрових островів (Korobchenko, Zagorodniuk, 2016), 2) форма *arenarius* за всією системою морфологічних ознак має бути віднесена до групи «*giganteus*» (Топачевський, 1969; Коробченко, Загороднюк, 2009; Коробченко, 2012). Повернення до гіпотези про тотожність *S. arenarius* та *S. zemni* (Межжерін, Лашкова, 2013) не може бути прийнято ні з морфологічної, ні з біогеографічної точок зору. Найвні дані підтримують ідею видової окремішності *S. arenarius* від *S. zemni*, висловлену вперше С. Огньовим (1940, 1947), та віднесення цієї форми до надвиду «*giganteus*», як зазначено вище.

Поширення. Авторка «*arenarius*» як нового таксону Є. Решетник (1939, 1941), а слідом й знані біогеографи (Цемш, 1941), розглядали цю нижньодніпровську популяцію як відрізаний нижнім Дніпром ізолят сліпака подільського, *Spalax polonicus* (= *zemni*) (рис. 13). Перенесення акценту на біогеографічні взаємини піщаного сліпака з подільського *S. zemni* на східного *S. giganteus* кардинально змінило схему ймовірних напрямків розселення всієї групи та інтерпретацію структури відповідної ТТС. І ця нова точка зору добре підкріплюється ареалогічними паралелями з іншими представниками СФЯ (Степового фауністичного ядра, за: Загороднюк, 1999 a). Сліпак піщаний прекрасно вписується в систему піддніпровських дериватів більш східних форм, в даному випадку сліпака гігантського. Цей факт додатково підтверджує те, що в Асканії-Новій, як свідчать субфосильні матеріали, також мешкали *S. arenarius*. Цей вид — один з «найвужчих» ендеміків серед ссавців Європи (рис. 13).

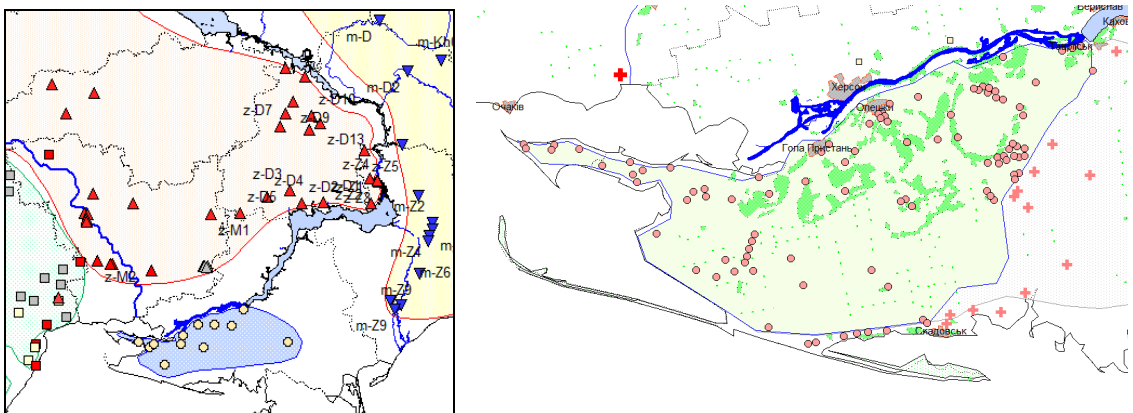


Рис. 13. Фрагмент мапи поширення видів Spalacidae на Сході Європи, стосовний взаємин подільського (червоні трикутники) і піщаного (жовті кола) сліпаків (за: Коробченко, Загороднюк, 2009, з доповненнями); праворуч — детальна мапа з сучасними знахідками піщаного сліпака (хрестики — відсутність виду).

Fig. 13. Fragment of the distribution map of Spalacidae species in Eastern Europe showing the relations between the Podolian (red triangles) and sandy mole rat (yellow circles) (after: Korobchenko, Zagorodniuk, 2009); on the right — a detailed map with modern records of the sandy mole rat (crosses mean absence of the species).

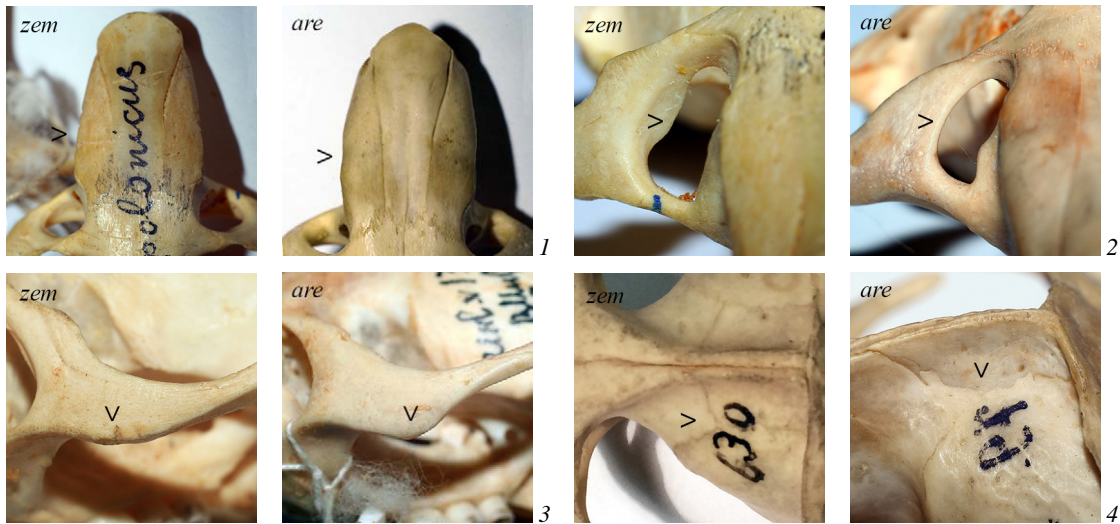


Рис. 14. Відмінності між подільським та піщаним сліпаками за краніальними ознаками (в кожній парі піщаний справа): 1) форма рострального відділу черепа та носо-лобового шва (у *arenarius* рострум помітно розширений завдяки здуттю міжщелепних кісток з обох боків від носових кісток, і контури цих бічних ліній є овальними; носо-лобовий шов у обох видів виразно вигнутий широким півколом вперед); 2) форма підочно-ямкового отвору (infraorbitale foramen) (у *arenarius* цей отвір бобоподібний, виразно вигнутий назовні від роструму); 3) форма виличного вигину (zygomatic angulus) (у *arenarius* є виразний згин (виличний кут) у передній третині дуги); 4) форма заорбітального шва (V-подібний шов між лобовою,тім'яною та скроневою кістками, postorbital suture) (у *arenarius* цей шов формує гострий кут, за рахунок вкорочення бічного виростутім'яної кістки та широкого розростання в орбітальну область скроневої кістки).

Fig. 14. Differences between the Podolian and sandy mole rats by cranial characters (*arenarius* is right in each pair): 1) shape of the rostral part of the skull and of naso-frontal sutures (in *arenarius* rostrum is essentially extended due to widened intermaxillary bones from both sides of nasals, and contours of these side lines are oval; naso-frontal suture in both species is essentially convex forward in semicircle shape); 2) shape of the infraorbital foramen (in *arenarius* this opening is bean-shaped, distinctly convex outside from the rostrum); shape of zygomatic angle (in *arenarius* there is a significant flexion (zygomatic angle) in the fore-third of the arch); 4) shape of postorbital suture (V-shaped suture between frontal, parietal, and temporal bones) (in *arenarius* this suture forms a sharp angle on account of shortening the lateral process of parietal bone and wide extension in the orbital part of the temporal bone).

Діагностика. Ключові ознаки *S. arenarius* як представника групи «*giganteus*» описано В. Топачевським (1969) і деталізовано автором спільно з колегами (Коробченко, Загороднюк, 2009). Серед них найважливішими є такі (рис. 14): форма назофронтального шва, здуття міжщелепних кісток (боків роструму), форма підочноямкового отвору, опускання виличних дуг (виразність «виличного кута»), форма заорбітального шва. Всі ці ознаки загалом відрізняють цей вид від географічно близьких *microphthalmus* та *zemni* і поєднують його зі *S. giganteus* (Топачевський, 1969). Набір виявлених ознак, за якими можна розрізнити пару *zemni* vs *arenarius* та об'єднувати *arenarius* із *giganteus*, є утричі більшим, проте для обґрунтування достатньо цього набору. Додатковою відмінністю є темні пігментні плями на підшвах лап *arenarius*, характерні лише для сліпаків, поширених на схід від Дніпра.

Екоморфологія. Всі види фактично перекриваються за розмірними ознаками екоморфологічного типу (довжина черепа, довжина щелепи, довжина зубних рядів). Докладно їх розглянуто у статті з оглядом видів (Коробченко, Загороднюк, 2009: табл. 6), невеликі, проте значимі відмінності є лише зі сліпаками групи «*leucodon*»: найбільшу екоморфологічну дистанцію пара *leucodon* / *arenarius* має за довжиною мандибули, проте $HR = 1,26$ (всі інші ще менші — 1,00–1,23), тобто жодне з порівнянь не досягає критичного 1,27. По суті, всі сліпаки фауни України займають один вузький екоотоп — підповерхневий горизонт степових угруповань (та близьких типів лучно-степових екосистем), а тому знаходяться у високо конкурентних стосунках. Власне, цим і можна пояснити виключно алопатричний або парapatричний характер взаємного поширення всіх видів сліпаків (рис. 13).

Обговорення та гіпотези

Немишові гризуни характеризуються низкою загальних біогеографічних та екологічних особливостей: 1) їхні ареали лежать майже виключно в межах регіону досліджень, 2) значна частка «малих» видів пов'язана зі степовими або лісостеповими біотичними комплексами; 3) серед них є високою частка зимосплячих ссавців (ховрахи та мишівки). Як підсумок, має місце виразний ендемізм: чотири описані в цьому огляді види — сліпак подільський, сліпак піщаний, ховрах подільський, мишівка південна — є ендеміками України, притому серед ссавців фауни України тільки вони такими і є.

Динаміка видових ареалів

Біогеографія розглянутих тут видів відзначається кількома важливими ознаками, частково подібними до описаних в першому повідомленні для кажанів (Загороднюк, 2018): 1) наявністю у всіх видів в регіоні меж їхніх ареалів, 2) невідповідністю меж поширення «малих» видів до меж природних зон; 3) значними обмеженнями у розселенні через виключно суходільні екосистеми і лише в коротких період весняно-літньої активності; 4) наявністю ознак динаміки ареалів у кожного комплексу; 5) недавнім формуванням гібридних зон.

Аналіз ареалів та отримані схеми філогеографічних реконструкцій, зокрема й структура транзитивних таксономічних систем (ТТС), дозволяють сформулювати кілька гіпотез щодо шляхів формування і нещодавньої динаміки ареалів «малих» видів:

Крапчасті ховрахи (*Spermophilus ex gr. suslicus*). Колекційні матеріали дозволяють говорити про інтенсивне розселення подільського ховраха в ареал європейського, при тому з інтрогресивною гібридизацією між ними. Напевно такі динамічні зміни відбувалися в різних частинах, а надто в період тотального розорювання цілини у 1920–1940-х рр., а тому картина останньої фази розвитку їхніх ареалів є лише останньою з них, сформованою внаслідок серії потужних експансій видів у попередній період (а не результатом тривалого «пришліфовування» видів до гідрографії). Наявні матеріали дають підстави говорити, що подільські ховрахи суттєво потіснили європейських по всьому Поділліу (Загороднюк, 2011).

Степові мишівки (*Sicista ex gr. subtilis*) — представники степового фауністичного ядра СФЯ), яке наразі перебуває у фазі скорочення всіх західних його осередків. Одночасно варто розуміти, що всі представники СФЯ мають східні коріння (Загороднюк, 1999 *a*) і мали розселятися на теренах України в західному і північному керунках, формуючи осередки, які напевно зазнавали пульсацій. Відповідно, *Sicista loriger* може розглядатися як відносно недавній дериват східних *S. subtilis*, який перейшов на правобережжя Дніпра у попередню фазу проникнення піонерного степового комплексу, що включає *Allactaga*, *Ellobius*, *Cricetus*, ще до розселення на захід «Дніпровської ендемічної групи» (DEG)⁹.

Лісові мишівки (*Sicista ex gr. subtilis*). Індикатори малозайманих чагарникових та узлісних місцезнаходжень, фактично уникають господарських лісів та інших типів деревостанів, а тому вкрай раритетна група, на рівні степових мишівок. Відносно території України ареали обох видів займають периферійне положення, і не виключено, що обидва види є нещодавніми вселенцями з суміжних регіонів Східної Європи.

Подільські сліпаки (*Spalax ex gr. zemni*). Група зазнала суттєвої динаміки ареалів, зокрема на межах поширення зі сліпаком понтичним (*S. leucodon*), єдиним видом, з яким межа є суходільною. Наявність *Spalax zemni* на островах Дніпра дозволяє припустити їхнє локальне поширення і на Лівобережжі. Сліпак піщаний розглядається як дериват східного *S. giganteus*, що підтримують морфологічні дані та ареалогічні паралелі. Поточна ситуація характеризується значним стисканням видових ареалів, після чого можна очікувати нову хвилю розселень, що вже мало місце в історії обох цих видів — і *Spalax zemni*, і *S. arenarius*.

⁹ DEG включає весь комплекс піщаноаренних видів гризунів — *Microtus socialis*, *Sylvaemus witherbyi*, *Scirtopoda telum*, а також види з більш широким розселенням по всьому Приазов'ю, включно із *Spermophilus pygmaeus*, *Lagurus lagurus* (деталі щодо розподілу видів за межиріччями тут: Загороднюк, 1999 *a*). У цьому ряду лише *Spalax arenarius* виділяється своїм високим (видовим) статусом, проте цей статус неоднозначний.

Екоморфологічна диференціація

Всі досліджені види з політипних комплексів немишових гризунів, відомі у фауні України та суміжних країн, є алопатричними або парapatричними, без ознак симпатрії. Понад те, будь-які порушення алопатрії ведуть до появи гібридних зон, які однозначно встановлені для всіх місцевих ховрахів і, ймовірно, для степових мишівок. Через вузьку спеціалізацію жодна з досліджених груп не входить в жодну з гільдій, в якій є їхні двійники. Наповнення «їхніх» гільдій йде лише за рахунок видів з інших родин. Прикладами є:

- у стосунку до *Sicista* — *Micromys*, *Dryomys*, *Muscardinus*, *Allactaga*, *Stylodypus*.
- у стосунку до *Spalax* — *Ellobius*, *Nannospalax* (щодо *Spermophilus* — жодного).

Для еволюційно близьких видів основним вектором їхнього конкурентного розходження є простір — ареали та біотопи, проте немишові з цих двох складових (на відміну від інших груп ссавців) обирають виключно перший (розходження ареалів), що не залишає місця для екоморфологічної диференціації. Саме тому немишові уникають ситуацій з формуванням гільдій з типовими 3–5 сегментним розмірним рядом типу «малий-середній-великий вид» (Загороднюк, 2008), і в кожному місцезнаходженні є лише один їх вид. Як наслідок, ці види мешкають поза умовами жорсткої міжвидової конкуренції, по суті без неї, і проблеми виживання їхніх популяцій більше визначаються якістю середовища.

Просторово-розмірна диференціація

Має місце не випадковий розподіл видів у просторі як віддзеркалення вектора їхнього ймовірного історичного розселення: змінюються генерально у двох близьких керунках:

- на північ і далі на північний захід та схід (ховрахи, сліпаки),
- на захід і північний захід (мишівки).

У всіх досліджених груп є подібна структура просторової диференціації, напрямки зміни розмірів та інтенсивності забарвлення, конфігурація ареалів (у зв'язку з гідрографією регіону). Особливий інтерес становлять дрібні найбільш західні форми, що «уперлися» своїми ареалами у Дніпро та сформували тут ізоляти. Такими є місцеві підвиди кандибки (*Scirtopoda telum falzfeini* Brauner, 1913), ховраха сірого (*Spermophilus pygmaeus planicola* Satunin, 1908), полівки гуртової (*Microtus socialis nikolajevi* Ognev, 1950), мишака степового (*Sylvaemus wytherbyi falzfeini* Mezh. et Zag., 1989). Поміж них є й сліпак піщаний (*Spalax arenarius* Reshetnyk, 1939), за яким визнано видовий статус. Він — єдиний з цього списку гризунів, який, розселяючись зі сходу і формуючи подібний за географією ізолят з ознаками «острівної» карликовості, досяг цього у статусі окремого виду. У нас немає жодного зворотного прикладу, коли би правобережний вид сформував нижньодніпровський ізолят у складі DEG.

З видів, що також тяжіють до цього комплексу, відноситься мишівка південна (*Sicista loriger* Nathusius, 1840), проте її ареал простягається за Дніпро, принаймні до Дністра, і це один з найпоширеніших на захід представників СФЯ (Загороднюк, 1999), на рівні з хом'ячком сірим, хом'ячком звичайним та тхором степовим.

У запропонованій автором моделі «значні відмінностей vs значна симпатрія» (Загороднюк, 2007 а) всі досліджені групи «малих» видів займають крайове положення — з алопатрією і мінімальним рівнем екоморфологічної диференціації. Відповідно, роль цих видів у структурі угруповань є вагомою і визначається відсутністю або невеликою значимістю «дублерів» зі складу тих самих гільдій. Значною мірою вони є антиподом до груп, розглянутих у попередньому повідомленні, які формують розвинуті гільдії симпатричних видів.

Наразі простір, доступний для немишових, стискається. Їхній значний зв'язок зі степами (окрім одного виду), гібернація (окрім одного) та екзантропність є властивостями цінних видів-індикаторів для угруповань в незайманих екосистемах, проте саме це діє проти них. Тут йде фактично безальтернативне танення видових ареалів і втрата корінних біотопів, а тому й дедалі більше згасання популяцій. Відповідно, стоїть чимало питань щодо їх охорони і розробки відповідних планів дій (Загороднюк, Кондратенко, 1999 та ін.).

Поняття виду у розглянутих групах

Аловидові форми — предмет частих суперечок та поле для свавілля дослідників (Загороднюк, 2001). Тому важливо, щоби між такими формами були не тільки відмінності, як можна інтерпретувати як географічну мінливість в ряду вікарних форм. Має бути перехід від неоднороззначної установки, що видами є ті вікаріати, «відмінності між якими *занадто великі*, щоб їх об'єднувати в один вид» (Майр, 1947: 265), до визнання морфологічно відмінних форм видами в тих випадках, коли відсутні перехідні форми до інших таких видів (Скоробогатов, 1977). Проте, в усіх подібних випадках мова йде про право першого ревізора, авторитет (= свавілля) дослідника. Тому рішення щодо статусу аловидів мають бути максимально виважені. Для аловидових форм особливо важливими стають відомості про їхні відмінності за морфологічними ознаками, як характеризують всю вибірку, а не середні варіанти мінливості ознак, наявність генетичних маркерів, включно з хромосомними числами чи унікальними баркодами. Звісно, при очевидній давності розривів їхніх ареалів (без уваги до недавніх ізолятив).

Таксономія + біогеографія + екологія

Аналіз суті еволюційної диференціації аловидових форм і загалом «малих» видів дозволив сформулювати наступну тезу (за: Загороднюк, 2011). Всі ключові форми еволюційних взаємодій між видами, включно з репродуктивною ізоляцією (чи то її порушеннями), системою просторових взаємин (від алопатрії до симпатрії) та морфологічним гіатусом (зокрема за екоморфологічними ознаками) стосуються саме взаємодій «малих» видів. Тобто, формування ізоляції, ареалу та гіатусу є результатом тих ранніх етапів еволюційної диференціації популяцій, коли ця тріада і загалом сутність змін визначаються *через інші види* і відбувається перехід до макроеволюції, тобто подальшої диференціації популяцій на рівні взаємин видів¹⁰.

Ясно, що ця точка переходу, що має назву спеціації, або «видоутворення», тобто набуття різними популяціями статусу «видовості» (термін автора), є ключовою подією в еволюційній диференціації біосистем. Ця подія може набувати зворотного ходу, проте в нормі це і тільки це формує видове різноманіття і появу надорганізмових біосистем, які діють в усіх можливих формах, окрім репродуктивної (Загороднюк, Ємельянов, 2003). І саме на цьому рівні диференціації виявляються, описуються й стають предметом досліджень такі взаємодії, як екоморфологічна диференціація та лімітувальна схожість, конвергенція та конкуренція, ізоляція та гібридизація, симпатрія та симбіотопія, еконіша та місце в гільдіях тощо.

Таблиця 2. Три групи еволюційних взаємодій популяцій, які поширюються на рівень близьких видів

Table 2. Three groups of evolutionary interactions related to populations of close species

Назва взаємодій	Зміст взаємодій з огляду на поняття виду
1) Гібридизація та ізоляція	поняття стосуються взаємодій біосистем від популяційного рівня і вище, переважно взаємин близько споріднених видів, як правило у формі тесту на видову самостійність. Тобто поняття поширюється на взаємини видів, які знаходяться на ранніх етапах диференціації, як види одного надвиду, аловиди або симпатричні види або квазивида;
2) Симпатрія та алопатрія	поняття стосуються взаємин близьких видів та видів у стадії становлення; їхнє коректне вживання можливе саме у стосунку до таких видів з огляду на репродуктивну ізоляцію та нерепродуктивні взаємодії (поділ ніш, міграції і добову активність), тобто вказує на ключову роль біогеографічних ознак у з'ясуванні статусу популяцій. Зміни біогеографічних ознак означають зміни якостей виду, його критеріїв та інших понять, пов'язаних з формуванням особливостей і відмінностей (зокрема й екоморфологічні дистанції);
3) Взаємини та відмінності видів	поняття стосуються взаємин близьких видів, а надто диференціацію видів за екоморфологічними (або й нейтральними) ознаками, що стає передумовою їхньої здатності до співіснування в подібних, але не ідентичних еконішах, коли вони взаємодітимуть у всіх формах (конкуренція, активність, спеціалізація тощо), окрім репродукції.

¹⁰ Як приклад відношення цих понять до стосунків між близькими видами зауважу: ніхто не обговорює симпатрію чи репродуктивну ізоляцію тхорів з ховрахами, проте актуальним є вивчення симпатрії й гібридизації тхора лісового зі степовим (*M. putorius / eversmanni*) і ховраха сірого з крапчастим (*S. pygmaeus / suslicus*).

Подяки

Автор дякує всім колегами, які сприяли цьому дослідженню, роботі в теренових умовах, пошуку літератури, доборі ілюстрацій, повідомленні унікальних даних. Насамперед, моя подяка В. Буселу (Великий Луг), М. Дребету (Кам'янець), Т. Глазко (Київ), Ю. Зізді (Ужгород), О. Зиненку (Харків), О. Кондратенку (Луганськ), М. Коробченко (Луганськ), С. Межжеріну (Київ), В. Пархоменку (Суми), Поліщуку (Асканія), З. Селюніній (Гола Пристань), І. Скільському (Чернівці), М. Товпинцю (Сімферополь), О. Федорченку (Київ) за сприяння у зборі та накопиченні первинних даних. Дякую кураторам зоологічних колекцій О. Дроботун (Київ), А. Затушевському (Львів), Ю. Ілляхіну (Харків), А. Крону (Ужгород), В. Лобкову (Одеса), Ж. Розорі (Київ), Л. Шевченко (Київ), І. Шидловському (Львів), Є. Улюрі (Київ) за можливість роботи зі зразками. Щира подяка колегам, які брали участь в обговоренні окремих теоретичних положень, зокрема Н. Атамає, М. Воронцову, В. Гайченку, І. Ємельянову, Я. Зимі, В. Корабльову, Е. Ляпуновій, І. Павлінової, Л. Поповій, Л. Рековцю, М. Товпинцю. Моя подяка В. Константиновій, Т. Макаровій та К. Очеретній за допомогу в бібліографічному пошуку та З. Баркасі за коректуру тексту. Дякую рецензентам цієї статті за їхню працю з вичитки тексту і його коментування, всі їхні зауваги враховано.

References • Література

- Баскевич, М. И., Н. М. Окулова. 2003. Сравнительные кариология и краниология мышевок (*Sicista*, *Dipodoidea*, *Rodentia*) группы "betulina". *Зоологический журнал*, **82** (8): 996–1009.
- [Baskevich, M. I. 2003. Comparative caryology and craniology of the birch mice (*Sicista*, *Dipodoidea*, *Rodentia*) from the group "betulina". *Zoologicheskii Zhurnal*, **85** (12): 1474–1483. (In Russian)]
- Баскевич, М. И. 2016. Систематика, эволюция и изменчивость рода *Sicista* (*Rodentia*, *Dipodoidea*): обзор кариологических и молекулярных данных. *Аспекты биоразнообразия. Часть 1*. Сост.: И. Я. Павлинов. КМК, Москва, 191–228. (Сб. трудов Зоол. музея МГУ; Том 54, ч. 1).
- [Baskevich, M. I. 2016. Taxonomy, evolution, and variation of the genus *Sicista* (*Rodentia*, *Dipodoidea*): a review of karyological and molecular data. *Aspects of Biodiversity. Part 1*. Comp. I. Ya. Pavlinov. KMK Ltd., Moscow, 191–228. (Archives of Zool. Mus. Moscow Univ.; Vol. 54, pt. 1). (In Russian)]
- Булахов, В. Л., О. С. Пахомов. 2006. *Біологічне різноманіття України. Дніпропетровська область. Ссавці (Mammalia)*. Вид-во Дніпропетр. ун-ту, Дніпропетровськ, 1–356.
- [Bulakhov, V. L., O. E. Pakhomov. 2006. *Biological Diversity of Ukraine. Dnipropetrovsk Region. Mammals (Mammalia)*. Dnipropetrovsk University Publishing House, Dnipropetrovsk, 1–356. (In Ukrainian)]
- Воронцов, Н. Н., Е. А. Ляпунова. 1969. Хромосомы сусликов Палеарктики (*Citellus*, *Rodentia*). Воронцов, Н. Н. (ред.). *Млекопитающие: эволюция, кариология, фаунистика, систематика*. Новосибирск, 41–47.
- [Vorontsov, N. N., E. A. Liapunova. 1969. Chromosomes of susliks from Palearctics (*Citellus*, *Rodentia*). In: Vorontsov, N. N. (ed.). *Mammals: Evolution, Karyology, Faunistics, Systematics*. Novosibirsk, 41–47. (In Russian)]
- Гашак, С. П., Е. Г. Бунтова, Г. А. Руденская, И. В. Чижевский, 2000. Особенности видового состава насекомоядных и грызунов Чернобыльской зоны отчуждениям. *Вестник зоологии*, **34** (6): 51–56.
- [Gaschak, S. P., E. G. Buntova, G. A. Rudenska, I. V. Chizhevsky. 2000. Species structure peculiarities of insectivores and rodents of the Chernobyl Exclusion Zone. *Vestnik zoologii*, **34** (6): 51–56. (In Russian)]
- Голубев, П. Д., П. И. Ширанович, З. С. Сорокина. 1976. К систематике сусликов Северного Кавказа. *Зоологический журнал*, **55** (3): 426–436.
- [Golubev, P. D., P. I. Shiranovich, Z. S. Sorokina. 1976. Towards systematics of susliks on the Northern Caucasus. *Zoologicheskii Zhurnal*, **55** (3): 426–436. (In Russian)]
- Громов, И. М., Д. И. Бибиков, Н. И. Калабухов [и др.] 1965. *Наземные белычьи (Marmotinae)*. Наука, Москва, Л-д, 1–467. (Фауны СССР. Млекопитающие. Том 3, вып. 2).
- [Gromov, I. M., D. I. Bibikov, N. I. Kalabukhov [et al.] 1965. *Ground Squirrels (Marmotinae)*. Nauka, Moscow, Leningrad, 1–467. (Series: Fauna of the USSR. Mammals. Vol. 3, Is. 2). (In Russian)]
- Громов И. М. 1995. Род суслики — *Citellus* Oken, 1816. *В кн.: Громов И. М., М. А. Ербаева. Млекопитающие фауны России и сопредельных территорий. Зайцеобразные и грызуны*. СПб., 98–132.
- [Gromov, I. M. 1995. Genus susliks — *Citellus* Oken, 1816. In: Gromov, I. M., M. A. Erbaieva. *Mammals of the Fauna of Russia and Adjacent Territories. Lagomorphs and Rodents*. Sankt-Petersburg, 98–132. (In Russian)]
- Ермаков О. А., С. В. Титов, А. Б. Савинецкий [и др.]. 2006. Молекулярно-генетические и палеоэкологические аргументы в пользу консpezifичности малого (*Spermophilus pygmaeus*) и горного (*S. musicus*) сусликов. *Зоологический журнал*, **85** (12): 1474–1483.
- [Ermakov, O. A., S. V. Titov, A. B. Savinetsky [et al.]. 2006. Molecular-genetic and paleoecological arguments for conspecificity of little (*Spermophilus pygmaeus*) and Caucasian mountain (*S. musicus*) susliks. *Zoologicheskii Zhurnal*, **85** (12): 1474–1483. (In Russian)]
- Ермаков О. А., С. В. Титов, В. Л. Сурин, Н. А. Формозов. 2006. Молекулярно-генетический анализ материнских и отцовских линий при гибридизации сусликов (*Spermophilus*). *Бюллетень МОИП. Отд. биол.*, **111** (5): 30–35.
- [Ermakov, O. A., S. V. Titov, V. L. Surin, N. A. Formozov. 2006. Molecular genetic study of maternal and paternal lineages of hybridization of susliks (*Spermophilus*). *Bulletin MOIP. Biol.*, **111** (5): 30–35. (In Russian)]
- Ермаков, О. А., В. Л. Сурин, С. В. Титов. 2011. Генетическая изменчивость и дифференциация крапчатого суслика по данным секвенирования контрольного региона мтДНК. *Известия Пензенского педагогического университета*, № 25: 176–180.
- [Ermakov, O. A., V. L. Surin, S. V. Titov. 2011. Genetic diversity and differentiation of the speckled suslik inferred from sequencing of mtDNA control region. *Izvestia Penzenskogo Pedagog. Univ.*, № 25: 176–180. (In Russian)]
- Загороднюк, И. В., А. А. Федорченко. 1995. Аллопатрические виды грызунов группы *Spermophilus suslicus* (*Mammalia*). *Вестник зоологии*, **29** (5–6): 49–58.
- [Zagorodniuk, I. V., O. O. Fedorchenko. 1995. Allopatric species among rodent group *Spermophilus suslicus* (*Mammalia*). *Vestnik zoologii*, **29** (5–6): 49–58. (In Russian)]
- Загороднюк, И. В. 1999. Степове фауністичне ядро Східної Європи: його структура та перспективи збереження. *До-*

- повіді НАН України, № 5: 203–210.
[Zagorodniuk, I. V. 1999. Steppe fauna core of Eastern Europe: its structure and prospects of protection. *Reports of the NAS of Ukraine*, No. 5: 203–210. (In Ukrainian)]
- Загороднюк, І., Кондратенко, О. 1999. Аловиди «бернських» видів гризунів. *В кн.*: Загороднюк, І. В. (ред.). *Ссавці України під охороною Бернської конвенції*. Київ, 192–197. (Серія: Праці Теріологічної Школи; вип. 2).
[Zagorodniuk, I., O. Kondratenko. 1999. Allospecies of the “Bern” species of rodents. *In*: Zagorodniuk I. (ed.). *Mammals of Ukraine, Protected by the Bern Convention*. Kyiv, 192–197. (Series: Proceedings of the Theriological School; Vol. 2). (In Ukrainian)]
- Загороднюк, І. В., О. В. Кондратенко. 2000. Sicista severzovi та близькі до неї форми гризунів в Україні: цитогенетичний та біогеографічний аналіз. *Зоологічне дослідження в Україні. Частина 1*: 101–107. (Вестник зоології; Отд. випуск № 14).
[Zagorodniuk, I. V., O. V. Kondratenko. 2000. Sicista severzovi and its relatives in rodent fauna of Ukraine: cytogenetic and biogeographical analysis. *Zoological Research in Ukraine. Part 1*: 101–107. (Vestnik zoologii; Supplement 14). (In Ukrainian)]
- Загороднюк, І. В. 2001. Вид в біології як неперервна система. *Феномен співіснування двох парадигм: креаціонізму та еволюційного вчення*. За ред. І. Г. Смельянова. НВП «Вирій», Київ, 153–181.
[Zagorodniuk, I. V. 2001. Species in biology as continuous system. *In*: Emelyanov, I. (ed.). *Phenomenon of Coexistence of Two Paradigms Creationism and Evolutionary Concept*. NVP Vyrij Press, Kyiv, 153–181. (In Ukrainian)]
- Загороднюк, І. В. 2002. Транзитивні таксономічні системи та їх структура у сусликах (Spermophilus). *Доповіді НАН України*, № 9: 185–191.
[Zagorodniuk, I. V. 2002. Transitive taxonomic systems and their pattern in susliks (Spermophilus). *Reports of the National Academy of Sciences of Ukraine*, No. 9: 185–191. (In Russian)]
- Загороднюк, І. 2004. Рівні морфологічної диференціації близьких видів звірів та поняття гіатусу. *Вісник Львівського університету. Серія біологічна*, **38**: 21–42.
[Zagorodniuk, I. 2004. Levels of morphological differentiation in closed species of mammals and the concept of hiatus. *Visnyk of the Lviv University. Series Biology*, **38**: 21–42. (In Ukrainian)]
- Загороднюк, І. 2005. Біогеографія криптичних видів ссавців Східної Європи. *Науковий вісник Ужгородського університету. Серія Біологія*, **17**: 5–27.
[Zagorodniuk, I. 2005. Biogeography of mammals' cryptic species in the Eastern Europe. *Scientific Bulletin of the Uzhgorod University. Series Biology*, **17**: 5–27. (In Ukrainian)]
- Загороднюк, І. 2007 а. Конфлікт через збіг ніш у видів-двійників: оцінка за сталою Хатчінсона. *Науковий вісник Ужгородського університету. Серія Біологія*, **20**: 5–13.
[Zagorodniuk, I. 2007. Conflict through coincidence of niches in sibling species: estimation using Hutchinson ratio. *Scientific Bulletin of the Uzhgorod University. Series Biology*, **20**: 5–13. (In Ukrainian)]
- Загороднюк, І. 2007 б. Аловиди гризунів групи Sicista «betulina»: просторові взаємини з огляду на концепцію лімітувальної схожості. *Вісник Дніпропетровського університету. Серія: Біологія, Екологія*, **15** (1): 45–53.
[Zagorodniuk, I. 2007. Allospecies of rodent group Sicista «betulina»: spatial relationships from the viewpoint of limiting similarity concept. *Visnyk of the Dnipropetrovsk University. Series Biology, Ecology*, **15** (1): 45–53. (In Ukrainian)]
- Загороднюк, І. 2008. Різноманіття ссавців та видове багатство гільдій. *Науковий вісник Ужгородського університету. Серія Біологія*, **24**: 11–23.
[Zagorodniuk, I. 2008. Mammal diversity and species richness of guilds. *Scientific Bulletin of Uzhgorod University. Series Biology*, **24**: 11–23. (In Ukrainian)]
- Загороднюк, І., М. Коробченко 2008. Раритетна теріофауна східної України: її склад і поширення рідкісних видів. *Раритетна теріофауна та її охорона*. Луганськ, 107–156. (Праці Теріологічної Школи; Вип. 9).
[Zagorodniuk, I., M. Korobchenko. 2008. Rare fauna of eastern Ukraine: composition and distribution of rare species. *In*: *Rarity Mammal Fauna and Its Protection*. Luhansk, 107–156. (Series: Proceedings of the Theriological School; Vol. 9). (In Ukrainian)]
- Загороднюк, І., І. Смельянов. 2008. Криптичне різноманіття ссавців у Східній Європі як відзеркалення багатоманітності проявів виду. *Науковий вісник Ужгородського університету. Серія Біологія*, **22**: 166–178.
[Zagorodniuk, I., I. Emelyanov. 2008. Cryptic diversity of mammals in Eastern Europe as reflection of variety of species phenomena. *Scientific Bulletin of the Uzhgorod University. Series Biology*, **22**: 166–178. (In Ukrainian)]
- Загороднюк, І. В. 2009. Таксономія і номенклатура немисовидних гризунів фауни України. *Збірник праць Зоологічного музею*, **40**: 147–185.
[Zagorodniuk, I. V. 2009. Taxonomy and nomenclature of the non-Muroidea rodents of Ukraine. *Proceedings of Zoological Museum*, **40**: 147–185. (In Ukrainian)]
- Загороднюк, І. 2011. Міжвидова гібридизація і фактори її формування на прикладі теріофауни Східної Європи. *Studia Biologica*, **5** (2): 173–210.
[Zagorodniuk, I. 2011. Interspecies hybridization and factors of its formation in the East-European mammalian fauna. *Studia Biologica*, **5** (2): 173–210. (In Ukrainian)]
- Загороднюк, І. 2012. Дослідження остеологічних зразків ссавців: ключові крадіометричні ознаки. *Праці Теріологічної Школи*, **11**: 16–32.
[Zagorodniuk, I. 2012. Study of osteological samples of mammals: key craniometric characters. *Proceedings of the Theriological School*, **11**: 16–32. (In Ukrainian)]
- Загороднюк, І. В., І. Г. Смельянов. 2012. Таксономія і номенклатура ссавців України. *Вісник Національного науково-природничого музею*, **10**: 5–30.
[Zagorodniuk, I. V., I. G. Emelianov. 2012. Taxonomy and nomenclature of mammals of Ukraine. *Proceedings of the National Museum of Natural History*, **10**: 5–30. (In Ukrainian)]
- Загороднюк, І., М. Коробченко. 2014. *Раритетна фауна Луганщини: хребетні першочергової уваги*. Вид-во ШИКО, Луганськ, 1–220. ISBN 978-966-492-282-8.
[Zagorodniuk, I., M. Korobchenko. 2014. *Rare Fauna of Luhansk Region: Vertebrates of Priority Attention*. SHYKO Press, Luhansk, 1–220. (In Ukrainian)]
- Загороднюк, І. 2018. Близькі види кажанів у фауні України: відмінності та місце в структурі угруповань. *Theriologia Ukrainica*, **16**: 51–76.
[Zagorodniuk, I. 2018. Close bat species in the Ukrainian fauna: differences and position in the structure of communities. *Theriologia Ukrainica*, **16**: 51–76. (In Ukrainian)]
- Затушевський, А. Т., І. В. Шидловський, О. С. Закала, І. В. [та ін.]. 2010. *Каталог колекції ссавців Зоологічного музею Львівського нац. університету імені Івана Франка*. Вид. центр ЛНУ ім. І. Франка, Львів, 1–442.
[Zatushevskyy, A. T., I. V. Shydlovskyy, O. S. Zakala, I. V. [et al.]. 2010. *Catalogue of the Mammals Collection of the Zoological Museum of Ivan Franko National University of Lviv*. Publishing Center of the Ivan Franko National University of Lviv, Lviv, 1–442. (In Ukrainian)]
- Кириченко В. Е. 2012. Современное распространение степной мышовки (Sicista loriger) в Николаевской области. *Теріофауна заповідних територій та збереження ссав-*

- ців. Гола Пристань, 23. (Novitates Theriologicae. Pars 8). [Kirichenko, V. E. 2012. The modern distribution of the steppe birch mouse (*Sicista loriger*) in the Mykolaiv region. *Theriofauna of Protected Areas and Mammal Protection*. Hola Prystan, 23. (Novitates Theriologicae; Pars 8). (In Ukrainian)]
- Корнєєв, О. П. 1965. *Визначник звірів УРСР. Видання друге*. Радянська школа, Київ, 1–236.
[Korneev, O. P. 1965. *Key to Mammals of USSR. Second Edition*. Soviet School Press, Kyiv, 1–236. (In Ukrainian)]
- Коробченко, М., І. Загороднюк. 2009. Таксономія та рівні диференціації сліпаків (Spalacidae) фауни України і суміжних країн. *Науковий вісник Ужгородського університету. Серія Біологія*, **26**: 13–26.
[Korobchenko, M., I. Zagorodniuk. 2009. Taxonomy and levels of differentiation in mole-rats (Spalacidae) of the fauna of Ukraine and adjacent countries. *Scientific Bulletin of the Uzhgorod Univ. Series Biology*, **26**: 13–26. (In Ukrainian)]
- Коробченко, М. 2012. Мінливість та діагностична значимість краніальних ознак *Spalax microphthalmus*: порівняння з іншими видами Spalacidae зі Східної Європи. *Праці Теріологічної Школи*, **11**: 63–70.
[Korobchenko, M. 2012. Variability and diagnostic value of cranial characters of *Spalax microphthalmus*: comparison with another Spalacidae species from Eastern Europe. *Proceedings of the Theriological School*, **11**: 63–70. (In Ukrainian)]
- Майр, Э. 1947. *Систематика и происхождение видов*. Изд-во иностр. лит-ры, Москва, 1–504.
[Mayr, E. 1947. *Systematics and Origin of Species*. Foreign Literature Press, Moskva, 1–504. (In Russian)]
- Межжерін, С. В., О. І. Лашкова. 2013. *Ссавці України (довідник-визначник)*. Наукова думка, Київ, 1–358.
[Mezhzherin, S. V., O. I. Lashkova. 2013. *The Mammals of Ukraine (Reference-Guide Book)*. Naukova Dumka, Kyiv, 1–358. (In Ukrainian)]
- Мерзлікін, І. 2014. Еколого-фауністичні дослідження ссавців природного заповідника «Михайлівська цілина» (Сумська область). *Праці Теріологічної школи*, **12**: 26–37.
[Merzlikin, I. 2014. Ecological and faunal research of mammals in the natural reserve «Mykhailivska Tsilyna» (Sumy Region). *Proceedings of the Theriological School*, **12**: 26–37. (In Ukrainian)]
- Мигулін, А. А. 1927. Крапчатые суслики Украины. *Труды Харьк. общества испыт. природы*, **50** (2): 45–48.
[Myhulin, O. O. 1927. Speckled susliks of Ukraine. *Proceedings of the Kharkov Society of Naturalists*, **50** (2): 45–48. (In Russian)]
- Мигулін, О. О. 1938. *Звірі УРСР (матеріали до фауни)*. Вид-во АН УРСР, Київ, 1–426.
[Myhulin, O. O. 1938. *Mammals of the Ukrainian RSR (Materials to Fauna)*. AS Ukr. SSR, Kyiv, 1–426. (In Ukrainian)]
- Модін, Г. В. 1956. Замітки про вухатого їжака і лісову мишівку в Стрілецькому степу. *Збірник праць Зоологічного музею*, **27**: 154–159.
[Modin, G. V. 1956. Notes on the long-eared hedgehog and the forest birch mouse in the Streletsky steppe. *Proceedings of the Zoological Museum*, **27**: 154–159. (In Ukrainian)]
- Огнев, С. И. 1940. Систематические соотношения и проблема взаимного родства различных форм слепышей. *Бюллетень МОИП*, **49** (2): 33–41.
[Ognev, S. I. 1940. Systematic relations and the problem of the mutual relationship of various forms of mole rats. *Bulletin of MOIP*, **49** (2): 33–41. (In Russian)]
- Огнев, С. И. 1947. Семейство Spalacidae — слепыши. *Огнев, С. И. Звери СССР и прилежащих стран. Том 5*. Изд-во АН СССР, Москва, Ленинград, 558–641.
[Ognev, S. I. 1947. Family Spalacidae — mole-rats. In: *Ognev, S. I. Mammals of USSR and adjacent countries. Vol. 5*. Acad. Sci. USSR Press, Moskva, 558–641. (In Russian)]
- Павлинов, И. Я., А. А. Лисовский (ред.). 2012. *Млекопитающие России: систематико-географический справочник*. Тов-во научных изданий КМК, Москва, 1–604. (Сборник трудов Зоол. музея МГУ; Том 52) <https://bit.ly/2WcFJIV>
[Pavlinov, I. Ya., A. A. Lisovsky (eds). 2012. *The Mammals of Russia: A Taxonomic and Geographic Reference*. KMK Scientific Press, Moscow, 1–604. (Archives of Zool. Mus. of Moscow Univ.; Vol. 52) (In Russian)]
- Підоплічка, І. Г. 1932. Аналізи погадок за 1925–1932 рр. *Матеріали до порайонового вивчення дрібних звірів та птахів, що ними живляться*. Вип. 1. Вид-во Комісії природничо-географічного краєзнавства, Київ, 5–76.
[Pidoplichka, I. G. 1932. Analysis of pellets in 1925–1932 years. *Materials to By-District Study of Small Mammals and Birds Fed on Them. Issue 1*. Commission Natural Geographical Local History, Kyiv, 5–76. (In Ukrainian)]
- Попов, Б. М. 1936. Мамологічні замітки. Про нові місця знахідок лісової мишівки в Україні. *Збірник праць Зоологічного музею АН УРСР*, **21**: 193–196.
[Popov, B. M. 1936. Mammological notes. About new sites of findings of the forest birch mouse in Ukraine. *Proceedings of the Zoological Museum, AS of Ukr. SSR*, **21**: 193–196. (In Ukrainian)]
- Попова, Л. В. 2007. Еволюція плейстоценових представників номінативного підроду роду *Spermophilus* і палеогеографічні події. В кн.: Гожик, П. Ф. (ред.). *Палеонтологічні дослідження в Україні*: Зб. наук. пр.; ІГН НАНУ. Нора-Прінт, Київ, 367–372.
[Popova, L. V. 2007. The evolution of the Pleistocene representatives of the *Spermophilus* nominative subgenus and the paleogeographical events. In: *Gozhyk, P. F. (ed.). Paleontological Studies in Ukraine*. Inst. Geol. Sci., NAS of Ukraine. Kyiv, 367–372. (In Ukrainian)]
- Пузанов, И. И. 1958. О некоторых закономерностях распределения систематических признаков крапчатого суслика. *Проблемы зоогеографии суши*. Изд-во Львовск. ун-та, Львов, 203–209.
[Puzanov, I. I. 1958. About some regularities of distribution of systematic signs of speckled suslik. *Problems of Land Zoogeography*. Publishing in Lviv University, Lviv, 203–209. (In Russian)]
- Рековец, Л. И. 1979. К систематическому положению сусликов из верхнеплейстоценовых отложений Украины. *Вестник зоологии*, № 1: 35–41.
[Rekovets, L. I. 1979. On the systematic position of the susliks from the Upper Pleistocene deposits of Ukraine. *Vestnik zoologii*, No. 1: 35–41. (In Russian)]
- Решетник, С. Г. 1939. До систематики і географічного поширення сліпаків (Spalacidae) в УРСР. *Збірник праць Зоологічного музею*, **23**: 3–21.
[Reshetnyk, E. 1939. To the systematics and geographic distribution of mole-rats (Spalacidae) in the Ukrainian RSR. *Proceedings of the Zool. Museum*, **23**: 3–21. (In Ukrainian)]
- Решетник, Е. Г. 1941. Матеріали до вивчення систематики, географічного поширення та екології сліпаків (Spalacidae) УРСР. *Збірник праць Зоологічного музею*, **24**: 23–95.
[Reshetnyk, E. 1941. Materials to study of systematics, geographic distribution and ecology of mole rats (Spalacidae) in the Ukrainian RSR. *Proceedings of the Zoological Museum*, **24**: 23–95. (In Ukrainian)]
- Решетник, Е. Г. 1946. О новых подвидах крапчатого суслика *Citellus suslica volhynensis* subsp. nov. и *Citellus suslica ognevi* subsp. nov. *Бюллетень Московского общества испытателей природы. Отделение биологии*, **51** (6): 25–28.
[Reshetnyk, E. G. 1946. On new subspecies of speckled suslik *Citellus suslica volhynensis* subsp. nov. and *Citellus suslica ognevi* subsp. nov. *Bulletin of the Moscow Society of Naturalists. Biological Section*, **51** (6): 25–28. (In Russian)]
- Селюніна, З. В. 2008. Мишівка степова, *Sicista subtilis* Pallas, в Україні. *Знахідки тварин Червоної книги України*. За ред. Г. Фесенко. Ін-т зоол. НАНУ, Київ, 325–328.
[Selyunina, Z. V. 2008. Steppe birch mouse, *Sicista subtilis*

- Pallas, in Ukraine. In: Fesenko, H. (ed.). *Registrations of Animals under Red Data Book of Ukraine*. Inst. zool. NAS of Ukraine, Kyiv, 407–410. (In Ukrainian)]
- Соколов, В. Е., М. И. Баскевич, Ю. М. Ковальская. 1986. Изменчивость кариотипа степной мышовки (*Sicista subtilis* Pallas) и обоснование видовой самостоятельности *S. severtzovi*. *Зоологический журнал*, **65** (11): 1684–1692. [Sokolov, V. E., M. I. Baskevich, Yu. M. Kovalska. 1986. Variation in karyotype of the steppe birch mice (*Sicista subtilis* Pallas) and grounds for species status of *S. severtzovi*. *Zoologicheskii zhurnal*, **65** (11): 1684–1692. (In Russian)]
- Соколов В. Е., М. И. Баскевич, Ю. М. Ковальская. 1989. О видовой самостоятельности мышовки Штранда (Rodentia: Dipodidae). *Зоологический журнал*, **68** (10): 95–106. [Sokolov, V. E., M. I. Baskevich, Yu. M. Kovalska. 1989. About species independence of the Strand birch mouse (Rodentia: Dipodidae). *Zoologicheskii zhurnal*, **68** (10): 95–106. (In Russian)]
- Сокур, І. Т. 1960. *Ссавці фауни України та їх господарське значення*. Держзучпедвид., Київ, 1–211. [Sokur, I. T. 1960. *Mammals in Fauna of Ukraine and Their Economic Value*. Derzhuchpedvyd, Kyiv, 1–211. (In Ukrainian)]
- Старобогатов, Я. И. 1977. О соотношении биологической и типологической концепций вида. *Журнал общей биологии*, **38** (2): 157–166. [Starobogatov, Ya. I. 1977. On the relation between biological and typological concepts of a species. *Zhurnal Obshchei Biologii*, **38** (2): 157–166. (In Russian)]
- Татаринів, К. А. 1956. *Звірі західних областей України*. Вид-во АН УРСР, Київ, 1–188. [Tatarinov, K. A. 1956. *Animals of Western Regions of Ukraine*. Acad. Sci. Ukr. SSR, Kyiv, 1–188. (In Ukrainian)]
- Топачевский, В. А. 1969. *Слепышовые (Spalacidae)*. Наука, Ленинград, 1–248. (Серія: Фауна СССР. Том 3. Млекопитающие. Вып. 3). [Topachevsky, V. A. 1969. *Mole Rats (Spalacidae)*. Nauka, Leningrad, 1–248. (Series: Fauna of USSR. Vol. 3. Mammals. Is. 3). (In Ukrainian)]
- Філіпчук, Н. С., О. І. Лашкова, О. М. Палюх. 2005. Краниологічні особливості алопатричних видів гризунів групи *Spermophilus suslicus*. *Науковий часопис Нац. пед. унів. ім. М. Драгоманова. Серія 20: Біологія*, 1: 70–81. [Filipchuk, N. S., O. I. Lashkova, O. M. Palyukh. 2005. Cranio-logical features of allopatric rodent species of the group *Spermophilus suslicus*. *Scientific Journal of M. Dragomanov Nat. Ped. Univ. Series 20: Biology*, 1: 70–81. (In Ukrainian)]
- Цвирка, М. В., В. П. Кораблев. 2014. К вопросу о хромосомном видообразовании на примере малого (*Spermophilus pygmaeus* (Pallas 1778)) и горного кавказского (*Spermophilus musicus* (Ménétries 1832)) сусликов (Rodentia, Sciuridae). *Зоологический журнал*, **93** (7): 917–925. [Tsvirka, M. V., V. P. Korablev. 2014. A case of chromosomal speciation in little suslik (*Spermophilus pygmaeus*) and Caucasian mountain suslik (*Spermophilus musicus*, Rodentia, Sciuridae). *Zoologicheskii Zhurnal*, **93** (7): 917–925. (In Russian)]
- Цемш, І. О. 1941. До питання про значення Дніпра як зоогеографічної межі. *Труди Зоологічного музею. Київський держ. ун-т ім. Т. Г. Шевченка*, **1** (1939): 307–311. [Tsemsh, I. O. 1941. To the question about significance of Dnipro river as zoogeographical border. *Acta Musei Zoologici. Kyiv State University*, **1** (1939): 307–311. (In Ukrainian)]
- Шарлемань, М. 1920. *Звірі України. Короткий порадник до визначання, збирання і спостереження ссавців (Mammalia) України*. Вукоопспілка, Київ, 1–83. [Charlemagne, M. 1920. *Mammals of Ukraine. Short Guide to the Determination, Collection and Observation of Mammals (Mammalia) of Ukraine*. Vukoospilka, Kyiv, 1–83. (In Ukrainian)]
- Шарлемань, М. 1927. Ссавці. — Плазуни. — Земноводдяні. В кн.: Шарлемань, М., К. Татарко. *Назви хребетних тварин*. Державне вид-во України, Київ, 9–67. (Серія: Словник зоологічної номенклатури. Частина 2). [Charlemagne, M. 1927. Mammals. — Reptiles — Amphibians. In: Charlemagne, M., K. Tatarko. *Names of Vertebrate Animals*. State Publishing House of Ukraine, Kyiv, 9–67. (Series: Dictionary of Zoological Nomenclature, Part 2). (In Ukrainian)]
- Шевченко, Л. С., С. І. Золотухина. 2005. *Млекопитающие. Выпуск 2. Насекомоядные, Рукокрылые, Зайцеобразные, Грызуны*. Зоомузей ННПМ НАН Украины, Киев, 1–238. [Shevchenko, L. S., S. I. Zolotukhina. 2005. *Mammals. Issue 2. Insectivores, Bats, Lagomorphs, Rodents*. Zoological Museum, NMNH of Ukraine. Kyiv, 1–238. (In Russian)]
- Chaworth-Musters, J. L. 1934. A note on the nomenclature of the species of the “subtilis” group of the genus *Sicista*. *Annals and Magazine of Natural History*, **14** (83): 554–556.
- Cserkesz, T., Z. Aczel-Fridrich, Z. Hegyeli, [et al.]. 2015. Rediscovery of the Hungarian birch mouse (*Sicista subtilis* trizona) in Transylvania (Romania) with molecular characterization of its phylogenetic affinities. *Mammalia*, **79** (2): 215–224.
- Korobchenko, M., Zagorodniuk, I. 2016. Mole-rat from Khor-tytsia in the light of morphological and geographical relations between Spalax zemni and *S. microphthalmus*. *Proceedings of the Theriological School*, **14**: 84–94.
- Kovalskaya, Y. M., V. Aniskin, P. Bogomolov [et al.]. 2011. Karyotype reorganisation in the subtilis group of birch mice (Rodentia, Dipodidae, Sicista): unexpected taxonomic diversity within a limited distribution. *Cytogenetic and genome research*, **132**: 271–288.
- Miljutin, A. 1997. *Ecomorphology of the Baltic rodents*. Estonian Academy Publishers. Tallinn, 1–111. (Series: Folia Theriologica Estonica).
- Miller, G. 1912. *Catalogue of the Mammals of Western Europe (Europe Exclusive of Russia) in the Collections of the British Museum*. Brit. Mus. (Nat. Hist.), London, 1–1019.
- Lebedev, V., N. Poplavskaya, A. Bannikova, [et al.]. 2019. Genetic variation in the *Sicista subtilis* (Pallas, 1773) species group (Rodentia, Sminthidae), as compared to karyotype differentiation. *Mammalia*, download date: 8/19/19. Cambridge University Library.
- Popova, L. 2016. Occlusal pattern of cheek teeth in extant *Spermophilus*: A new approach to the identification of species. *Journal of morphology*, **277** (6): 814–825.
- Popova, L. V., L. C. Maul, I. V. Zagorodniuk, [et al.]. 2019. “Good fences make good neighbours”. Concepts and records of range dynamics of ground squirrels and geographical barriers in the Pleistocene of the Circum-Black Sea area. *Quaternary International*, **509**: 103–120.
- Sinitsa, M. V., N. V. Pogodina. 2019. The evolution of early *Spermophilus* in eastern Europe and the antiquity of the Old World ground squirrels. *Acta Palaeontologica Polonica*, **64** (3): 643–667.
- Wilson, D. E., D.-A. Reeder (eds). 2005. *Mammal Species of the World: a Taxonomic and Geographic Reference (Third edition)*. Johns Hopkins Univ. Press, Baltimore, 1–2142.
- Zagorodniuk, I. 2014. Changes in taxonomic diversity of Ukrainian mammals for the last three centuries: extinct, phantom, and alien species. *Proceedings of the Theriological School*, **12**: 3–16.
- Zagorodniuk, I., Korobchenko, M., Kirichenko, V. 2017. Mole-rats *Nannospalax leucodon* and *Spalax zemni* in Ukraine: identification criteria and border between their ranges. *Proceedings of the Theriological School*, **15**: 97–104.