

УДК 599.323.3

І. В. Загороднюк

Луганський національний педагогічний університет

**АЛОВИДИ ГРИЗУНІВ ГРУПИ *SICISTA* «*BETULINA*»:
ПРОСТОРОВІ ВЗАЄМИНИ З ОГЛЯДУ НА КОНЦЕПЦІЮ
ЛІМІТУВАЛЬНОЇ СХОЖОСТІ**

Досліджено просторові взаємини «малих» видів групи *Sicista betulina* на території Східної Європи. Показано, що ці види характеризуються ареалами, які не перекриваються. Нові знахідки підтверджують думку про суцільний ареал *S. strandi* від Східноруської височини до Передкавказзя. Межа між видами проходить вододілом між Окським та Донським басейнами. Показано відповідність парapatрії до низького рівня екоморфологічної диференціації видів. Хатчинсонівське відношення для всього комплексу краніометричних ознак аловидів складає лише 1,03 з максимумом 1,13. За екстер'єрними ознаками в симпатричних парах $HR = 1,37$. Загалом у групі «малих» видів *Sicista* широка симпатрія має місце лише у цитогенетично найбільш диференційованих формах, які замикають коло *strandi-betulina-subtilis-severtzovi*. Усі дані свідчать про збіг рівнів екоморфологічної та цитогенетичної диференціації дослідженої групи ссавців.

Spatial relationships of "small" species from the group *Sicista betulina* in the territory of Eastern Europe are investigated. It is shown, that species have ranges of distribution which are not overlapped. New findings support continuous range of *S. strandi* from East-Russian Highland to Northern Caucasus, and border between two species pass through watershed of the Oka basin and the Don basin. Correspondence of parapatry to lower level of ecomorphological differentiation of species is shown: Hutchinsonian ratio for craniometrical characters of allospecies reach just 1,03 (with maximum 1,13). For exterior characters, HR in sympatric pairs reach value 1,37. As a whole, wide sympatry among "small" species of *Sicista* occurs just in cytogenetically most different forms, that close the loop *strandi-betulina-subtilis-severtzovi*. All the data confirm a concordance of biogeographical, ecomorphological and cytogenetical levels of differentiation in studied mammal group.

Вступ

Протягом останньої чверті XX століття погляди на склад теріофауни Східної Європи зазнали суттєвих змін, що значною мірою торкнулося різних груп ссавців [8; 20]. Проте особливо значні зміни відбулися в родині мишівок (Sminthidae), більшість колишніх видів якої наразі визнають за надвиди, що представлені цитогенетично диференційованими расами ймовірно видового рангу [20]. Кожний із представлених у фауні Європи надвидів цієї родини включає по дві хромосомні раси [37], які нещодавно описано як окремі види.

Такі описи нових видів стосувалися суміжних територій Росії [28; 29], проте останнім часом ці «малі» види виявлено автором на території України [10; 39]. У наявних зведеннях щодо фауни України [16; 17; 24; 30] надвид розглядають як таксономічно однорідний. У давній літературі лісових мишівок згадують як *S. montana* Mehely, 1913 [18] або розглядають у складі виду *S. nordmanni* Keys. et Blas. [21; 31], тобто в межах одного політипного виду, що робить неможливим порівняння сучасних і давніших поглядів на таксономічне різноманіття та екологічні особливості цієї групи ссавців.

Наразі для території України докладно описано тільки групу *Sicista subtilis* (s. l.), що включає новий для нашої фауни вид *S. severtzovi* [10]. Метою цієї праці став опис відомих знахідок лісової мишівки у колишньому широкому розумінні цього виду (*Sicista betulina* s. l.), з диференціацією знахідок на *S. betulina* (Pallas, 1779) та *S. strandi* Formosov, 1931. Наявність останнього припускається [9] на основі праці

Г. Модіна [19] щодо «лісових мишівок» зі Стрільцівського степу. Значний інтерес становить аналіз просторових взаємин цього виду з іншими видами мишівок з огляду на концепцію лімітуючої схожості [5; 6; 35], за якою симпатрія близьких видів можлива лише при певному рівні відмінностей.

Матеріал і методи досліджень

Види групи «лісових мишівок» (*Sicista* ex gr. *betulina*) добре розрізняються за каріотипами: у власне лісової мишівки (*S. betulina* s. str.) диплоїдний набір представлений 32 хромосомами, у каріотипі *S. strandi* Formosov, 1931 – 44 хромосоми [29]. Каріотипи мишівок із Провальського та Стрільцівського степу (вивчено по одному екземпляру з кожного пункту) досліджено за методикою повітряно-сухих препаратів у модифікації, описаній автором раніше [10].

Обидві особини ідентифіковані як 44-хромосомний вид, *S. strandi* (каріотип – рис. 1): хромосоми за своєю морфологією переважно акроцентричні, лише 4 пари (8 хромосом) виявилися двоплічними. На основі цих даних і даних літератури проведено реконструкцію ареалів обох видів у Східній Європі, порівняно біогеографічні особливості усіх європейських видів роду *Sicista*, описаних до цього часу. Опрацьовано також колекційні фонди Національного науково-природничого музею (ННПМ), що дозволило провести порівняння екоморфологічних ознак видів.

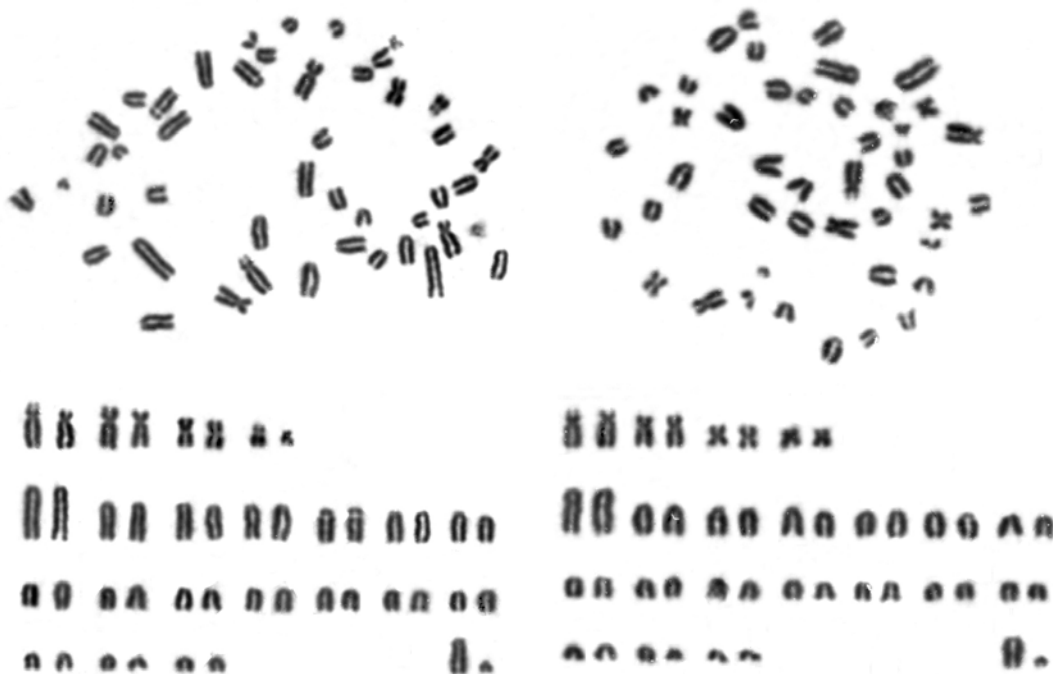


Рис. 1. Хромосоми самців 44-хромосомних мишівок (*Sicista strandi*) зі Стрільцівського степу (ліворуч) та Провальського степу (праворуч). У верхньому ряду – метафазні платівки

Поширення видів за цитогенетичними даними

Уперше два види описані як хромосомні форми «А» ($2n = 32$) та «Б» ($2n = 44$), що відповідають сучасним уявленням про обсяг *Sicista betulina* (s. str.) та *Sicista strandi*, відповідно [26; 37]. З урахуванням представлених у цій праці даних, на разі в

межах регіону, що тут розглядається, відомо 16 місцезнаходжень мишівок із відомими каріотипами. Дані щодо поширення обох видів показано на рис. 2.

Знахідки *Sicista strandi* ($2n = 44$). Вид описано лише у 1989 році [29]; за каріотипом він не відрізняється від алтайської мишівки *S. pseudonapaea* [3; 4]. Загалом цей вид відомий лише з 6 місцезнаходжень на території України (заповідники Луганщини) та Російської Федерації. Відомий ареал цього виду представлений двома сегментами, які, правдоподібно, є частинами суцільного ареалу.

Північний сегмент: (s1) – Курська обл., Центрально-Чорноземний заповідник ([27]: $n = 2$, [29]: $n = 8$); (s2) – Саратовська обл., правобережжя Волги, р. Чардим ([2; 3]: $n = 1$); (s3) – Луганська обл., Міловський р-н, заповідник «Стрільцівський степ» (ця робота: $n = 1$); (s4) – Луганська обл., Свердловський р-н, заповідник «Провальський степ» (ця робота: $n = 1$). Окрім того, О. Скоков [25] відмічає «лісову» мишівку для Придінцівської заплави, що варто відносити до цієї ж форми, тобто *S. strandi*. Південний сегмент: (s5) – Ставропольський край, с. Сергіївка ([27]: $n = 1$, [3]: $n = 3$); (s6) – Кабардино-Балкарія, уроч. Хаймаші, 1400 м ([29]: $n = 11$); (s7) – Кабардино-Балкарія, с. Безенгі у верхів'ях р. Черек, 2200 м ([29]: $n = 11$); (s8) – Аланія (Північна Осетія), окол. с. Тарське, р. Камбилівка, 1250 м ([29]: $n = 5$).

Знахідки *Sicista betulina* ($2n = 32$). Ця хромосомна форма лісової мишівки ідентифікована у Європі з двох пунктів у межах України та у п'яти місцезнаходженнях суміжних країн. В Україні цю форму визначено при вивченні мишівок із Карпат і Центрального Полісся, поза Україною вид відомий із різних частин європейської тайги, від Біловежі до Верхньої Волги (рис. 2).

Україна: (b1) – Івано-Франківська обл., г. Говерла, пол. Пожижевська (уточн. за [22]), Карпатський НПП ([1; 3; 29]: $n = 6$), (b2) – Київська обл., Чорнобильська зона ([33]: $n = 1$). Польща: (b3) – Біловезька Пуща ([38]: $n = 1$). Російська Федерація: (b4) – Новгородська обл., р. Валдайка ([3; 29]: $n = 4$); (b5) – Московська обл., окол. Звенигорода ([3]: $n = 3$); (b6) – Московська обл. ([29]: $n = 11$); (b7) – Костромська обл. ([29]: $n = 1$); (b8) – Рязанська обл. ([29]: $n = 1$).

Порівняння видів

Ареали. Види виявилися парapatричними, тобто їх ареали зникаються, але не перекриваються (див. рис. 2). Відстань між найближчими цитогенетично датованими їх знахідками сягає декількох сот кілометрів, проте між реконструйованими межами їх ареалів вона фактично не перевищує декількох десятків кілометрів. У зоні найближчого контакту видових ареалів можна бачити, що межа між видами проходить по вододілу Середньоруської височини. У цьому сегменті ареалу «лісових мишівок» ареали «нових» видів можна описати басейнами річок: у випадку з *Sicista betulina* – північних (зокрема, Оки), у випадку з *Sicista strandi* – південних (зокрема, Дону). Можна припустити, що в обох видах ареали *de facto* не фрагментовані та являють собою області суцільного поширення.

Морфологічні відмінності. Загалом види вкрай подібні, надійні відмінності виявляються лише при аналізі мікроморфологічних ознак (зокрема, форми *glans penis*) або пропорцій черепа. Останнім часом опубліковано порівняння *Sicista strandi* та *S. betulina* на основі великого набору краніологічних ознак, у тому числі краніометричних [3]. За даними цитованих авторів, відмінності між видами вкрай малі і діагностика можлива лише за дискримінантною функцією для 8 вимірів черепа. Ці дані запозичено для розрахунку Хатчинсонівського відношення (табл.), яке для симпатричних видів має становити понад $HR = 1,26$ – $1,28$ [5; 15; 34].

Як видно з результатів цього аналізу, середнє значення для всієї вибірки ознак (22 метричні ознаки) становить лише 1,03 при середньому значенні для п’яти провідних ознак $HR = 1,07$ (найбільше значення – $HR = 1,13$), тобто види мають удвічі менше значення за очікуване для пар, що здатні формувати зону симпатрії. У той же час, *S. strandi* мають виразні відмінності від симпатричних форм «степо-вих» мишівок (*S. severtzovi* і *S. subtilis*) навіть за екстер’єрними ознаками (рис. 3).

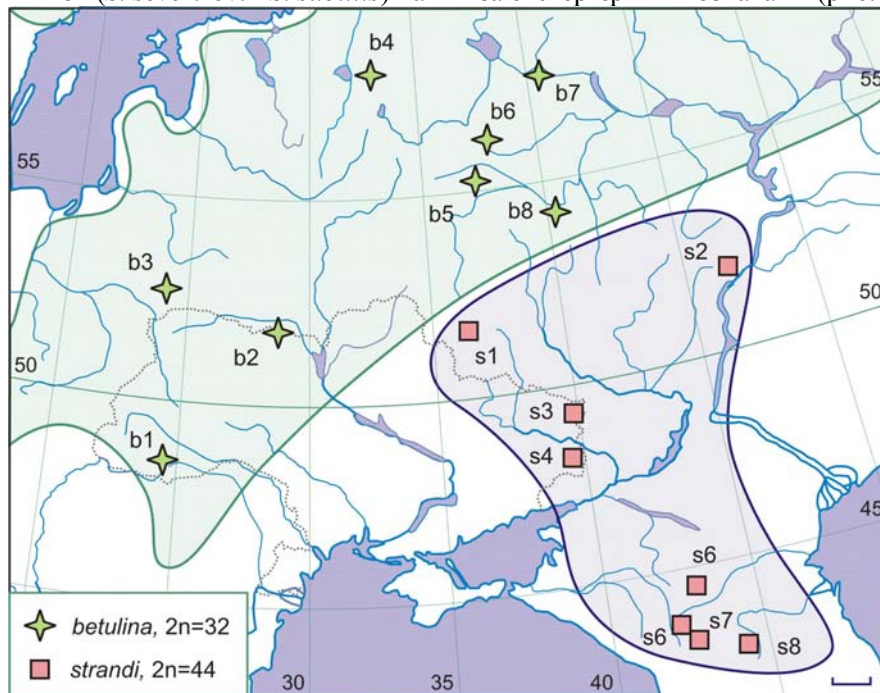


Рис. 2. Просторова диференціація «малих» видів групи *Sicista* “*betulina*” у Східній Європі за сумою всіх даних щодо хромосомних рас *Sicista* (за [13], з доповненнями)

Співвідношення ареалів і мінливості. Є певна подібність ареалів «малих» видів лісових мишівок до поширення інших двійникових пар ссавців [13]. Важливо зазначити, що мишівка лісова ($2n = 32$) поширена на всьому проміжку від Центральної Європи до Байкалу і має відносно «просунутий» каріотип із поліморфізмом однієї (другої) пари хромосом, натомість ареал мишівки донської ($2n = 44$) порівняно малий, а каріотип – найархаїчніший для роду *Sicista* загалом [29]. Той факт, що ареал більш архаїчного за каріотипом виду менший і південніший порівняно з ареалом *Sicista betulina* s. str. – аналогічний до закономірностей, описаних для інших груп гризунів, зокрема, нориць [7].

Таблиця 1

Найкращі значення Хатчинсонівського відношення (HR) за вимірами черепа у *Sicista strandi* та *S. betulina* (розрахунки за даними з [3])

Вимір	Пояснення виміру	<i>strand</i> ($n = 20$ екз.)	<i>betulina</i> ($n = 36$ екз.)	HR
<i>Hmand</i>	висота нижньої щелепи, перед кутніми	$2,479 \pm 0,041$	$2,189 \pm 0,023$	1,132
<i>Bbull</i>	ширина слухового барабана	$3,587 \pm 0,092$	$3,399 \pm 0,043$	1,055
<i>Bm1</i>	ширина першого кутнього зуба	$1,083 \pm 0,018$	$1,027 \pm 0,013$	1,055
<i>D2</i>	довжина нижньої діастеми	$2,710 \pm 0,048$	$2,846 \pm 0,027$	1,050
<i>Ha</i>	висота черепа перед кутніми зубами	$4,976 \pm 0,089$	$5,192 \pm 0,079$	1,043
Середнє	(всі 22 виміри черепа і зубів)	–	–	1,026

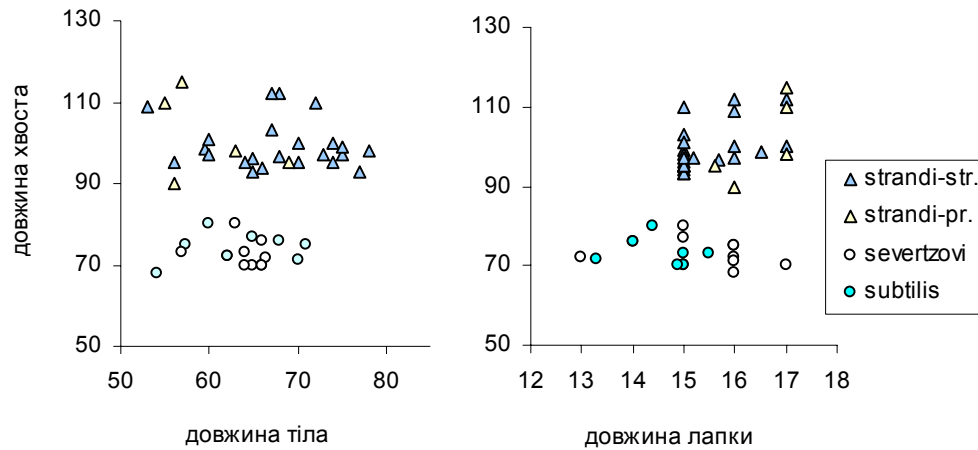


Рис. 3. Співвідношення вимірів тіла у симпатричних пар степових і лісових мишівок, відомих із заповідних територій Луганщини: *S. severtzovi* (Стрільцівський степ), *S. subtilis* (Провальський степ) та *S. strandi* (у обох заповідниках)

Симпатрія у східноєвропейських *Sicista*. Очевидно, що формування стійких угруповань можливе лише при певному рівні морфологічної диференціації. Приклад із мишівками свідчить, що види-двійники формують гільдії з симпатричних видів лише на рівні надвидів. У нашому випадку такими є:

- мишівка донська *Sicista strandi* (група “betulina”) і мишівка темна *S. severtzovi* (група “subtilis”) у варіанті угруповання Стрільцівського степу;
- мишівка донська *Sicista strandi* (група “betulina”) і мишівка степова *S. subtilis* (група “subtilis”) у варіанті угруповання Провальського степу.

Тобто, з усіх можливих комбінацій для наявних чотирьох видів роду *Sicista* маємо комбінування в одному угрупованні тільки тих видів, що представляють різні надвидові групи (групу «лісових» і групу «степових» мишівок). Важливо також відзначити, що за результатами обліків (табл. 2) у Стрільцівському та Провальському степу «степові» мишівки виявлені тільки у двох типах біотопів (косимий степ – 6, сухий байрак – 1 екз.), а «лісові» (власне тільки *Sicista strandi*) – у 7 біотопах, із максимум потрапляння у біотопі «чагарниковий степ» (9 екз. із 18 відловлених).

Обговорення

Очевидна відповідність усього комплексу отриманих даних до концепції лімітуючої схожості [32; 36]: двійникові комплекси мишівок – однозначно аловидові. Окрім цього, спостерігається відповідність до цієї моделі цитогенетичних і біогеографічних даних (рис. 4). Пояснення цього – висока узгодженість рівнів генетичної, біогеографічної та морфологічної диференціації близьких видів загалом, що з'ясовано нещодавно і для іншої групи двійників з нашої фауни, а саме нориць групи *Microtus «arvalis»* [14]. У цієї групи широка симпатрія також формується між крайніми елементами ряду (*levis* та *arvalis*), а цитогенетично найближча пара (*obscurus* – *arvalis*) є парапатричною.

У зоні симпатрії, яку формують *Sicista strandi* та *S. severtzovi* у Стрільцівському степу, а так само *S. strandi* та *S. subtilis* у Провальському степу (за результатами обліків, проведених спільно з О. Кондратенком), види вкрай рідкісні (у відловах сумарно лише 1,6 %), що означає незначну конкуренцію між ними ([11], табл. 2). Попри це, види чітко розходяться за біотопами і відмічені в різних типах пасток.

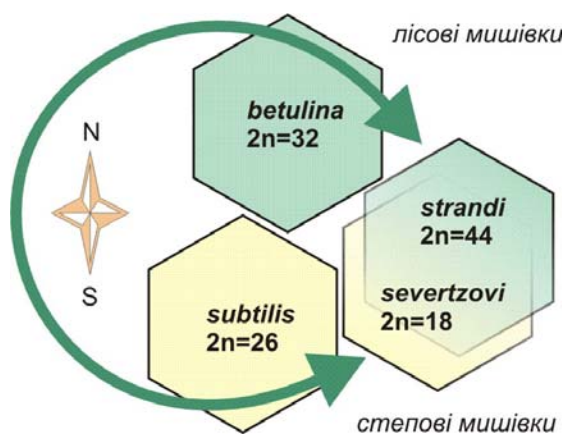


Рис. 4. Структура просторових взаємин європейських форм *Sicista*: видно, що всі «хромосомні» види в ряду від $2n = 18$ до $2n = 44$ є парапатричними, а широка симпатрія має місце тільки для пари найбільш генетично диференційованих форм

Таблиця 2

Розподіл мікромамалій (екз.) за біотопами у двох відділеннях Луганського заповідника на підставі обліків пастками Геро і канавками

Вид	Стрільцівський степ						Провальський степ							Разом
	KS	ChS	ZCh	BLS	SLU	ZL	AZS	KS	ChS	LS	BLS	BLV	VL	
<i>C. suaveolens</i>	–	–	–	–	–	–	3	–	–	–	–	–	–	3
<i>N. fodiens</i>	–	–	–	–	–	–	1	–	–	–	–	1	5	7
<i>S. minutus</i>	–	–	1	1	–	–	1	–	–	–	1	–	2	6
<i>S. araneus</i>	4	6	–	1	–	6	3	–	–	–	1	8	13	42
<i>D. nitedula</i>	–	–	–	11	–	1	1	–	–	–	5	3	2	23
<i>S. severtzovi</i>	1	–	–	1	–	–	–	–	–	–	–	–	–	2
<i>S. subtilis</i>	–	–	–	–	–	–	–	5	–	–	–	–	–	5
<i>S. strandi</i>	2	8	1	2	2	–	1	–	1	–	–	–	1	18
<i>M. minutus</i>	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	1	2	3
<i>M. musculus</i>	1	–	1	–	3	7	5	3	1	3	3	19	16	62
<i>S. tauricus</i>	–	–	3	10	1	–	1	1	–	1	80	82	50	229
<i>S. sylvaticus</i>	–	–	–	–	–	–	1	–	1	7	1	–	–	10
<i>S. uralensis</i>	2	21	70	174	18	33	9	30	3	38	60	53	102	613
<i>C. migratorius</i>	–	–	2	–	3	1	–	1	–	–	8	1	–	16
<i>M. glareolus</i>	1	–	8	37	–	8	–	–	–	–	–	–	–	54
<i>L. lagurus</i>	–	–	–	–	1	–	–	–	–	–	–	–	–	1
<i>T. subterraneus</i>	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	1	2	1	4
<i>M. levis</i>	18	41	13	4	15	11	11	194	25	–	1	9	21	363
Разом:	29	76	99	241	43	67	37	234	31	49	161	179	215	1461

Примітки: AZS – абсолютно заповідний степ, KS – регулярно косимий степ, ChS – чагарниковий степ, BLS – сухий байрачний ліс, BLV – вологий байрачний ліс, LS – лісосмуга, VL – волога лука; поділ біотопів і дані обліків у Проваллі подано за [11]

Зокрема, при обліках у Провальському степу *Sicista strandi* виявлені тільки в ловчих канавках ($n = 3$), а *S. subtilis* – тільки в пастках Геро ($n = 5$). У Стрільцівському степу маємо таку пропорцію: для *S. strandi* в канавках – 12 екз., у пастках Геро – 3 екз.; *S. severtzovi* у канавках та в пастках Геро – по 2 екз. Сумарно за групами видів картина виглядає так: «лісові мишівки» (тільки *S. strandi*) – в канавках 15 особин проти 3 у пастках Геро (5 : 1); «степові мишівки» (*S. severtzovi* + *S. subtilis*) – 2 проти 7 (1 : 3,5). Це може свідчити про тонші – і не тільки екологічні (біотопічні), а й етологічні – відмінності між видами, ніж це засвідчують екоморфологічні ознаки, що і забезпечує стабільність угруповань [12].

Звертає на себе увагу факт, що навіть за вимірами тіла, які є найбільш підвладними дії добору морфометричними ознаками, міжвидові відмінності у сим-

патричних парах звичайно не досягають критичних значень Хатчинсонівського відношення. Значимі відмінності виявлено лише за довжиною хвоста у двох парах порівнянь: *strandī* із *severtzovi* та *strandī* із *subtilis* (табл. 3). За середніми значеннями *HR* для всіх вимірів відмінності сягають лише $HR = 1,11-1,14$, а для алопатричної пари *severtzovi* + *subtilis* всі розрахунки лежать у межах $HR = 1,01-1,07$.

Таблиця 3

Порівняння трьох видів *Sicista* із зони їх симпатрії на сході України за стандартними вимірами (оригінальні дані та виміри з етикеток колекційних зразків із колекції ННПМ; $\bar{X} \pm s.d.$)

Вимір	Види <i>Sicista</i>			<i>HR</i>		
	<i>strandī</i> (1), <i>n</i> = 29	<i>severtzovi</i> (2), <i>n</i> = 10	<i>subtilis</i> (3), <i>n</i> = 10	1–2	1–3	2–3
Довжина тіла	66,50±7,12	63,54±5,49	64,49±3,61	1,05	1,03	1,01
Довжина хвоста	99,79±6,74	73,60±3,63	73,09±3,90	1,36	1,37	1,01
Довжина лапки	15,66±0,77	15,40±1,17	14,81±0,76	1,02	1,06	1,04
Довжина вуха	10,98±1,05	11,20±1,81	11,94±0,86	1,02	1,09	1,07
Середнє	–	–	–	1,11	1,14	1,03

Отже, сумарно відмінності у симпатричних видових парах мишівок йдуть за такою тріадою ознак: біотоп (розподіл відмінний), поведінка (трапляння у різні типи пасток), виміри тіла (відмінності за довжиною хвоста). Виходячи з вихідної ідеї щодо диференціації близьких видів за ознаками, пов'язаними з трофікою [5; 34], у нашому прикладі можна говорити про диференціацію симпатричних видів не так за екоморфологією в «чистому вигляді», як за кормодобувною стратегією.

Виразна приуроченість донської мишівки (група «лісових мишівок») до чагарникового степу, відносно широкий набір освоєних біотопів, її часте трапляння у канавки та мале у пастки Геро, виразна довгохвостість дозволяють характеризувати *Sicista strandī* як вид із «вертикальною» просторовою активністю.

З урахуванням сучасних тенденцій до мезофітизації степу та дедалі більшого переважання чагарникових асоціацій на фоні загального скорочення площі степових ценозів [23] можна припустити зростання відносної частки *Sicista strandī* та скорочення загальної чисельності групи «степових мишівок», *Sicista severtzovi* + *subtilis*.

Висновки

Досліджені види лісових мишівок характеризуються ареалами, що не перекриваються, проте змикаються. Нові знахідки підтверджують думку про суцільний ареал *S. strandī* від Східноруської височини до Північного Кавказу. Межа між видами проходить по вододілу між Окським і Донським басейнами.

Показано відповідність парapatрії до низького рівня екоморфологічної диференціації видів: Хатчинсонівське відношення для всього комплексу краніометричних ознак складає лише 1,03 з максимумом 1,13.

У групі «малих» видів європейських *Sicista* широка симпатрія має місце лише в разі цитогенетично найбільш диференційованих форм, які замикають коло форм *strandī–betulina–subtilis–severtzovi*. Це свідчить про збіг рівнів екоморфологічної та цитогенетичної диференціації дослідженої групи.

У парах симпатричних видів мишівок найбільші відмінності виявлено за трьома особливостями, які свідчать про диференціацію не стільки за трофікою, що припускається теорією, скільки за кормодобувною стратегією: розподілом за біотопами, відмінностями у траплянні в різні типи пасток, за пропорціями тіла.

Автор щиро вдячний Олександрові Кондратенку за наданий для цитогенетичного аналізу матеріал і допомогу при опрацюванні зоологічних колекцій, а також Оресту Михалевичу та проф. Ігорю Смельянову за участь в обговоренні результатів цього дослідження, Марині Коробченко за допомогу при підготовці статті до друку.

Бібліографічні посилання

1. Баскевич М. И. Хромосомные наборы некоторых видов грызунов из центральной части Восточных Карпат // Грызуны. Тез. докл. VII Всесоюзн. совещ. – Свердловск: УрО АН СССР, 1988. – Т. 1. – С. 60–61.
2. Баскевич М. И. О новой находке мышовки Штранда *Sicista strandi* (Rodentia, Dipodoidea), уточняющей северо-восточную границу распространения вида / М. И. Баскевич, М. Л. Опарин // Зоологический журнал. – 2000. – Т. 79, № 9. – С. 1133–1136.
3. Баскевич М. И. Сравнительные кариология и краниология мышовок (*Sicista*, Dipodoidea, Rodentia) группы "betulina" / М. И. Баскевич, Н. М. Окулова // Зоологический журнал. – 2003. – Т. 82, № 8. – С. 996–1009.
4. Баскевич М. И. К вопросу о мозаичности эволюции на примере мышовок *Sicista* фауны России и сопредельных территорий / М. И. Баскевич, Н. М. Окулова, С. Г. Потапов // Проблемы эволюции. – Владивосток: Дальнаука, 2003. – Т. 5. – С. 178–185.
5. Бигон М. Экология. Особи, популяции и сообщества / М. Бигон, Д. Харпер, К. Таунсенд. – М.: Мир, 1989. – Т. 2. – 477 с.
6. Грант В. Экологическая дифференциация // Грант В. Эволюция организмов. – М.: Мир, 1980. – С. 192–201.
7. Загороднюк И. В. Пространственно-кариотипическая дифференциация серых полевков (Arvicolini, Rodentia) // Зоологический журнал. – 1991. – Т. 70, вып. 1. – С. 99–110.
8. Загороднюк И. В. Політичні види: концепція та представленість у теріофауні Східної Європи // Доповіді НАНУ. – 1998. – № 7. – С. 171–178.
9. Загороднюк И. В. Мишівка лісова – *Sicista betulina* // Ссавці України під охороною Бернської конвенції. – К., 1999. – С. 138–143.
10. Загороднюк И. В. *Sicista severtzovi* та близькі до неї форми гризунів в Україні: цитогенетичний та біогеографічний аналіз / І. В. Загороднюк, О. В. Кондратенко // Вестник зоологии. – 2000. – Suppl. 15. – С. 101–107.
11. Загороднюк И. В. Біотопна диференціація видів як основа підтримання високого рівня видового різноманіття фауни / І. В. Загороднюк, О. В. Кондратенко // Вісник Львівського університету. Серія біологічна. – 2002. – № 30. – С. 106–118.
12. Загороднюк И. В. Вид в екології як популяційна система та як компонент біотичного угруповання / І. В. Загороднюк, І. Г. Смельянов // Вісник Дніпропетровського університету. Біологія, Екологія. – 2003. – Вип. 11, т. 1. – С. 8–13.
13. Загороднюк И. В. Біогеографія криптичних видів ссавців Східної Європи // Науковий вісник Ужгородського університету. Серія Біологія. – 2005. – Вип. 17. – С. 5–27.
14. Загороднюк И. В. Узгоджена генетична, біогеографічна та морфологічна диференціація у еволюційно молодих видів: аналіз групи *Microtus "arvalis"* (Mammalia) // Доповіді НАНУ. – 2007. – № 3. – С. 175–181.
15. Загороднюк И. В. Конфлікт через збіг ніш у видів-двійників: оцінка за сталою Хатчинсона // Науковий вісник Ужгородського університету. Серія Біологія. – 2007. – Вип. 21. – С. 5–13.
16. Корнєєв О. П. Визначник звірів УРСР. – К.: Радянська школа, 1965. – 236 с.
17. Крыжановский В. И. Класс млекопитающие / В. И. Крыжановский, И. Г. Емельянов // Природа Украинской ССР. Животный мир / Под ред. В. А. Топачевского. – К.: Наукова думка, 1985. – С. 197–234.
18. Мигулин А. А. Млекопитающие Харьковской губернии. – Харьков, 1917. – 74 с.
19. Модін Г. В. Замітки про вухатого їжака і лісову мишівку в Стрілецькому степу // Збірник праць Зоол. музею АН УРСР. – 1956. – № 27. – С. 154–159.

20. **Павлинов И. Я.** Млекопитающие Евразии: систематико-географический справочник / И. Я. Павлинов, Е. Л. Яхонтов, А. К. Агаджанян. – М.: Изд-во Моск. ун-та, 1995. – Ч. 1. Rodentia. – 240 с.
21. **Підоплічка І. Г.** Аналіз погадок за 1925–1929 р. // Матеріали до порайонованого вивчення дрібних звірят та птахів, що ними живляться. – К.: Вид-во Комісії природничо-географічного краєзнавства ВУАН, 1932. – Вип. 1. – С. 5–76.
22. **Рудышин М. П.** К экологии карпатской популяции лесной мышовки // Вестник зоологии. – 1982. – Т. 16, № 2. – С. 63–65.
23. **Русин М.** О некоторых особенностях резерватогенных сукцессий в степных заповедниках (на примере териофауны) // Фауна в антропогенному середовищі. – Луганськ, 2006. – С. 234–239.
24. **Селюнина З. В.** Тушканчиковые грызуны Украины. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. – К.: Ин-т зоол. АНУ, 1993. – 20 с.
25. **Скоков А. П.** Млекопитающие // Скоков А. П., Кочегура В. Л., Тимошенко В. А. Позвоночные животные Луганского заповедника. – М., 1992. – С. 43–54.
26. **Соколов В. Е.** Сравнительная кариология рода *Sicista* / В. Е. Соколов, Ю. М. Ковальская, М. И. Баскевич // Млекопитающие: Тез. докл. III Всесоюзн. териол. о-ва. – М., 1982. – Т. 1. – С. 76–77.
27. **Соколов В. Е.** Систематика и сравнительная цитогенетика некоторых видов рода *Sicista* фауны СССР (Rodentia, Dipodidae) / В. Е. Соколов, Ю. М. Ковальская, М. И. Баскевич // Зоологический журнал. – 1982. – Т. 61, вып. 1. – С. 102–108.
28. **Соколов В. Е.** Изменчивость кариотипа степной мышовки (*Sicista subtilis* Pallas) и обоснование видовой самостоятельности *S. severtzovi* / В. Е. Соколов, М. И. Баскевич, Ю. М. Ковальская // Зоологический журнал. – 1986. – Т. 65, вып. 11. – С. 1684–1692.
29. **Соколов В. Е.** О видовой самостоятельности мышовки Штранда (Rodentia: Dipodidae) / В. Е. Соколов, М. И. Баскевич, Ю. М. Ковальская // Зоологический журнал. – 1989. – Т. 68, вып. 10. – С. 95–106.
30. **Сокур І. Т.** Ссавці фауни України та їх господарське значення. – К.: Держучпедвид, 1960. – 211 с.
31. **Шарлемань М.** Звірі України. Короткий порадник до визначання, збирання і спостереження ссавців (Mammalia) України. – К.: Вукоопспілка, 1920. – 83 с.
32. **Abrams P. A.** The theory of limiting similarity // Ann. Rev. Ecol. Systems. – 1983. – Vol. 14. – P. 359–376.
33. **Baker R. J.** Small mammals from the most radioactive sites near the Chornobyl nuclear power plant / R. J. Baker, M. J. Hamilton, R. A. Van Den Bussche // Journal of Mammalogy. – 1996. – Vol. 77, N 1. – P. 155–170.
34. **Hutchinson G. E.** Homage to Santa Rosalia or why are there so many kinds of animals? // The American Naturalist. – 1959. – Vol. 93, N 870. – P. 145–159.
35. **MacArthur R. H.** The limiting similarity, convergence, and divergence of coexisting species / R. H. MacArthur, R. Levins // The American Naturalist. – 1967. – Vol. 101 (921). – P. 377–385.
36. **Mészén G.** Competitive exclusion and limiting similarity: a unified theory / G. Mészén, M. Gyllenberg, L. Pásztor, J. A. J. Metz // Theoretical Population Biology. – 2006. – Vol. 69. – P. 68–87.
37. **Sokolov V. E.** Review of karyological research and the problems of systematics in the genus *Sicista* (Zapodidae, Rodentia, Mammalia) / V. E. Sokolov, Yu. M. Kovalskaya, M. I. Baskevich // Folia Zoologica. – 1987. – Vol. 36, N 1. – P. 35–45.
38. **Walkowska J.** Les chromosomes ches *Sicista betulina* Pall. // Folia Biologica. – 1960. – Vol. 8, N 1–2. – P. 65–70.
39. **Zagorodniuk I.** Cryptic species of the birch mice (*Sicista*) in Eastern Europe: existence and distribution of four chromosome forms in Ukraine / I. Zagorodniuk, O. Kondratenko // Rodens et Spatium. Abstracts of 7th International Conference. – České Budějovice, 2000. – P. 80.

Надійшла до редакції 03.12.2006